

УДК 612.821.6+612.822.2

ПОДКОРКОВЫЕ СТРУКТУРЫ МОЗГА В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

А. А. ГАРИБЯН

На кошках и белых крысах показано, что такие мозговые формации, как архи-палео- и неостриатум, поля Фореля, черная субстанция, субталамническое тело Люиса и гиппокамп, которые у низших позвоночных образуют передний мозг и участвуют в высших интегративных функциях, у высокоорганизованных позвоночных не утрачивают своих первоначальных функций и вместе с корой больших полушарий участвуют в целенаправленном поведении в экстренно сложившихся ситуациях.

Ключевые слова: глубинные структуры мозга, базальные ганглии, эволюционное развитие.

Тен-Кате и Ван-Герк [2] показали, что у декортицированных животных удается выработать условные пищевые рефлексы.

Беленков [2], подробно исследовавший этот вопрос, пришел к выводу, что у декортицированных кошек можно выработать как оборонительные, так и пищевые положительные и отрицательные условные рефлексы на различные звуковые и световые раздражители. Иначе говоря, было показано, что структуры, оставшиеся после удаления новой коры, участвуют в высшей нервной деятельности.

Однако приведенные данные были получены косвенным образом. В связи с этим перед нами стояла задача в прямых опытах определить роль и удельное значение этих образований в адаптивном поведении животных.

С внедрением в экспериментальную практику стереотаксического метода исследователь получил возможность изучить роль и удельное значение многих образований, относимых к глубинным структурам мозга (хвостатого ядра, скорлупы, паллидума, тела Люиса, полей Фореля, черной субстанции, амигдалы, гиппокампа).

Материал и методика. Опыты проводились на половозрелых кошках и белых крысах. У кошек вырабатывались условные рефлексы на натуральный и искусственные пищевые раздражители. Натуральный рефлекс выражался в том, что на сигнал (вид мяса) кошки подходили к педали, находящейся внутри камеры, и нажимали на нее. Затем, протянув лапу через открывшееся окошко, захватывали мясо [7].

Условные рефлексы на искусственные раздражители вырабатывались следующим образом. Кошка помещалась в камеру, в стены которой слева и справа были вмонтированы кормушки с соответствующими педалями. Кошки обучались на один сигнал подбегать к левой педали и нажимать на нее, автоматически получая пищу из кормушки, а на другой—к правой [3, 7]. Только при правильном выборе стороны кормушка срабатывала, и кошка получала пищу.

Белые крысы обучались преодолевать три шторки, расположенные на одинаковых расстояниях друг от друга. За последней они получали пищу. На первой шторке имелось изображение треугольника, на второй—креста, а на третьей—квадрата. Когда белые крысы научились последовательно преодолевать все три шторки, создава-

лась новая ситуация: одновременно им предъявлялись все три шторки с изображением треугольника, креста и квадрата.

Большинство крыс выбирали шторку с изображением квадрата, за которой непосредственно находилась пища. У остальных приходилось вырабатывать подобную реакцию дополнительной тренировкой.

Когда кошки и крысы в 100% случаев правильно реагировали на сигналы, у них стереотаксически разрушалась та или иная глубинная структура мозга (током 4—5 мА, 1,0—1,5 мин). Результаты исследования верифицировались морфологически и обрабатывались статистически.

Результаты и обсуждение. Повреждение паллидума, полей Фореля, люнсова тела, черной субстанции и амигдалы [3, 6, 7, 11, 13] приводило к адинамии и афагии, невозможности ходить и к исчезновению условных рефлексов. Однако отмеченная скованность, арефлексия и адинамия проходили в первые послеоперационные 7—10 дней [3, 7]. Было показано, что если полностью билатерально разрушен паллидум, то у кошек исчезают ранее выработанные и не вырабатываются новые условные рефлексы [7]. Иначе говоря, паллидум принимает участие в формирующем [10] условнорефлекторную деятельность механизме. Аналогичная картина наблюдалась и в случае полного билатерального разрушения полей Фореля, люнсова тела, черной субстанции и скорлупы.

Полное функциональное выключение бледного шара хлористым калием также приводило к выпадению условных рефлексов. Более того, если в таламусе и коре головного мозга регистрировать вызванные потенциалы на раздражение кожи и на этом фоне выключить паллидум введением в него хлористого калия, то уже на второй минуте полностью будут подавлены корковые вызванные потенциалы [7]. Показано [7] также, что паллидум оказывает на кору головного мозга как возбуждающее, так и тормозное влияние.

Билатеральное неполное разрушение паллидума приводило к временному выпадению как натуральных, так и искусственных условных рефлексов [7]. Через 6—8 дней у кошек появлялись натуральные условные рефлексы, а затем восстанавливались и искусственные. Однако в отличие от дооперационного периода животные не могли в 100% случаев правильно выбрать ни сторону подкрепления (кошки), ни оптимальный оптический сигнал — квадрат (крысы). Кошки только в 65—70% случаев правильно выбирали сторону подкрепления, в остальных пробах ошибались, а крысы вели себя так, словно их не обучали выбору оптимального сигнала [7]. Они «забывали», что оптимальным зрительным сигналом является шторка с квадратом.

Такая же закономерность наблюдалась в случае повреждения полей Фореля, черной субстанции и скорлупы.

При повреждении головки хвостатого ядра и неполном разрушении гиппокампа [4, 7] у животных появлялась гиперактивность и повышение исследовательского рефлекса. Когда такие животные помещались в экспериментальную камеру, у них появлялись маятникообразные движения — побежка от одной кормушки к другой. В конце второй недели, когда уменьшалась гиперактивность, у животных восстанавливались условные рефлексы выбора стороны подкрепления [4, 7]. Однако в последнем случае только в 60—70% случаев кошки правильно выбирали сторону под-

крепления, а крысы — оптические сигналы. Аналогичные явления наблюдались при частичной деструкции амигдалы. Однако в этом случае наряду с нарушением в сфере мотивационно-эмоциональных форм поведения изменялись также условные рефлексы с выбором стороны подкрепления [3].

В отличие от этих структур повреждение красного ядра приводило лишь к нарушению двигательных реакций [5].

Как понять наши факты?

Прежде всего можно сказать, что полученные нами результаты являются специфическими, так как они не проявляются при повреждении красного ядра. Во всех остальных случаях билатеральное повреждение глубинных структур мозга приводит к тому, что восстановившиеся рефлексы четко проявляются, но нарушается выбор стороны подкрепления, т. е. осуществляемые нами повреждения не приводят к исчезновению пищевой мотивации.

В наших опытах условные сигналы несут в себе двойкую информацию. Одна из них является общей и распознается животными без затруднений. Это та половина сигнала, которая информирует животное о пище. На все сигналы кошки дают пищевую реакцию. Вторая половина информации отличает сигналы друг от друга, и она связана или с левой, или с правой кормушкой. Но так как сигналы подаются в случайной последовательности, то животным приходится каждый раз определять, дан ли правосторонний или левосторонний сигнал. Это они могут сделать путем экстренного сличения информации (мотивационное возбуждение, обстановочные раздражители, пусковой сигнал) с таковой, хранящейся в аппарате памяти животного, и их интеграции для программирования адекватного поведения. И мы видим, что во всех случаях животные не только долго «думают» (удлинение латентного периода вдвое), но и в 30—40% случаев ошибаются в выборе стороны подкрепления. Этот механизм, который мы именуем оперативной памятью, оказывается нарушенным у животных с поврежденными глубинными структурами мозга [3, 7].

Таким образом, если до наших исследований было показано, что глубинные структуры мозга оказывают формирующее и модулирующее действие на условнорефлекторную деятельность [10], то нами обнаружено, что к этим двум механизмам нужно прибавить еще третий [7]. Мы установили, что глубинные структуры мозга участвуют и в оперативной памяти, понимая под последней такую деятельность, которая направлена на отбор сенсорной информации, поиск и сличение с таковой, хранящейся в аппарате памяти, и их интеграцию в стадии афферентного синтеза [3, 4, 6, 7].

Известно [7, 8], что у низших позвоночных (рыбы, рептилии, насекомоядные, птицы) передний мозг состоит из нео-, архи-, палеостриатума и архи- и палескортекса. Они играют ведущую роль в сенсорной, моторной и условнорефлекторной регуляции поведения низших животных, так как коры у них нет или она развита очень слабо.

У высших позвоночных появляется кора головного мозга, к которой переходят все высшие функции. Л. А. Орбели [9 стр. 211] пишет:

«В настоящей конструкции нервной системы и в нынешнем функционировании ее мы усматриваем одновременно присутствие элементов, которые относятся к совершенно различным эпохам существования жизни организмов».

Рассматривая под этим углом зрения роль глубинных структур в условнорефлекторной деятельности, можно прийти к заключению, что у высших позвоночных, у которых хорошо развита кора больших полушарий, глубинные структуры не утрачивают своих первоначальных функций и вместе с корой участвуют в организации условнорефлекторного поведения. В этом проявляется общепсихологическая эволюционная закономерность [7].

Институт зоологии АН Армянской ССР

Поступило 28.XII 1982 г.

ՈՒՂԵՂԻ ԵՆԹԱԿԵՂԵՎԱՅԻՆ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔՆԵՐԸ ԿԵՆԴԱՆԻՆԵՐԻ ԷՎՈԼՅՈՒՑԻՑԻՈՆ ԶԱՐԳԱՅՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍՈՒՄ

Ա. Ա. ԳԱՐԻԲՅԱՆ

Կատունների և սպիտակ առնետների վրա կատարված փորձերով ցույց է տրվում, որ ուղեղային այնպիսի գոյացություններ, ինչպիսիք են արխի-, պալեո- և նեոստրիատումը, ֆորելի դաշտերը, սև սուբստանցիան, Լյուիսի սուբթալամիկ մարմինը և հիպոկամպը, որոնք ցածրակարգ ողնաշարավորների մոտ կազմում են առջևի ուղեղը և մասնակցում են բարձրագույն ինտեգրատիվ ֆունկցիաներին, բարձրակարգ ողնաշարավորների մոտ չեն կորցնում իրենց նախնական ֆունկցիաները և մեծ կիսագնդերի կեղևի հետ միասին մասնակցում են նպատակամղված վարքի իրագործմանը՝ ճեպով ստեղծված իրավիճակներում:

SUBCORTICAL STRUCTURES OF THE BRAIN IN THE PROCESS OF EVOLUTIONAL DEVELOPMENT OF ANIMALS

A. A. GARIBIAN

It has been shown on cats and white rats that such brain structures as archi-, paleo- and neostriatum, Forel fields, substantia nigra, Lyuls body and hippocampus, which form the forebrain of the lowest vertebrate animals and take part in the highest integrative functions, at the same time they do not lose their initial functions related to the highest vertebrates and take part in the formation of purposeful behaviour in quickly-changing situations together with the cortex of big hemispheres.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Арушанян Э. Б., Отеллин В. А. Хвостатое ядро. Л., 1975.
2. Беленков Н. Ю. Условный рефлекс и подкорковые образования. М., 1965.
3. Гамбарян Л. С., Казарян Г. М., Гарибян А. А. Амигдала. Ереван, 1981.
4. Гамбарян Л. С., Коваль И. Н. Гиппокамп. Ереван, 1973.
5. Гамбарян Л. С., Мидотова И. Р., Гарибян А. А., Коваль И. Н., Саркисов Г. Т. Журн. высш. нервн. деят., 29, 4, 684—691, 1979.

6. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Коваль И. Н., Мадатова И. Р., Геворкян К. Н., Ходжаянц Н. Ю. Журн. высш. нервн. деят., 33, 2, 1247—1254, 1982.
7. Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Поведение и базальные ганглии. Ереван, 1982.
8. Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976.
9. Орбели Л. А. Избр. тр. I. Вопросы эволюционной физиологии. М.—Л., 1961.
10. Суворов Н. Ф. Стриопаллидарная система. 3—13, Л., 1973.
11. Черкес В. А. Передний мозг и элементы поведения. Киев, 1978.
12. Ten Cate J., Van Gerk A. Arch. neerl. Physiol., 18, 337, 1933.
13. Rosvold H. E. Acta neurobiol. exp. (Warszawa), 32, 2, 439—450, 1972.

«Биолог. жс. Армении», т. XXXVI, № 8, 1983

УДК 631.465

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ ГУМУСОВЫХ ПРЕПАРАТОВ

С. А. АБРАМЯН, А. Ш. ГАЛСТЯН

Предложены методы определения активности некоторых ферментов—гидролаз и оксидоредуктаз гумусовых препаратов, выделенных из различных типов почв. Рекомендованы подходы при изучении биокаталитических свойств гумусовых препаратов почв.

Ключевые слова: гумусовые препараты, ферментативная активность.

В почве как биологическом объекте содержатся различные экзо- и эндоферменты, источником которых являются растения, микроорганизмы и почвенная фауна. Ферменты, выделяемые в почву, в результате иммобилизации почвенными частицами, в основном неорганическими, органическими и органо-минеральными коллоидами, долгое время сохраняют свою активность [1, 2, 5, 10, 11, 14]. Они осуществляют каталитические реакции — разложение и синтез органических веществ, миграцию химических соединений, мобилизацию питательных элементов и микробиологические процессы. Активность ферментов почв зависит от их биогенности, содержания органического вещества, механического состава, физико-химических свойств, а также от природных и антропогенных факторов [3, 8, 9, 12, 13].

Изучение ферментативной активности гуминовых и фульвокислот (ГК, ФК) имеет важное значение для познания сущности иммобилизации ферментов в почве. Как известно, присутствие свободных и иммобилизованных ферментов обнаруживается по течению катализируемых ими реакций. Относительное количество фермента пропорционально скорости реакции, поэтому в основе методики определения активности ферментов гумусовых препаратов лежит измерение ее скорости, по которой судят об изменении концентрации субстрата во времени. В основу определения активности ферментов гумусовых препаратов были поло-