

✓ 18459
РОСТОВСКИЙ-НА-ДОНУ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи.

Г. М. ГЛУМОВ

**О роли межкорковых
и корково-подкорковых путей
в осуществлении условного
рефлекса**

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание
ученой степени кандида-
та биологических наук**



**Ростов-на-Дону
1984 год**

РОСТОВСКИЙ-НА-ДОНУ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Г. М. ГЛУМОВ

О роли межкорковых
и корково-подкорковых путей
в осуществлении условного
рефлекса

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание
ученой степени кандидата
биологических наук

Ростов-на-Дону
1964 год

Работа выполнена на кафедре физиологии человека и животных Ростовского-на-Дону государственного университета.

Научный руководитель — заведующий кафедрой физиологии человека и животных доктор биологических наук профессор А. Б. Коган.

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук профессор Н. И. Николаева

Доктор медицинских наук М. М. Хапанашвили.

Защита диссертации состоится «28-30 мая» 1964 г. на заседании Ученого совета биолого-почвенного факультета Ростовского университета (г. Ростов-на-Дону, ул. Энгельса, 105).

Автореферат разослан «28» апреля 1964 г.

Одним из основных и наиболее сложных вопросов физиологии высшей нервной деятельности является вопрос о структуре временной связи условного рефлекса. По этому поводу в настоящее время существуют различные, подчас противоречивые мнения как в отношении места замыкания условной связи, так и в отношении характера и степени участия в этом процессе нервных образований различных уровней мозга. И. П. Павлов (1903, 1908, 1928) придавал процессам, разыгрывающимся в коре головного мозга, решающее значение в условно-рефлекторной деятельности. При этом он допускал на разных этапах разработки учения о высшей нервной деятельности возможность замыкания условной связи как между пунктами коры, так и между пунктами коры и подкорки, но при активной роли именно корковых нервных элементов.

Представление о замыкании между корковыми отделами анализаторов условного и безусловного раздражителей было обосновано и развито в многочисленных исследованиях отечественных и зарубежных авторов (Б. П. Бабкин, 1904; Д. С. Фурсиков и М. Н. Юрман, 1925; Э. А. Асратян, 1934, 1952, 1961; П. С. Купалов, 1936, 1947, 1951; Н. А. Подкопаев, 1936, 1948; Крайндлер, 1947; Конорский, 1955; И. С. Беритов, 1956, 1959, 1960, 1963 и др.).

Возможность образования и осуществления условных рефлексов между разобщенными по коре анализаторами привела к предположению о том, что замыкание может происходить с использованием связей между анализаторами через подкорковые пути (Э. А. Асратян, 1937; Б. Н. Клесовский, 1959) или в пределах каждого анализатора между его афферентными и эфферентными элементами (О. С. Адрианов, 1959; А. Б. Коган, 1960, 1961; М. М. Хананашвили, 1959, 1962 и др.).

Четкие картины прокладывания в коре «мостиков» активности, ориентированных к пункту безусловного раздражения или искусственному доминантному очагу, были выявлены по электрофизиологическим показателям (М. Н. Ливанов, 1958; В. С. Русинов, 1958). Вместе с тем прокладывание временных связей проявлялось и появлением «условных электрических ответов» в подкорковых структурах интеграции безусловных

рефлексов, используемых в качестве базы (А. Б. Коган, 1949). Опыты с условными рефлексами у декортицированных животных послужили основанием для суждений о возможности замыкания временных связей также и на подкорковом уровне (Марквис, Хилгард, 1936; Н. Ю. Беленков, 1960; В. А. Сосенков, 1963).

Все эти данные могут указывать на многоэтажность замыкательного механизма, имеющего как корковые, так и подкорковые уровни и осуществляющего свои высшие функции тонкого приспособительного значения на уровне коры (Э. А. Асратян, 1937; П. К. Анохин, 1958, 1959; Н. А. Рожанский, 1957; Л. Г. Воронин, 1957; Д. А. Бирюков, 1960). Имеются указания на то, что в процессе становления условного рефлекса структура его временных связей изменяется как путем формирования прямых выходов из афферентных подкорковых звеньев сигнального раздражения на доминантный очаг (М. Н. Ливанов, 1952), так и за счет перемещения очагов активности в слоях коры (А. Б. Коган, 1960).

За последние годы в связи с привлечением внимания физиологов к исследованиям функций ретикулярной формации, показавшим участие ее в деятельности различных механизмов мозга, выдвинута гипотеза о ведущей роли ретикулярной формации в осуществлении высших функций нервной системы. Многие исследователи считают, что первоначально замыкание условного рефлекса происходит в подкорковых сетчатых структурах (Юшин, Приво, Гасто, 1956, 1957; Морелл, Наке, Гасто, 1957; Гасто, Юс и Юс, Морелл, Стром Ван Лееувен, Донжье, Наке, Роже, Беккеринг, Камп, Верре, 1957; Гасто, 1958, 1962). Согласно этим взглядам, деятельность коры осуществляется лишь в меру ее активирования восходящими влияниями, поэтому кора только вторично включается в реализацию условного рефлекса. Иррадиация возбуждения с этой точки зрения не является корковым процессом, а лишь отражает последовательное (пункт за пунктом) активирование коры восходящими влияниями ретикулярной формации по «вертикальным» путям. Другие исследователи относят к деятельности ретикулярной формации и ее влияниям по восходящим путям на кору еще более широкий круг высших мозговых функций, вплоть до осуществления сознания и памяти (Пенфилд, 1952, 1954; Джаспер, 1954; Фессар, 1954; Пенфилд и Джаспер, 1958).

Таким образом, существующие представления о замыкании временных связей мозга допускают различные пути распространения основных нервных процессов, лежащих в основе ус-

ловного рефлекса. Однако большинство фактов, приводимых в пользу той или иной точки зрения, не исключает и другие толкования. Это связано, в частности, с тем, что при адекватном раздражении афферентное возбуждение, используемое в качестве условного, распространяется по многим как корковым, так и подкорковым структурам. Между тем получить какие-либо определенные указания о роли тех или иных путей в замыкании и осуществлении временной связи можно лишь тогда, когда станет возможным точное определение локализации очага условного возбуждения и путей, по которым оно может распространяться.

Исходя из этих соображений, мы предприняли исследование путей распространения условного возбуждения, применив в качестве условного прямое электрическое раздражение заданного коркового пункта через хронически вживленные электроды, а затем оценивали роль корково-подкорковых и межкорковых путей этого пункта путем хирургического выключения тех или других.

Методика и объем исследования.

Опыты проводились на хронически оперированных кошках в условиях свободного поведения в просторной камере, ограничивающей, но не стесняющей их движений.

Экспериментальное исследование складывалось из следующих этапов:

- 1) операции хирургического вживления электродов;
- 2) выработки условных пищедобывательных рефлексов;
- 3) операции выключения межкорковых «горизонтальных» или корково-подкорковых и подкорково-корковых («вертикальных») путей, связывающих пункт условного возбуждения с другими отделами головного мозга;
- 4) изучения показателей, характеризующих влияние таких операций на состояние условных рефлексов и возбудимость участка коры, в котором формировался очаг условного возбуждения;
- 5) морфологической проверки результатов оперативного вмешательства.

Условные пищевые рефлексы вырабатывались на прямое раздражение коры мозга 50-периодным синусоидальным электрическим током через хронически вживленные контактные биполярные электроды с использованием прибора для автоматического определения порогов раздражения (А. Б. Коган, 1952, 1960). Конечным звеном условных рефлексов в наших опытах

являлось «хватательное движение» лапой, обычно проявляющееся в естественных условиях у кошек как пищедобывательное. Выработка пищедобывательных условных рефлексов заключалась в том, что на условную электрическую стимуляцию коры животное захватывало кусочки сыра из кормушки. Регистрация подачи условного раздражителя и пищедобывательных движений производилась осциллографически на аппарате МПО-2. Для электрического раздражения пункта коры, который мы делали очагом условного возбуждения, использовались такие силы тока, которые в течение 10—12 сек. не вызывали локально-двигательных реакций. Время действия сигнального раздражителя при сочетании с пищевым подкреплением составляло 5—8 сек., никогда не превышая того времени, через которое могла появиться локально-двигательная реакция.

Хирургическое рассечение тех или иных нервных путей, связывающих пункт условного коркового возбуждения с другими частями головного мозга, производилось при помощи специально изготовленных фигурных инструментов. Инструмент одного типа служил для субпиального разреза толщи коры и частично подлежащего белого вещества вокруг пункта вживления электродов; инструмент другого типа — для пересечения корково-подкорковых путей, соединяющих исследуемый корковый пункт с подкорковыми структурами. После такого рассечения исследовалось состояние условнорефлекторной деятельности. По окончании заключительного обследования, спустя 45—70 дней после операции выключения путей, животное забивалось и мозг фиксировался 10-процентным формалином.

Для определения степени выключения путей, возможности регенерации поврежденных волокон и выяснения состояния нервных структур изолированных участков коры было проведено специальное гистологическое исследование. Окраска срезов проводилась на элементы соединительной ткани (по Ван-Гизон), на нервные волокна и нервные клетки (серебрение по Кампосу), на тигроидное вещество и миэлиновые волокна (крезилэхтвиолетом по Манису, 1960), на миэлиновые волокна (по Н. А. Золотовой, 1941), на астроциты (золотосулем. Кахаля), на микроглию (по М. М. Александровской, 1950 и по Пенфилду, 1928).

Всего под наблюдением находилось 27 хронически оперированных кошек, у которых было образовано и исследовано 38 очагов условного возбуждения в заранее определенных пунктах коры. В 28 из этих пунктов были изучены показатели условнорефлекторной деятельности и состояния возбудимости

подэлектродных структур как до, так и после операции выключения путей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.

Прямое электрическое раздражение коры мозга вызывает локально-двигательные реакции с различными латентными периодами, длительность которых (от 1 до 13 сек.) зависит от силы тока и времени его действия. В наших опытах электроды устанавливались в стандартных пунктах двигательного и зрительного анализаторов, раздражение которых вызывало движение конечностей или головы и глаз. Эти движения имели стереотипный, четкий, ограниченный характер и немедленно прекращались после выключения тока.

1. Образование условных рефлексов на прямое раздражение коры.

В предварительных опытах выяснялись наиболее оптимальные условия силы тока, времени его действия и совпадения с подкреплением для выработки на электрическое раздражение условного пищедобывательного рефлекса. Так, если у кошки с двумя парами электродов симметрично вживленными в область зрительного анализатора (животное № 239), раздражался один корковый пункт током такой интенсивности, которая вызывала локальную двигательную реакцию с более коротким латентным периодом (7 сек.), а другой пункт — меньшей силой тока, обуславливающей более длительный латентный период (10 сек.), то условный рефлекс быстрее вырабатывался и укреплялся на раздражение того коркового пункта, где сила тока была меньше, а латентный период локальной двигательной реакции был больше. Прочность условного рефлекса с этого пункта коры оказалась на 10 % выше. При этом общее время действия условного раздражителя (6 сек.) и время его совпадения с безусловной пищедобывательной реакцией (4—5 сек.) в обоих случаях было одинаково. Однако, если сокращать время действия сигнального раздражителя, выключая ток тотчас же после захвата пищи животным, то оказывается, что показатели условнорефлекторной деятельности ухудшаются (кошка № 350).

Такие опыты показали, что оптимальной силой тока для выработки условных рефлексов на прямое электрическое раздражение коры в условиях наших экспериментов является сила, которая вызывает локальную двигательную реакцию с латентным периодом около 11 — 13 сек. Оптимальное время дейст-

вия такого условного раздражителя не должно превышать 6—8 сек., а время его совпадения с подкреплением должно продолжаться не только в период захвата пищи, но и при ее поедании. По-видимому, локальная двигательная реакция оказывает тормозящее действие, возможно, за счет проприоцептивных импульсов на вырабатываемые таким образом условные рефлексы.

Условные рефлексы на прямое электрическое раздражение коры головного мозга с учетом этих требований были выработаны у 23 кошек на раздражение 34 корковых пунктов после 6—15 сочетаний. Упрочение условных рефлексов до 80% проявления ответов наступало довольно быстро (после 10—21 сочетаний). При этом латентный период, составляя в начале выработки 3—4 сек., постепенно укорачивался, и после 40—60 сочетаний (на 10—15 опытный день) условный рефлекс достигал 100% проявлений, становился стереотипным, с латентным периодом около 1 сек. Показатели скорости образования условных рефлексов и их укрепления не обнаружили различий в случаях использования двигательного (6 пунктов) или зрительного (28 пунктов) анализаторов в качестве очагов условного возбуждения.

Некоторые различия проявились лишь в динамике латентных периодов условных реакций, достигающих стабильной длительности 1 сек. на 7—10 день опытов в случае использования в качестве условного электрического раздражения пункта двигательного анализатора и на 9—12 день опытов — в случае раздражения коры зрительного анализатора.

В процессе образования и становления условных рефлексов в 35% случаев отмечалось повышение возбудимости подэлектродных структур. Это проявлялось в снижении порогов как локальной двигательной реакции, так и условного рефлекса. Следует заметить, что повышение возбудимости происходило не постепенно, в прямой зависимости от числа сочетаний, а на каких-то этапах выработки резкими скачками. Если в периоды повышения возбудимости сила электрического раздражения оставалась прежней, то условный рефлекс проявлялся с большим латентным периодом или полностью тормозился локальной двигательной реакцией. Снижение силы условного электрического раздражения всегда приводило к нормализации условнорефлекторной деятельности. В 50% случаев возбудимость подэлектродных структур существенно не изменялась, а в 15% — отмечалось незначительное ее снижение.

После упрочения условного рефлекса на раздражение коры зрительного анализатора в одном полушарии мы попыта-

лись выяснить, не проявится ли этот рефлекс на подпороговое для локальной двигательной реакции раздражение симметричного пункта коры в другом полушарии. Оказалось, что условный рефлекс можно вызвать и с таких участков коры, но его латентные периоды сказывались намного выше, чем при раздражении пункта, с которого был выработан рефлекс. Эти факты наглядно показывают парность в работе больших полушарий головного мозга.

2. Влияние хирургического рассечения «вертикальных» и «горизонтальных» путей на предварительно выработанные условные рефлексy

Для выяснения возможных путей, по которым распространяется условное возбуждение из коркового пункта электрического раздражения, мы хирургически выключали «вертикальные» (корково-подкорковые) или «горизонтальные» (межкорковые) пути у 20 животных с выработанными условными рефлексами. У 4 из этих кошек было образовано по 2 очага условного возбуждения у каждой, для того чтобы совместить такие операции на одном и том же животном. Один из этих очагов подвергался операции выключения корково-подкорковых связей, а другой — операции перерыва связей с окружающими областями коры. У 16 животных были сделаны операции хирургического рассечения корково-подкорковых нервных волокон под пунктом условного раздражения. Такая операция была проведена у 5 кошек под участком коры в области двигательного анализатора, а у 11 — в области зрительного анализатора.

В течение 2—3 дней после таких операций имели место определенные послеоперационные двигательные и сенсорные нарушения. Они были наиболее выраженными при операциях в области двигательного анализатора. У всех животных наблюдались временные нарушения координации движений. При операциях в области зрительного анализатора только в первые 1—2 дня наблюдались некоторые расстройства зрительной ориентации.

Раздражение «подрезанной» коры силой тока, которой пользовались накануне операции, не вызывало теперь локальной двигательной реакции. Увеличение силы тока также сказывалось безрезультатным. Это указывало на достаточно полную перерезку прямых нисходящих волокон от этого участка коры, что и было подтверждено последующим гистологическим исследованием. Однако в первом же испытании условного рефлекса на прямое раздражение этого пункта он проявился у всех животных, за исключением одного, на ту же силу сигнального

раздражителя, которой пользовались до операции. В последующих испытаниях в течение 2 месяцев пороги таких условных пищедобывательных рефлексов не повышались и их латентные периоды колебались лишь в пределах величин, наблюдавшихся в период максимальной прочности условных рефлексов.

Все это дает основание полагать, что после операции выключения корково-подкорковых нервных связей возбуждение из предварительно созданного коркового очага условного возбуждения может распространяться по «горизонтальным» путям, не требуя для этого прямых связей с подлежащими структурами головного мозга по нисходящим волокнам, во всяком случае, в пределах «подрезанного» участка коры. Отсутствие существенных изменений порогов и латентных периодов условного рефлекса после операции говорит о сохранении возбудимости нейронов изолированного таким образом участка коры. Из этих фактов также следует, что прекращение импульсации, поступающей из подкорковых образований мозга по прямым восходящим путям, не исключает возможности функционирования нервных механизмов соответствующих отделов коры. Полученные результаты говорят также в пользу представления об иррадиации условного возбуждения как истинном корковом процессе, а не последовательном активировании пункта за пунктом участков коры восходящими влияниями ретикулярной формации.

В другой серии опытов (8 кошек) после выработки условных рефлексов проводились операции кругового разреза толщи коры с частичным захватом белого вещества для изоляции очага условного возбуждения от окружающих корковых областей. Эти операции производились в области зрительного анализатора.

Послеоперационные изменения были менее резко выражены, чем после операции пересечения корково-подкорковых путей, и заключались в расстройстве на некоторое время (2—3 дня) зрительной ориентации. Локальные двигательные реакции сохранялись после операции у всех животных. Однако пороги их повышались на 50—450%. Такое резкое повышение порогов наблюдалось в первые 3—4 недели, затем они снижались, но оставались выше, чем до операции. Исключение составила одна кошка — № 253. У нее через 28 дней после операции порог оказался ниже исходного, но на 36 день он вновь возрос и остался повышенным.

Испытания условных рефлексов показали, что, применяя силу оригинального раздражителя, которой пользовались до операции, ранее выработанный пищедобывательный условный реф-

лекс вызвать не удавалось. Лишь с увеличением силы тока на 30—400% можно было вызвать условный рефлекс. К концу месяца пороги условного рефлекса снижались, оставаясь, однако, выше дооперационного уровня. Исключение составило животное № 253, у которого на 19 день после операции порог условной реакции достиг исходной величины, а в последующем был даже ниже, чем до операции. Морфологический контроль показал, что окольцовывающий разрез в этом случае был неполным, оставался корковый «мостик» шириною 2—3 мм.

Операция выключения межкорковых связей пункта условного раздражения во всех случаях приводила к резкому увеличению (в 3—5 и более раз) латентных периодов условных рефлексов.

Стабильность повышения порогов локальной двигательной реакции и условного рефлекса, а также стойкость увеличения его латентных периодов дает основание полагать, что эти изменения явились в первую очередь результатом нарушения межкорковых связей, а не временным следствием общей операционной травмы.

Сохранение условных рефлексов в этой серии опытов свидетельствует о распространении условного возбуждения из коркового пункта, разобщенного с окружающей корой, что может указывать на возможность внутрианализаторного замыкания временной связи между афферентными и эфферентными нервными элементами. Вместе с тем такое разобщение резко ухудшает функциональное состояние этого участка, что свидетельствует о необходимости межкорковых связей для поддержания нормального уровня возбудимости корковых структур. Исключение взаимодействий по этим связям не компенсируется активирующими влияниями из подкорковых образований мозга по прямым восходящим путям.

3. Влияние предварительного хирургического рассечения «вертикальных» и «горизонтальных» путей на последующую выработку условных рефлексов.

В этой вариации опытов, проведенных на 4 кошках, представлялась возможность свести к минимуму те изменения условнорефлекторной деятельности, которые могли бы отражать непосредственное влияние операционной травмы и проверить заключения о сравнительной роли различных путей в осуществлении условнорефлекторных связей, сложившиеся в результате предыдущих серий опытов. Кроме того, был получен некоторый материал для суждения о роли этих путей в период прокладывания временной связи.

У 3 кошек с электродами, вживленными в область двигательного анализатора, была установлена оптимальная интенсивность раздражителя, который в дальнейшем мы делали условным. После этого проводилась операция выключения корково-подкорковых путей подэлектродного участка коры. Спустя 5—6 недель после операции мы приступили к выработке рефлекса на электрическое раздражение пункта коры, имевшего связь с остальным мозгом только по межкорковым путям. В качестве условного раздражителя применялась сила тока, которая была подобрана для интактного мозга.

Оказалось, что показатели скорости образования условных рефлексов и их упрочения существенно не отличались от таковых у неоперированных животных. Сопоставление средних показателей выработки условных рефлексов на раздражение пунктов коры двигательного анализатора у этих кошек с аналогичными показателями шести интактных животных (см. I раздел) не выявило статистически достоверных различий. Отмечено различие в динамике величины латентных периодов, заключающееся в том, что когда у интактных животных началась стабилизация латентных периодов на минимальных величинах, у предварительно оперированных кошек отмечалось удлинение латентных периодов.

Интересно отметить и тот факт, что условная реакция открывания дверцы кормушки и захвата пищи у предварительно оперированных животных всегда осуществлялась ипсилатеральной относительно оперированного полушария конечностью, между тем как у интактных животных и животных, которым операция рассечения путей проводилась после выработки условных рефлексов, пицедобывательные движения осуществлялись обеими лапами.

Возможность выработки условного рефлекса на ту же силу сигнального раздражителя, как и для интактного мозга, свидетельствует о сохранении нормальной возбудимости воспринимающих элементов коры, несмотря на то, что в поддержании ее принимают участие только межкорковые пути. Отсутствие различий в скорости образования условных рефлексов, времени их упрочения и степени прочности у животных как с сохранением, так и с нарушением прямых «вертикальных» связей очага условного возбуждения подтверждает, что последние не имеют решающего значения не только в процессе распространения условного возбуждения, но и в процессах прокладывания и закрепления временной связи.

У одной кошки была сделана предварительная операция кругового разреза коры вокруг пункта с вживленными электро-

дами в области двигательного анализатора. В результате этой операции порог локальной двигательной реакции значительно возрос. В дальнейшем он не снижался даже к концу 3 месяца после операции. Когда была начата выработка условного рефлекса, он составлял 7.3 в. — против 3.8 в. накануне операции. Показатели скорости образования условного рефлекса и упрочение его у этой кошки значительно отличались по сравнению с интактными животными. Условный рефлекс у нее проявился лишь на 64-м сочетании, упрочение его наступило на 84-м, тогда как у интактных кошек эти показатели соответственно равнялись 8—13 и 15—20. Латентные периоды условных рефлексов у этой кошки снижались медленнее и стабилизировались на величинах, в два с лишним раза превышающих таковые у интактных.

Поскольку к выработке условного рефлекса мы приступали спустя 3 месяца после хирургического вмешательства, то следует полагать, что имевшие место изменения показателей условнорефлекторной деятельности являются специфическим следствием выключения межкорковых путей, а не острым результатом операционной травмы. Таким образом, опыты с предварительным хирургическим выключением межкорковых и корково-подкорковых путей подтвердили заключения об их сравнительной роли в механизме условных рефлексов, полученные в предыдущих сериях опытов. Выявились особое значение межкорковых путей не только для осуществления условных рефлексов, но и в их образовании.

4. Морфологический контроль за хирургическим выключением путей.

После исследования изменений условнорефлекторной деятельности, наступивших в результате хирургического выключения путей, т. е. спустя 47—70 дней после операции, животные забивались. При внешнем осмотре мозга животных, перенесших операцию рассечения межкорковых путей всегда был виден рубец, полностью окольцовывающий, за исключением одного случая, участок коры с вживленными электродами. На поверхности мозга животных, перенесших операцию пересечения корково-подкорковых путей, было видно место введения инструмента. Для уточнения топографии рубца проводились фронтальные разрезы мозга.

На основании просмотров фронтальных срезов мозга было установлено, что глубина окольцовывающего разреза превышала толщину серого вещества коры вдвое и втрое, а «подрезанная» территория коры превышала участок раздражения, опре-

деляемый межэлектродным расстоянием в 15—20 раз. Гистологические исследования подтвердили, что горизонтальный разрез проходил в белом веществе, а вертикальный — через всю толщу коры и часть белого вещества. Во всех случаях как в коре, так и в белом веществе на месте разреза была ясно выраженная щель на большом протяжении рубца.

Гистологические исследования показали также, что клеточный состав рубца определяется в основном глиозными элементами (астроциты и переходные формы микроглии). Небольшое количество волокон соединительной ткани выявлено в участках рубца, прилегавших к мягкой мозговой оболочке, особенно в случаях рассечения межкорковых путей.

Нервные волокна при обоих типах операции в области разреза полностью отсутствовали, а в области его стенок и рубца на препаратах, окрашенных по Кампосу, Золотовой и Манису, обнаружены лишь измененные нервные волокна. В эти сроки не было обнаружено ни прорастания волокон через рубец, ни признаков их регенерации. Единичные волокна с концевыми колбообразными утолщениями были обнаружены лишь у животного, забитого через 5 месяцев после операции рассечения корково-подкорковых путей, однако прорастания их через рубец и в этом случае не было обнаружено. В участках коры, непосредственно прилегающих к рубцу, отмечалось небольшое нарушение слонстости за счет погибших нервных клеток, а в отдаленных от разреза — уплотнение клеточных тел некоторых нейронов и изменение их окрашиваемости.

Особый интерес представляло исследование состояния нервных структур «островкового» участка коры после околыцовывающего разреза вокруг пункта вживленных электродов и корковых участков, расположенных над горизонтальным разрезом, после операции рассечения корково-подкорковых путей. Если в первом случае значительных морфологических изменений не было обнаружено, то во втором случае установлены изменения, по-разному выраженные в различных слоях коры. Наиболее измененными оказались клетки поверхностных слоев коры — плексиформном и наружном зернистом. Помимо измененных нервных клеток в плексиформном слое коры было обнаружено небольшое количество тончайших распадающихся тангенциальных волокон. В глубоких V, VI слоях этого участка коры изменения нейронов были менее выражены. Здесь в основном были обнаружены изменения мякотных нервных волокон, имеющих восходящее к коре направление. Наиболее сохранившимися оказались средние слои (III—IV) этого участ-

ка коры, где было немного распавшихся миэлинезированных нервных волокон и почти не было измененных нейронов.

Резкие нарушения нормальной структуры нейронов после операции «подрезки» можно объяснить рассечением нисходящих аксонов. В пользу этого предположения говорит и тот факт, что после операции перерезки межкорковых путей в окольцованных участках не было таких выраженных изменений в нервных клетках. На отсутствие изменения в нейронах коры даже после множественного ее рассечения по внутрикорковым связям также указывает М. М. Хананашвили (1962).

Таким образом, морфологическое исследование показало, что сделанные операции были достаточно эффективными и приводили к полному выключению пересекаемых путей без последующего их восстановления. Вместе с тем оказалось, что выключение корково-подкорковых путей вызывало значительные изменения нервных клеток и волокон в поверхностных (I, II) и глубоких (V, VI) слоях коры при сохранности средних (III, IV) слоев. Выключение межкорковых путей таких значительных изменений в окольцованном участке коры не вызывало.

5. Некоторые соображения о структуре условной связи.

Возможность осуществления ранее выработанных и образования новых условных рефлексов после выключения прямых путей, соединяющих корковый пункт условного раздражения с подкорковыми образованиями, указывает на то, что условное возбуждение может распространяться по крайней мере на протяжении «подрезанного» участка, по структурам коры мозга. Его распространение по коре даже в отсутствии непосредственных восходящих активирующих влияний показывает, что иррадиация возбуждения может происходить по межкорковым путям как истинный корковый процесс. Важная роль этих корковых путей и процессов в структуре условной связи наглядно проявляется в сохранении исходных величин порогов условного раздражения и латентных периодов ранее выработанных условных рефлексов после операции выключения корково-подкорковых путей и резкого возрастания этих величин после операции выключения межкорковых путей.

Так как «подрезанный» участок коры с глубокими изменениями нервных элементов I, II и V, VI слоев оказывается полноценным в качестве очага условного возбуждения, то можно предположить, что последнее возникало в данном случае при раздражении воспринимающих нервных элементов III и IV слоев. Как известно, клетки этих слоев имеют наиболее бога-

тые связи с другими нервными элементами коры и подкорковыми образованиями. Особенно многочисленны связи этих клеток в пределах корковых структур. По-видимому, по таким связям и распространялось в наших опытах условное возбуждение после оперативного выключения корково-подкорковых путей.

Поскольку выработанные таким образом условные рефлексы сохранялись после операции «подрезки» коры на территории, превышающей зону ядра анализатора, то приходится признать, что временные связи в этих случаях имели характер межанализаторных замыканий по межкорковым путям. В других случаях возможность выработки и сохранения условных рефлексов на раздражение пункта коры, лишённого межкорковых путей, при сохранении корково-подкорковых, нам кажется, можно понять, как свидетельство того, что замыкание временных связей могло происходить в пределах одного и того же анализатора с нейронами III и IV слоев коры на местные пирамидные нейроны, волокна которых выходят за пределы коры. Это предположение находит опору и в многочисленных морфологических данных о наличии нисходящих волокон, например, от зрительной зоны коры.

Как формируются эти два механизма межанализаторного и внутрианализаторного замыкания условных связей?

В соответствии с гипотезой о вероятностно-статистической организации множественных временных связей условного рефлекса (А. Б. Коган, 1963) можно думать, что замыкания происходят с участием большого числа нейронных элементов, расположенных на обширной территории. Нам представляется, что возбуждение, возникающее в воспринимающих нейронах раздражаемого коркового пункта, широко иррадируя по внутрикорковым путям, вступает в первую очередь во взаимодействие и образует связи с возбужденными нейронами в области анализатора, подкрепляющего раздражения. Исходя из представлений Э. А. Асратяна (1952) об условном рефлексе как корковой связи двух безусловных, такими нейронами могут быть некоторые промежуточные или эфферентные элементы коркового этажа подкрепляющего безусловного рефлекса. По мере укрепления условного рефлекса постепенно формируются все новые дополнительные временные связи, территория образования которых суживается, что находит отражение в показанной М. Н. Ливановым концентрации очагов активности.

Тот факт, что условные рефлексы на раздражение предварительно «подрезанного» пункта коры обнаруживают, даже после месяца работы по их укреплению, удлиненные латентные периоды, может рассматриваться как результат невозможности

образовать внутрианализаторные более короткие связи, которые формируются позже. Другое толкование этих фактов могло бы заключаться в том, что при отсутствии прямых восходящих активирующих влияний образуются временные связи, уступающие по некоторым функциональным показателям, вырабатываемым на интактном мозге.

Медленность выработки условных рефлексов на раздражение пункта коры, разобращенного круговым разрезом с окружающими корковыми областями, говорит о том, что сохранение восходящего активирующего влияния без взаимодействия с окружающими областями коры по межкорковым путям также не может обеспечить полноценность образуемых временных связей. В период прочного условного рефлекса оба механизма, по-видимому, достигают полной зрелости, так как выключение ни корково-подкорковых, ни межкорковых путей не уничтожает выработанного рефлекса.

Таким образом, отсутствие заметных изменений условных рефлексов при выключении корково-подкорковых путей дает основание высказать мнение, что кортикальный путь распространения условного возбуждения, по крайней мере на некотором протяжении, может обеспечивать как прокладывание временной связи, так и ее осуществление. С другой стороны, значительное ухудшение показателей условнорефлекторной деятельности при нарушении межкоркового взаимодействия говорит о том, что одни корково-подкорковые пути не могут обеспечить нормальное функционирование условных связей.

В Ы В О Д Ы.

1. Электрическое раздражение корковых отделов зрительного или двигательного анализаторов у кошек, не вызывающее в течение 12—10 сек. двигательной реакции, то есть подпороговой для этой реакции силы, можно было сделать сигналом условного пищедобывательного рефлекса легче, чем при использовании в качестве условного раздражителя токов пороговой и сверхпороговой силы.

В этом, по-видимому, проявляется тормозное значение проприоцептивной афферентной импульсации для деятельности других функциональных систем.

2. При выработке таких условных рефлексов на подпороговую силу раздражения для проявления первого условного пищедобывательного движения требовалось 6—15 сочетаний, до его упрочения 10—21 сочетание. Прочность рефлексов была высокой — 82—93%. Латентные периоды этих условных реф-

лексов составляли 3—4 сек. при первых проявлениях и $1 \pm 0,2$ сек. в период максимальной (100%) прочности.

3. В процессе становления условных рефлексов в 50% случаев порог условного раздражения оставался неизменным. В 35% случаев наблюдалось стойкое его понижение, в остальных 15% отмечалось незначительное повышение.

4. Операция выключения «вертикальных» (корково-подкорковых и подкорково-корковых) путей сигнального пункта коры не вызывало существенных изменений величины порога условного раздражения и длительности латентного периода выработанного условного рефлекса. В то же время локальная двигательная реакция переставала проявляться даже на значительно увеличенную (по сравнению с исходной) силу тока, что свидетельствовало о полноте выключения нисходящих путей.

5. Предварительная операция выключения «вертикальных» путей сигнального пункта коры не вызывала существенных изменений в скорости выработки, скорости упрочения и прочности условных рефлексов. Условные рефлексы можно было выработать на ту же силу тока, какой пользовались у интактных животных. Однако динамика латентных периодов у предварительно оперированных животных имела иной характер, чем у интактных.

6. Возможность вызвать условный рефлекс на раздражение коркового пункта, лишеного прямых нисходящих путей, дает убедительное доказательство транскортикального распространения условного возбуждения, во всяком случае, по территории «подрезанного» участка, т. е. существование истинной корковой иррадиации.

7. Операция кругового выключения «горизонтальных» (межкорковых) путей вокруг пункта условного раздражения вызывала повышение порогов локальной двигательной реакции на 50—450%, а порогов условной реакции на 30—400% и удлинение латентных периодов в 4 и более раз.

8. После предварительной операции выключения «горизонтальных» путей условные рефлексы на электрическое раздражение пункта коры, лишено межкорковых связей, выработывались в 3—5 раз медленнее, а латентные периоды оказывались в 2 раза длительнее, чем у интактных животных.

9. Резкое повышение порогов раздражения сигнального пункта коры после нарушения его межкорковых связей при неизменности порогов после исключения его прямых связей с подкорковыми структурами говорит о том, что межкорковое взаимодействие играет не менее значительную роль в поддер-

жании нормального уровня возбудимости, чем восходящие активизирующие влияния.

10. Независимо от расположения очага условного возбуждения в правом или левом полушарии пищедобывательная условная реакция осуществлялась без «предпочтения» правой или левой конечностью: как интактными, так и животными, оперированными после выработки условного рефлекса. Осуществление же рефлекса, выработанного на раздражение «подрезанного» участка коры двигательного анализатора всегда происходило ипсилатеральной конечностью относительно стороны полушария, в котором было проведено хирургическое вмешательство.

11. Анализ свойств условных рефлексов, выработанных на подпороговое для двигательной реакции раздражение коры, а также влияний на них операций выключения «вертикальных» или «горизонтальных» путей и наступающих при этом морфологических изменений, дает основание полагать, что в сигнальном пункте непосредственно раздражаются афферентные нейроны, и замыкание условной связи при данной форме рефлексов осуществляется транскортикально множественными путями как межанализаторно, так и внутрианализаторно. Кортиково-подкорковые пути участвуют в проведении сформированного на корковом уровне условного возбуждения и могут заменять межанализаторные связи при их выключении.

Перечень опубликованных работ по теме диссертации.

1. «Об изменениях возбудимости пункта коры мозга, лишённого транскортикальной связи. Материалы 2-й научной конференции аспирантов», РГУ. Ростов, 1960 г., стр. 118.

2. «Образование искусственного очага условного возбуждения в коре мозга для изучения сравнительной роли «горизонтальных» и «вертикальных» путей временной связи. Материалы 3-й научной конференции аспирантов». РГУ. Ростов, 1961 г., стр. 260.

3. «Сравнительная оценка межкорковых и корково-подкорковых связей в условнорефлекторной деятельности. XIV конференция физиологов Юга РСФСР». Краснодар, 1962 г., стр. 66.

4. «Об участии межкорковых и корково-подкорковых путей больших полушарий мозга в образовании временных связей». Авторефераты научно-исследовательских работ РГУ за 1961 г. Ростов, 1962 г., стр. 173.

5. «О сравнительной роли «горизонтальных» и «вертикальных» связей в больших полушариях». «Физиологический журнал СССР», т. XLVIII, № 12, 1962 г., стр. 1437.

6. «Некоторые свойства условных рефлексов на прямое раздражение коры мозга». Научные сообщения РГУ за 1962 г. Ростов, 1963 г., стр. 266.

7. «Особенности условных рефлексов, выработанных на электрическое раздражение пункта коры, лишённого «вертикальных» связей с подкорковыми отделами». Авторефераты научно-исследовательских работ за 1963 г. Ростов, 1964 г., в печати. В соавторстве с Л. Н. Копытевой.

8. «О путях распространения возбуждения из коркового пункта условного раздражения». X съезд Всесоюзного общества физиолог., биохим., фармакол. Еревань, 1964 г., в печати.

