

Роль ядер мигдалевидного комплексу в регуляції деяких інстинктивних реакцій тварин

В. О. Черкес, А. М. Литвинова

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ

Мигдалевидні ядра деякі морфологи [2, 4, 9] відносили до базальних гангліїв на підставі відомої спільності їх філогенетичного та онтогенетичного розвитку. Втім складність будови мигдалевидного комплексу і багатогранність його функціональних властивостей, які почали відкриватись перед дослідниками за останні два десятиріччя, послужили причиною до відособлення мигдалини. Тепер її відносять до лімбічної системи мозку [8].

Мигдалина розташована ближче до основи латерального відділу великих півкуль і в топографічному відношенні її можна розглядати як підкоркове ядро старої кори (піриформна частка). Мигдалевидний комплекс складається з кількох ядер: латерального, базального, центрального, медіального, кортикального.

Щоб зрозуміти фізіологічну роль мигдалини, істотне значення мають два фактори: 1) ушкодження мигдалевидних ядер у тварин не порушувало ні сприймання запаху, ані відчущання смаку [8, 18]. Цей факт примусив відмовитись від усталеного погляду, висловленого раніше Джонстоном про те, що мигдалина є центральним регулятором смаку і нюху; 2) в дослідях на мавпах і кішках було показано, що після двобічного видалення ядер мигдалини поведінка оперованих тварин змінюється або в напрямку посилення агресивності [6, 15], або в напрямку ослаблення її [1, 10, 16].

Ці факти розглядаються як доказ регулюючої ролі мигдалини в емоціональній поведінці тварин [1].

В 1962 р. Саммерс і Кальбер [17] описали цікавий феномен: після видалення мигдалевидного комплексу у кішок втрачався харчодобувний інстинкт по відношенню до гризунів (мишей, щурів). Пізніше, незалежно від згаданих авторів, такий же феномен був виявлений одним з нас [5]. Було переконливо показано, що після двобічного повного зруйнування мигдалевидних ядер у кішок зникав харчодобувний мисливський інстинкт до гризунів або птахів, але повністю зберігався як умовний, так і безумовний харчодобувний рефлекс до звичайної сиров'язної чи вареної їжі (м'яса, молока, риби).

В обох згаданих працях, проте, відзначається, що в певному проценті випадків (у двох кішок з 11 та у трьох з 16) після ушкодження мигдалини мисливський інстинкт все ж зберігається. Можливо, що одна з причин такого винятку полягає в тому, що зруйнування зазнали не всі ядра мигдалини. Можливі також і інші причини, наприклад, більш виражена у даного індивідуума компенсація від поясної звивини або гіпоталамуса.

Мета цієї роботи — зробити спробу з'ясувати, які з ядер мигдалевидного комплексу здійснюють найбільш відповідальну функцію в регуляції мисливського харчодобувного інстинкту.

Методика досліджень

Досліди проводили на 15 дорослих кішках. На протязі десяти днів на кожній тварині перевіряли міцність харчодобувного інстинкту: реакція на білу мишу або щура має завжди бути різкою з чітко вираженим емоціональним забарвленням.

Зруйнування мигдалевидних ядер здійснювалось у стереотаксичному апараті під глибоким наркозом (40 мг нембуталу на 1 кг ваги внутрім'язово). В кістці черепа просвердлювали отвори діаметром 1,5—2 мм кожний, відповідно до проєкцій мигдалини або окремих її частин, встановлених за стандартними топографічними картами Джаспера і Ежмон-Марсана [11].

Для зруйнування був застосований платиновий електрод діаметром 0,5 мм, ізолюваний кількома шарами спиртового розчину бакеліту з наступним прогріванням електрода при t 100—130°С. Протяжність неізолюваного кінчика електрода досягала 1,5 мм; через нього (анод) пропускався постійний струм силою в 5—6 мА. Катодом служила тонка свинцева пластинка, яку фіксують на передній лапі, зволоженої насиченим розчином кухонної солі.

Вживлення біполярних електродів для подразнення мигдалини здійснювалось за методом, описаним Мартиненко [3]. Для фіксації електродів на кістці черепа був використаний швидко твердіючий пластик стіракрил. Для подразнення було застосовано електричний стимулятор, який генерує прямокутні імпульси. Поріг подразнення підбирали для кожної тварини окремо.

Кішки перебували в досліді протягом 2,5 місяців.

Після завершення експериментів головний мозок піддослідних тварин піддавали гістологічному дослідженню, застосовували фарбування за методом Ніссля і сріблення за методом Циммермана, а також інші методи забарвлення (Ван-Гізон, гематоксилін з еозинном).

Результати дослідів

Електролітичне зруйнування мигдалевидних ядер звичайно проводилось з обох боків одночасно. Межі електролітичного зруйнування визначали за макроскопічними фронтальними зрізами мозку та дослідженням його гістологічних препаратів. Після операції кішки перебували під наглядом 2—2,5 місяця. Порівнювали два типи харчодобувного рефлексу: один з них — натуральний, тобто вивчали харчову реакцію на молоко, сире або варене м'ясо; другий — «мисливський» інстинкт, який проявляється у бурхливій реакції кішки на живу мишу або птаха, кинуті в експериментальну камеру.

З наведеної таблиці видно, що після повного двобічного зруйнування усіх ядер мигдалевидного комплексу «мисливський» харчодобувний інстинкт у кішки повністю зникав без ознак його відновлення (див. у таблиці № 4, 5, 10, 11). Цей інстинкт зникав також у тих тварин, у яких було зруйновано переважно латеральне ядро мигдалини, тоді як інші ядра зазнали лише часткової коагуляції (див. у таблиці № 4, 5, 7, 8; рис. 1 і 2). Водночас у п'яти кішок, у яких латеральне ядро було зруйновано частково (див. у таблиці № 1, 2, 3, 6, 9; рис. 3) або зовсім не зазнало коагуляції, «мисливський» інстинкт зберігся.

На рис. 4, А наведена фотографія однієї з піддослідних кішок з повністю зруйнованими латеральними ядрами мигдалини і частково зруйнованими базальними, кортикальними і центральними ядрами. Кішка зовсім не реагує на мишу, тоді як до операції реакція на неї відзначалась постійністю та інтенсивністю. Цікава така деталь: навіть після дводенного голодування «мисливський» інстинкт у кішок не відновлювався.

В усіх випадках, як після часткового, так і після повного зруйнування мигдалевидного комплексу натуральний харчовий рефлекс швид-

№ тварин

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

ядро
Cl —
Put —



Рис. 1. Ділянка мигдалини, яка була піддана зруйнуванню.
 А — некротична ділянка латерального ядра мигдалини і прилеглої пірiformної кори. Мікрофото. Сріблення за методом Циммермана. 36. 10×20.
 Б — некротична ділянка латерального ядра мигдалини і прилеглої частини базального ядра (а); клітини базального ядра (б). Мікрофото. Метод Ніссля. 36. 10×20.

№ тварин	Локалізація зруйнування ядер мигдалини і сусідніх структур у кішок		Результати
	зліва	справа	
1	Ab (Al, Acor, Am, Ac, Pyr, Put, GP, Ci)	Ab (Al, Ac, Am, Aco, Put, GP, Ci)	+
2	Ab (Al, Ac, Am, Acor, Put, GP, Ci, Hip)	Ab (Al, Acor, Am, Ac, Put, GP, Ci, Hip)	+
3	(Ab, Acor, GP, Ci)	(Al, Ab, Acor, Put, Ci, GP, TO)	+
4	Al, Ac, Am, Acor (Ab, Aa, Put, GP)	Al, Ab, Am, Acor, Ac, Aa (GP, Put, Ci)	—
5	Al, Ab, Am, Ac, Acor (Hip)	Al, Ab, Ac, Am, Acor (Hip)	—
6	(Al, Ab, Ac, Put, GP, Ci, Hip)	Al (Ab, Ac, Put, Ci, Hip)	+
7	Al (Aa, Ab, Ac, Pyr, Put, Ci, GP)	Al (Aa, Ab, Ac, Pyr, Put, Ci, GP)	—
8	Al (Aa, Ab, Ac, Put, Ci, Hip)	Al (Aa, Ab, Ac, Am, Put, Ci, Hip)	—
9	(Ab, Am)	(Ab, Ac, Al, Am)	+
10	МК	МК	—
11	МК	МК	—

Плюс (+) — наявність харчодобувного інстинкту;

Мінус (—) — відсутність харчодобувного інстинкту.

Аа — передня амігдалоїдна зона; Аб — базальне ядро мигдалини; Ас — центральне ядро; Асгор — кортикальне; Ам — медіальне; Ал — латеральне; Сі — внутрішня капсула; Сі — огорожа; GP — біла кулька; Нір — гіпокамп; МК — мигдалевидний комплекс; Put — шкаралупа; ТО — зоровий тракт. В дужках позначені ядра, частково коагульовані.

ко відновлювався — спочатку на рідку їжу (на третій — п'ятий день), а пізніше — на тверду їжу (на п'ятий — восьмий день) (рис. 4, Б).

Чотирьом кішкам були вживлені біполярні електроди в базолатеральну ділянку мигдалини. Залежно від частоти і напруги імпульсно-

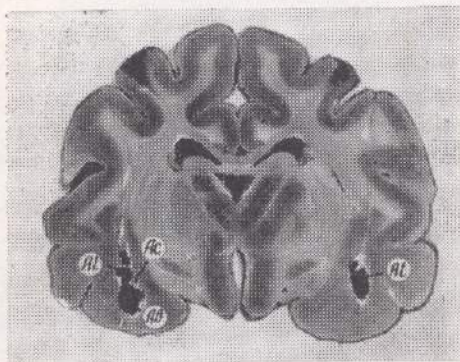


Рис. 2. Фронтальний зріз головного мозку кішки.

Рівень максимального зруйнування в ділянці латерального ядра мигдалевидного комплексу (Аі) з частковою коагуляцією суміжних ядер — центрального (Ас) і базального (Аб).



Рис. 3. а) некротична ділянка базального ядра мигдалини; б) ділянка латерального ядра, що збереглася.

Мікрофото. Метод Ніссля. Збільшення 10×20.

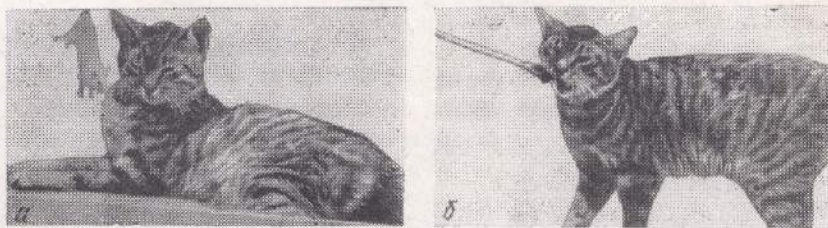


Рис. 4. Фотографія кішки з видаленими мигдалевидними ядрами (через 2,5 місяці після операції).

А — харчодобувний та «мисливський» інстинкт повністю втрачений. Б — харчодобувний натуральний рефлекс на м'ясо зберігся.

го струму, а також, можливо, і від локалізації електродів можна було спостерігати різні реакції тварин на подразнення: саливацію, блювотні рухи, пробудження від дрімотного стану, втечу з камери. Тільки в однієї кішки, фотографія якої наведена на рис. 5, Б, була чітко виражена реакція, яка нагадує лютість.

Морфологічне дослідження мозку показало, що ізолювані кінчики вживлених електродів знаходились на межі центрального, латерального і базального ядер мигдалини (рис. 5, А).

Обговорення результатів досліджень

Метод локального зруйнування підкоркових структур в хронічних умовах експерименту має головну мету: виявити, якого роду стійкі функціональні зміни розвиваються в організмі тварини. Виявлена зміна периферичної функції свідчатиме про регулюючу діяльність даного підкоркового ядра.

Слід відзначити, що видалення різних субкортикальних ядер, навіть великих (ділянка стріатума, таламуса) призводить до нечіткої і

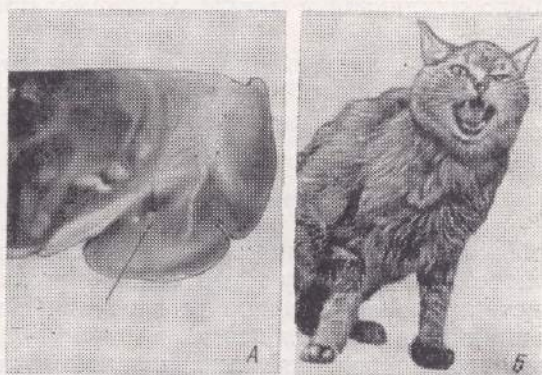


Рис. 5. Зміна поведінки кішки в момент подразнення мигдалини імпульсним струмом.

А — фронтальний зріз мозку кішки із слідами вживлених електродів на межі центрального та латерального ядер.
Б — реакція люті у відповідь на подразнення цієї мигдалини.

розпливчатої картини фізіологічних змін в організмі тварин — в одних випадках легких і швидкоминущих, в інших — тяжких з багатьма, часто неспецифічними симптомами.

Відтворений та описаний в даній статті феномен у амигдалоектомованих кішок характеризується чіткою окресленістю і конкретністю. Спеціальною пробою у багатьох оперованих кішок можна виявити стійкий дефіцит тільки однієї функції: вони втрачають здатність до «мисливського» інстинкту (див. рис. 4, А), який до операції проявлявся незмінно і дуже інтенсивно. Водночас інші функціональні прояви у оперованих тварин не змінювались, якщо не вважати деякої в'ялості в загальній поведінці.

Гістологічне дослідження фронтальних зрізів мозків піддослідних кішок (рис. 1 і 2), показало, що найбільше значення у виникненні описаного феномену має латеральне ядро мигдалевидного комплексу. У тих тварин, у яких були пошкоджені багато ядер мигдалини, але латеральне збереглося, «мисливський» інстинкт не зникав (див. рис. 3).

Деякі автори [7, 14] вважають, що фізіологічна роль мигдалини проявляється в регуляції харчової поведінки. Можливо, що описаний нами феномен, тобто відмовлення амигдалоектомованих кішок від харчового об'єкта, яким є для них гризуни (див. рис. 4, А), відбиває дефект в регуляції харчової поведінки. Але чому в такому випадку та сама кішка жадібно з'їдає звичайну їжу, наприклад м'ясо? (рис. 4, Б). Можна припустити, що в неї знизилася збудливість харчового «центра». Проте, як показали наші спостереження, навіть після дводенного повного або неповного голодування амигдалоектомовані тварини не виявляли «мисливського» інстинкту.

Можна дати таке гіпотетичне пояснення цьому факту. Після видалення ядер мигдалини знижується або зникає емоціональний (агресивний) компонент «мисливського» інстинкту. Але він настільки міцно закріплений в процесі філогенезу з другим компонентом, тобто власне харчовим, що і цей, останній, перестає проявлятися. Таке пояснення узгоджується із загальноприйнятим поглядом, що мигдалевидний комплекс несе відповідальність за емоціональну поведінку [13, 16].

Це підтверджується також дослідами з подразненням мигдалини хронічно вживленими електродами: стимуляцією ділянки латерального ядра можна було викликати у деяких кішок реакцію, яка нагадує лють (рис. 5).

Регулююча роль мигдалини в емоціональній поведінці пов'язана в сполученій діяльності з іншими структурами мозку, такими, як гіпоталамус, поясна звивина, грушовидна частка.

Висновки

1. Після двобічного зруйнування ядер мигдалевидного комплексу, включаючи його латеральне ядро, у кішок стійко зникав «мисливський» харчодобувний інстинкт по відношенню до гризунів. Навіть після дводенного голодування він не відновлювався.

2. Після пошкодження всіх ядер мигдалевидного комплексу, крім латерального, «мисливський» інстинкт зберігався.

3. Натуральний харчодобувний рефлекс на м'ясо, молоко у амигдалоектомованих кішок не зазнав істотних змін. Можливо, що мигдалина, особливо її латеральне ядро, відповідає за регуляцію агресивно-емоціонального компонента «мисливського» інстинкту.

Література

1. Беритов И. С.— Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных, Изд-во АН СССР, 1961, 289.
2. Гринштейн А. М.— Пути и центры нервной системы. Медгиз, 1946, 109.
3. Мартиненко Н. А.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1964, 10, 410.
4. Тонков В.— Учебник анатомии человека, 1946, III, 167.
5. Черкес В. А.— Журн. высшей нервной деят., 1966.
6. Bard P., Mauntcastle V.— Res. Publ. Ass. Nerv., Ment. Dis., 1948, 27, 363.
7. Fonberg E.— Acta biol. exper. (Warsaw), 1963, 23, 171.
8. Gloor P.— Handbook of physiol., 1960, 2, 1, 1395.
9. Herrich C.— J. Comp. Neurol., 1927, 43, 231.
10. Nakao Hiroyuki.— Folia psychiatr. et neurol. Japan, 1960, 14, 357.
11. Jasper H., Aimone Marsan C.— A stereotaxic atlas of the cat., Canada, 1954.
12. Johnston T.— J. Comp. Neurol., 1923, 35, 337.
13. Kaada B., Andersen P.— Neurology, 1954, 4, 48.
14. Morgan P., Kosman A.— Am. J. Physiol., 1959, 197, 158.
15. Rosvold E., Mirsky A., Pribram K.— J. Comp. Physiol., 1954, 47, 173.
16. Shreiner Z., Kling A.— Amer. J. Physiol., 1956, 184, 486.
17. Summers T., Kaelber W.— Amer. J. Physiol., 1962, 203, 1117.
18. Swann H.— J. Comp. Neurol., 1934, 59, 175.

Надійшла до редакції
26.VI 1966 р.

Роль ядер миндалевидного комплекса в регуляции некоторых инстинктивных реакций животных

В. А. Черкес, А. М. Литвинова

Институт физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Резюме

У 11 кошек были исследованы две разновидности пищедобывательной реакции: натуральный рефлекс (на мясо, молоко) и «охотничий» инстинкт на живую мышь или крысу. После полного электролитического разрушения миндалевидных ядер пищедобывательный рефлекс на мясо и другие продукты быстро и легко восстанавливался и на пятый — восьмой день мало отличался от нормы. Между тем, другой тип пищеварительной реакции — «охотничий» инстинкт исчезал (рис. 4, А) без признаков восстановления. Даже после двухдневного полного голодания инстинкт не проявлялся.

Гистологическое исследование фронтальных срезов головного мозга показало, что описанный феномен (исчезновение «охотничьего» инстинкта) особенно отчетливо проявлялся у тех кошек, у которых, наряду с другими ядрами миндалины, разрушению подвергалось ее латеральное ядро. У группы кошек с сохранившимся латеральным ядром «охотничий» инстинкт осуществлялся без заметных изменений.

Принято считать, что миндалевидный комплекс принимает участие в регуляции эмоционального поведения. Возможно, что после его удаления нарушается эмоциональный (агрессивный) компонент пищедобывательного «охотничьего» инстинкта, в результате чего у кошек утрачивалась способность к его осуществлению.

The Role of Amygdaloid Complex Nuclei in Regulation of Some Instinctive Reactions of Animals

V. A. Cherkes, A. M. Litvinova

*The A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of Sciences
of the Ukrainian SSR, Kiev*

Summary

Two varieties of the food-procuring reaction of 15 cats were investigated: the natural reflex (on meat, milk) and the «hunting» instinct on a live mouse and rat. After complete electrolytic destruction of amygdaloid nuclei the food-procuring natural reflex was restored quickly and easily and by the fifth-eighth day it slightly differed from normal. Though the other type of the food-procuring reaction, the «hunting» instinct, disappeared (fig. 4). Even after two days of hunger the mentioned instinct did not appear.

Hystological investigation of frontal sections of the brain showed that the disappearance of the «hunting» instinct under the above mentioned conditions was manifested more distinctly in those cats, which had their lateral nucleus destructed side by side with the other nuclei of the amygdala.

Amygdaloid complex is considered to take part in regulation of emotional behaviour. It is possible, that its ablation violates the emotional (aggressive) component of the «hunting» food-procuring instinct and as a result cats lose their ability for its realization.