

Л. С. ГАМБАРЯН

О РОЛИ ПАЛЛИДУМА И ГИППОКАМПА В ФОРМИРОВАНИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ДВИГАТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

(Представлено академиком П. К. Анохиным 28 V 1970)

Теория функциональной системы⁽¹⁾, открывшая широкие возможности понимания интегративной деятельности мозга, наметила пути оценки значения различных анатомических образований и механизмов центральной нервной системы в этой деятельности. В настоящей работе изучались роль и удельное значение паллидума и гиппокампа в динамике формирования и проявления функциональной системы в различных видах двигательного поведения животного.

Опыты проводились на кошках по несколько измененному методу активного выбора стороны подкрепления, предложенному П. К. Анохиным⁽²⁾. Животные обучались на один сигнал подходить к левой, а на другой — к правой кормушке и лапой нажимать на педаль. При правильном выборе стороны подкрепления нажим на педаль сопровождался автоматическим срабатыванием кормушки, подающей пищу. Во всех наших опытах по условиям методики сначала у животных вырабатывался условный натуральный рефлекс, а затем на его основе — искусственный. Техника выработки условных двигательных рефлексов сводилась к следующему. За прозрачной перегородкой, имеющейся в стенке камеры над педалью, животному показывался кусочек мяса. Кошка, стремясь захватить мясо, ударяла лапой по стеклу, царапала его. Во время совершения этих движений она случайно ударяла лапой и по педали, что приводило к срабатыванию кормушки, автоматически подающей пищу. После 5—13 применений натурального сигнала (вид мяса за стеклом) кошки научались подходить к кормушке и нажимать на педаль при каждом появлении этого сигнала. Когда образованная таким образом условная натуральная двигательная реакция закреплялась, мы приступали к выработке искусственных. При этом включался какой-либо раздражитель (для правой кормушки звонок, а для левой — метроном) и на соответствующей стороне камеры за прозрачной перегородкой показывался кусочек мяса. Кошки, как обычно, сначала реагировали положительной реакцией только на натуральный сигнал (вид мяса), т. е. подходили к кормушке и нажимали на педаль. Однако по мере тренировки (35—65 сочетаний) появлялись условные рефлексы и на искусственные раздражители (звонок, метроном). Когда в 10 опытах кошки подходили безотказно на звонок к правой кормушке (и нажимали на педаль), а на метроном — к левой, мы приступали к основной части опытов — разрушению паллидума или гиппокампа.

Эксперименты показали, что после билатерального неполного разрушения бледного шара, животные временно утрачивали ранее выработанные условные двигательные рефлексы. После дополнительной же тренировки, проводимой в конце 4-го послеоперационного месяца, последние начинали восстанавливаться. При этом сначала проявлялись натуральные условные рефлексы на вид мяса (9—22 применения сигнала), а затем и искусственные — на звонок и метроном (28—50 применений сигнала).

лов). Однако, несмотря на восстановление условного двигательного рефлекса в форме нажима на педаль, реакция выбора сторон подкрепления оставалась резко нарушенной в течение 1,5—2,5 мес.: в отмеченном периоде только в 50% случаев животные правильно выбирали стороны подкрепления. В конце же 3-го послеоперационного месяца процент ошибок в выборе сторон уменьшался и составлял 30%. Последующая тренировка уже не изменяла этой картины.

Тотальное разрушение паллидума обеих сторон приводило к полной утрате животными выбора подкрепляемой стороны и невозможности выработки этой реакции вновь (даже после 4-месячной упорной тренировки). В отличие от этого у тех же животных удавалось восстановить (после 50—76 применений сигнала с подкреплением) натуральный условный рефлекс в форме побегки к кормушке и нажима на педаль в ответ на вид мяса, появляющегося за прозрачной перегородкой. Но весь комплекс движений совершался в 2—3, а иногда и больше раз медленнее, чем до операции.

Факты подобного же характера были получены и в опытах с разрушением гиппокампа. При двустороннем разрушении этой структуры правильный выбор сторон подкрепления снижался на 22% по сравнению с нормой. Однако наряду с этим у животных не страдала сама условная двигательная реакция. Даже ошибочно выбрав сторону подкрепления, кошки без каких-либо затруднений могли осуществлять весь комплекс выработанных движений (нажим на педаль и поворот головы к чашке кормушки). Если же сначала разрушался гиппокамп, а затем начиналась выработка условных рефлексов, то обнаруживалось замедление вдвое скорости выработки условных двигательных рефлексов. Наибольшие затруднения были связаны с выбором сторон подкрепления. После довольно упорной тренировки (350—400 сочетаний) правильный выбор сторон подкрепления составлял 42% по сравнению с нормой (рис. 1).

Таким образом, опыты показывают, что в обоих случаях (разрушение как паллидума, так и гиппокампа) постоянным дефектом поведения является нарушение выбора сторон подкрепления. Сама же двигательная реакция (побегка к кормушке, нажим на педаль) мало или вовсе не страдает. Очевидно, соматомоторный акт осуществляется довольно разветвленной системой анатомических образований, и поэтому выпадение функции паллидума или гиппокампа мало отражается на нем. Для функции же активного выбора сторон подкрепления роль этих структур оказывается довольно существенной. В нашей постановке экспериментов в процессе выработки искусственного условного рефлекса выбора сторон подкрепления появление сигналов для левой и правой стороны носит случайный характер, следовательно мозг животного должен иметь генерализованное возбуждение, связанное с активным поиском информации, достаточной для принятия решения. Правильное решение задачи должно осуществляться на первом этапе формирования функциональной системы, т. е. в стадии афферентного синтеза, когда мозг должен осуществить интеграцию возбуждений от пускового (условный сигнал), обставочного (левая, правая кормушки и педали) раздражителей и аппарата памяти. Уже есть примеры того, что акты с различными требованиями к аффе-

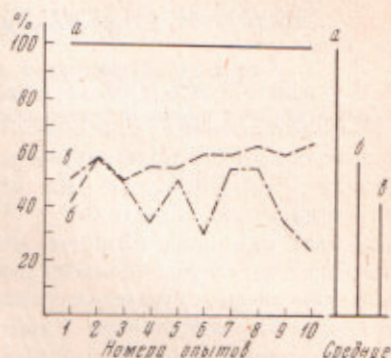


Рис. 1. Реакция правильного выбора сторон подкрепления после билатерального разрушения гиппокампа. а — норма, б — после одностороннего разрушения гиппокампа, в — после двухстороннего разрушения гиппокампа

рентации оказывают различное сопротивление посторонним разрушающим воздействиям (1). Очевидно, разрушение как паллидума, так и гиппокампа приводит к нарушению симультанной интеграции этих возбуждений. В этом, вероятно, следует видеть и причину нарушений процесса выбора сторон подкрепления, а следовательно, и одну из специфических функций интегрирующей системы, в состав которой входят паллидум и гиппокамп.

Лаборатория нейробионики
Академии наук АрмССР
Ереван

Поступило
26 V 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. К. Анохин, Биология и нейрофизиология условного рефлекса, М., 1968.
² П. К. Анохин, Нижегородский мед. журн., № 7—8, 42 (1932). ³ П. К. Анохин, Проблемы высшей нервной деятельности, М., 1949, стр. 9.