

ПРО СИСТЕМНИЙ ХАРАКТЕР ЕМОЦІОНАЛЬНИХ РЕАКЦІЙ ЛІМБІЧНОГО ПОХОДЖЕННЯ

Ф. П. Ведяєв

Кафедра нормальної фізіології Харківського медичного інституту

Питання про те, що вивчення функціонального значення філогенетично стародавніх формацій мозку є важливою нейрофізіологічною проблемою, не потребує додаткового обґрунтування. Досі зібрано багато літературних даних з фізіології лімбічної системи мозку [2, 8, 10, 12]. Незважаючи на обширну інформацію з лімбічної системи, нема ще єдиної концепції про її значення в інтегративній діяльності мозку, тому можна гадати, що дана проблема перебуває у стадії інтенсивного розроблення.

Ми вважаємо, що найважливішими аспектами дослідження фізіології лімбічної системи є такі: а) роль старих і стародавніх формацій у регуляції складних поведінкових, емоціональних реакцій [2, 4, 5, 8, 16]; б) в регуляції вегетативних компонентів, що становлять структуру реакцій емоціонального типу, оскільки аналіз цих компонентів дозволить об'єктивізувати емоціональний характер (вегетативний портрет) реакцій [4, 10, 13]; в) роль лімбічної системи в механізмах пам'яті, що дозволить дати відповідь на питання про те, що саме вносять лімбічні утворення в архітектуру умовного рефлексу, який є багатоефекторним, багатокомпонентним явищем [1, 2, 9, 11, 14]; г) у центральних механізмах патологічних, епілептиформних судорожних станів [6, 7, 15].

Безсумнівно, розробка всіх цих питань ще більше наблизить нас до розуміння фізіологічної ролі філогенетично стародавніх формацій мозку.

Протягом ряду років ми зосереджуємо свою увагу на дослідженні згаданих аспектів проблеми. Частина одержаних нами даних опублікована раніше [5—8], тому в даній статті ми наводимо нові відомості.

Основним методичним прийомом у наших дослідженнях є стимуляція певних лімбічних утворень, реєстрація і аналіз моторних, вегетативних і біоелектричних ефектів стимуляції. Ми наводимо дослідження, проведені в умовах хронічного експерименту, в умовах відносно вільної поведінки тварин. Нашу увагу привернули такі утворення лімбічної системи мозку: перегородка, мигдалина, дорсальний і вентральний гіпокамп (рис. 1).

Результати досліджень

Поведінкові ефекти електростимуляції лімбічних утворень. Електростимуляція утворень лімбічної системи (ядер мигдалини, області перегородки, дорсального і вентрального гіпокампа) викликає певний комплекс поведінкових реакцій. Наш фактичний матеріал дозволяє певною мірою «закріпити» тип поведінкової реакції за певними структурами мозку. Як правило, при подразненні медіальних ядер таламуса проявлялись різні орієнту-

вально-дослідницькі реакції. Агресивно-захисні реакції найчастіше виникали при стимуляції ядер мигдалини і вентральної частини гіпокампа. Меншою структурною специфічністю характеризувались реакції насторожування. Вони виникали при порівняно меншій силі подразного струму та при локалізації електродів у передньому родці, гіпокампі і мигдалині. Типи поведінкових реакцій варіювали при зміні параметрів подразного струму (частоти, амплітуди, тривало-

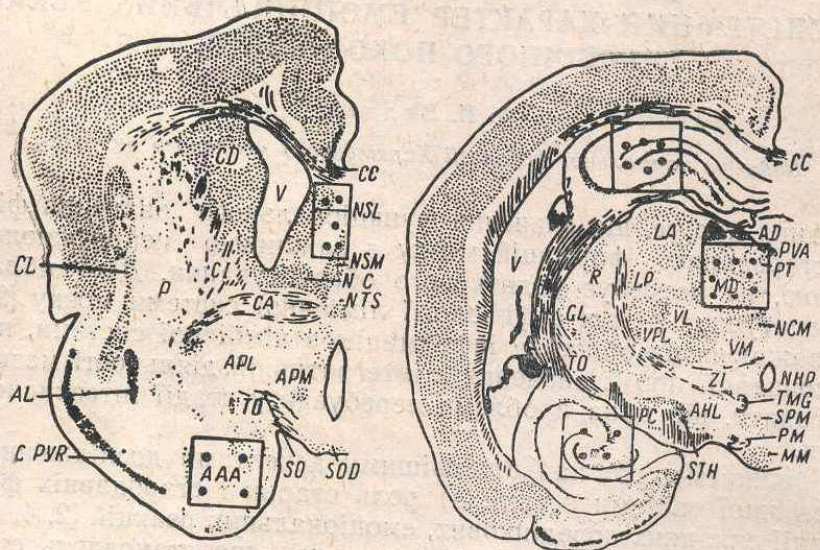


Рис. 1. Схематичне зображення локалізації подразних електродів на фронтальних зрізах мозку кролика.

сті імпульсів). Особливу групу складних рухових ефектів стимуляції становлять реакції епілептиформного, судорожного типу, на аналізі яких ми не спинятимемося.

Характеристика моторних реакцій, які виникають при стимуляції ядер мигдалевидного комплексу, показує, що мигдалина у кроликів молодого віку бере участь у формуванні харчових і захисних поведінкових реакцій. На підставі наших даних можна виділити три типи реакцій: I — з переважанням харчових автоматизмів (жування, облизування), переходить при посиленні подразнення у захисну реакцію; II — змішаний «орально-захисний», характеризується харчовою поведінкою і пов'язаною з добуванням їжі агресивно-захисною поведінкою (кролик подається назад, гризе підлогу, розпластується). При посиленні подразнення переходу харчової поведінки в захисну не відбувається. III тип реакції — захисний, без попередньої або супутньої харчової (кролик завмирав, злякано притискався до підлоги, подавався назад, плигав, бігав).

Стимуляція мигдалини у молодих кроликів (10—16 днів) в усіх випадках викликала появу примітивної орієнтувальної реакції (здригання). Ця реакція супроводжувалась частішим серцевим ритмом і диханням, що характерно для стадії типової орієнтувальної — дослідницької реакції.

Ці дані дозволяють зробити висновок, що мигдалина вже в ранньому віці бере участь у формуванні орієнтувальної, харчової і захисної поведінки, спричиняючи, певно, модулюючий вплив на гіпоталамус і мезенцефалічну ретикулярну формацію. Проте, інтегративна функція мигдалини ще не досконала, оскільки вегетативне супроводження реакцій не завжди адекватне.

Для поведінкових реакцій лімбічного походження типово, що, вони характеризуються: 1) тривалістю перебігу після стимуляції — сотні секунд, десятки хвилин; 2) циклічністю, самоповторюваністю, тобто, мають тонічний характер. Ми гадаємо, що тривалі зрушення функціонального стану лімбічних утворень можуть залежати від того, що збудження (якою б локальністю вони спочатку не характеризувались) запускають усю лімбічну систему і систему ретикулярної формації. Особливо яскраво це проявляється на прикладі судорожних розрядів, які, як правило, завершують викликану реакцію.

Можна гадати, що тривалість реакції залежить і від наявності в системі лімбічних утворень механізмів, що функціонують за пейсмерним типом.

Друге припущення — тривалість перебігу реакцій лімбічного походження може бути зумовлена нейрогуморальною фазністю, тобто запуск реакції на II стадії підтримується викиданням, наприклад, стероїдних гормонів кори надниркових залоз. I, на-

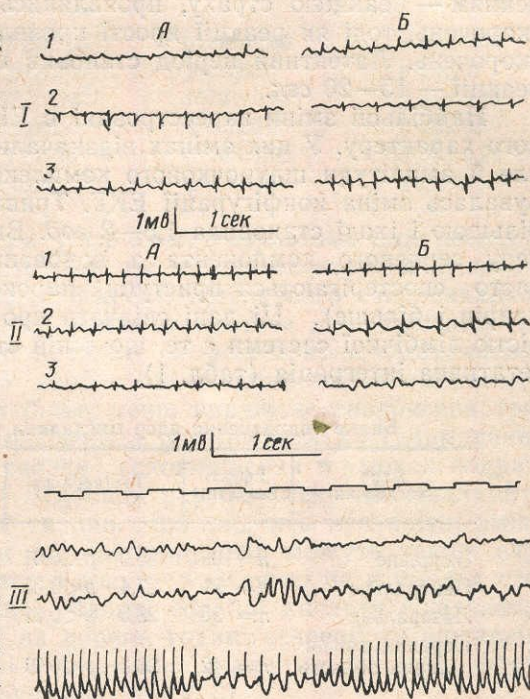


Рис. 2. Варіанти кардіальних ефектів подразнень.

I — при первинно-вегетативних реакціях; II — при первинно-рухових реакціях; А — ЕКГ до подразнення; Б — ЕКГ після подразнення. III — варіант пароксизмальної тахікардії у кроликів після електростимуляції мигдалини. Відведення (зверху вниз): відмітка часу, ЕГ латерального ядра мигдалини справа, ЕГ латерального ядра мигдалини зліва, ЕКГ в II відведенні.

решті, поведінкові реакції характеризуються підкресленим вегетативним компонентом, тобто при стимуляції тих самих структур виникає єдина комплексна сомато-вегетативна реакція. Якщо варіювати параметри подразнення, то можна наче «розщепити» цілісну сомато-вегетативну реакцію.

Характеристика серцевих компонентів реакції лімбічного походження. Аналіз одержаних даних дозволив відділити кілька основних варіантів співвідношення рухових і вегетативних реакцій.

Первинно-кардіальні реакції характеризуються тим, що кардіальні реакції виникають при мінімальній інтенсивності стимулу, який не викликає видимих рухових проявів. Ці реакції проявлялись у зміні ритму серцевих скорочень. Такі зміни виникали одразу після стимуляції, час їх прояву звичайно обмежувався 20—30 сек, за винятком тих випадків, коли спостерігались аритмії різного характеру. Зміни ритму серцевих скорочень проявлялись у брадикардії, тахікардії, аритмії (екстрасистоля, пароксизмальна тахікардія, синусова аритмія). Брадикардія звичайно з'являлась через 5—7 сек після подразнення і досить часто супроводжувалась аритміями. Слід відзначити, що для прояву аритмій характерний латентний період, що триває від 30 сек до

2 хв. Тахікардія мала більш короткий латентний період (2—5 сек), тривала протягом дуже короткого проміжку часу — до 15 сек і рідко була пов'язана з аритміями. Тахікардія, за нашими даними, відзначалась частіше при стимуляції базального ядра мигдалини, а брадикардія переважала при стимуляції латерального і центрального ядра (рис. 2).

Первинно рухові реакції з наступними кардіальними проявами складають досить обширну групу і становлять 32% щодо решти реакцій.

Агресивно-захисні реакції, супроводжувані емоціональним забарвленням — реакцією страху, проявлялись у зниженні частоти серцевих скорочень, тоді як реакції ярості проявлялись у почастишанні серцевих скорочень. Латентний період становив при цьому 2—3 сек, тривалість реакції — 15—20 сек.

Найбільші зміни зареєстровані в ЕКГ при реакціях епілептиформного характеру. У цих змінах відзначались не тільки зміна ритму ЕКГ, але й амплітуди шлуночкового комплексу. У деяких же випадках відбувалась зміна конфігурації ЕКГ. Тривалість таких реакцій була найбільшою і іноді становила 1,5—2 год. Виявлений певний зв'язок характеру серцевого компонента з подразнюваною структурою. Нарешті, часто спостерігаються приступи пароксизмальної тахікардії (до 400 ударів і більше). Ці дані свідчать про те, що фізіологічною особливістю лімбічної системи є те, що в ній структурно зумовлена сомато-вегетативна інтеграція (табл. 1).

Таблиця 1
Вплив подразнення ядер мигдалини на серцеві реакції (ЕКГ)

Ядра мигдалини	Ефект стимуляції	Тахікардія	Брадикардія	Відсутність ефекту
Базальне	$n=109$	35,0 $p<0,01$	54,0 $p<0,05$	11,7 $p<0,01$
Центральне	$n=91$	27,4 $p<0,05$	59,6 $p<0,01$	13,0 $p<0,05$
Латеральне	$n=98$	28,5 $p<0,01$	61,3 $p<0,01$	10,2 $p<0,05$
Передня амігдаларна область	$n=42$	26,3 $p<0,01$	54,4 $p<0,01$	19,0 $p<0,05$

Наші дослідження про вплив стимуляції і виключення ядер мигдалини на систему крові обґрунтовують постановку питання про те, наскільки глибокий вплив лімбічних утворень на вегетативні функції. Вплив пролонгованих електростимуляцій ядер мигдалини у кроликів на показники зсідальної системи крові. В наших дослідках ми застосовували короточасні і багаторазові подразнення ядер мигдалевидного комплексу. Ці досліді показали чіткі зміни зсідання крові (табл. 2).

Подразнення ядер мигдалевидного комплексу викликає чіткі зміни зсідання крові: зменшується час рекальцифікації, протромбіновий час Квіка, скорочується загальний час зсідання крові, підвищується толерантність плами до гепарину. Ці зміни, за винятком часу зсідання крові, тривалі і часто не відновлюються через 24 год після подразнення.

Короточасне і тривале подразнення ядер мигдалини викликають схожі зміни у зсідальній системі крові як за ступенем, так і за тривалістю змін, що настали. Кінцевий ефект подразнення ядер мигдалевидного комплексу залежить від вихідного стану зсідальної системи крові. Одержані дані дозволяють прийти до висновку, що вплив функціонального стану ядер мигдалевидного комплексу на зсідальну систему крові здійснюється за коригуючим типом.

Динаміка шлунокової секреції після електрости-

Таблиця 2

Вплив пролонгованих електростимуляцій на показники зсідальної системи крові кроликів

Умови досліджу	Час рекальцифікації (сек)	Толерантність плазми до гепарину (сек)	Протромбінний час Квіка (сек)
Норма (до подразнення)	28,23±1,90	25,84±1,39	17,26±0,70
Подразнення	13,64±1,68 $p<0,001$	15,84±2,18 $p<0,001$	12,68±0,97 $p<0,001$
Після подразнення			
Через 1 год	9,57±0,196 $p<0,001$	10,09±0,68 $p<0,001$	8,46±0,53 $p<0,001$
Через 3 год	11,57±0,76 $p<0,001$	10,72±0,53 $p<0,001$	9,07±0,44 $p<0,001$
Через 24 год	18,45±0,96 $p<0,001$	17,10±1,03 $p<0,001$	13,60±0,94 $p<0,001$

муляції ядер мигдалини у собак. Результати цих дослідів, проведених на трьох собаках, свідчать про те, що електрична стимуляція мигдалин на фоні гістамінової секреції шлункового соку викликає зміну діяльності залоз шлунка. Ці зміни стосуються як кількісної, так і якісної сторони секреторного процесу. У всіх тварин відзначалось подовження періоду секреції. У двох собак спостерігалось зменшення соковиділення за час досліду і більш-менш виражене скорочення тривалості секреторного процесу, що можна розцінювати як гальмування шлункової секреції. У одного собаки соковиділення в умовах подразнення мигдалини не змінилось. Збочення перебігу секреції спостерігалось в окремих дослідах у всіх тварин, що свідчить про якісні зміни секреторного процесу. Проявом якісних порушень можуть також служити зміни кислотності шлункового соку, які мали місце в умовах стимуляції мигдалини. Підвищення вільної соляної кислоти і загальної кислотності шлункової секреції на першій годині секреції та зниження цих показників на другій годині в порівнянні з даними вихідного фону, може свідчити про трофічні порушення (табл. 3).

Таблиця 3

Динаміка шлункової секреції

Кличка собаки	На фоні введення гістаміну				Після електростимуляції ядер мигдалини					
	Кількість шлункового соку (в мл)	Вільна НСІ (в титр. од.)		Загальна НСІ (в титр. од.)		Кількість шлункового соку (в мл)	Вільна НСІ (в титр. од.)		Загальна НСІ (в титр. од.)	
		Перша година	Друга година	Перша година	Друга година		Перша година	Друга година	Перша година	Друга година
Белка	59,8	98,0	69,0	112,0	85,0	59,8	120,0	19,0	138,0	25,0
Росинка	94,2	96,0	90,0	112,0	98,0	61,0	120,0	34,0	130,0	46,0
Димка	78,7	82,0	52,0	105,0	80,0	59,7	96,0	20,0	114,0	46,0

На підставі одержаних даних можна зробити висновок про те, що функціональний стан мигдалини впливає на характер шлункової секреції. Спрямованість змін залежить від вихідного стану фізіологічної функції. Так, у наших дослідах в умовах стимуляції мигдалини на фоні виділення шлункового соку, зумовленого введенням гістаміну, спостерігалось деяке гальмування секреції. При подразненні мигдалини на фоні спокою шлункових залоз відзначалось виділення кислого шлункового соку [3].

Зміни шлункової секреції при електричній стимуляції мигдалини свідчать про участь утворень лімбічної системи в регуляції діяльності шлунка.

Динаміка вмісту 11-оксикортикостероїдів у плазмі крові після пролонгованих електростимуляцій лімбічних утворень у кроликів. Для цього ми вивчали вплив окремих лімбічних утворень (мигдалевидні ядра, гіпокамп, перегородка) на рівень інкреторної активності кори надниркових залоз у кроликів породи шиншила.

Для подразнення досліджуваних структур через хронічно вживлені електроди застосований імпульсний струм прямокутної форми. Електричне зруйнування нервових структур здійснювали з допомогою електростимулятора пропусканням постійного струму силою 7—10 ма протягом 20 сек. Положення електродів у головному мозку верифікували нейрогістологічним контролем. Секрецію кортикостероїдів (11-оксикортикостерон у плазмі крові визначали за методом флюорометрії [17].

Проведено 12 експериментів (на п'яти кроликах) по електростимуляції ядер мигдалевидного комплексу з попереднім і наступним визначенням кортикостероїдів у плазмі крові. Стимуляція здійснювалась протягом години через 3—5-хвилинні інтервали залежно від вираженості поведінкової реакції. Заздалегідь визначали поріг

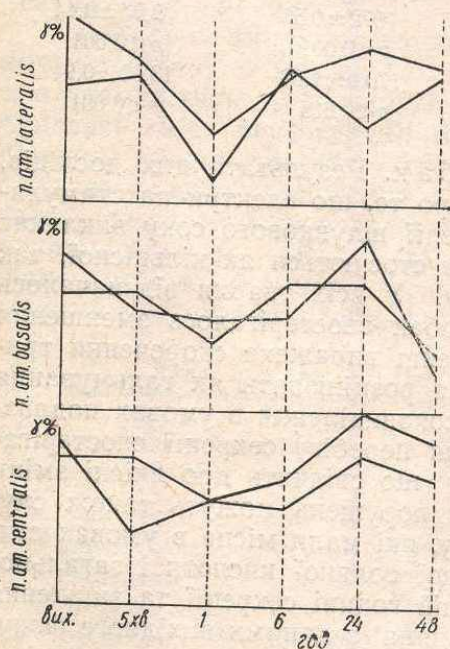


Рис. 3. Динаміка вмісту 11-ОКС у плазмі крові кроликів після стимуляції мигдалини. По вертикалі — вміст 11-ОКС в мкг%, по горизонталі — час взяття проб після стимуляції.

подразнення, після чого провадили стимуляцію надпороговим подразником. Параметри стимуляції: частота 100 гц, тривалість 1—5 мсек, сила струму 0,6—1,5 ма. Протягом години до 80% подразнень викликали поведінкову реакцію типу орієнтувальної, пошукової, умивання та в ряді випадків при дальшому збільшенні сили подразнення (амплітуди) — ярості та епілептиформні реакції. Стимуляції зазнавали латеральне, базальне і центральне ядра мигдалини. В усіх випадках спостерігалось зменшення вмісту 11-ОКС у плазмі після стимуляції: незначне відразу ж після стимуляції і досить виражене — через годину після стимуляції. Потім відбувалось відновлення вихідного рівня кортикостероїдів, і лише в ряді випадків (базальне і центральне ядра мигдалини) відзначалось збільшення кількості 11-ОКС через 24—48 год після стимуляції (рис. 3).

Закінчення

Коротко наведені дані свідчать про те, що емоціональна реакція супроводжується глибокими функціональними зрушеннями в фізіологічних системах організму, які на перший погляд здавалось би не беруть участі в перебігу екстрено виникаючих емоціональних реакцій. Це положення ми намагались проілюструвати на прикладі моторних,

серцевих компонентів, зрушень у динаміці шлункової секреції, в активності кори надниркових залоз і зсідальної системи крові.

У своїх дослідженнях ми виходимо з концепції про багатокомпонентну, поліефективну структуру поведінкових, емоціональних реакцій лімбічного походження. Завдання наших дальших досліджень ми вбачаємо в тому, щоб, виходячи з теорії функціональної системи П. К. Анохіна [1], скласти просторово-часову систему контрольної поведінкової емоціональної реакції. Нарешті, в своїх дослідженнях ми виходимо з положення про те, що провідним нервовим механізмом здійснення емоціональних реакцій є лімбіко-неокортикальні відношення.

Література

1. Анохин П. К.—Биол. и нейрофизиол. условного рефлекса, М., «Медицина», 1968.
2. Бериташвили И. С.—В кн.: Структура и функция архипалеокортекса, Гагрские беседы, М., «Наука», 1968, 5, 11.
3. Богач П. Г., Коваль Л. А.—Бюлл. exper. биол. и мед., 1968, 3, 11.
4. Вальдман А. В.—В кн.: Структурная, функциональная и нейрхим. организация эмоций, Л., «Наука» 1971.
5. Ведяев Ф. П.—Физиол. журн. СССР, 1967, 53, 7, 743.
6. Ведяев Ф. П.—Бюлл. exper. биол. и мед., 1968, 3, 3.
7. Ведяев Ф. П.—Нейрофизиология, 1969, 1, 2, 194.
8. Ведяев Ф. П., Алликметс Л. Х.—Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1966, 2, 5, 480.
9. Воронин Л. Г.—В кн.: Структура и функция архипалеокортекса, Гагрские беседы, М., «Наука», 1968, 5, 181.
10. Гельгорн Э., Лубфбороу Дж.—Эмоции и эмоц. расстройства, М., «Мир», 1966.
11. Граштыян З., Кармаш Г., Андян Л., Верецки Л.—В кн.: Структура и функция архипалеокортекса, Гагрские беседы, М., «Наука», 1968, 5, 159.
12. Дельгадо Х.—Мозг и сознание, М., «Мир», 1971.
13. Ониани Т. Н., Коридзе М. Г., Абзианидзе Е. В. В кн.: Структурная, функциональная и нейрхимич. организация эмоций, Л., «Наука», 1971, 113.
14. Пигарева М. Л.—В кн.: Структурная функциональная и нейрхимич. организация эмоций, Л., «Наука», 1971, 47.
15. Рожанский Н. А.—Очерки по физиол. нервной системы, М., «Медгиз», 1957.
16. Черкес В. А.—В кн.: Структура и функция архипалеокортекса, Гагрские беседы, М., «Наука», 1968, 5, 258.
17. Юдаев Ю. А.—В сб.: Соврем. методы определ. стероидных гормонов в биол. жидкостях, М., 1968, 38.

Надійшла до редакції
7.X 1971 р.

ON A SYSTEM CHARACTER OF EMOTIONAL RESPONSES OF LIMBIC ORIGIN

F. P. Vedyayev

Department of Normal Physiology, Medical Institute, Kharkov

Summary

The data are presented on the effect of electric stimulation of brain limbic formations (claustrum, amygdala, hippocamp) on proceeding of motor and vegetative components in behaviour responses of emotional type.

It is shown that electric stimulation of these formations induces a definite complex of behaviour effects which are accompanied by regular shifts in cardiac activity, blood coagulating system, dynamics of stomach secretion and dynamics of 11-OCS content in blood plasma of rabbits. These responses are considered as components of a single functional system (P. K. Anochin, 1968) of emotional behaviour.