

УДК 612.821.6+612.826

[П. Г. Богач], Н. Е. Макаруч, Г. М. Чайченко

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ БАЗОЛАТЕРАЛЬНОЙ И КОРТИКОМЕДИАЛЬНОЙ ЧАСТЕЙ МИНДАЛИНЫ В ОБЕСПЕЧЕНИИ ПИЩЕВОГО И ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ КРЫС

В ряде работ было высказано предположение о различном значении базолатеральной (БЛМ) и кортикомедиальной (КММ) частей миндалины в организации пищевого и оборонительного поведения животных [8, 10, 11]. Функциональная гетерогенность миндалевидного комплекса (МК) крыс в осуществлении пищевых инструментальных реакций показана достаточно убедительно [2, 3, 5—7, 12, 13]. Однако имеются только единичные работы [15] по изучению роли БЛМ и КММ в обеспечении различных поведенческих реакций.

Целью данной работы было выяснение функционального значения БЛМ и КММ при выработке пищедобывательных и активных оборонительных условных рефлексов у крыс.

Методика исследований

Опыты проведены на 85 белых крысах-самцах массой 300—320 г в начале эксперимента. В первой серии исследований использовано 59 животных: первая группа (15 крыс) — с двусторонним разрушением БЛМ, вторая группа (14 крыс) — с двусторонним разрушением КММ и третья группа (30 крыс) — здоровые интактные крысы. Через 10 дней после электролитического разрушения соответствующих частей МК у животных с разрушенными БЛМ (7 крыс), КММ (9 крыс) и контрольных (15 крыс) выбатывали простой совпадающий условный пищедобывательный рефлекс на звук [2], а у остальных 29 крыс всех трех групп — сложный пищедобывательный рефлекс чередования право- и левосторонних побегов [5].

Во второй серии исследований использовано 26 животных: четвертая группа (9 крыс) — с двусторонним разрушением БЛМ, пятая группа (8 крыс) — с двусторонним разрушением медиальных ядер МК и шестая группа (9 крыс) — контрольные животные. Через 10 дней после разрушения структур МК у крыс четвертой и пятой групп у всех крыс этой серии выбатывали активный оборонительный условный рефлекс избегания болевого воздействия в челночной камере [4].

У крыс всех шести групп до начала выработки условных рефлексов изучали поведенческие реакции в «открытом поле» в двух методических вариантах: в первой серии исследований животных помещали в центр «поля» [1], а во второй серии — во временно отгороженный от остального пространства угол [4] и в обоих случаях регистрировали латентный период начала движения, величину горизонтальной двигательной активности и уровень дефекации.

Количественные показатели у всех крыс каждой группы суммировали и полученные данные использовали для стандартной статистической обработки результатов с учетом критериев Фишера и Стьюдента.

Результаты исследований

Гистологический контроль показал, что у крыс первой и четвертой групп были разрушены преимущественно базальные и латеральные ядра МК (рис. 1а), хотя у некоторых животных были также частично повреждены центральные ядра или грушевидная кора. У крыс второй группы были полностью разрушены медиальное и кортикальное ядра, а в некоторых случаях разрушения захватывали центральное ядро и

периамигдалярную кору (рис. 1 б). У животных пятой группы были разрушены в обоих полушариях только медиальные ядра, а кортикальные ядра и периамигдалярная кора оставались интактными (рис. 1 в).

Межгрупповой дисперсионный анализ основных показателей формирования и упрочения пищедобывательных условных рефлексов показал достоверное отличие между животными с разрушенными БЛМ,



Рис. 1. Морфологический контроль разрушений различных частей миндалины у крыс:

а — базолатеральная, б — кортикомедиальная и в — медиальные ядра. Разрушения показаны стрелками.

КММ и контрольными крысами по скорости выработки условного рефлекса до принятого нами критерия и количеству межсигнальных реакций (табл. 1). Однако если крысы первой группы (с разрушенными БЛМ) достоверно отличались по скорости образования условного рефлекса ($p < 0,05$) и числу межсигнальных реакций ($p < 0,05$) от контрольных животных третьей группы, то отличие крыс второй группы (с разрушенными КММ) от животных третьей группы по скорости образования рефлекса было на границе достоверности ($p = 0,052$), а по числу межсигнальных реакций вторая и третья группы не отличались между собой (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительные данные основных показателей выработки пищедобывательных и оборонительных условных рефлексов у крыс с разрушениями миндалевидного комплекса

Количественные показатели условного рефлекса	Вид рефлекса	После разрушения БЛМ	После разрушения КММ	Контроль	F
Количество сочетаний, необходимых для упрочения рефлекса до принятого критерия	пищедобывательный	14,7±2,05***	37,0±3,55	28,0±2,1	8,6**
	оборонительный	348,9±43,4	156,9±18,8*	304,0±58,75	4,8*
Латентный период реакции при достижении критерия выработки рефлекса	пищедобывательный	3,6±0,6	4,7±0,4	4,35±0,4	1,4
	оборонительный	3,9±0,25***	2,8±0,2	2,8±0,1	10,7**
Количество межсигнальных реакций при достижении критерия выработки рефлекса	пищедобывательный	6,5±1,1*	2,2±0,5	2,7±0,7	6,9**
	оборонительный	10,9±3,1	15,25±7,0	10,4±2,8	0,3

Примечание. *** $p < 0,005$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Изучение динамики образования условного пищедобывательного рефлекса (рис. 2) показало, что у крыс с разрушенными БЛМ были наименьшие, а у животных с разрушенными КММ — наибольшие значения латентного периода условной реакции только во время первых 40 сочетаний раздражителей ($p < 0,01$), а во время остальных 25 сочетаний это различие исчезало.

Для выработки сложного условного пищедобывательного рефлекса чередования побегов крысам с разрушенными БЛМ требовалось $126,25 \pm 18,1$ сочетаний раздражителей для достижения 80 % уровня правильных реакций, что достоверно меньше ($p < 0,05$) по сравнению с животными второй группы ($186,0 \pm 25,0$ сочетаний), тогда как крысы второй (с разрушенными КММ) и третьей контрольной ($171,3 \pm 29,25$ сочетаний) групп практически не отличались между собой по скорости образования этого рефлекса.

Таким образом, наши данные свидетельствуют о наличии двух функционально неоднозначных систем в МК, оказывающих различное влияние на осуществление пищедобывательных условных рефлексов у крыс. Так, разрушение БЛМ вызывает облегчение пищедобывательной активности, т. е. у здоровых интактных крыс эта структура выполняет тормозную роль в пищевом инструментальном поведении. Противоположные изменения после разрушения КММ, т. е. замедление скорости образования условных рефлексов и уменьшение числа межсигнальных реакций, обусловленные функционированием неповрежденной БЛМ, значительно менее выражены, что свидетельствует об определенном доминировании БЛМ в МК при осуществлении пищевого поведения.

Как же будет проявляться эта функциональная неоднозначность МК при реализации активного оборонительного поведения? Дисперсионный анализ основных показателей образования активного условного рефлекса избегания показал, что у крыс пятой группы (с разрушенными медиальными ядрами) наблюдаются достоверные отличия от животных четвертой (с разрушенными БЛМ) и шестой (контрольной) групп по скорости образования ($p < 0,03$) и латентному периоду ($p < 0,003$) уп-

роченной реакции избегания. В то же время достоверных отличий в скорости образования этого рефлекса у крыс четвертой и шестой групп обнаружить не удалось (табл. 1).

Однако изучение динамики образования условного рефлекса избегания у крыс с разрушенными группами ядер МК (рис. 3) показало, что в начальный период формирования этой реакции наблюдается очень

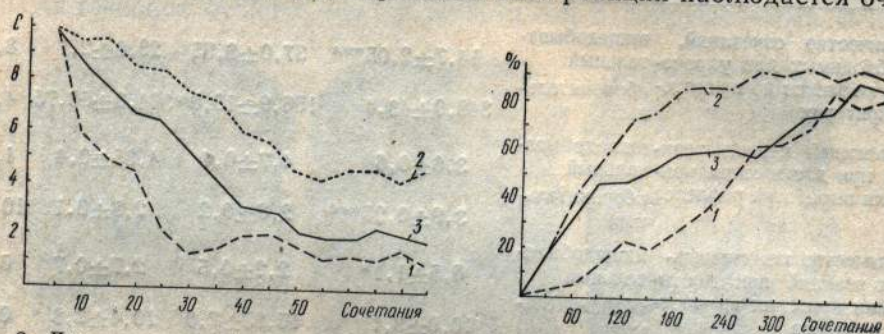


Рис. 2. Динамика выработки условных пищедобывательных рефлексов у крыс с разрушениями базолатеральной (1), кортикомедиальной (2) частей миндаловидной железы и у контрольных животных (3).

По вертикали — латентный период условного рефлекса (с), по горизонтали — число сочетаний условного и безусловного раздражителей.

Рис. 3. Влияние разрушений различных частей миндаловидной железы на динамику выработки условного челюстного рефлекса избегания у крыс.

По вертикали — число условнорефлекторных побегов (в процентах) в сериях из 30 сочетаний; по горизонтали — количество сочетаний раздражителей. Обозначения групп, как на рис. 2.

низкий процент условнорефлекторных побегов у крыс четвертой группы (с разрушенными БЛМ), что связано с резким снижением чувства страха у этих животных.

Об этом свидетельствуют и поведенческие наблюдения за животными в «открытом поле». Так, у крыс четвертой группы был высокий уровень дефекации по сравнению с животными пятой и шестой групп (табл. 2). Напротив, у крыс пятой группы (с разрушенными медиальными ядрами) наблюдались четкие вегетативные реакции, отражающие высокую эмоциональную напряженность (страх): учащенное дыхание, дефекация и уринация при включении условного сигнала оборонительной реакции, а также наибольшее количество ($34,6 \pm 7,4\%$) условных

Таблица 2

Влияние разрушения различных частей миндаловидного комплекса на основные поведенческие показатели крыс в «открытом поле» (данные двух серий исследований)

Поведенческие показатели	Серия	После разрушения БЛМ	После разрушения КММ	Контроль	F
Латентный период начала движения (с)	1	$0,2 \pm 0,13^{***}$	$8,6 \pm 2,4^{***}$	$34,7 \pm 4,9$	$16,0^{**}$
	2	$25,4 \pm 5,9$	$73,0 \pm 9,5$	$77,2 \pm 24,4$	3,5
Величина горизонтальной двигательной активности (количество пересеченных квадратов)	1	$61,1 \pm 4,2^{***}$	$9,4 \pm 2,0^*$	$17,0 \pm 1,9$	$94,0^{**}$
	2	$10,3 \pm 3,1^*$	$1,6 \pm 0,1$	$1,4 \pm 0,5$	$10,0^{**}$
Уровень дефекации (число фекальных болюсов)	1	$1,2 \pm 0,13^{***}$	$2,4 \pm 0,3$	$3,0 \pm 0,6$	3,2
	2	$2,3 \pm 0,4^{***}$	$4,1 \pm 0,3^{**}$	$5,1 \pm 0,15$	$20,8^{**}$

Примечание. $*** p < 0,005$; $** p < 0,01$; $* p < 0,05$.

реакций избегания с коротким (< 2 с) латентным периодом по сравнению с шестой ($14,4 \pm 4,6$ %) и особенно четвертой ($8,4 \pm 1,3$ %) группами при достижении критерия выработки рефлекса.

Таким образом, при образовании активных оборонительных реакций также наблюдается функциональная неоднозначность МК, но противоположного знака, по сравнению с пищевым поведением: у крыс с разрушенными медиальными ядрами при интактной БЛМ условный рефлекс избегания в челночной камере образуется быстрее, чем у контрольных интактных животных, а двустороннее разрушение БЛМ при неповрежденной КММ приводит к значительному замедлению только начального периода выработки активной оборонительной реакции, но не сказывается на общем количестве сочетаний, необходимых для упрочения рефлекса, что свидетельствует об определенном доминировании КММ над БЛМ при осуществлении оборонительного поведения у здоровых интактных крыс.

Обсуждение результатов исследований

Полученные данные привели нас к выводу, что противоположно направленные изменения скорости и динамики образования условных рефлексов у крыс, возникающие в результате разрушения БЛМ или КММ, отражают различное функциональное значение этих структур в организации пищевого и оборонительного поведения.

У интактных крыс КММ относится к возбуждающей, а БЛМ — к тормозной системам мозга, совместно обеспечивающим пищевое поведение. При активном оборонительном поведении функциональное значение этих частей МК у крыс иное: БЛМ облегчает, а КММ — угнетает реакции избегания болевого воздействия в челночной камере.

Оказалось также, что при пищевом поведении функции БЛМ доминируют над КММ и поэтому разрушение КММ при интактной БЛМ мало сказывается на условной пищедобывательной активности крыс, тогда как при оборонительном поведении функции КММ преобладают над БЛМ в деятельности МК и поэтому разрушение БЛМ не влияет на скорость формирования условного рефлекса избегания, хотя и вызывает значительное замедление начальной стадии образования этого рефлекса благодаря резкому снижению чувства страха у этих животных [6].

В литературе нет систематического и полного исследования функций БЛМ и КММ при разных видах поведенческих реакций. Однако в некоторых работах по изучению влияния разрушений МК на инструментальное пищевое поведение крыс в камере Скиннера получены аналогичные с нашими данные. Так, после разрушения латеральной части МК и периамигдаллярной коры у большинства (75 %) крыс происходило увеличение, а после разрушения КММ — уменьшение количества предварительно выработанных пищевых инструментальных реакций [12, 13].

При задержанном (на 20 с) пищевом подкреплении нажатия на рычаг установлен высокий уровень возбуждения у крыс с разрушенными БЛМ и более низкий — у крыс с разрушенными КММ по сравнению с контрольными животными, что проявлялось в различном количестве межсигнальных реакций у животных этих групп [15]. В литературе также имеются данные, что при выработке пассивного условного рефлекса избегания питья у крыс с разрушенными БЛМ этот рефлекс на начальной стадии вырабатывается значительно хуже, чем у контрольных животных и крыс с разрушенными КММ, причем последние

две группы по своим показателям не отличаются друг от друга [15].

Правда, в опытах Пеллегрини [15] не обнаружено облегчающее влияние разрушения БЛМ на пищевое инструментальное поведение в камере Скиннера или аналогичное влияние разрушения КММ на оборонительное поведение, но четко заметна функциональная асимметрия МК при этих видах поведенческих реакций.

В процессе выработки активного рефлекса избегания у крыс прежде всего формируется условная эмоциональная реакция страха [4, 14]. Доказательством эмоциональной напряженности (страха) у крыс пятой и шестой групп в наших опытах являются низкая величина двигательной активности и высокий уровень дефекации в «открытом поле» [16], по сравнению с животными четвертой группы (табл. 2). Это подтверждается и высокой корреляцией между скоростью образования условного оборонительного рефлекса и количеством коротколатентных реакций избегания болевого воздействия у крыс пятой ($r = -0,72$) и шестой ($r = -0,64$) групп по сравнению с животными четвертой групп ($r = -0,15$).

Таким образом, наши данные свидетельствуют о противоположном функциональном значении КММ и БЛМ в организации и осуществлении пищевых и активных оборонительных условных рефлексов, а также показывают значение мотивации страха в осуществлении оборонительного поведения крыс. Эта функциональная гетерогенность МК обусловлена, вероятно, как общим «неспецифическим» (возбуждающим или тормозным) влиянием отдельных популяций нервных клеток в БЛМ и КММ, так и наличием «специфических» нейронов, обеспечивающих конкретные виды поведенческих реакций [9].

P. G. Bogach, N. E. Makarchuk G. M. Chaichenko

FUNCTIONAL SIGNIFICANCE OF BASOLATERAL AND CORTICOMEDIAL AMYGDALA IN REALIZATION OF FEEDING AND AVOIDANCE BEHAVIOUR IN RATS

Summary

Experiments on albino rats with bilateral electrolytic coagulation of the basolateral (BLA) and corticomedial (CMA) amygdala showed that the BLA lesions produced a facilitation and CMA lesions have a small effect on simple and complex alternative feeding conditioned reflexes whereas in avoidance responses the CMA lesions produced a facilitation and BLA lesions caused an inhibition at the initial stage of conditioning only due to decrease of fear in BLA rats.

Department of Human and Animal Physiology,
State University, Kiev

Список литературы

1. Албайне Понс Х. Р., Чайченко Г. М. Влияние разрушения базолатеральной и кортикомедиальной частей миндалины на поведение крыс в «открытом поле». — Физиол. журн., 1980, 26, № 2, с. 261—264.
2. Богач П. Г., Макачук Н. Е., Чайченко Г. М., Албайне Понс Х. Р. Влияние разрушения базолатеральной и кортикомедиальной частей миндалины на осуществление пищедобывательных условных рефлексов крыс. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1979, 29, № 4, с. 762—767.
3. Богач П. Г., Албайне Понс Х. Р., Макачук Н. Е., Чайченко Г. М. О функциональном значении базолатеральной и кортикомедиальной частей миндалевидного комплекса в пищевом и эмоциональном поведении. — Пробл. физиологии гипоталамуса, 1980, вып. 14, с. 9—13.
4. Макачук Н. Е., Богач П. Г., Чайченко Г. М. Влияние разрушения базолатеральной

- части и медиальных ядер миндалевидного комплекса на оборонительные условные рефлексy у крыс.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1981, 31, № 1, с. 78—85.
5. Чайченко Г. М. Вплив руйнування різних частин мигдалевидного комплексу лімбічної системи мозку на поведінкові реакції шурів.— Вісн. Київ. ун-ту. Біологія, 1980, № 22, с. 39—43.
 6. Чайченко Г. М., Макаrchук Н. Е. О роли базолатерального отдела миндалины в осуществлении пищедобывательных условных рефлексов у крыс.— Физиол. журн., 1980, 26, № 2, с. 258—261.
 7. Albaine-Pons J. R., Bogach P. G., Chaichenko G. M., Makarchuk N. E. Functional significance of different amygdalar areas in performance of instrumental conditional alimentary reflexes in rats.— Acta neurobiol. exp., 1980, 40, N 3, p. 625—632.
 8. Fonberg E. Amygdala function within the alimentary system.— Acta neurobiol. exp., 1974, 34, N 3, p. 435—466.
 9. Fonberg E. The motivation changes following hypothalamic and amygdalar lesions and attempt at their treatment.— Нейрофизиология эмоций и цикла бодрствование — сон. 1979, вып. 3, с. 23—48.
 10. Grossman S. P. The role of the amygdala in escape-avoidance behavior.— In: Neurobiology of the amygdala. New York; London, 1972, p. 537—551.
 11. Kaada B. R. Stimulation and regional ablation of the amygdaloid complex with representation.— In: Neurobiology of the amygdala. New York; London, 1972, p. 211—267.
 12. Korscyński R., Fonberg E. Instrumental reactions and food and water intake in medial amygdala rats.— Acta neurobiol. exp., 1976, 36, N 6, p. 667—686.
 13. Korscyński R., Fonberg E. Instrumental alimentary behavior in rats with small lesions in lateral amygdala and periamygdaloid complex.— Acta neurobiol. exp., 1977, 37, N 2, p. 253—259.
 14. Mineka S. The role of fear in theories of avoidance learning, flooding and extinction.— Psychol. Bull., 1979, 86, N 5, p. 985—1010.
 15. Pellegrino L. Amygdaloid lesions and behavioral inhibition in the rat.— J. Comp. Physiol. Psychol., 1968, 65, N 3, p. 483—491.
 16. Williams D., Russell P. A. Open-field behaviour in rats, effects of handling, sex and repeated testing.— Brit. J. Psychol., 1972, 63, N 4, p. 593—596.

Кафедра физиологии человека и животных
Киевского университета

Поступила в редакцию
4.VI 1980 г.