

УДК 612.822.6.001.5+612.821.6

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА РОЛИ ЧЕРНОЙ СУБСТАНЦИИ И БАЗАЛЬНЫХ ГАНГЛИЕВ В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ

А. А. ГАРИБЯН

Условнорефлекторным методом выбора стороны подкрепления изучалось поведение кошек при повреждении черной субстанции, хвостатого ядра, скорлупы и паллидума. Показано, что между указанными структурами существует определенный параллелизм в высшей нервной деятельности.

Ключевые слова: черная субстанция, базальные ганглии, экстрапирамидная система.

На поперечном срезе среднего мозга между основанием (*pes pedunculi*) и покрывкой (*tegmentum*) лежит слой серого вещества, отличающийся темной окраской. Это образование именуют черной субстанцией (*substantia nigra Söemmeringi*). Черная субстанция (ЧС) располагается по всей длине среднего мозга, который у человека немного больше 1 см. У некоторых животных и человека своим фронтальным концом ЧС заходит в субталамическую область, каудально она упирается в мост. В дорзальной части клетки ЧС располагаются теснее, образуя ее компактную зону (*zona compacta*), а в вентральной—более рыхло, образуя ее сетчатую зону (*zona reticulata*). Клетки компактной зоны у человека содержат пигмент меланин, что и придает ЧС черный цвет, в клетках сетчатой зоны пигмента нет. По форме клетки сетчатой зоны похожи на клетки бледного шара. Показано, что пигмент меланин участвует в обмене катехоламинов (допамина) [1, 7]. Известно также, что ЧС содержит гамма-аминомасляную кислоту, которая обнаруживается в крупных синаптических бутонах, контактирующих с телами клеток ЧС. Эти окончания являются терминалями стрионигральных аксонов [1]. Однако есть основание полагать, что некоторое количество окончаний, содержащих гамма-аминомасляную кислоту, принадлежит паллидонигральным волокнам [12]. Помимо этого, в ЧС обнаружены серотонин, допамин, ацетилхолин, холинацетилаза, а также железо [11].

Афферентами и эфферентами ЧС тесно связана со структурами стриопаллидарной системы, с корой головного мозга и другими подкорковыми образованиями [1, 2, 5, 10]. Предполагается также, что она имеет нисходящие пути, оказывающие влияние на спинной мозг [1, 10]. Наличие этих путей указывает на то, что ЧС оказывает физиологическое действие на многие образования мозга. Большинство исследователей считает, что через структуры базальных ганглиев она оказывает влияние на движения и мышечный тонус.

Третьяков [13] первый показал определенную связь между степенью дегенерации ЧС и выраженностью паркинсонического синдрома.

Учитывая, что ЧС тесно связана с базальными ганглиями (хвостатое ядро, скорлупа и паллидум), мы пытались выяснить, существует ли параллелизм в функциях отмеченных глубинных структур мозга в отношении условнорефлекторной деятельности.

Материал и методика. Спыты проводились на 117-ти половозрелых кошках. У части из них повреждение глубинных структур мозга производили после выработки условных рефлексов, у другой части—до нее. Сущность методики выработки условных рефлексов заключалась в том, что на один сигнал животные подходили к левой кормушке и нажимом на педаль автоматически получали пищу, а на другой—к правой [4]. После выработки условных рефлексов и достижения 100%-ной четкой реакции на все искусственные сигналы производилось разрушение изучаемых структур электрически под лембурталовым наркозом (40 мг/кг внутривенно). Прожигание изучаемых структур производилось по координатам атласа мозга кошки в 2-х или 3-х точках. Сила тока—5—8 мА, продолжительность—1—1,5 мин. По завершении опытов животные забивались, и мозг каждого из них подвергался морфологической верификации, полученные данные обрабатывались статистически. Повреждение ЧС производилось у 32-х половозрелых кошек, у половины из них после четкого выполнения условных рефлексов, у остальных—до выработки их, а на 8—10 день, когда проходили острые послеоперационные явления, осуществлялась выработка условных рефлексов. Повреждение производилось только в 2-х точках с каждой стороны. Но несмотря на это, 50% животных гибли. В настоящей работе приводятся данные, полученные на уцелевших животных. Нужно отметить, что у всех животных производилось неполное билатеральное повреждение ЧС (рис.).

Результаты и обсуждение. Повреждение черной субстанции приводило к тому, что у животных повышался мышечный тонус, наблюдались гипо- или акинезия, отказ от пищи и воды. На 3-й день кошки делали попытку встать и ходить, однако часто падали, совершали круговые движения. Только на 5—10-й день после операции, когда животные самостоятельно ели, пили и двигались, мы начинали опыты по условным рефлексам. Было установлено, что если до операции кошки в 100% случаев правильно выбирали сторону подкрепления, то после одностороннего разрушения ЧС требовалось до 15-ти сочетаний для восстановления условных двигательных рефлексов. Последние осуществлялись с точностью, равной $79 \pm 1,2\%$. Латентный период до операции составлял $3 \pm 0,2$ сек, а после операции— $4,3 \pm 0,32$ сек. При разрушении ЧС второй стороны большинство животных погибло и только у оставшихся в живых 4 кошек удалось восстановить условные рефлексы после 40 сочетаний. Точности их выполнения при этом составляла $52 \pm 2,5\%$, а латентный период колебался в пределах $6,6 \pm 0,28$ сек.

После предварительного одностороннего разрушения ЧС требовалось до 130-ти сочетаний для выработки условного рефлекса выбора стороны подкрепления, т. е. в 3 раза больше, чем у интактных кошек. Латентный период в среднем составлял 7,6—7,8 сек, а правильность выбора стороны подкрепления—68% ($P < 0,01$).

После операции на второй стороне и в этой группе имел место большой падеж животных. И только у одной выжившей кошки на 91—100-ом применении условного сигнала удалось восстановить реакцию выбора стороны подкрепления, которая осуществлялась с точностью до 43%, а латентный период равнялся 9,8—10,3 сек.

Таким образом, повреждение ЧС приводило как к удлинению латентного периода условных реакций, так и к снижению процента пра-

вильности выбора стороны подкрепления. Сразу же отметим, что это не связано с деструкцией мозговой ткани как таковой, так как билатеральное повреждение красного ядра очень кратковременно или вовсе не нарушает выработанных условных рефлексов [3, 6]. Можно было предположить, что повреждение ЧС либо само по себе влияло на выс-

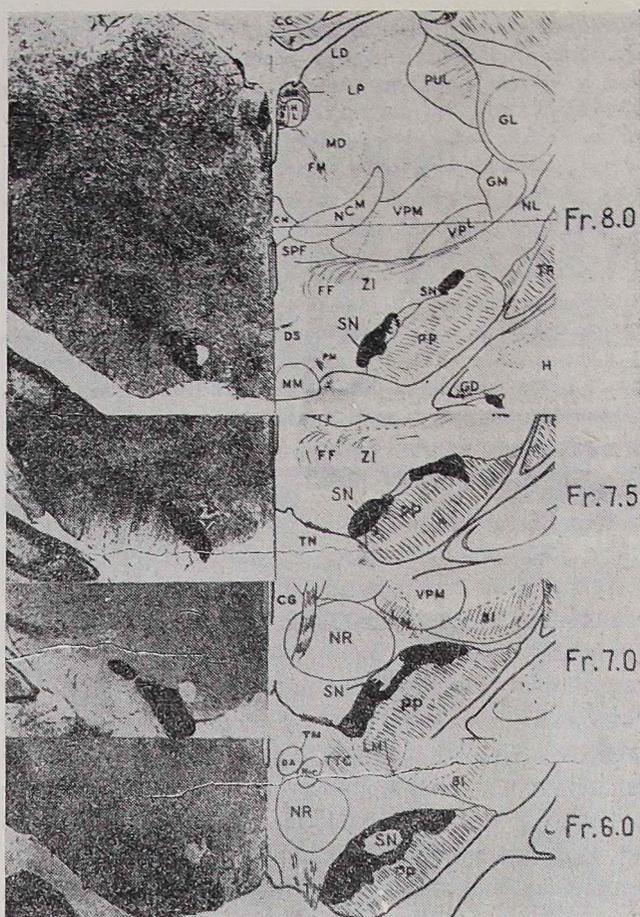


Рис. Кошка № 11. Пример типичного билатерального повреждения ЧС (закрашено в черный цвет). FF—поля Фореля, MM—мамиллярные тела, NR—красное ядро, PP—ножки мозга, SN—черная субстанция, ZI—неопределенная зона.

шую нервную деятельность, либо наблюдаемые изменения обуславливались выпадением функции nigrostriарных путей (допаминэргические афференты от ЧС к структурам неостриатума). Известно, что повреждение ЧС приводит к ригидности и гиперактивности мышц, сопровождающихся падением уровня допамина в полосатом теле [1]. Иными словами, хвостатое ядро и скорлупа выходят из-под тормозящего контроля ЧС. Результатом этого «феномена высвобождения» [9] является гиперактивность этих структур, приводящая к гипокинезу и ригидности мышц. Можно полагать, что это и приводит к соответствующим нарушениям в высшей нервной деятельности. Если это до-

нарушение верно, то повреждение структур неостриатума должно вызывать нарушения, подобные тем, которые мы наблюдаем при деструкции ЧС.

Опыты показывают, что билатеральное повреждение головки хвостатого ядра приводит к гиперактивности, которая выражается в том, что обученные кошки в камере условных рефлексов перебегают от левой кормушки к правой и наоборот безотносительно к действию условного сигнала (маятникообразные движения по Шумиловой). При повреждении же тела хвостатого ядра, скорлупы и паллидума у кошек наблюдалось угнетение двигательной активности, отказ от еды и воды. Однако через 5—8 дней эти нарушения частично восстанавливались у животных с повреждением как головки хвостатого ядра, так и его тела и скорлупы.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что повреждение структур неостриатума по-разному сказывается на двигательных реакциях, поэтому нет оснований думать, что нарушения последних обусловлены выпадением нигростриарных путей. Что же касается высшей нервной деятельности, то животные с билатеральным повреждением головки хвостатого ядра допускали много ошибок в выборе стороны подкрепления, процент правильности ответов в среднем составлял $56,3 \pm 1,17$ ($P < 0,01$) против $97,85 \pm 0,4\%$ у интактных животных. Наблюдалось удлинение латентного периода: если до операции он равнялся $2,7 \pm 0,16$ на звонок и $2,35 \pm 0,11$ сек на метроном, то после операции эти показатели в среднем достигали $3,65 \pm 0,26$ и $3,48 \pm 0,27$ сек соответственно.

При выработке условных рефлексов после билатерального повреждения головки хвостатого ядра для образования инструментальных реакций приходилось применять в три раза больше условных сигналов. При этом наблюдалось резкое удлинение латентного периода, а правильность выбора стороны подкрепления достигала только 67,3%.

В случае повреждений тела хвостатого ядра выбор стороны подкрепления составлял в среднем $50,3 \pm 1,1\%$, тогда как до операции он равнялся $97,85 \pm 0,4\%$, латентный период реакции с $2,7 \pm 0,16$ сек на звонок и $2,35 \pm 0,11$ сек на метроном увеличивался и достигал $6,66 \pm 0,29$ и $3,34 \pm 0,30$ сек соответственно.

При предварительном повреждении тела хвостатого ядра для образования условных рефлексов выбора стороны подкрепления требовалось в 4 раза больше сочетаний, чем при работе с интактными животными. Только в $51,6 \pm 0,81\%$ случаев животные правильно реагировали на условные раздражители. Латентный период инструментальной реакции был в 2—3 раза больше, чем до операции.

После билатерального разрушения паллидума и скорлупы животные только в 60—70% случаев правильно выбирали сторону подкрепления, вдвое увеличивался латентный период условных реакций, вдвое замедлялась выработка условных рефлексов.

Таким образом, несмотря на различный характер двигательных нарушений, условные рефлексы у животных изменялись однотипно при повреждении как головки и тела хвостатого ядра, так и скорлупы. Мы

склонны думать, что эти нарушения в высшей нервной деятельности носят самостоятельный характер и целиком не обусловлены нарушением нигростриарных связей. Об этом свидетельствуют неодинаковость двигательных нарушений при повреждениях структур, входящих в неостриатум, различия в синтезе катехоламинов в процессе формирования и осуществления условных рефлексов в стриатуме и ЧС [8].

Думается, что нарушения в высшей нервной деятельности при повреждении ЧС и структур неостриатума (хвостатого ядра и скорлупы) обусловлены нарушением отбора сенсорной информации, ее сличения с таковой, хранящейся в аппарате памяти, и их интеграции в стадии афферентного синтеза и принятия решения, когда от животного требуется переход от автоматизированных реакций к целенаправленным в экстренно изменившейся ситуации.

Институт зоологии АН Армянской ССР

Поступило 15.IX 1982 г.

ԿԵՆԴՐԱՆԻՆԵՐԻ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՅԼԵԿՏՐ ԳՈՐԾՈՒՆՆՈՒԹՅՈՒՆՈՒՄ ՍԵՎ
ՆՅՈՒԹԻ ԵՎ ԲԱԶԱԼ ՆՅԱՐԴԱԶԱՆԳՈՒՅՅԵՆԵՐԻ ԴԵՐԻ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ
ԳՆԱՀԱՏԱԿԱՆԸ

Ա. Ա. ԴԱՐԻԲՅԱՆ

Ամրապնդման կողմի ընտրության պայմանական ռեֆլեկտոր մեթոդով ուսումնասիրվել է կատուների վարքը՝ սև նյուրթի, պոչավոր կորիզի, կեղևի և պալլիդումի վնասման դեպքում:

Յույց է տրվել, որ նշված կառուցվածքները բարձրագույն նյարդային գործունեությունում հանդես են գալիս որոշակի նմանություններ:

COMPARATIVE EVALUATION OF THE ROLE OF SUBSTANTIA
NIGRA AND BASAL GANGLIA IN THE CONDITIONED REFLEX
ACTIVITY OF ANIMALS

A. A. GARIBIAN

The conditioned reflex method of the choice of reinforcement side has been used to study the cat's behaviour after the damage to the substantia nigra, nucleus caudatus, putamen and pallidum.

It has been shown that all the above-mentioned structures of the brain have similar action in the highest nervous activity.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Арушанян Э. Б. Успехи физиолог. наук, 10, 2, 45—72, 1979.
2. Баяндуров В. Н. Биолог. ж. Армении, 28, 11, 83—85, 1975.
3. Гамбарян Л. С., Мадатова И. Р., Гарибян А. А., Коваль И. Н., Саркисов Г. Т. Журн. высш. нервн. деят., 29, 4, 684—691, 1979.
4. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Журн. высш. нервн. деят., 22, 3, 435—442, 1972.
5. Гринштейн А. М. Пути и центры нервной системы. М., 1946.
6. Мадатова И. Р. В кн.: Физиологические механизмы движений, 212—217, Ереван, 1978.

7. Cenn E. K. История развития нервной системы позвоночных, М., 1959.
8. Суворов Н. Ф., Саульская Н. Б., Чизилева О. Г. Журн. высш. нервн. деят., 32, 2, 276—283, 1982.
9. Arbuthnot G. W. J. *Physiol.*, 239, 121P—122P, 1974.
10. Jung R., Hassler R. In: *Handbook of Physiology*. Sect. Neurophysiology. 2, 863—927, Washington, 1960.
11. Kahle N., Leonardt H., Platzer W. *Colour Atlas and Textbook of Human Anatomy. Nervous System and Sensory Organs*. Chicago and London, 1978.
12. McGeer P. L., Fibiger H. C., Maler L., Hattory T., McGeer E. G. *Advances Neurol.*, 5, 123—138, 1973.
13. Tretiakoff C. A. *Contribution a l'etude de l'anatomie pathologique, du locus niger, de Soemmering avec quelques deductions a la pathogenie des troubles du tonus musculaire et de la maladie de Parkinson*. Paris, 1919.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVI, № 5, 1983

УДК 663.227/479.25

ԽԵՐԵՍ ԳԻՆՈՒ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ԵՎ ՏԵՆՆՈՒՂՈՒԿԱԿԱՆ ՊՐՈՑԵՍՆԵՐԻ ԿԱՏԱՐԵԼԱԳՈՐԾՈՒՄԸ

Ա. Մ. ՍԱՄՎԵԼՅԱՆ

Հոդվածում շարադրված են խերես գինու հակիրճ պատմության, տեխնոլոգիայի, կենսաբիմիայի և միկրոբիոլոգիայի հարցերը: Գիտահետազոտական աշխատանքներով պարզված է տակառի կաղնու փափուկ դերը գինու խերեսացման պրոցեսներում, շաքարասնկերի ավտոլիզաների օգտագործումը խերես գինու ստացման հոսքային տեխնոլոգիայում:

Բանալի բառեր. խերես, գինի, ավտոլիզատ, տեխնոլոգիա:

Հայկական գինիների տարատեսակների շարքում հատուկ տեղ են զբաղեցնում խերես տեսակի գինիներ «Աշտարակը» և «Բյուրականը», որոնք բազմիցս բարձր պարզեցման են արժանացել թե՛ միութենական և թե՛ միջազգային ամենահեղինակալոր մրցույթ-համաժողովներում: Այդ գինիների բարձր որակը, անկասկած, կապված է ինչպես նրանց հումք հանդիսացող խաղողի Ոսկեհատ սորտի, այնպես էլ գինու պատրաստման տեխնոլոգիայի հետ:

Խերես գինին իր համաշխարհային համբավը ձեռք է բերել Իսպանիայի հարավ-արևելյան Անդալուզիայի Կոդրես նահանգի Խերես-Դե-լա Յրոնտերիա քաղաքից, երբ XVIII դարի 2-րդ կեսից անգլիացի գինեվաճառները սկսեցին այն արտահանել դեպի համաշխարհային շուկա: Շուտով այդ գինին սպառող երկրները շատացան, իսկ գինեվաճառ կոմերսանտները գնալով հարստանում էին և ընդարձակում իրենց շահույթի ուղիները: Դեռ ավելին, գինին արտահանելիս հաճախ այն կիսով չափ նոսրացնում էին ջրով, ապա թնդեցնում մինչև կոնդիցիան և վաճառում որպես խերես: Խերես գինին տեղ է գտել նաև աշխարհահռչակ որոշ գրողների ստեղծագործություններում, այսպես, օրինակ, Շեքսպիրի «Հենրիխ 4-րդ» ողբերգությունում Ֆրաստերի կողմից խերեսը ներկայացվում է որպես մարդու ուղեղը թարմացնող, միտքը կենտրոնացնող, քաջություն ներշնչող խմիչք: Խերես գինու գիտակ Բլաուբերգի կարծիքով