

УДК 612.821.6

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РАЗНОРОДНОСТЬ ОТДЕЛЬНЫХ ЧЛЕНИКОВ БЛЕДНОГО ШАРА

Ж. С. САРКИСЯН

Изучалась роль отдельных сегментов бледного шара в интегративной деятельности мозга. Показано, что в функциональном отношении бледный шар также является гетерогенным образованием.

*Ключевые слова:* бледный шар, медиальный и латеральный членики, условный рефлекс.

Как известно, условный рефлекс является результатом интегративной деятельности многих структур головного мозга, и все они вместе рассматриваются как единая функциональная система, которая регулирует и осуществляет поведенческие акты [1].

Однако вопрос о роли отдельных звеньев этой системы до сих пор до конца не решен. В последнее время особенно возрос интерес к вопросу о функциональном значении структур стрипаллидарной системы, в том числе и бледного шара.

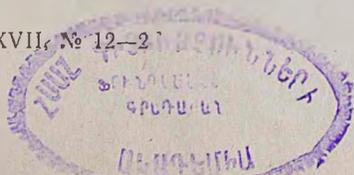
По мнению многих исследователей, у всех млекопитающих бледный шар состоит из отдельных члеников — внутреннего, или энтопедункулярного ядра, которое происходит из межзачаточного мозга, и наружного, или собственного бледного шара, образующегося из конечного мозга и считающегося более новым образованием [7, 9, 14]. Еще Папец [16], анализируя все данные о развитии бледного шара, рассматривал оба его членика как индивидуальные образования. Старые клиницисты также обращали внимание на то, что симптомокомплексы, возникающие при поражении того или другого членика бледного шара, разные [5, 6, 14].

Использование различных методов исследования (электролитического, прямой стимуляции, регистрации электрической активности бледного шара в хронических опытах) позволило получить большое количество данных, свидетельствующих об участии бледного шара как в процессах формирования и осуществления условных рефлексов, так и в механизмах оперативной памяти [2, 4, 8—10].

Данное исследование было предпринято с целью выявления степени участия различных отделов бледного шара в этих процессах.

*Материал и методика.* Опыты были поставлены на 20-ти половозрелых кошках массой 2,5—3,0 кг. Использовались метод условных рефлексов при деструкции и прямой стимуляции паллидума и метод вызванных потенциалов.

В первой серии опытов изучалось влияние повреждения отдельных частей бледного шара на формирование и осуществление условных рефлексов. При этом применялась ранее описанная нами методика выбора стороны подкрепления [2]. Электрокоагуляция производилась по стереотаксическим координатам атласа кошки [12].



Во второй серии изучалось влияние прямой стимуляции разных участков бледного шара на условные пищевые двигательные рефлексы, которые выражались в том, что кошки на условный сигнал (звонок) нажимали на педаль для автоматического получения кусочка мяса. Электростимуляция производилась при помощи биполярных стальных электродов, вживленных в латеральный и медиальный членики бледного шара. Частота тока при низкочастотной стимуляции составляла 5—8 Гц, при высокочастотной—30—50 Гц. Длительность импульсов—0,5 мс, время—10—20 с. Напряжение тока в разных опытах колебалось в пределах 3—10 в. Опыты с раздражением производились не чаще одного раза в неделю.

В третьей серии у животных в условиях острого опыта по методике вызывания потенциалов изучались функциональные связи наружного и внутреннего члеников паллидума с лобными долями коры. Опыты проводились под хлоралозо-небуталовым наркозом (40 и 30 мг/кг соответственно). Для раздражения отдельных участков бледного шара вживлялись биполярные никромовые электроды с межполюсным расстоянием 0,5 мм. Стимуляция осуществлялась одиночными прямоугольными импульсами и с разной частотой, длительностью 0,5 мс, напряжением от 3 до 10 в. Ответные ответы производились при помощи одного из вживленных электродов монополярно, интактный электрод вживался в лобную кору.

Электрическое раздражение лобной области коры производилось серебряными биполярными электродами, а регистрация вызванных ответов—монополярно шариковыми серебряными электродами. По окончании опытов кошки забивались и верифицировались места раздражения и разрушения.

Результаты исследований обрабатывались статистически.

*Результаты и обсуждение.* В первой серии опытов животные были разделены на 2 группы: у первой группы животных после выработки условных рефлексов производили электрокоагуляцию медиального членика, а у второй—наружного. У всех кошек в первые послеоперационные дни наблюдались двигательные расстройства в виде малоподвижности, скованности движений, застывания на месте, отмечалось расползание или перекрещивание лап. Однако у первой группы эти явления были более выраженными и длились дольше (16—17 дней), чем у второй (8—10 дней).

Условный рефлекс выбора стороны подкрепления отсутствовал у животных обеих групп. Для его восстановления животным первой группы потребовалось  $27 \pm 1,6$  дополнительных проб, второй— $42 \pm 1,9$ . Причем восстановленные условные рефлексы у последних значительно изменились: латентный период условной реакции увеличился в 3—4 раза по сравнению с дооперационным периодом, а процент правильных ответов снизился до 55—60. У первой группы животных латентный период увеличился в 2,0—2,5 раза, а процент правильных ответов снизился до 70—75 (рис. 1).

Животным с предварительно оперированным наружным члеником для получения стабильного фона условных рефлексов потребовалось значительно больше проб (250—280), чем животным, у которых был поврежден медиальный членик (150—180).

Таким образом, деструкция наружного сегмента бледного шара больше оказывается на формировании и осуществлении условных рефлексов, чем повреждение внутреннего членика.

Во второй серии опытов мы ставили задачу изучить влияние прямого электрического раздражения различных отделов бледного шара на общее поведение и условные рефлексы.

Стимуляция одиночными импульсами амплитудой от 3 до 6 в и длительностью 0,3—0,5 мсек не приводила к каким-либо видимым изменениям.

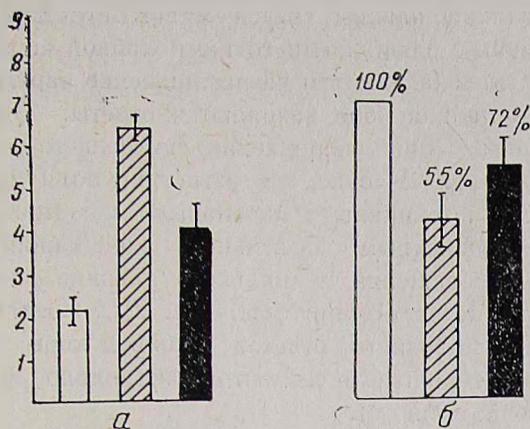


Рис. 1. Условные рефлексы с выбором стороны подкрепления до (белые столбики) и после двустороннего повреждения наружного (заштрихованные столбики) и внутреннего (черные столбики) члеников бледного шара: а—латентные периоды условной реакции (сек), б—процент правильного выбора.

При раздражении энтопедункулярного ядра (медиальный членик) током 6—8 в и 50 Гц четко проявлялись двигательные компоненты поведения: круговые движения, поворот головы в сторону раздражения, иногда опускание головы, а при продолжительной стимуляции—поднятые передней контралатеральной лапы, жевательные движения и учащение дыхания. Стимуляция наружного членика бледного шара при тех же параметрах тока вызывала реакцию настораживания, избегания и общую активацию. Двигательные компоненты проявлялись при продолжительной стимуляции. При этом часто у животных начинались судорожные движения, которые прекращались сразу после выключения тока.

В экспериментах с условными рефлексами раздражение наружного членика приводило к задержке условной пищевой реакции на звуковой раздражитель при 5—6 в и 50 Гц. Рефлекс оставался угнетенным даже после прекращения подачи тока в течение 20—30 мин, а после восстановления он совершался со значительно большей латенцией, чем до операции. Стимуляция медиального членика задерживала условную реакцию только в период подачи тока. После прекращения стимуляции рефлекс осуществлялся с прежней латенцией.

Следует отметить, что в некоторых случаях низкочастотная электрическая стимуляция (5—8 Гц) наружного членика сопровождалась улучшением условнодвигательного акта (укорочением латенции).

Приведенные выше данные были получены нами при стимуляции члеников бледного шара одновременно с предъявлением условного раздражителя. При раздражении после выключения сигнала, или же до подачи его тормозной эффект был выражен слабее. Это можно объяс-

нить тем, что бледный шар вовлекается в процесс организации афферентного синтеза, однако степень участия отдельных его члеников неоднозначна.

Полученные в предыдущих сериях результаты навели на мысль об изучении функциональных связей филогенетически разных участков бледного шара с различными точками лобной коры.

Эксперименты показали, что на раздражение наружного и внутреннего члеников в лобной коре появляются ответы. Однако пороги появления разные (при раздражении внутреннего—4,0—6,0 в, а наружного—2,0—3,5 в). В точке, где регистрируются максимальные ответы, появляются потенциалы с начальным позитивным и последующим, хорошо выраженным негативным колебаниями. Позитивный компонент при раздражении медиального членика низкоамплитудный, а иногда вообще не регистрируется (рис. 2). Среднее значение латентных периодов вызванных ответов в лобной коре на раздражение медиального и латерального сегментов составляло  $30,4 \pm 1,3$  и  $24,0 \pm 2,1$  с соответственно (рис. 2).

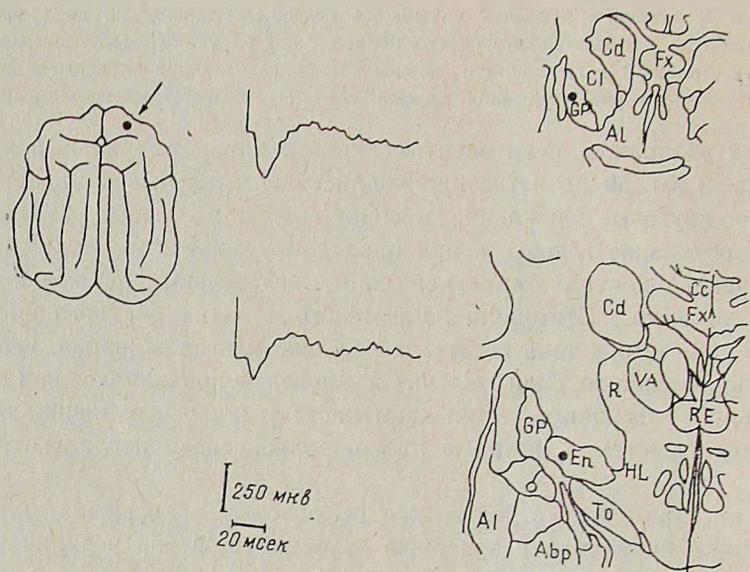


Рис. 2. Вызванные потенциалы в коре на раздражение наружного (верхняя) и внутреннего (нижняя) осциллограммы) члеников бледного шара. Стрелкой указано место отведения.

При частотном раздражении различных отделов паллидума биологические электрические реакции лобной коры по характеру динамических сдвигов отличаются друг от друга. Реакция истощения всех компонентов вызванных потенциалов на раздражение наружного членика наступает при 30 Гц, а внутреннего—при 20 Гц.

При нанесении парных стимулов на наружный сегмент рефрактерная фаза лобной коры несколько короче, чем при раздражении внутреннего сегмента.

Анализ вызванных ответов в разных участках бледного шара на раздражение лобной коры также обнаружил различия. Они выражаются в степени стабильности появления. В наружном они появляются в 100% случаев, а в медиальном—в  $82,0 \pm 2,2\%$  случаев. Ответы имеют сходную конфигурацию, но отличаются по величине и соотношению амплитудных характеристик различных фаз (рис. 3). Сравнение амплитуды ответов при определении афферентных и эфферентных связей, а

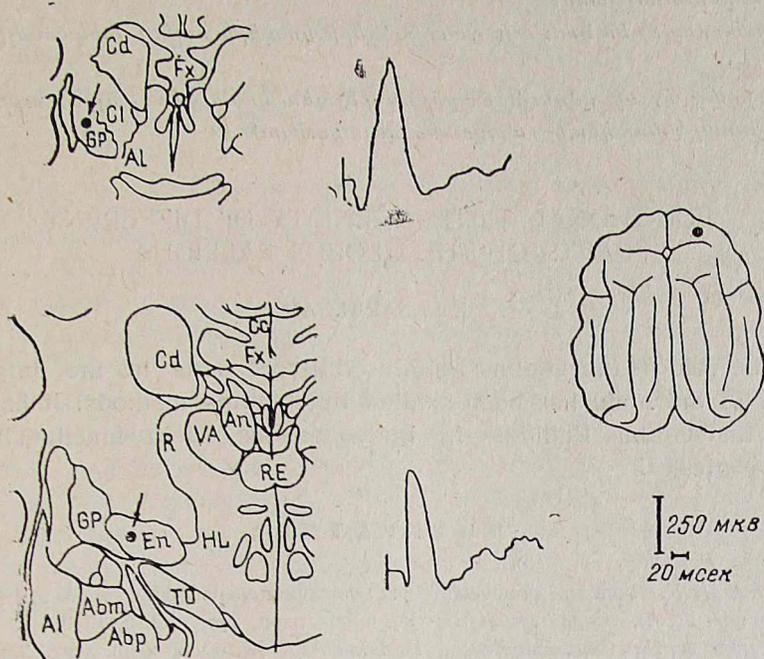


Рис. 3. Вызванные потенциалы в наружном (верхняя) и внутреннем (нижняя осциллограммы) члениках бледного шара на раздражение лобной области коры. Стрелками указаны места отведения.

также параметров стимуляции, вызывающей появление этих ответов, показывает, что наружный членик бледного шара имеет более тесные функциональные связи с лобными областями коры, чем внутренний. Полученные электрофизиологические данные полностью коррелируют с результатами вышеописанных условнорефлекторных исследований.

Рассматривая морфоанатомические и филогенетические данные о развитии разных отделов бледного шара и сопоставляя их функциональные свойства, мы приходим к заключению, что наружный членик бледного шара, как сравнительно новое образование, благодаря своим тесным функциональным связям с неокортексом, принимает более активное участие в сложных механизмах поведенческого акта.

Таким образом, бледный шар в целом следует рассматривать как мультифункциональное образование, которое вовлекается как в процессы регуляции мышечного тонуса, произвольных движений, так и в процессы активации коры и высших интегративных функций мозга [8].

ԳԺԳՈՒՅՆ ՄԱՐՄՆԻ ԱՌԱՆՁԻՆ ԱՆԳԱՄԱԿՆԵՐԻ  
ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ՏԱՐԱՍՆՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ժ. Ս. ՍԱՐԳՍՅԱՆ

Օգտագործելով տարրեր մեթոդներ՝ կատունների մոտ ուսումնասիրվել է զժգույն կորիզի տարրեր հատվածների մասնակցությունը բարձրագույն նյարդային գործունեությանը:

Հետազոտվել են նաև այդ հատվածների կապերն ուղեղի ճակատային բլբուլի հետ:

Պարզվել է, որ զժգույն մարմինը ինչպես կառուցվածքային, այնպես էլ ֆունկցիոնալ տեսակետից տարասեռ գոյացություն է:

FUNCTIONAL HETEROGENEITY OF DIFFERENT  
PARTS OF THE GLOBUS PALLIDUS

J. S. SARKISIAN

The role of the Globus Pallidus different parts in the integrative activity of the brain has been studied by different methods. It has been shown that Globus Pallidus is heterogeneous, both functionally and morphologically.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., 1980.
2. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С. Ж. высш. нерв. деят., 32, 5, 1980.
3. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Ж. высш. нерв. деят., 22, 3, 435—442, 1972.
4. Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Поведение и базальные ганглии. 95, Ереван, 1982.
5. Иванов-Смоленский А. Г. Основные проблемы патологической физиологии высшей нервной деятельности человека. М.—Л., 1933.
6. Коновалов Н. В. Гепатолентикулярная дегенерация. Печень и мозг. М., 1948.
7. Кукуев А. А. Структура двигательного анализатора. 276, М.—Л., 1948.
8. Саркисян Ж. С., Гамбарян Л. С. Паллидум. 135. Ереван, 1984.
9. Сепп Е. К. История развития первой системы позвоночных от бесчерепных до человека. М., 1949.
10. Суворов Н. Ф. Стрнарная система и поведение. 280, Л., 1980.
11. Черкес В. А. Очерки по физиологии базальных ганглиев головного мозга. 115, Киев, 1963.
12. Jasper H., Ajmone—Marsan C. A stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the cat. Ottawa, 1954.
13. Kappers, Artens, Huber G., Grosby E. The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates. New York, 1946.
14. Kliest K. Zbl. ges. Neurob., Psych., 47, 716, 1927.
15. Paper J. N. The diseases of the basal ganglia. Baltimore, 1942.