

Н.Ю. Беленюк

**ПРИНЦИП  
ЦЕЛОСТНОСТИ  
В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ  
МОЗГА**

---



612.82  
Б 431

АКАДЕМИЯ МЕДИЦИНСКИХ НАУК СССР

Н.Ю. Беленков

---

**ПРИНЦИП  
ЦЕЛОСТНОСТИ  
В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ  
МОЗГА**

---



МОСКВА. МЕДИЦИНА. 1980

БЕЛЕНКОВ Н. Ю. Принципы целостности в деятельности мозга/АМН СССР. — М., Медицина, 1980, 312 с., ил.

Беленков Н. Ю. — профессор, член-корреспондент АМН СССР, заведующий кафедрой нормальной физиологии I Ленинградского медицинского института имени И. П. Павлова.

В монографии описаны результаты экспериментальных исследований, проведенных в лабораториях, руководимых автором, с использованием оригинального методического приема обратимого (холодового) выключения мозговых структур, а также метода их разрушения, регистрации биоэлектрических потенциалов, электростимуляции и др. Полученные фактические материалы, обобщенные в книге, в совокупности с данными литературы позволили автору обосновать положение о целостном вовлечении мозгового вещества в осуществление каждого поведенческого акта. В аспекте целостности мозговой деятельности рассматриваются такие явления, как полифункциональность различных областей коры головного мозга и подкорки, множественный контроль функций мозга, интеграция активирующих и тормозных структур, восстановление (компенсация) функций при повреждениях мозга, значение памяти в механизме условного рефлекса и в формировании произвольных действий.

Книга охватывает общетеоретические проблемы организации мозговых функций и предназначена для специалистов в области высшей нервной деятельности, нейрофизиологии, невропатологии, психиатрии, психологии.

В книге 66 рис., 7 табл., библиография — 252 названия.

For Summary see page 309.

ИЗДАНИЕ ОДОБРЕНО И РЕКОМЕНДОВАНО К ПЕЧАТИ  
НАУЧНО-ИЗДАТЕЛЬСКИМ СОВЕТОМ ПРЕЗИДИУМА АМН СССР

Б 50300—109 42/43—80·4106000000  
039(01)—80

© Издательство «Медицина», Москва, 1980



---

## ВВЕДЕНИЕ

Уже в экспериментальных исследованиях середины и конца прошлого столетия, почти всегда исходивших из проблем клинической неврологии, стала проявляться тенденция к представлениям о единстве функционирования частей мозга. Так, Р. Flourens (1842) утверждал, что все восприятия имеют одинаковое распределение в полушариях мозга. F. Goltz (1881) констатировал факт, что степень деменции при повреждении головного мозга человека пропорциональна размерам, а не локализации поражения. Местоположение ума — резервуара представлений, согласно его мнению, следует искать во всех частях коры, точнее, во всех отделах мозга. Вопреки господствовавшим тогда локаляционистским взглядам, столь динамические представления о функционировании мозга все же находили себе сторонников среди экспериментаторов и клиницистов. Они, в частности, оказали большое влияние на формирование научного мировоззрения К. Lashley. Его концепция о структурной организации поведения основывалась на опытах, проведенных на крысах и в последние годы на обезьянах, а также на клинических наблюдениях. Он стойко придерживался взгляда, что в коре мозга нет такого поля, которое бы не принимало участия в осуществлении «интеллектуальных» функций. Можно оспаривать концепции К. Lashley, но нельзя не согласиться с современной оценкой его трудов, данной в предисловии к посмертному изданию сборника его статей (1960), что он был настолько впереди своего времени, что даже сейчас нейрофизиология находится лишь на пороге способности воспринять его идеи относительно общих принципов структурной и функциональной организации головного мозга.

Тем не менее аспект целостности функционирования центральной нервной системы постоянно «отпугивал» большинство физиологов классического периода своим «сверхъестественным» содержанием, навязанным ему школами холизма и гештальт-психологии. Справедливо отвергнув идеалистическое толкование сущности целого, физиология, к сожалению, надолго упустила из поля своего внимания сам аспект целостности как возможный предмет исследования.



Классическая нейрофизиология, значительно преуспев в познании относительно элементарных функций центральной нервной системы, столкнулась с чрезвычайными трудностями при попытках интерпретировать факты, получаемые в процессе изучения структурно-функциональных основ сложного поведения. У некоторого круга исследователей эти трудности породили разочарования, весьма глубокий скептицизм по поводу самой возможности познать структурные основы процессов, управляющих поведением. До сих пор еще последователи бихевиоризма сознательно игнорируют нейрональную структуру центральной нервной системы и предпочитают иметь дело с ее концептуальными моделями. В потоке множества современных публикаций понятие «связи» сводится к чистой логике, не обогащаемой каким-либо отношением к действительным — нейрональным соединениям.

Тем не менее связь функции с реализующей ее структурой, какой бы степени сложности эта функция ни была, остается необходимым звеном в познании процессов высшей нервной деятельности. Выявив основные закономерности высшей нервной деятельности, И. П. Павлов поставил вопрос и о ее материальном субстрате. В основном он придерживался господствовавшей в то время точки зрения Н. Мунк (1890) о локализации определенных функций в коре головного мозга. Однако выявленные в экспериментах его лаборатории факты вошли в противоречие с устоявшимися положениями. Очевидность сохранения и восстановления тех или иных анализаторных функций после экстирпаций различных отделов коры больших полушарий побудила И. П. Павлова высказать положение о существовании «рассеянных элементов» каждого анализатора. Что же касается локализации ассоциативной деятельности, то в этом вопросе, вопреки мнению многих авторитетов, И. П. Павлов твердо стоял на позиции ее отрицания. Временные связи, полагал он, могут образовываться в любом участке коры больших полушарий. Весьма примечательна также и его оригинальная трактовка понятия о первом центре. «С самого начала думали,— писал И. П. Павлов о дыхательном центре,— что эта точка с булавообразную головку в продолговатом мозгу, но теперь он чрезвычайно расплылся, поднялся в головной мозг и спустился в спинной, и сейчас границы его никто не укажет. Точно также и относительно пищевого центра, надо ждать, что это будет дистанция порядочного размера, широко раскинутая по центральной нервной системе. Где точно он помещается, это в настоящее время неизвестно»<sup>1</sup>.

Быстрый прогресс нейрофизиологии за два последних десятилетия, связанный с внедрением в практику исследований тон-

<sup>1</sup> Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М — Л.: Биомедгиз, 1938, с. 155.



ких и точных методических приемов, включая достижения электроники и вычислительной техники, способствовал накоплению множества новых фактов, в свете которых мозг представился в еще большей, не бывалой до того, чрезвычайной сложности. «Ясные» и «простые» истины физиологии 30—40-х годов, например, об «очагах возбуждения» в коре больших полушарий и «дорожке» повышенной возбудимости между ними, не получили подтверждения ни методом электроэнцефалографии, ни методом прямой стимуляции поверхностных и глубоких структур головного мозга. Устоявшиеся представления вошли в непримиримые противоречия с вероятностными принципами современной (статистической) нейрофизиологии.

Использование микроэлектродной техники в остром и хроническом эксперименте расширило знания о функции нейронов. Этот аспект исследований обогатился также за счет достижений электронной микроскопии, нейрохимии и нейрофармакологии. Появилось много экспериментальных фактов в пользу пластичности нейронных связей, функциональной полимодальности нервных клеток. Перспективными в этом направлении оказались работы по структуре и функции синаптических образований в мозге.

Сформулированная И. П. Павловым идея о временной связи как механизме условного рефлекса получила в настоящее время развитие на уровне системной физиологии. В терминологию высшей нервной деятельности вошли такие понятия, как «потребность», «мотивация», «эмоция» и «память». Это обстоятельство не следует рассматривать как уступку интроспекции. Дело скорее в том, что прогресс объективного научного знания, доступный на данном этапе развития физиологии, уже позволяет включить эти традиционно субъективные категории в круг законных объектов нейрофизиологического эксперимента.

Следует, однако, заметить, что характерное для настоящего времени увлечение теоретизированием в форме математических вычислений применительно к решению проблемы структурного обеспечения высшей нервной деятельности нередко основывается на том, что исследователи такого направления часто упускают из вида гипотетическую природу своих исходных предпосылок.

Как справедливо заметил G. Wolter (1963), нет смысла штурмовать с помощью вычислительной техники бастионы, значительная часть которых существует только в нашем воображении. В связи с этим весьма актуально привести замечание Ф. Энгельса, который писал: «...в теоретическом естествознании нельзя конструировать связей и вносить их в факты, а надо извлекать их из фактов и, найдя, доказывать их, насколько это возможно, опытным путем»<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Энгельс Ф. Диалектика природы. В кн.: Маркс К. и Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 370—371.



В настоящее время, когда физиология накопила необъятную массу экспериментального материала, касающегося структурно-функциональных основ поведения, особую значимость приобрели методологические аспекты интерпретации получаемых фактов. В противоположность механистическому, сугубо аналитическому подходу в понимании целого, при диалектическом подходе сложное не сводится к простому и утверждается наличие у целого таких свойств и качеств, которые не могут быть присущи его частям. Таким образом, новые свойства и качества возникают, когда отдельные части целого включаются в определенные системы связей. Соответственно этому структура, обладающая свойствами целостной системы, состоит из элементов, изменение каждого из которых повлечет за собой изменение всех остальных, а значит и системы в целом.

В свете основного диалектического понятия взаимодействия как конечной причины вещей нельзя не учитывать, что любая закономерность мозговой деятельности, в том виде, в каком она представляется нам в каждом частном варианте опыта, характеризует лишь какую-то одну из возможных сторон, определенный аспект динамического существования целого.

Нельзя не согласиться с В. Burns и А. Webb (1977), что за технические удобства острого опыта, когда неподвижное наркотизированное животное не способно нарушить стабильной работы регистрирующей и анализирующей аппаратуры, нам приходится «расплачиваться» ненормальным, вследствие операции и наркоза, состоянием центральной нервной системы. Использование курареподобных веществ, по мнению этих же авторов, явилось попыткой сохранить преимущества обездвиживания подопытного животного, но избежать при этом состояния наркоза. Остается, однако, спорным, действуют ли курареподобные вещества только в пределах периферии или затрагивают также функцию центральных структур. Несомненно, что паралич маскирует целый ряд проявлений активации, и нет возможности выявить, является ли обездвиженное животное обеспокоенным, встревоженным или испытывающим боль.

Функциональная пластичность структур мозга как способность их вовлекаться в различные формы деятельности — одно из важнейших свойств элементов целого мозга. Именно это свойство утрачивается ими в состоянии наркоза. Чем выше уровень бодрствования, тем больше пластических, функциональных преобразований способен осуществить мозг. В частности, понятие «один нейрон — одна функция» порождено экспериментами на наркотизированных животных, у которых ослаблена спонтанная нейронная активность и значительно упрощены вызванные реакции.

В многочисленных исследованиях автора этой книги и его сотрудников были предприняты поиски новых методических приемов в исследованиях структурно-функциональной органи-



зации мозга, открывающих перспективу познания внутренних законов его целостности. В отличие от результатов опытов с хирургическими удалениями всей новой коры и ее частей, после которых проявление условных рефлексов сохранялось при испытании их в отдаленные сроки после операций, функциональная, обратимая декорткация методом дозированного охлаждения значительно глубже нарушала течение процессов высшей нервной деятельности. Она приводила к полному исчезновению выработанных предварительно условных рефлексов.

Стало очевидным, что в своих исследованиях мы столкнулись с неизвестным до сих пор эффектом экстренного, некомпенсированного выпадения функций новой коры и ее отдельных областей. Этот феномен невозможно наблюдать при хирургических повреждениях мозга, последствия которых оцениваются только в более или менее отдаленные сроки. Полученные факты заставили нас пересмотреть многие взгляды, прежде всего наши собственные, которые сложились ранее в результате экспериментов с применением метода экстирпаций, перерезок и электролитических разрушений структур мозга. Из опытов с функциональными выключениями следовало, что кора больших полушарий в целом мозге является обязательной структурой для осуществления процессов высшей нервной деятельности.

В этой книге при интерпретации собственных экспериментальных материалов и данных большого числа работ других авторов мы не сумели избежать противоречий с некоторыми устоявшимися в науке представлениями. Но в этом и была наша задача — вызвать у читателя потребность взглянуть на некоторые очевидные факты с иных теоретических позиций.



## МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМУ ИЗУЧЕНИЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА

Адекватность метода задаче исследования является одним из главных условий успеха ее решения. Результаты эксперимента, полученные с помощью оптимально подобранных методов, не допускают обычно множества толкований.

Новые методы исходно всегда несут на себе отпечатки научного мышления своих создателей, отражают концептуальные модели деятельности мозга, которых они придерживались. В дальнейшем осознание новых экспериментальных возможностей другими исследователями способствует, в свою очередь, постановке новых экспериментальных задач, которые стимулируют к новым исследованиям. В каждом конкретном эксперименте неизбежна односторонность познания. Поэтому, признавая, что аналитическая физиология осветила не мало важнейших аспектов мозговой деятельности, на современном этапе развития этой науки необходимо стремиться к многоплановости эксперимента, к попыткам вывести исследуемый феномен из динамического взаимодействия различных сторон деятельности мозга.

Известный скептицизм, как необходимый источник научного прогресса, не должен быть направлен против методов исследования как таковых — электростимуляции, экстирпаций, регистраций биоэлектрических потенциалов и т. д. Критическому анализу следует подвергнуть неизбежную для каждого отдельного исследователя тенденцию к обобщениям, некоторые из которых не всегда правомерны и могут порождать ошибочные интерпретации. В каждый период своего развития нейрофизиология синтезировала накопленные знания в виде тех или иных представлений о принципах деятельности мозга. Некоторые из таких представлений надолго переживали свое время и, сделавшись общепризнанными, приобретали силу догм, задерживающих неудержимый процесс познания не на одно десятилетие.

Познать изучаемый феномен можно только синтезируя результаты многих методов исследования, раскрывая его прояв-



ления с разных точек зрения. При выборе методов исследования необходимо отдавать себе отчет в действительных их возможностях.

В данной главе будет представлен обзор некоторых широко применяемых в нейрофизиологии методов, а также описан созданный в нашей лаборатории метод функционального холодового выключения коры больших полушарий, который, имея ряд преимуществ перед другими методами выключения мозговых структур, позволил раскрыть невыявленные до этого новые стороны структурно-функциональной организации мозга. Мы приводим здесь подробное описание этого метода потому, что материалам, полученным с его помощью, в этой книге уделено значительное место.

### Метод прямого раздражения мозга электрическим током

Стимуляцию электрическим током корковых и подкорковых структур мозга, называемую центральной стимуляцией, применяли для выявления функционального значения отдельных его образований. Этот метод был связан непосредственно с идеей о локализации отдельных нервных функций в определенных «центрах». Соответственно, результаты экспериментов оценивали по провоцируемым стимуляцией ответам различных частей организма или по изменениям поведения в целом. Более чем за столетие использование этого приема, начатое G. Fritch и E. H. Heitzig (1870) в острых опытах, а затем продолженное L. Simonoff (1881) на бодрствующих животных с вживленными в глубокие структуры мозга электродами, внесло много ценного в физиологию центральной нервной системы. Однако по мере расширения знаний о структуре и функции мозга и разработки новых концепций о принципах его деятельности стала осознаваться противоречивость полученных ранее представлений. Это повлекло за собой переоценку экспериментальных возможностей метода центральной стимуляции.

Благодаря исследованиям с применением гистологических методов и микроэлектродов выяснилось, что при стимуляции моно- или биполярным способом, даже при самых малых межэлектродных расстояниях, воздействию тока подвергается огромное количество нейронов, далеко неравнозначных по своему функциональному значению. Следовательно, раздражение отдельных пунктов мозга порождает различные эффекты, поэтому в процессе опытов со стимуляцией потребовались наблюдения за многими проявлениями жизнедеятельности организма. Положение осложняется еще и тем, что при стимуляции любой области мозга можно лишь частично выявить ее функции по той причине, что при этом реагирует лишь ограниченное количество нейронов, т. е. то, которое воспринимает раздражение током именно



данной силы и частоты. В то же самое время остается без изменений активность функционально не менее важных нейронов, расположенных в том же месте, но реагирующих на иные параметры раздражающего тока.

Примером являются данные Б. А. Фомина (1975), раздражавшего током различной силы одни и те же пункты латерального отдела подбугорной области (гипоталамуса) у кошек. При стимуляции слабым током (0,06—0,5 мА, 3 с) отмечались реакции преимущественно положительного характера (облизывание, потягивание, поисковые движения и др.). При увеличении силы тока до 1—1,4 мА животные начинали вздрагивать, наблюдалось или шипение, или оборонительные движения лапой, или другие реакции.

На основании этого автор сделал заключение о неоднородности функций этого отдела подбугорной области. На основании других данных можно сделать вывод о неоднородности функций почти всех структур головного мозга.

Нельзя игнорировать и того обстоятельства, что раздражающий ток никогда не действует на ткань только в месте приложения электродов. Его сила, по крайней мере вблизи них, бывает достаточной, чтобы превысить порог раздражения соседних структур мозга. Так как аксонный холмик наиболее чувствителен к действию электрического тока, вероятно, электростимуляция возбуждает тела клеток более легко, чем волокна. Однако, как замечал R. Doty (1969), поскольку эффективность стимуляции снижается пропорционально квадрату расстояния от источника раздражения, а первичных волокон в коре больших полушарий значительно больше, чем клеточных тел, вполне возможно, что наибольший эффект может возникнуть при стимуляции аксонов и аксонных терминалей.

Одна из существенных причин, заставляющих с осторожностью подходить к оценке получаемых эффектов при раздражении мозга, состоит в том, что стимуляция какого-либо его отдела может вызвать реакции, не имеющие непосредственной с ним связи. Е. Crosby (1964), например, указывал, что раздражение электрическим током извилины пояса (поясной извилины) или орбитальной части лобной доли иногда вызывает у человека обонятельную ауру, которая обычно связывается с функцией филогенетически старых областей коры. Согласно данным W. Penfield (1958), сложные зрительные галлюцинации возникают при раздражении височной доли, однако они в некоторых случаях отмечаются и при стимуляции орбитальной части лобных долей.

Эти факты указывают на значение раздражаемых областей в происхождении вызванных явлений. Но они могут свидетельствовать и о распространении возбуждения из пунктов стимуляции в другие области, которые также имеют к ним отношение.



В литературе все больше накапливается сведений о возникновении определенных психических состояний у человека при стимуляции корковых и подкорковых структур. Связывать эти состояния только с раздражаемым пунктом и в этих случаях едва ли правомочно. Полагая, что глубоким структурам участвуют в сложных видах активности, следует думать, что при их стимуляции в деятельность вовлекаются и другие образования. G. Schaltenbrand (1965) показал, что при раздражении переднего отдела зрительного бугра (таламуса) можно вызвать у человека произношение целых фраз, таких, как «кто-то вошел», «я вижу то-то», «я слышу то-то». Трудно представить, чтобы подобная речь могла быть организована в данной точке этой структуры. Очевидно, раздражение афферентных нервов этого образования ведет к возбуждению сложного, расположенного в коре больших полушарий комплекса нейронов. Об этом свидетельствуют наблюдения, показывающие, что электростимуляция так называемых центров речи в доминантном полушарии никогда не вызывает подобных актов речи.

W. Penfield и P. Perot (1963) считают, что при воспроизведении раздражением электрическим током памяти энграмма не находится в том месте, которое раздражается, а располагается по крайней мере на синапс ниже по отношению к прилагаемому стимулу. Если раздражение вызывало у людей специфическое воспоминание, то экстирпация раздражаемой области не препятствовала ему.

Выводы, сделанные выше, подтверждаются конкретными фактами, полученными в экспериментах на беспозвоночных животных. Так, D. Kennedy и соавт. (1966) показали, что раздражение электрическим током какого-либо одного нейрона у раков вызывает координированный ответ нескольких мотонейронов. А согласно опытам A. Willows (1967), проведенным на моллюсках, имеющих относительно простую нервную систему, единичные импульсы, приложенные к препарированному нейрону, могут стать триггером для реализации сложного поведенческого акта.

Данные физиологии и нейрохирургии показывают, что раздражение анатомически идентичных пунктов мозга у различных индивидуумов может вызывать различные эффекты, что находится в соответствии с разнообразием их прошлого опыта и условий, в которых тестируется раздражение. У одного и того же индивидуума можно получить различные эффекты при раздражении одних и тех же структур в зависимости от ситуационно обусловленных состояний.

Таким образом, при использовании метода центральной стимуляции мозга следует отдавать себе отчет о том, что вызываемые стимуляцией ответы не опосредованы активацией анатомически ограниченных образований, а отражают включение в деятельность многих систем мозга.



## Метод электроэнцефалографии

«Взаимосвязь разных частей центральной нервной системы млекопитающих ставит нейрофизиолога примерно в такое же положение, в каком находится астроном, — он может наблюдать систему, но не может вмешиваться в ее дела. Возможность вмешательства в работу мозга у нейрофизиолога весьма ограничена, если только он хочет сохранить ее функцию», — так писал В. Burns (1968, с. 221), обсуждая перспективность нейрофизиологических методов. Едва ли мыслимо допустить развитие нейрофизиологии без активного экспериментального вмешательства в целостность мозга. Однако нельзя не согласиться с тем, что чем меньше эти вмешательства, тем предоставляется больше возможностей наблюдать работу мозга в его естественных условиях. В этом аспекте весьма привлекательно использование методов регистрации биоэлектрических мозговых явлений, поскольку при этом, по существу, отсутствуют вмешательства в работу мозга.

Отведение электрических колебаний от поверхности головного мозга послужило началом широкого использования нового приема — метода электроэнцефалографии для исследования функции ЦНС. Регистрация биотоков с помощью электродов, расположенных на черепе или непосредственно контактирующих с корой больших полушарий и подкорковыми структурами, позволила исследовать возбуждение и торможение в структурах мозга, распространение процесса возбуждения, взаимосвязь отдельных структур и т. д. Наряду с этим были сделаны многочисленные попытки использовать метод электроэнцефалографии и для изучения механизмов условнорефлекторной деятельности.

Перспективу объективного познания «субстрата» условнорефлекторного процесса, казалось бы, открыли G. Dugur и A. Fessard (1935), показавшие возможность электроэнцефалографического выражения ассоциации зрительного и слухового стимулов. Результаты экспериментов с применением электроэнцефалографии как будто указывали на выделение проекционных очагов возбуждения при действии условных и безусловных стимулов и даже на проторение пути между ними. Однако по мере накопления материалов, полученных различными авторами, четкость электроэнцефалографических показателей выражения условной связи стала расплываться в потоке далеко не идентичных, противоречивых данных.

Наиболее характерной и постоянно отмечаемой на первой стадии формирования условного рефлекса реакцией, регистрируемой на электроэнцефалограмме (ЭЭГ), является реакция десинхронизации (активации), распространяющаяся на все структуры головного мозга. По мере упрочения и специализации условного рефлекса этот генерализованный эффект сменяется на весьма не стабильные и разнообразные локальные реакции. Раз-



ные авторы отмечали их в самых разнообразных структурах. Имеющиеся в литературе данные об электроэнцефалографических проявлениях при осуществлении даже идентичных рефлексов настолько разнообразны, что прийти на их основании к каким-либо определенным выводам о субстрате структурно-функциональной организации условного рефлекса едва ли возможно. Вследствие этого, несмотря на множество опубликованных работ, до сих пор не существует широко разделяемого представления о закономерностях осуществления условных рефлексов. Из отмечаемых локальных изменений, регистрируемых на ЭЭГ, невозможно вывести какую-либо закономерность.

Итак, мы сталкиваемся с явно парадоксальным явлением — в период стабилизации поведенческого выражения условного рефлекса его проявление на ЭЭГ ослабляется и даже исчезает (Ройтбак А. И., 1956; Любимов Н. Н., 1958; Анохин П. К., 1958; Chow K., 1957; Beck E., 1958, и др.).

Мы (Беленков Н. Ю., Сидоров В. Н., 1966, 1968; Сидоров В. Н., 1971) изучали частотные сдвиги на ЭЭГ на стадии выработки и упрочения условного оборонительного электрокожного рефлекса (сгибание конечности) у кошек. На первоначальном этапе выработки этого рефлекса имела место генерализованная десинхронизация, охватывающая всю кору больших полушарий и все подкорковые образования, от которых производилось отведение. Упрочение условного рефлекса сопровождалось постепенным ослаблением частотных изменений на ЭЭГ, вплоть до полного их исчезновения. Локальных биоэлектрических реакций в отдельных исследованных структурах, стабильно приуроченных к осуществлению данного рефлекса, не было выявлено при использовании различных методов обработки ЭЭГ (рис. 1). Из этого следует, что реализация условного рефлекса осуществляется более тонкими и не синхронизированными на клеточном уровне процессами, которые слабо или совсем не улавливаются методом электроэнцефалографии.

Один из основных недостатков этого метода применительно к изучению условного рефлекса состоит в том, что ЭЭГ отражает суммарные электрические проявления деятельности многих тысяч клеток, расположенных рядом, но не несущих при этом одних и тех же функций и не генерирующих, соответственно, одинаковые паттерны электрических колебаний. Отводящий электрод в таком случае регистрирует некоторую пространственно усредненную активность многих нейронов, имеющих различные функциональные связи, но расположенных в сфере данного отведения. Вследствие этого в принципе нельзя ожидать, чтобы функционально различные нейроны, даже в одинаковых экспериментальных условиях, формировали бы идентичные потенциалы, которые можно было бы сравнивать.

Подсчитано, что эффективная пространственная константа для диполя, расположенного на 1 мм ниже поверхности коры,



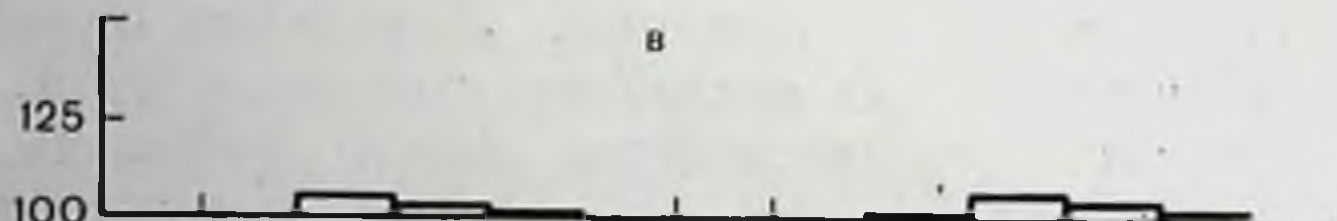
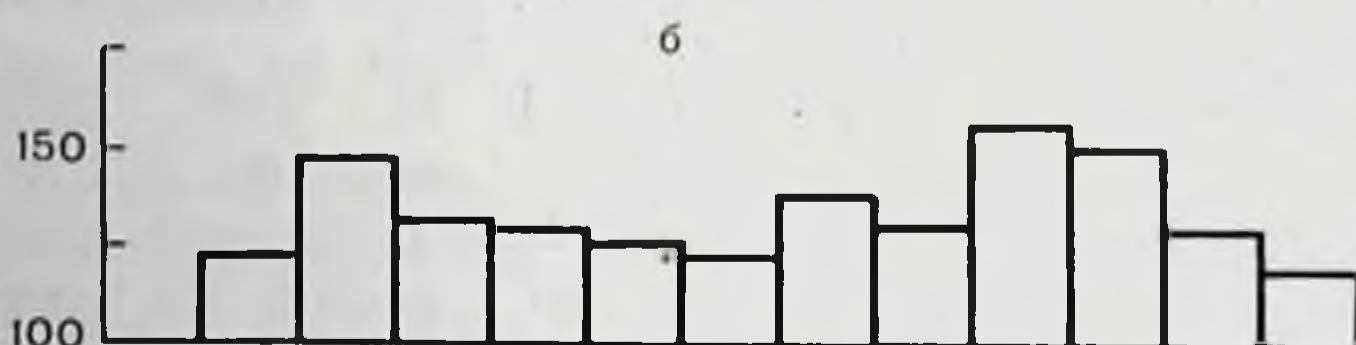
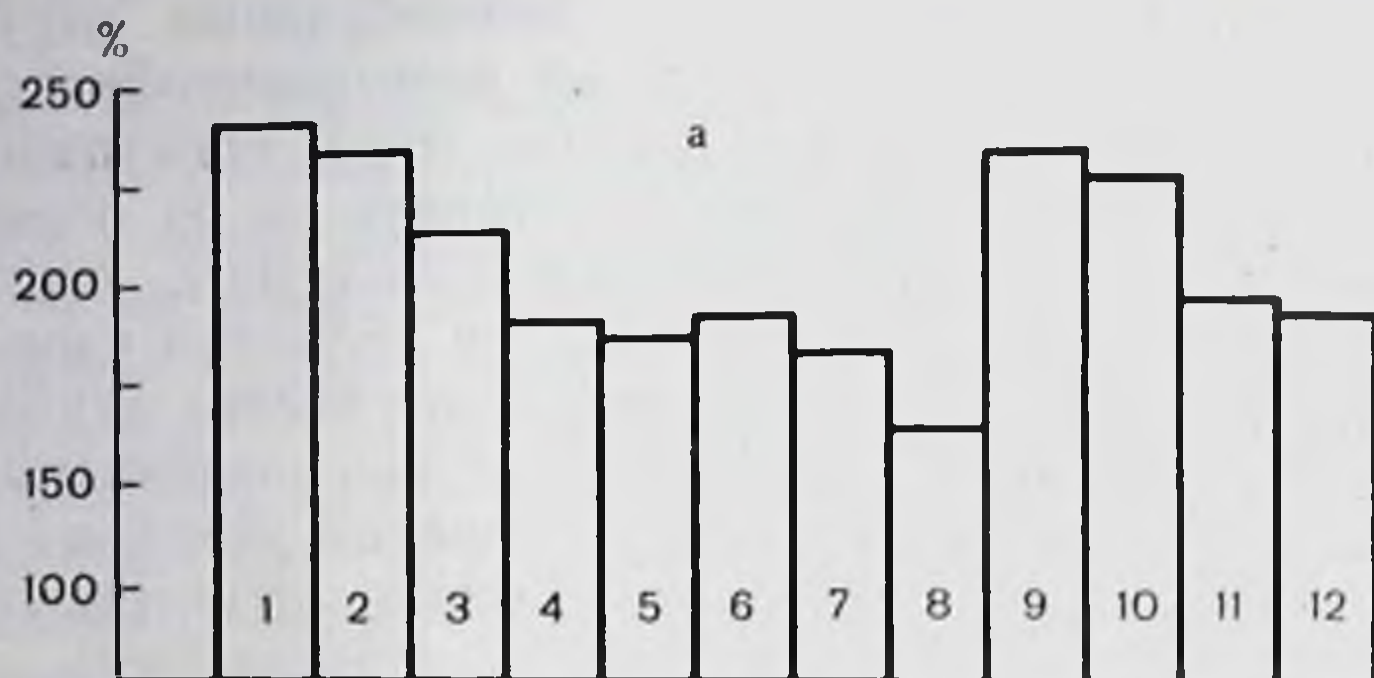


Рис. 1. Частотные сдвиги на ЭЭГ в различных структурах мозга в процессе формирования оборонительного электрокожного условного рефлекса у кошки (средние данные в процентах по отношению к исходному уровню).

а — изменение частоты колебаний при действии условного раздражителя (звук) в начальный период образования условного рефлекса; б — частотные изменения на этапе укрепления условного рефлекса; в — уровень частотных изменений при стабилизированном условном рефлексе. 1 — сенсомоторная область коры; 2 — височная область; 3, 4 — затылочная область коры; 5 — бледный шар (паллидум); 6 — хвостатое ядро; 7 — срединное ядро; 8 — внутреннее коленчатое тело; 9 — вентральный отдел гиппокампа (морского конька); 10 — дорсальный отдел подбугорной области (гипоталамуса); 11 — сетчатое образование среднего мозга; 12 — нижнее двухолмие.

равна около 2 мм. Отсюда вытекает, что в участке отведения от поверхности коры находится до полумиллиона клеточных тел, которые могут участвовать в формировании суммарного потенциала (Brazier M., 1955). Если же клетки активируются несинхронно, что, очевидно, имеет место в состоянии прочного условного рефлекса, то сдвигов на ЭЭГ может и не быть вовсе. «С помощью макроэлектродов, — писал В. Burns (1968), — можно записать синхронный разряд многих расположенных близко



друг к другу нейронов, но ими нельзя регистрировать пространственные и временные детали асинхронной активности» (с. 218). И далее: «Совершенно ясно, что приемы, сходные с теми, какими пользуются при выработке условного рефлекса у экспериментального животного, позволяют вызвать изменения в электроэнцефалограмме. Но, к сожалению, проанализировать природу этих изменений нелегко, потому что мы, по существу, еще не знаем, какую именно клеточную активность выражает сама электроэнцефалограмма» (с. 206). Изучение активности отдельных нервных клеток путем микроэлектродного отведения, как показывают современные исследования, дает больше возможностей для решения вопроса о механизмах условного рефлекса. Однако и здесь паттерн возбуждения одиночного нейрона не дает достаточной информации для объяснения центральной организации поведения. Очевидные преимущества в этом отношении имеют статистические методы.

Рассматривая данную проблему в аспекте представления о мозге как объединенной системе, необходимо различать состояние мозга в процессе обучения и в состоянии обученности. Тот факт, что электроэнцефалографические корреляты поведенческого сдвига исчезают при стабилизации в мозге новых связей, наводит на мысль, что ЭЭГ выражает процесс реинтеграции активности мозга, вызываемый нарушением его гомеостаза. При становлении новых функциональных систем участвуют механизмы, обеспечивающие организму возможность осуществлять новые целесообразные поведенческие акты. По-видимому, всякая перестройка в объединенной мозговой системе находит отражение в генерализованной электрической активности мозга. Новая интеграция, результатом которой становится образование условного рефлекса, на ЭЭГ уже не отражается, возможно, потому, что при проявлении условного рефлекса гомеостаз мозга не нарушается.

Сдвиги на ЭЭГ, наблюдаемые в период становления рефлекса, и стабилизация ЭЭГ в стадии его закрепления могут служить доказательством неравнозначности протекающих при этом в мозге процессов. В состоянии «обученности» мозг выступает в новом качестве — в виде «системы памяти». В проявлении уже приобретенных навыков едва ли не основную роль играет механизм извлечения из памяти соответствующих энграмм — будущего полезного результата и программ моторного действия, посредством которого этот результат должен быть достигнут. Представляется возможным, что извлечение энграмм из объема памяти не отражается на уровне суммарной электрической активности мозга.

Все вышесказанное относится к использованию метода электроэнцефалографии в познании мозговой организации условно-рефлекторных, поведенческих форм деятельности организма. Разумеется, нельзя отрицать целесообразности его использова-



ния в других целях: для характеристики общего функционального состояния мозга, изучения сна и бодрствования, таких патологических состояний, как эпилепсия и т. д. Но и здесь необходима осторожность в трактовке, поскольку одни и те же проявления на ЭЭГ, например, явления синхронизации, десинхронизации и т. д., могут характеризовать самые различные состояния и проявляться при разнообразных функциях головного мозга. Так, например, пытаюсь дифференцировать электроэнцефалографические корреляты голода и жажды у собак и человека, А. И. Лакомкин и И. Ф. Мягков (1975) замечают, что при этом действительно наблюдалась активация в передних отделах коры больших полушарий, но в одном и том же опыте эта активность могла переходить то в генерализованную форму десинхронизации, то, наоборот, в генерализованную синхронизацию. Авторы заключают, что практически на каждой ЭЭГ, записанной в состоянии голода или жажды, при желании можно выбрать участки, которые будут подтверждать любую точку зрения.

Причина неудач в познании механизма условных рефлексов методом электроэнцефалографии кроется, очевидно, не в самом методе, а в его неадекватном использовании на основе ошибочной предпосылки, что при формировании условного рефлекса в момент сочетания в головной мозг непосредственно проецируется организация внешних воздействий, возбуждающих рецепторы. Поиски «двух очагов возбуждения» в коре больших полушарий, проторения путей от искусственного сенсорного входа к моторному или секреторному выходу породило, по образному выражению Е. John (1973), «лавину бесполезных исследований», ставивших целью найти место предполагаемой связи.

Исследуя по показаниям ЭЭГ процессы распространения возбуждения по коре больших полушарий, коррелирующие с поведенческим проявлением условного рефлекса, М. Н. Ливанов (1972) значительно ближе подошел к пониманию принципов организации этого феномена. Используя современную вычислительную технику, М. Н. Ливанов и соавт. определяли сходство протекания суммарных биоэлектрических потенциалов в различных пространственно удаленных точках коры на разных стадиях реализации условного рефлекса. Этот метод оказался весьма эффективным для изучения динамики мозговой активности и вовлечения новой коры в целом в процессы высшей нервной деятельности.

### Метод экстирпации

Метод разрушений и экстирпаций отдельных мозговых структур до сих пор еще занимает одно из ведущих мест в разработке проблемы морфофизиологической организации головного мозга. Однако в интересах прогресса физиологических зна-



ний целесообразно обратить внимание не столько на степень его эффективности, сколько на недостатки и ошибочность выводов, которые делаются на основании результатов, полученных при его использовании.

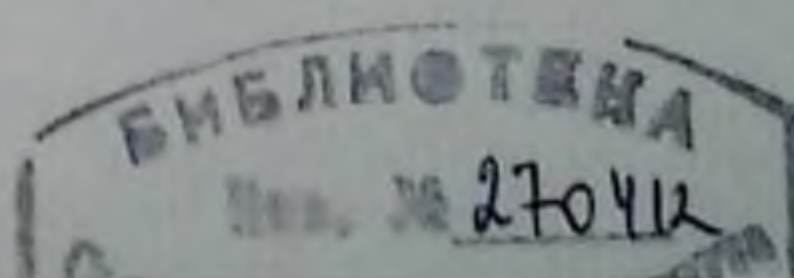
Отрицательные стороны метода экстирпации хорошо известны и давно беспокоят исследователей. Вот что писал по этому поводу И. П. Павлов: «Ужасная методика. Чем больше экстирпируешь, тем больше удивляешься, что этим приемом так много было получено прежними исследователями. Благодаря экстирпации, мы почти никогда не имеем постоянного, а всегда только текущее, изменяющееся положение вещей. Вы наложили на мозг свои руки, грубые руки, вы ранили мозг, и действие раневого раздражения длится неопределенное время, и неизвестно, на какое расстояние оно распространяется. Вы не можете сказать, когда оно кончится... Наконец, приходит желанный момент, раневое раздражение проходит, рана заживает. Но тогда на сцену является новое раздражение — рубец. И вы, быть может, имеете только несколько дней, в течение которых можете работать с некоторой уверенностью, что все наблюдаемые изменения зависят пока только от отсутствия удаленных частей больших полушарий. А затем начинается вот что. Сначала появляются явления угнетения. И вы уже догадываетесь, что это начинает действовать рубец. Такое состояние длится несколько дней, а затем следует взрыв судорог... Не хотите ли при этих ужасных условиях с успехом анализировать такую сложную деятельность, как деятельность больших полушарий?»<sup>1</sup>

Таким образом, раздражающий фактор раневой поверхности, влияние развивающегося рубца, наряду с возникновением вторичных дегенеративных изменений в отдаленных от места удаления областях, существенно затрудняют установление истинного значения поврежденных участков в нормальной деятельности мозга. Но необходимо считаться и еще с одним обстоятельством, значительно затрудняющим оценку функций удаляемых структур.

Дело в том, что эксперименты, в которых оценивается дефицит функций после мозговых повреждений, как правило, проводятся только через несколько дней и даже недель после операции. При этом обычно не принимается во внимание, что хирургическое вмешательство провоцирует развитие перестройки в функционировании оставшихся частей мозга. И чем больше времени проходит от момента операции, тем в большей степени оказываются компенсированными первоначально утрачиваемые функции. Поэтому в экспериментах с применением экстирпаций выявить в полном объеме истинное функциональное зна-

---

<sup>1</sup> Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — М. — Л.: Бюмедгиз, 1938, с. 222—223.





чение удаляемых или разрушаемых структур практически невозможно.

Через некоторый срок после операции исследователь уже не имеет возможности установить, какое значение имела поврежденная область для поведения в норме. Не оцененной остается также и та доля первоначальной утраты функции, которая оказывается скомпенсированной оставшимся интактным мозгом. Более определенно можно решить лишь вопрос о том, что вообще не компенсируется после тех или иных повреждений мозга.

Принято считать, что все те весьма значительные нарушения в состоянии и поведении животных, которые наблюдаются в первый послеоперационный период, обусловлены шоком в результате травмы. Однако только ли травма столь сильно нарушает всю деятельность мозга? Если бы это было так, то эквивалентные по объему разрушения, но разной локализации, например, коры больших полушарий, должны были бы вызвать одинаковые по тяжести последствия. Но оказывается, что оперированные животные по-разному, в зависимости от поврежденной области, выходят из тяжелого состояния и восстанавливают первую деятельность в различные сроки. Например, удаление у кошек ассоциативных теменных зон коры вызывает значительные нарушения как двигательной активности, так и реакций на различные сенсорные раздражения. Однако относительно быстро (спустя 2—3 дня) наблюдается восстановление. Через неделю поведение таких кошек почти не отличается от нормы. В отличие от этого при удалении височных областей поясной коры имеют место более тяжелые и продолжительные расстройства (до 3—4 нед).

После удаления или разрушения различных корковых и подкорковых образований в первый послеоперационный период исследователь наблюдает не только эффект травмы, как таковой, но и последствия нарушения целостности мозга, тяжесть которых обуславливается объемом и областью повреждения. Причиной шокового состояния, наступающего вслед за повреждениями мозга, может быть, по-видимому, не сама по себе механическая травма (хотя и с ней необходимо считаться), а экстренное выпадение функции структуры, тесно связанной в своей деятельности с остальным мозгом. Это заключение будет подкреплено в дальнейшем результатами экспериментов с функциональными выключениями мозговых структур. Пока же считаем необходимым упомянуть Ch. Sherrington (1906), результаты исследований которого позволяют сделать близкое к этому заключение.

Известно, что расчленение головного и спинного мозга вызывает немедленное исчезновение или резкое ослабление рефлекторной активности. Это явление получило название спинального шока. Через меньший период времени у лягушек и больший у высших животных шок проходит и рефлексы в той или иной мере восстанавливаются. Ch. Sherrington (1906) показал,



что повторная перерезка вскоре после первой не приводит к повторному шоку. Так как собственно травма во втором случае столь же тяжела, как и в первом, можно считать, что исходно развивающийся шок не обуславливается самой травмой. Поэтому Ch. Sherrington и заключил, что он зависит «только от нарушения целостности нервных каналов».

С обсуждаемой точкой зрения теория диасхиза оказывается весьма созвучной. На основании клинических данных С. Monakow (1914) пришел к выводу, что после повреждений мозга более или менее полное угнетение всех функций организма происходит не вследствие пассивного влияния травмы, как полагают многие авторы, а вследствие прекращения притока к нервным клеткам обычных для них физиологических раздражений от других структур. Теория диасхиза сыграла большую роль в объяснении многих клинических фактов. Так, например, до появления этой теории возникновение таких симптомов, как падение тонуса, угнетение сухожильных и других рефлексов в начальной стадии гемиплегии, было совершенно непонятно, поскольку в физиологии было принято считать, что эти рефлексy являются функцией спинного мозга. Утверждение, что симптомы выпадения из функций одной структуры могут быть связаны с нарушением функций других, имеет серьезное основание.

Рассматривая эффекты экстирпации в этом аспекте, В. Brooks (1975) вновь высказал мнение о том, что главная опасность экспериментирования с редуцированным мозгом заключается в том, что удаление его высших отделов нарушает состояние нижележащих центров, результатом чего может оказаться утрата имеющихся в обычном состоянии способностей к организации ответов.

Находясь под впечатлением теории диасхиза, П. К. Анохин (1935) писал: «Если же принять во внимание, например, в экспериментах с экстирпацией, могучее влияние диасхиза, то все это делает совершенно недостоверным результат экстирпации» (с. 68). Точнее, не достоверны выводы о функциональной роли отдельных мозговых образований, которые делаются на основании результатов их удаления.

Итак, можно заключить, что применение метода экстирпации не может дать полного представления о функциональном значении отдельных структур мозга. Его недостатки состоят не только в неизбежности раздражения мозговой ткани при хирургических вмешательствах и влиянии образующегося рубца. Трудности интерпретации данных при экстирпациях прежде всего определяются быстро развивающимися восстановительными процессами. Поэтому истинная роль удаленных образований в деятельности нормального мозга фактически ускользает от исследователя.

Давая оценку методу экстирпации, И. П. Павлов писал: «Нет сомнения, что в настоящее время исследователь больных



полушарий должен быть прежде всего озабочен вопросом, как изменить свои действия в отношении мозга. Это важнейший вопрос, так как при теперешнем способе затрачивается бесплодно огромное количество человеческого труда и масса животных»<sup>1</sup>. Однако, несмотря на столь отрицательное заявление И. П. Павлова относительно малой пользы метода экстирпации, и в наши дни физиологи продолжают интенсивно разрушать у подоцитных животных различные структуры мозга, полагая, что таким путем можно понять конечную роль, которую играют эти структуры в организации поведенческих актов нормальным мозгом. Тем не менее неудовлетворенность методом экстирпации стимулирует к поиску методов функциональных (обратимых) выключений структур мозга из его целостной деятельности.

Известны попытки выключения из деятельности отдельных мозговых структур путем аппликации на них фармакологических веществ. Еще В. Libet и R. Gerard (1938), используя данные о действии никотина на синаптические образования, накладывали на участки мозга бумажки, смоченные этим ядом, и полагали, что таким образом можно прекратить их деятельность. Другие авторы делали попытки угнетения различных областей коры больших полушарий воздействием на них анестетическими средствами. А. С. Батуев и Л. А. Васильева (1964) с этой же целью использовали  $\gamma$ -аминомасляную кислоту.

Однако все эти, так же как и другие аналогичные, попытки выключения функции мозга путем воздействия химическими веществами не дают уверенности в полном прекращении деятельности данной структуры. Следует принимать во внимание, что различные нейротропные вещества, в частности наркотические, действуют на синаптические образования не тотально, а избирательно, в соответствии со свойствами данного вещества и природой расположенных на клетках синапсов и рецепторов. По-видимому, фармакологические препараты, блокируя лишь определенные звенья медиаторных процессов, выключают только отдельные типы синаптических образований.

### Метод распространяющейся депрессии

Используя усилитель постоянного тока, А. Leao (1944, 1947) обратил внимание на возникновение в коре больших полушарий крыс негативной электрической волны, которая медленно (со скоростью 3—5 мм в мин) распространялась от места наложения на кору химических раздражителей (KCl, NH<sub>4</sub>Cl и др.). Как выяснилось, по мере продвижения этой волны в области с отрицательным зарядом происходит более или менее продолжи-

---

<sup>1</sup> Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — М. — Л.: Биомедгиз, 1938, с. 223.



тельное (до нескольких десятков минут) угнетение спонтанной и вызванной биоэлектрической активности (по показаниям ЭЭГ) и исчезновение пиковой активности отдельных корковых нейронов. Этот феномен, получивший название распространяющейся депрессии, стал использоваться как функциональное, обратимое выключение у крыс коры больших полушарий с целью изучения эффекта прекращения ее деятельности на образование и проявление условных рефлексов.

Применение распространяющейся депрессии особенно широко и успешно использовали J. Bugeš, O. Bugešova (1962, 1965). Им были установлены интересные факты, отражающие отдельные стороны структурно-функциональной организации мозга и значение коры больших полушарий и подкорковых образований в высшей нервной деятельности указанных выше животных.

Вместе с тем в методе распространяющейся депрессии как способе выключения из деятельности коры полушарий отмечены следующие недостатки: 1) в процессе распространяющейся депрессии активность коры полностью не подавляется; 2) во время протекания распространяющейся депрессии не все участки коры инактивируются одновременно, так как при прохождении волны депрессии сменяется восстановлением электрической активности; 3) при распространяющейся депрессии активность коры полностью не подавляется; эффекты, проявляющиеся в депрессии ЭЭГ, затрагивают апикальные дендриты пирамидных нейронов, в глубоких же слоях коры депрессия минимальна или совсем отсутствует (Van Harreveld A., Stamm J., 1953; Rosebluth A., Garcia R., 1966); 4) при воздействии на кору животных хлоридом калия, вызывающим депрессию, нередко возникает судорожное состояние, которое проявляется не только на ЭЭГ, но и соматически (Малаховская Д. Б., 1972; Ochs S., 1969, и др.); 5) по данным N. Truchtenberg и соавт. (1970) и J. Cytava (1972), вызванный феномен распространяющийся депрессии имеет весьма длительное последствие — до нескольких дней, которому соответствует определенный дефицит в поведении; 6) поскольку хлорид калия в месте приложения его в коре больших полушарий вызывает деструктивные изменения в ткани, представление о полной обратимости выключения функций коры ставится под сомнение (Tetelbaum Ph., Cytava J., 1965); 7) субдуральное введение химических веществ не исключает внесения инфекции, что значительно уменьшает возможность использования животных в хронических опытах (Bugeš J., Bugešova O., 1964); 8) распространяющаяся депрессия не ограничивается новой корой, она может переходить на миндалевидное тело, а затем и на хвостатое ядро (Bugeš J., Bugešova O., 1965); 9) депрессия может применяться только в экспериментах на животных со слабо развитой корой, имеющей гладкую поверхность, так как через борозды депрессия не распространяется.



## Охлаждение коры больших полушарий как метод ее функционального исключения

Понижение температуры тела теплокровных животных, как известно, снижает уровень их обмена, а при определенных условиях и совсем его подавляет. Обратимость процессов позволяет широко использовать гипотермию в медицине и, особенно, в хирургической практике. Оказалось эффективным применение локальной гипотермии с целью понижения жизненных процессов в отдельных органах тела, в том числе и в головном мозге.

Идея исключения из деятельности структур мозга холодом для познания их функциональной роли представляется весьма перспективной, поскольку этим методом можно избежать многих отрицательных сторон, присущих методу экстирпаций. Попытки внедрить локальное охлаждение в практику экспериментальных исследований были сделаны уже давно, но в силу технических сложностей создать метод холодового исключения мозговых структур, адекватный условиям свободного поведения животных в хроническом эксперименте, долго не удавалось. Еще в 1912 г. И. П. Павлов, отмечая недостатки метода экстирпации, выразил надежду, что избежать их будет возможно посредством охлаждения мозга. Он тогда писал: «...недалекое будущее покажет, насколько последний метод окажется удобным и что он нам принесет хорошего»<sup>1</sup>. «Недавнее будущее» этого метода оказалось, однако, весьма отдаленным.

В 1892 г. А. Черевков, исследуя влияние отдельных участков коры больших полушарий на кровяное давление у собак, прикладывал кусочки льда непосредственно к поверхности этих участков с целью их исключения. Первым исследователем, сделавшим попытку создать метод холодового исключения мозговых образований, был W. Trendelenburg (1910). Он использовал для этого отрезок кишки морской свинки, через который пропускал охлажденный изотонический раствор хлорида натрия. При соответствующем расположении этого устройства, контактирующего со спинным мозгом кролика, ему удавалось прекращать проводимость в шейном отделе спинного мозга. В других опытах для исключения коры больших полушарий W. Trendelenburg применил каучуковую капсулу с резиновой мембраной, которая крепилась к костям черепа над твердой мозговой оболочкой. При пропускании охлажденной жидкости через капсулу, находящуюся над моторной областью коры собаки или обезьяны, он наблюдал контралатеральную моноплегию с последующим восстановлением двигательной функции конечности по прекращении действия холода. Однако воздействия холодом производили в условиях острых опытов.

<sup>1</sup> Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — М. — Л.: Бюмедгиз, 1938, с. 223.



Попытки использовать холодовое выключение участка коры больших полушарий в хронических экспериментах были сделаны только спустя 20 лет в лаборатории, руководимой А. А. Ющенко (Куватов Г. Г. и др., 1934; Куватов Г. Г., Мутли А. Ф., 1937). У собак под твердой мозговой оболочкой над крестообразной извилиной с одной стороны помещали серебряную капсулу, через которую пропускали охлажденный (от  $+3^{\circ}$  до  $-15^{\circ}\text{C}$ ) спирт. Вследствие того, что примененный указанными авторами способ не был достаточно совершенным (отсутствовал контроль за температурой мозговой ткани, не был известен уровень охлаждения, при котором прекращается ее функционирование), использование этого метода было весьма ограниченным; изучали хронаксию мышц на противоположной стороне тела и изменение электрокожных оборонительных условных рефлексов на звуки. Поскольку в опытах Г. Г. Куватова и соавт. охлаждающую капсулу помещали непосредственно на мозг, а не на твердую мозговую оболочку, это приводило к развитию у животных энцефалического статуса, отчего они обычно и погибали. При пропускании через капсулы этилового спирта с температурой  $-15^{\circ}\text{C}$  охлаждаемая ткань, по-видимому, замораживалась, что также способствовало формированию энцефалитического очага.

По мере интенсивной разработки вопросов применения гипотермии в хирургии в 50-х годах появились публикации о связи общего охлаждения организма с биоэлектрической активностью мозга. Однако они не имели прямого отношения к изучению влияния выключения мозговой деятельности на функции организма. Лишь со второй половины 60-х годов вновь возник интерес к холодовому выключению различных мозговых структур с целью изучения их роли в поведении.

D. Shacter и H. Schukman (1967), изучая роль лобных (префронтальных) областей<sup>1</sup> коры в осуществлении отсроченных реакций, выключали ее у обезьян с помощью микрохолодильника, помещенного внутри металлической капсулы. Эти реакции в их опытах исчезали при снижении температуры ткани под охлаждающей капсулой до  $+6$  —  $+3^{\circ}\text{C}$ . Но по материалам I. Fuster и G. Aleksander (1970), отсроченные реакции у обезьян исчезают в условиях охлаждения части коры лобных областей до температуры  $+30$  —  $+25^{\circ}\text{C}$ , изменявшейся субдурально.

Локальное охлаждение коры сенсомоторных областей в хронических условиях проводили М. П. Старков и Ю. М. Перов (1967, 1969, 1972), наблюдавшие за поведением и электрической активностью мозга кошек при локальных охлаждениях коры с помощью вживленного термодатчика, через который пропу-

---

<sup>1</sup> В лобные доли коры больших полушарий включают сенсомоторные (фронтальные) области, лобные (префронтальные) области, а также орбитальные (глазничные) области.



скали охлажденную жидкость или углекислый газ. Из-за неточного измерения температуры охлаждаемой ткани к полученным ими результатам следует относиться критически. Маловероятно, чтобы порог прямого раздражения электрическим током двигательной области коры не изменялся даже при достижении ею температуры  $0^{\circ}\text{C}$ , так же как и то обстоятельство, что при  $0^{\circ}\text{C}$  в данной области можно регистрировать вызванные потенциалы в ответ на раздражение лучевого нерва. Температурные параметры, использованные М. П. Старковым и Ю. М. Перовым, при которых, по их данным, происходило выключение функции охлаждаемой области, приближаются к  $+10^{\circ}\text{C}$ . Это значительно ниже критических температур, установленных нами и другими авторами ( $+20^{\circ}$  или  $+22^{\circ}\text{C}$ ).

**Модификация метода холодового выключения коры больших полушарий, разработанная в нашей лаборатории.** Первый опыт использования обратимого холодового выключения коры больших полушарий был проведен нами в 1956 г. (Беленков Н. Ю. и др., 1958), когда в условиях острого эксперимента, используя специально изготовленную цилиндрическую капсулу, через которую пропускали охлажденную жидкость, мы изучали влияние выключения участков коры сенсомоторной области у кошек на артериальное давление (Беленков Н. Ю., Сметанкин Г. Н., 1960). Результаты этих исследований показали, что при снижении температуры коры до  $19-20^{\circ}\text{C}$  эффекты электростимуляции коры на артериальное давление полностью исчезают.

В дальнейшем этот способ функционального выключения коры больших полушарий был усовершенствован и мог применяться для изучения роли корковых структур в высшей нервной деятельности (Беленков Н. Ю. и др., 1969; Сосенков В. А., 1974). С этой целью была разработана методика изготовления охлаждающих капсул, сконструирован аппарат для охлаждения и пропуска жидкости через капсулы, созданы способы вживления капсул, измерения температуры вещества мозга в области охлаждения, что позволило обратимо выключать как большую часть всей новой коры, так и отдельные ее области в хронических условиях при свободном поведении кошек.

Для функционального выключения большей части новой коры изготавливали капсулы из эластомера. Предварительно у кошек с разной массой тела (от 2 до 4 кг) измеряли поперечный и продольный размеры черепа. Поперечный — между отверстиями слуховых проходов, продольный — от корня носа до наружного затылочного выступа. По этим размерам, на основе гипсовых слепков с внутренней поверхности черепной крышки, изготавливали различные капсулы (7 вариантов по размеру). Этих вариантов было достаточно, чтобы подобрать капсулу, соответствующую мозгу любого экспериментального животного. Зная поперечный и продольный размеры черепа данной кошки, уже до операции можно было определить номер необходимой ей капсулы. Готовая капсула обладала вместимостью около 4 мл. Ее вживляя, контактирующая с мозгом, поверхность имела площадь около  $300\text{ мм}^2$ . По форме она соответствовала поверхности больших полушарий.



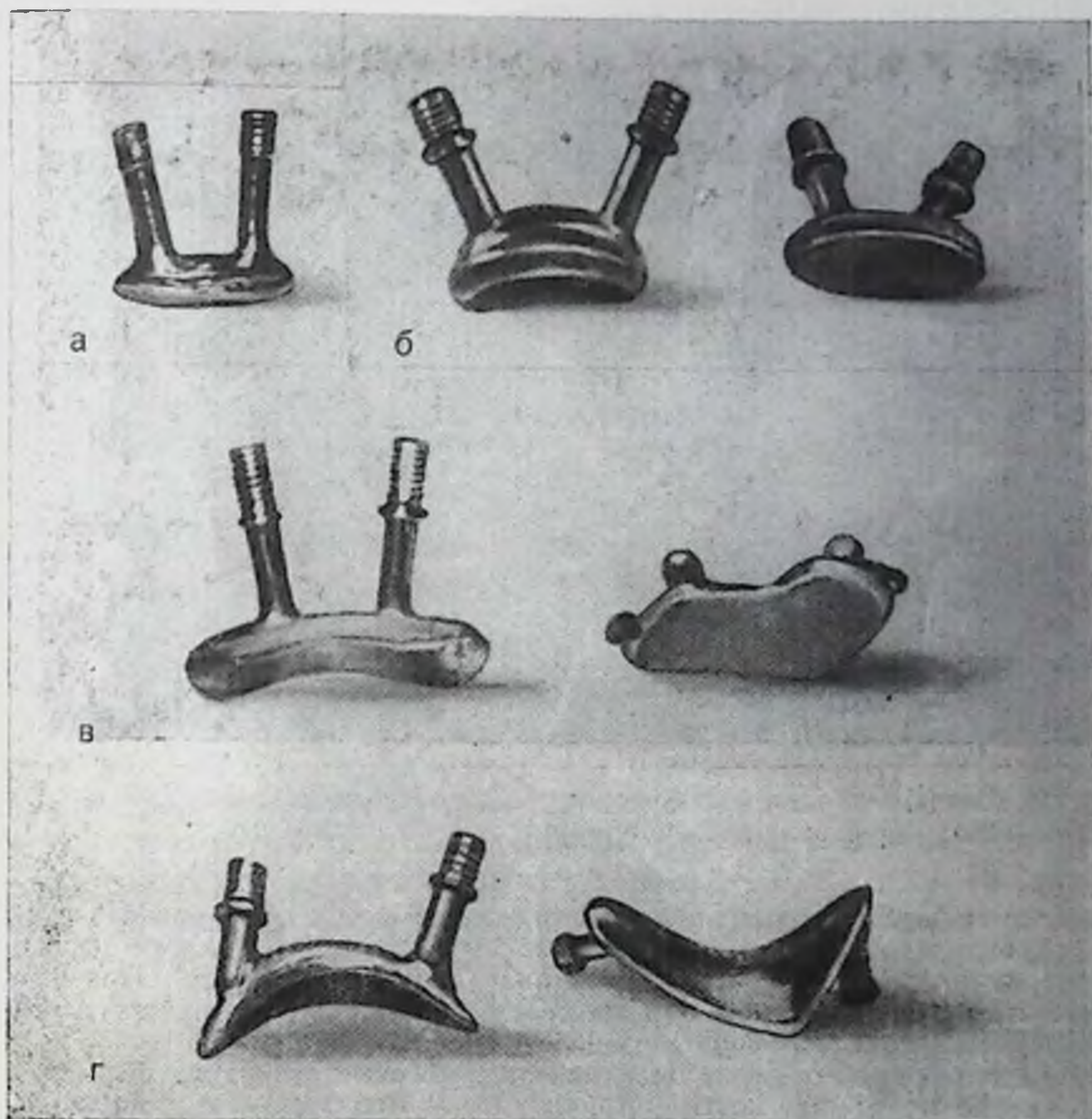


Рис. 2. Капсулы, примененные для холодового выключения моторной (а), соматосенсорной (б), теменной (в) и затылочной (г) областей повой коры.

Для холодового выключения отдельных областей повой коры капсулу изготовляли из латунной фольги толщиной 0,1 мм. Размеры и конфигурацию «локальной» капсулы для каждой из корковых областей определяли по карте проекционных и ассоциативных полей кошки (Thompson R. et al., 1963). Каждую капсулу изготавливали на основе двух металлических штампов. На одном из них, сделанном с гипсового слепка данной области мозга, штамповали прилегающую к мозгу нижнюю часть капсулы, на другом — верхнюю. В верхнюю часть впаивали две трубки для соединения капсулы с охлаждающей системой. Обе части капсулы спаивали так, чтобы между ними образовалась герметическая полость высотой не менее 3 мм. Затем капсулу хромировали (рис. 2).

При вживлении капсулы, предназначенной для охлаждения всей повой коры, вскрывали лобные пазухи и пломбировали их быстротвердеющим полимером (стеракрил, норакрил и др.). Затем удаляли максимальный объем лобных, теменных, височных и затылочных костей, не нарушая целостности твердой мозговой оболочки. После гемостаза приступали к примерке стерильных капсул, которые до операции содержали в парах аммпака, а непосредственно перед операцией облучали ультрафиолето-





Рис. 3. Голова кошки с двусторонне вживленными капсулами для охлаждения коры больших полушарий и термодатчиками.

выми лучами. Капсулу крепили к остаткам лобной и затылочной костей. Перед окончательной установкой капсулы в заданные области коры и подкорки вводили термодатчики (медь — константа). При этом тщательно следили, чтобы они на своем протяжении не соприкасались с капсулой. Затем рану зашивали.

При вживлении «локальных» капсул над ограниченными областями коры соответствующие кости с помощью бормашины стачивали до тонкой прозрачной пластинки. Далее вводили термодатчики и производили крепление капсул. После окончания операции на голове кошки были видны только трубочки от капсул и контактная колодка термодатчика (рис. 3).

Перед каждым опытом к вживленным капсулам присоединяли резиновые трубки, длина которых была достаточной для свободного передвижения животных по клетке. Эти трубки соединяли с холодильной установкой. Основу этой установки составлял автоматический компрессор, пропускающий фреон через медный змеевик, погруженный в бак емкостью 40 л с антифризом. Заданное постоянство его температуры поддерживали автоматическим термостатом. Циркуляция охлажденного антифриза от бака к капсуле на голове животного и обратно осуществлялась с помощью электронасоса. Введенные в мозг термодатчики соединялись через контактную колодку с регистрирующим температуру мозга аппаратом.

Специальные эксперименты были проведены для установления критических уровней охлаждения ткани мозга как непосредственно в области охлаждения, так и на периферии от нее. Опыты показали, что наиболее выраженные выпадения функций мозга (моторной, зрительной, слуховой) как при «тотальном» выключении коры, так и отдельных ее областей происходят при температуре коры  $21-20^{\circ}\text{C}$  до глубины 2—3 мм



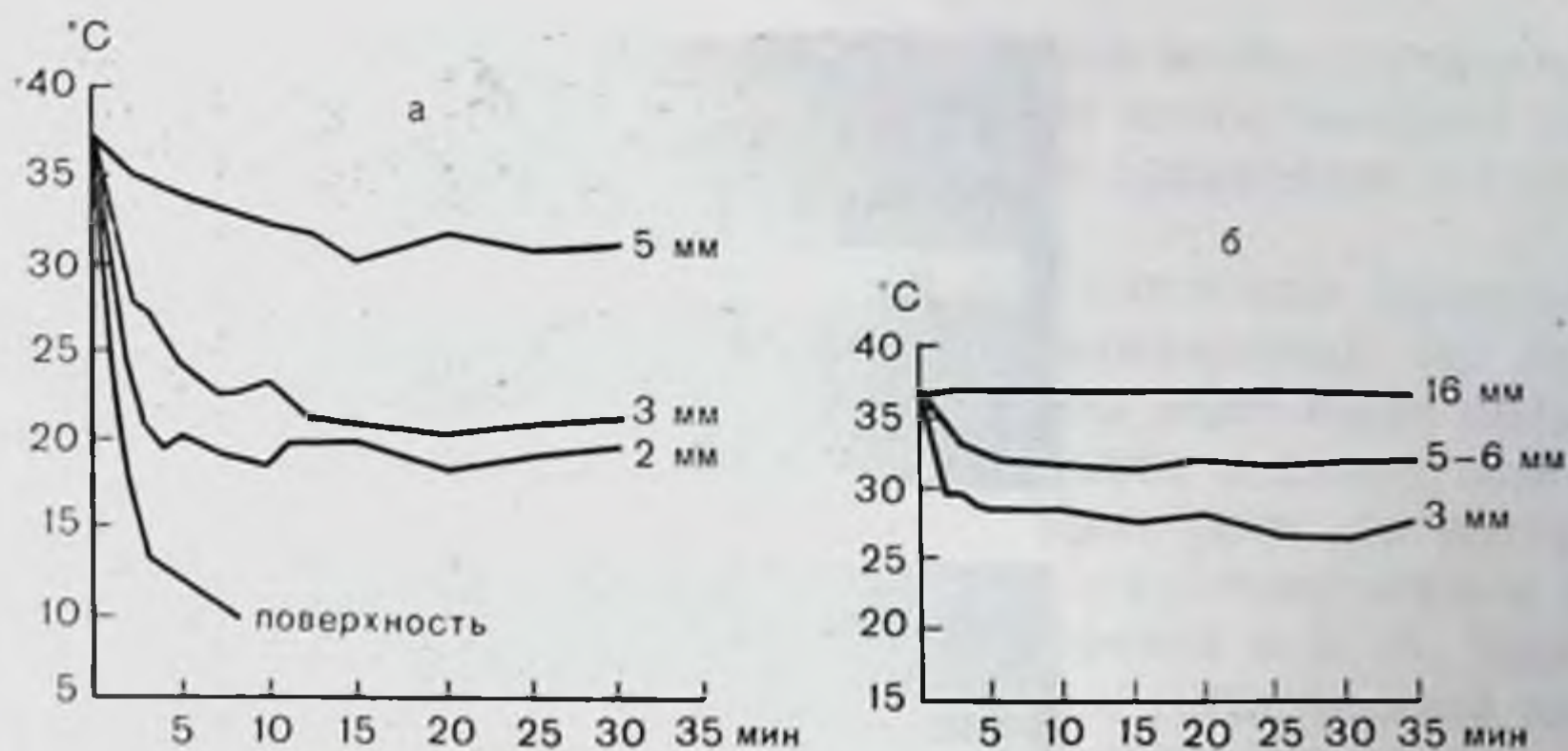


Рис. 4. Температура мозга при холодном выключении коры соматосенсорной области на различной глубине от поверхности охлаждающей капсулы (а) и на различных расстояниях от капсулы по поверхности коры (б).

По оси абсцисс — время от начала охлаждения в минутах; по оси ординат — температура (t) мозга на расстоянии от капсулы, в градусах Цельсия.

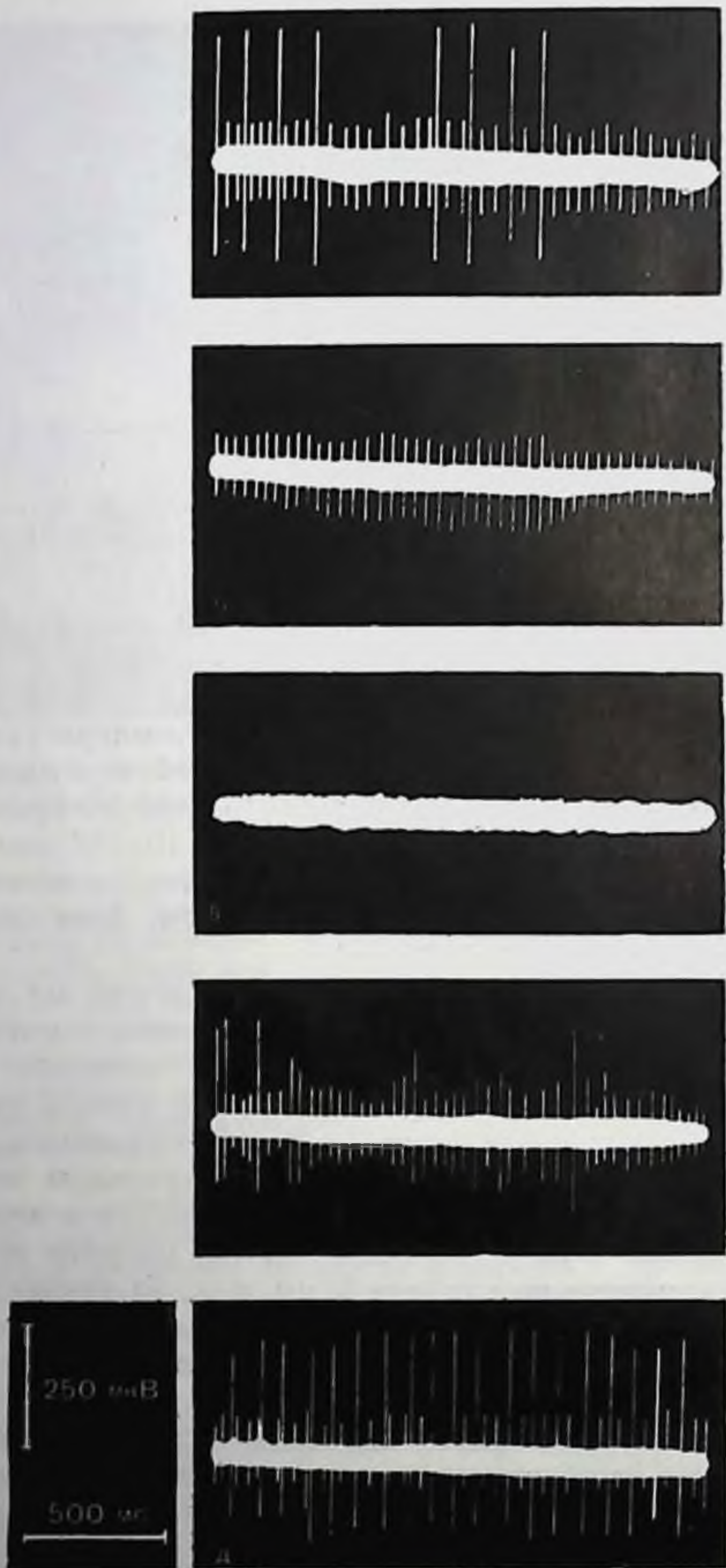
от ее поверхности. Добавочное снижение температуры на  $1,5-2^{\circ}$  заметного увеличения дефицита функций не вызывает. Подбирали такой режим охлаждения мозга, при котором температура его снижалась до  $21-20^{\circ}\text{C}$  в течение 10—15 мин. Ректальная температура животных во время опытов не только не снижалась, но к концу сеанса с охлаждением, длившимся час и более, даже повышалась на  $0,5-0,7^{\circ}$ .

Результаты измерения температуры мозга на различных расстояниях от краев охлаждающей сенсомоторную область капсулы «по вертикали» и «горизонтали» показаны на рис. 4. Из рисунка следует, что через 15 мин от начала охлаждения температура коры на глубине 2—2,5 мм снижалась до  $20^{\circ}\text{C}$  и далее сохранялась на этом уровне. Субдуральная температура в первые 5 мин охлаждения падала до  $14,5^{\circ}\text{C}$  и в последующем стабилизировалась на уровне  $10-8^{\circ}\text{C}$  (на рисунке это не показано). Температура на глубине 5 мм, т. е. за пределами серого вещества коры, снижалась до  $30-28^{\circ}\text{C}$  и сохранялась далее на этом уровне. Температура поверхности коры на расстоянии 2 мм от края капсулы не спускалась ниже  $29^{\circ}\text{C}$ .

В ходе этих предварительных опытов выяснилось, что хотя в зависимости от области охлаждения величина зоны распространения холода на соседнюю ткань мозга бывает различной, эти различия не столь велики.

Таким образом, используя вышеописанный метод, можно было достигать достаточно равномерного охлаждения толщи коры, необходимого для ее функционального выключения. Что же касается распространения холода «по горизонтали», то границы распространения его не столь велики, чтобы придавать этому существенное значение. С целью ограничения распространения





**Рис. 5.** Изменение активности двух нейронов коры больших полушарий кошки в области охлаждения.  
 а — исходная активность; б — при температуре 26,5°C (один нейрон разряжается с повышенной частотой и меньшей амплитудой, другой уже прекратил разряжаться); в — полная инактивация нейронов при температуре 21,8°C; г — частичное восстановление активности нейронов по прекращении охлаждения (при температуре 30°C); д — восстановление активности при температуре 34°C.



охлаждения за пределы намеченной области мозга, с учетом полученных данных измерения температуры мозга капсулы изготовляли размером несколько меньшим по сравнению с площадью изучаемой области мозга.

Дефицит функций, наблюдаемый при снижении температуры коры до  $20^{\circ}\text{C}$ , свидетельствует о ее выключении. Но более достоверные и убедительные доказательства этого были получены при регистрации импульсной активности первичных клеток. С целью установления температурных критериев, по которым можно сделать объективное заключение о действительном выключении данной области коры, В. А. Сосепков и В. А. Чирков (1970) провели специальное исследование с регистрацией электрической активности нейронов в области охлаждения.

Опыты проводили на неанестезированных, кураризированных кошках с вне- и внутриклеточными отведениями потенциалов. Активность нейронов изучали при охлаждении задней части сигмовидной, средней части супрасильвиевой и средней части эктосильвиевой извилин<sup>1</sup>. Полученные результаты показали увеличение частоты разрядов нейронов при снижении температуры коры до  $27-31^{\circ}\text{C}$  с  $10-15$  до  $25-30$  в 1 с. На уровне  $22-25^{\circ}\text{C}$  частота разрядов оставалась высокой, но их амплитуда уже заметно уменьшалась. При достижении  $21,8-18,8^{\circ}\text{C}$  пиковая активность клеток полностью прекращалась. По окончании охлаждения коры восстановление активности первичных клеток происходило в обратной последовательности. При  $23-26^{\circ}\text{C}$  появлялись высокочастотные пики низкой амплитуды, при  $29-31^{\circ}\text{C}$  амплитуда их увеличивалась, а при  $31-32^{\circ}\text{C}$  восстанавливалась исходная частота и амплитуда (рис. 5).

Суммарный результат, полученный на основании обработки пиковой активности нейронов, представлен на рис. 6. Он подтверждает вышесказанное, свидетельствуя о раздражающем действии определенного уровня охлаждения на активность клеток, о прекращении этой активности при снижении температуры до  $20-22^{\circ}\text{C}$ , а также о полной обратимости холодового выключения.

Установленные нами температурные критерии выключения функции коры больших полушарий подтверждаются большинством авторов. Еще Н. Chang (1952) показал, что локальное охлаждение поверхности коры до  $22-20^{\circ}\text{C}$  приводит к исчезновению дендритного потенциала, вызываемого антидромно и непосредственным местным раздражением коры у кошек. Согревание коры ведет к полному восстановлению прямого коркового ответа. D. Jinpa и соавт. (1964) наблюдали исчезнове-

---

<sup>1</sup> В книге использована Международная анатомическая номенклатура. Однако, поскольку извилины коры больших полушарий человека не всегда соответствуют таковым у животных (собака, кошка), в этих случаях применены обозначения из соответствующих атласов мозга.



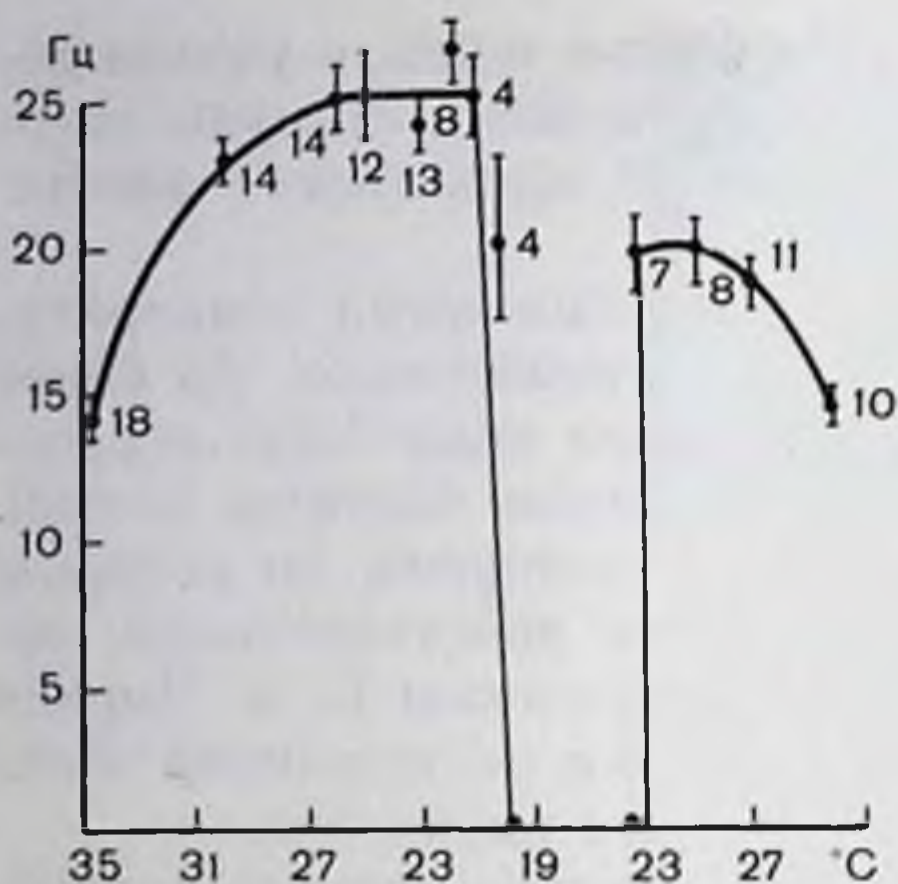


Рис. 6. Изменение частоты разрядов нейронов коры больших полушарий кошки при ее охлаждении.

По оси ординат — частота разрядов (в герцах); по оси абсцисс — температура охлаждаемого участка. Точками обозначены средние арифметические (М), цифрами — число нейронов. Вертикальные линии — стандартное отклонение ( $\delta$ ).

является критическим для прекращения функции нейронов на всех уровнях головного мозга. Н. Н. Головин (1949), Н. В. Клыков (1957) показали, что локальное охлаждение до 20—18°C бульбарного дыхательного центра вызывает остановку дыхания. Расхождение этих данных с величинами, приводимыми другими авторами, по-видимому, связано с различием методик измерения температуры, разным расположением датчиков и непосредственным влиянием охлаждающей капсулы на датчики. Следует отметить, что и общая гипотермия (снижение температуры тела до 20—22°C) приводит к полному подавлению фоновой ЭЭГ и исчезновению вызванных потенциалов (Тараненко В. Д., Соколовский В. С., 1973).

Градиент распространения холода от участка охлаждения как в глубину, так и по поверхности, согласно данным R. Kalil и R. Chase (1970), Н. Jasper и соавт. (1970), также близок к полученным нами данным и составляет 3—5° на 1 мм. Однако, как показал В. А. Сосенков (1975), разница температур между поверхностью коры и глубиной 2 мм всегда больше, чем между глубинами 2 и 4 мм. Это обуславливает более или менее равномерное снижение температуры по всей толще коркового слоя.

J. Mosley и соавт. (1972), подтвердив данные об усилении нейрональной активности при умеренных охлаждениях коры и прекращении ее при охлаждении коры до 20°C, полагают, что в первом случае происходит усиление функции калиево-натриевого насоса, тогда как более глубокое охлаждение приводит к

ние так называемых транскаллозальных ответов в супрасильвиевой извилине мозга кошек при ее охлаждении также до температуры 22—20°C. С. Rapisarda и соавт. (1963) при таком же снижении температуры коры мозжечка у кошек отмечали полное исчезновение положительных и отрицательных компонентов потенциала, вызываемого стимуляцией седлищного нерва.

На основании различных показателей Н. Jasper и соавт. (1970) также пришли к заключению о прекращении корковой активности при снижении температуры до 22—20°C. Этот температурный уровень, по-видимому,



прекращению даже пассивного прохождения натрия через клеточную мембрану.

Наряду с синаптической блокадой, имеющей место при интенсивных охлаждениях структур мозга (до  $20^{\circ}\text{C}$ ), в нейронах происходят и существенные изменения обмена. По сравнению с нормой общий уровень обмена снижается в охлаждаемой ткани на 25% (Buck R., Dirlick P., 1963), а потребление кислорода по сравнению с исходными показателями уменьшается в 4 раза (Дашковский А. И., 1969). Как установил М. Б. Штарк (1963), в этих условиях прекращается действие порадрепалпина, обуславливающего трансинаптическое проведение. При этом, по данным М. Ю. Гайсинской и А. М. Утевской (1962), С. А. Ереминой и соавт. (1969), повышается уровень продуктов хиноидного окисления, обладающих свойством тормозить процессы окислительного фосфорилирования.

Однако несмотря на происходящие при охлаждении изменения в обмене, морфологических изменений в тканях мозга при охлаждении обнаружено не было (Арьев Т. Я., 1950; Майстрах Е. В., 1964). Гистологическими исследованиями было установлено, что деструктивные изменения наступают лишь после охлаждения мозга ниже  $0^{\circ}\text{C}$  (Dondey M. et. al., 1962). К. Obosiro (1962) методом электронной микроскопии показал, что при охлаждении до  $10^{\circ}\text{C}$  структура нервных клеток изменялась крайне мало. Данные, полученные В. А. Сосенковым (1974) при изучении препаратов, окрашенных по методу Ниссля, также свидетельствуют об отсутствии изменений в клетках мозга, подвергнувшегося многократному охлаждению до  $21-20^{\circ}\text{C}$ . Все эти материалы подтверждают полную обратимость производимых нами холодовых выключений функций коры больших полушарий.



## КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ И УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Проблема функции коры больших полушарий (новой коры) как филогенетически самой молодой структуры головного мозга возникла из очевидной параллельности ее развития с усложнением поведения в ходе эволюции позвоночных. Развившись из нижележащих структур, кора не утратила с ними связей. Поэтому функцию коры в принципе нельзя рассматривать в отрыве от подкорковых образований.

Существует точка зрения, что ряд интегративных и пластических процессов осуществляется непосредственно на подкорковом уровне. Имеется основание полагать, что вопрос о ведущей роли новой коры в интегративных процессах мозга во многих отношениях является искусственным.

С развитием коры увеличилась и масса промежуточного мозга, преимущественно за счет зрительного бугра, усложнение строения и рост которого происходили одновременно с увеличением его связей с корой больших полушарий. Ни одна из восходящих к коре импульсаций не минует переключения и коррекций на уровне зрительного бугра. Только к моторным аппаратам спинного мозга кора посылает нисходящие импульсы непосредственно по пирамидному тракту. Все же остальные пусковые и регулирующие эффекты коры опосредуются через старые и древние образования коры и подкорковые структуры, которые не просто переключают, но и в значительной степени модулируют нисходящие импульсы из новой коры.

Одним из центральных вопросов физиологии высшей нервной деятельности был и остается вопрос о структурной основе врожденных и приобретенных, сложных безусловных и условных рефлексов. Длительное время доминировало представление, что первые из этих рефлексов осуществляются ближайшими к коре подкорковыми образованиями, вторые же — корой больших полушарий. Оно основывалось на результатах опытов сотрудника И. П. Павлова, Г. П. Зеленого (1910—1911). У декортицированных собак проявлялись только безусловные рефлексy, в то время как условные рефлексy не вырабатывались.



И. П. Павлов не был категоричным, утверждая эту точку зрения, но тем не менее придерживался ее постоянно.

Однако со временем стало очевидно, что такое представление о субстрате замыкания временной связи нуждается в пересмотре. К этому выводу привели результаты новых экспериментов на животных с удалением коры больших полушарий и, позднее, с ее функциональными обратимыми выключениями.

### Первая деятельность декортицированных животных

Обзор исследований, посвященных поведению декортицированных животных, был представлен ранее (Беленков Н. Ю., 1965). Поэтому здесь будет приведена лишь краткая сводка имеющихся данных.

**Общие наблюдения.** Как показали наши данные и результаты экспериментов других авторов, животные (собаки, кошки, кролики), лишенные новой коры, спустя некоторый срок после операции восстанавливают определенные способности к восприятию различных раздражителей внешней среды и могут осуществлять различные сложные безусловные рефлексы. Декортицированные кошки через 3—4 нед после операции реагируют весьма живой ориентировочной реакцией не только на громкие, но и на очень тихие звуки. Животные поворачивают голову в сторону источника звука и часто подходят к нему. Но локализацию источника звука животные определяют только в том случае, если он находится на расстоянии не более 5—6 м.

О. Girndt и Н. Lemrke (1937) пришли к выводу, что кошки, лишенные новой коры, обладают предметным зрением. В их опытах животные обходили стоящие на пути предметы, следили движением головы за перемещением на полу белой мыши. Мы также наблюдали, как кошки, лишенные коры, постепенно, в течение нескольких месяцев, все реже наталкивались на окружающие предметы. Чтобы выявить роль зрения, у таких кошек перерезали обонятельные луковички или обстригали вибриссы. После этого они стали чаще наталкиваться на предметы.

Опыты, проведенные на декортицированных кошках, показали, что они воспринимают световые раздражения и реагируют в темном помещении на включение электрических лампочек. О реакции судили или по приближению к источнику света, или по прекращению текущих движений животного, или по повороту головы в направлении источника света. На основании результатов этих опытов сделан вывод, что декортицированные кошки воспринимают даже слабые световые стимулы и локализуют источник света. Данные других авторов подтверждают положение о том, что с удалением новой коры утрачивается предметное зрение, но сохраняется различение яркости света (Панкратов М. А., 1938; Попов Н. Ф., 1953; Culler E., Mettler F., 1934).



Кожная чувствительность у кошек в первые дни после удаления коры значительно снижается. На 1—3-й день после операции даже сильные раздражения кожи остаются без эффекта. Лишь прикосновение к внутренней поверхности уха вызывает отряхивательные движения, а прикосновение к коже в области глаза — мигательный рефлекс. Однако спустя 30—40 дней кожная чувствительность более или менее восстанавливается. Нарушения проявляются главным образом в утрате способности локализовать болевые и тактильные раздражения (Панкратов М. А., 1937, Беленков Н. Ю., 1957, и др.).

У подопытных кошек, у которых после декортикации оставались неповрежденными обонятельные луковицы и филогенетически древние и старые образования коры (палео- и архикортекс), в первый послеоперационный период обоняние было значительно снижено (животные не реагировали на запахи), но постепенно обоняние восстанавливалось. Находясь вблизи кусочка мяса, животные сразу заметно активировались и передвигались по клетке до тех пор, пока не схватывали его. Обнаружение источника запаха полностью декортицированными кошками осуществляется плохо. В специальных опытах нормальным и оперированным животным давали кусочки мяса, смоченные в растворе хинина различной концентрации. Результаты показали, что грубый вкусовой анализ у декортицированных кошек сохраняется, но более тонкая дифференцировка вкусовых раздражителей у них заметно нарушена (Беленков Н. Ю., 1957).

Приведенные наблюдения указывают на то, что у животных, лишенных повой коры, сохраняется способность анализировать звуковые, световые, проприоцептивные, вкусовые и обонятельные раздражения. Однако каждая из этих функций в большей или меньшей степени нарушается после экстирпации.

Спустя определенный период после декортикации животные начинают отчетливо проявлять различные сложные безусловные рефлексy. Сначала (спустя 4—7 дней) появляются ориентировочные рефлексy на звуки и запахи и несколько позже на свет. Одной из особенностей декортицированных животных является почти полная утрата возможности угашения ориентировочных рефлексов.

Пищевой двигательный рефлекс у декортицированных собак и кошек наблюдали различные авторы (Асратян Э. А., 1936; Панкратов М. А., 1936; Ten-Cate J., 1934, и др.). В наших опытах на декортицированных кошках пищевой двигательный рефлекс проявлялся весьма отчетливо. Будучи голодными, кошки непрерывно ходили, обнюхивали помещение, мяукали. У накормленных животных подобная активность исчезала. Как проявление сложного пищевого безусловного рефлексa можно рассматривать и реакцию на мышь. У декортицированных кошек эта комплексная реакция проявлялась в резко выраженной форме.



Оборонительные двигательные рефлексy с характерными эмоциональными проявлениями у декортицированных животных отмечали в разных вариантах многие авторы. В наших опытах уколы кожи булавкой, сдавливание хвоста или конечностей, электрокожное раздражение вызывали у кошек, лишенных повой коры, урчание или шипение, оскаливание зубов, поворот головы в сторону раздражаемой части тела. Однако животные не схватывали и не кусали раздражающий объект, не обнаруживали способности локализовать место болевой стимуляции. В некоторых случаях проявлялся пассивный оборонительный рефлекс в виде оцепенения. При сильных звуках, вызываемых ударами по листу железа, животные прекращали движения, прижимались к полу и застывали на месте.

Авторы, работавшие с декортицированными собаками, наблюдали у них различные элементы полового поведения. У самок во время течки можно наблюдать коитус и предшествующее ему поведение (Зеленый Г. П., 1930; Хапашвили М. М., 1972). У декортицированных самцов в присутствии самки, находящейся в состоянии течки, возникало сильное возбуждение, сопровождавшееся обнюхиванием, насакиванием на нее, иногда эрекция полового члена. Однако завершить половой акт декортицированные самцы, по-видимому, не могли (Лебединская С. И., Розенталь И. С., 1935; Асратян Э. А., 1959; Хапашвили М. М., 1972). Половые реакции у декортицированных кошек наблюдали М. А. Панкратов (1938), Н. Ю. Беленков (1958), Ph. Bard (1934). Хотя выполнение коитуса было затруднено, однако отдельные элементы предшествующего ему поведения наблюдались весьма отчетливо.

Таким образом, у декортицированных животных могут проявляться различные врожденные формы поведения, которые хотя и сходны с наблюдаемыми у нормальных, однако отсутствие повой коры существенно отражается на их проявлениях.

**Условные рефлексy.** Первая попытка выработать условный рефлекс у животного, лишенного коры больших полушарий, была сделана в лаборатории И. П. Павлова Г. П. Зеленым (1911—1912). После 400 вливаний в рот декортицированной собаки кислоты не только кислота, но и чистая вода начинала вызывать саливацию. Однако такую (выработанную) реакцию на воду угасить не удалось. Поэтому не имелось достаточных оснований заключить, что вызываемое водой слюноотделение по своей природе являлось условнорефлекторным.

В последующем С. С. Полтырев и Г. П. Зеленый (1930) сделали попытку образовать у декортицированных собак оборонительный двигательный условный рефлекс. При этом были получены более определенные результаты. Подкрепляя звуки свистка, трещотки или света от электрической лампы ударами электрического тока, спустя 150—200 сочетаний они наблюдали, что животные начинают проявлять двигательную оборони-



тельную реакцию на изолированное действие условного сигнала. Эти реакции угашались, если условное раздражение переставало подкрепляться. У одной декортицированной собаки был выработан условный пищевой двигательный рефлекс на запах ванилина (Зеленый Г. П., Кадиков Б. И., 1938). Сначала авторы убедились, что на запах ванилина собака никак не реагирует. Далее воздействие ванилина сочеталось с едой мяса. После 7 таких сочетаний собака начала проявлять реакцию поиска на запах ванилина.

Е. Culler и F. Mettler (1934), R. Bromily (1948) подтвердили возможность образования у декортицированных собак примитивных оборонительных условных рефлексов, О. Sager (1962) показал возможность образования слюнного рефлекса у собак с двухсторонней экстирпацией новой коры при сочетании звукового раздражения с пищевым подкреплением. М. П. Панкратов (1938), М. А. Нудубидзе и Ц. А. Орджоникидзе (1959), J. Tep-Cate (1938) установили возможность выработки примитивной условной двигательной деятельности у кошек, лишенных новой коры.

В наших экспериментах на кошках с удаленной новой корой безусловным раздражителем был удар электрического тока, который наносили на переднюю лапу. Условными раздражителями были свет электрической лампы, метроном или звонок. У всех подопытных животных вырабатывались условные рефлекс. Оборонительная двигательная реакция, проявлявшаяся во время действия условного сигнала, носила общедвигательный характер без четкого преобладания движений конечности, на которую наносили подкрепляющее раздражение кожи электрическим током. Кошки отскакивали назад всем телом, иногда прижимаясь к полу, урчали. На звуковые стимулы рефлекс вырабатывался быстрее (30—50 сочетаний), чем на световые (90 и более сочетаний).

Пищевые двигательные условные рефлекс у декортицированных кошек мы изучали в большой застекленной клетке ( $200 \times 75$  см<sup>2</sup>), в которой кошки имели возможность свободно передвигаться (Беленков Н. Ю., 1950, 1965).

У левой стенки клетки находилась стартовая площадка для животного, у правой — место для кормушки. В качестве условных раздражителей использовали звонок, метроном и свет от электрической лампы. Если в течение 30 с действия условного сигнала животное не подходило к месту кормушки, то кормушку подсовывали прямо к морде. У всех кошек постепенно вырабатывали условнорефлекторную двигательную реакцию в направлении кормушки. На звук метронома рефлекс вырабатывался спустя 25—45 сочетаний, на свет — после 30—120 сочетаний. По мере тренировки скрытый период реакции сокращался с 10—20 до 1—2 с. Одновременно сокращалось и время передвижения к кормушке: от 20—30 до 2—5 с.



Выработанные и упроченные условные двигательные реакции у декортицированных кошек проявляли лишь грубое сходство с пищевыми условными рефлексам, вырабатываемыми у нормальных животных. У нормальных кошек условные рефлекс требуют для своего образования не более 10 сочетаний, характеризуются совершенным выполнением двигательного акта.

У декортицированных животных с выработанным пищевым рефлексом изучали также возможность осуществления более сложных задач, связанных с ориентировкой в пространстве (Беленков Н. Ю., 1958, 1965).

Для этого в экспериментальной клетке устанавливали перегородку с проходом, ведущим к месту кормушки. Для получения пищи животному необходимо было попасть в этот проход. В опыте с перегородкой условный сигнал также вызывал двигательную пищевую реакцию, но животное не попадало в проход. Движения его ограничивались беспорядочным хождением по части клетки, отгороженной от места предъявления кормушки. Для образования этого поведенческого акта приходилось подталкивать животное в проход. Попад в него, кошка уже самостоятельно подходила к опускающейся кормушке. Через 40—50 таких сочетаний со звуком копки начинали при его действии уже самостоятельно попадать в проход, ведущий к кормушке, а через 100 сочетаний этот навык становился весьма прочным. Его удавалось связать также и со световым условным сигналом.

У декортицированных животных вырабатывался другой навык — перелезание через перегородку высотой 24 см, если проход к кормушке закрывался. Эти опыты показали, что кошки, лишённые новой коры, обладают определёнными возможностями ориентироваться в пространстве и устанавливать элементарные временные связи с окружающей обстановкой.

Не только положительные условные рефлекс могут быть выработаны у декортицированных животных, но и внутреннее торможение их. Как известно, угасание ответной реакции при отсутствии постоянного подкрепления условного раздражителя безусловным является одним из основных свойств условного рефлекса. После выработки у декортицированных собак или кошек тех или иных условных рефлексов удавалось их угашать обычным методом и наблюдать затем спонтанное восстановление (без дополнительных подкреплений). В наших опытах (Беленков Н. Ю., 1965) на кошках производилось угашение условных рефлекс на прерывистый звук и свет. В опытах с пищевыми двигательными рефлексам эти раздражители предъявляли без подкрепления с интервалом 5 мин, а в опытах с электрокожными оборонительными рефлексам — 1—2 мин.

При сравнении скорости угасания аналогичных условных рефлекс у декортицированных и нормальных кошек оказалось, что у последних оно происходит значительно скорее: оборонительная двигательная условная реакция угасала на 3—



4-ом применении раздражения без подкрепления, пищевая — спустя 4—6 неподкрепленных раздражений, в то время как у декортицированных животных угашение наступало после очень большого числа раздражений. Спонтанное восстановление угашенных рефлексов у декортицированных кошек происходило, наоборот, значительно быстрее, чем у нормальных. Все это свидетельствует о том, что удаление у животных коры больших полушарий не лишает их способности к проявлению процессов внутреннего торможения, однако совершенно очевидно, что эта функция у них резко нарушена по сравнению с нормой.

На основании приведенных данных можно заключить, что с удалением коры больших полушарий навсегда утрачиваются многие функции приспособления к окружающей среде. Однако оставшийся интактным мозг в определенных пределах может осуществлять синтетическую и аналитическую деятельность.

В наших опытах дифференцировки на разную частоту ударов метронома образовывались как на основе оборонительных, так и пищевых двигательных рефлексов. Для того чтобы дифференцировать у подопытных кошек различные частоты звуковых щелчков (частоту 200 в минуту от 100), требовалось более 150 применений сигнала без подкреплений. Дифференцировки сплошного тона частотой 1000 Гц от тона 500 Гц вырабатывались несколько быстрее — через 100 неподкрепленных сочетаний. По-видимому, потеря коры в большей степени отражается на дифференцировании ритмических стимуляций, чем на дифференцировании тональных. Как показали опыты Т. Б. Калининой (1961), у декортицированных животных можно добиться различения тона 1000 Гц от тона 850—800 Гц; нормальные животные в аналогичных экспериментальных условиях дифференцируют тоны, сближенные до 850—900 и 1000 Гц.

Таким образом, если на первых этапах изучения структурных основ условных рефлексов создалось впечатление, что они выражают собой исключительно функцию коры больших полушарий (новой коры), то затем факты образования типичных, хотя и элементарных, условных рефлексов у животных, лишенных коры, заставили признать возможность установления временных связей в пределах подкорковых образований.

Эти данные в совокупности с другими фактами образования временных связей при сочетании электростимуляций не только двух корковых пунктов, но и корковых с подкорковыми, а также двух подкорковых структур (Джурджеа К., 1952; Белеков Н. Ю., Ульянов М. Ю., 1962; Тевзадзе В. Г., 1974), сохранения выработанных условных рефлексов после разрезов, разобщающих различные зоны коры (Асратян Э. А., 1937; Толмасская Э. С., 1949; Дзидзишвили Н. Н., Нудубидзе М. А., 1955; Клоссовский Б. Н., 1956; Хананашвили М. М., 1958; Андрианов О. С., 1959), и наличия условных электрических реакций как в корковых, так и подкорковых образованиях (Ливанов М. Н.,



Поляков К. Л., 1945; Трофимов А. Г. и др., 1958; Jasper H. et. al., 1958; Morgell F., 1961, и др.) привели к заключению, что условный рефлекс является результатом интегративных процессов не только на уровне коры больших полушарий, но и на уровне подкорки, а также «замыкания» связей между отдельными уровнями головного мозга. Очевидно, функциональная структура временной связи в принципе многоканальна и охватывает различные отделы центральной нервной системы (Беленков Н. Ю., 1958, 1965).

Однако результаты наших последующих экспериментов с использованием функционального (холодового) выключения новой коры потребовали существенного пересмотра этого представления. Они показали, что условные рефлексy, наблюдаемые у декортицированных животных, отражают факт реорганизации системы мозговой деятельности как целого в пределах оставшегося интактным субстрата, а отнюдь не обособленную способность подкорковых структур к обеспечению условнорефлекторной деятельности.

### Поведение животных в условиях функциональных (холодовых) выключений новой коры

При планировании экспериментов с функциональными выключениями новой коры у кошек можно было предполагать, что такие воздействия в меньшей степени отразятся на поведении животных, чем хирургические экстирпации новой коры. В случае последних выключается не только кора, но и подвергаются значительным дегенеративным изменениям многие подкорковые структуры.

Микроскопическое исследование мозга декортицированных нами кошек, проведенное Е. С. Павлович (см. Беленков Н. Ю., 1965), установило очень большие вторичные нарушения в зрительном бугре в виде гибели больших групп нервных клеток с пролиферацией нейроглии. Такие изменения наблюдались в переднем ядре, большей части латерального ядра, подушке, латеральном участке вентрального ядра. Аналогичным изменениям подвергались и коленчатые тела. Отмечены изменения и гибель клеток в дорсальных отделах хвостатого тела. Сходные изменения в мозге декортицированных кошек отмечали и другие авторы (Ten-Cate J., 1938). На основании морфологического изучения изменений мозга у декортицированных собак А. С. Чернышев (1940) пришел к выводу, что при полном удалении коры полушарий нельзя даже говорить о «таламическом животном», а считать такое животное по крайней мере «гипоталамическим». Это заключение имеет принципиальное значение.

На основании этого мы тогда полагали, что если бы представилось возможным избирательно выключить из функции кору больших полушарий без сопутствующих декортикации дегене-





**Рис. 7.** Площадь функционального выключения появой коры. Штриховкой латеральной (справа) и медиальной (слева) сторон коры больших полушарий обозначены зоны холодового воздействия.

ративных изменений в подкорке, то первная деятельность животных пострадала значительно меньше. Однако применив с целью исключения травмы и вторичных дегенераций функциональное холодовое выключение появой коры, мы неожиданно столкнулись с существенно большими отклонениями от нормы, чем это имело место у животных, перенесших хирургическую декорткацию. Это, до некоторой степени, неожиданное открытие привело нас к принципиально важным выводам относительно организации деятельности мозга.

**Общие наблюдения.** Прежде чем приступить к описанию нарушения условнорефлекторной деятельности у кошек при обратимых выключениях появой коры (рис. 7), следует проанализировать общую тенденцию развивающихся при этом изменений функций мозга. Так как от опыта к опыту с функциональными выключениями появой коры происходила относительная нормализация поведения, особо важными являются первоначальные эффекты этих выключений, в которых наиболее ярко выступают дефициты корковых функций (Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., 1970).

В первый период экстренного выключения при снижении температуры коры до  $22-20^{\circ}\text{C}$  животные проявляли не угнетенность состояния, а явное возбуждение, что выражалось в повышении двигательной активности и расстройствах вегетативной регуляции (расширение зрачков, тахикардия, тахипное, рвота, гиперсаливация и др.). Затем животные несколько успокаивались и передвигались по клетке более медленно. Легко было заметить нарушение локомоции и координации движений: кошки высоко поднимали лапы, не могли ходить по прямой и проявляли признаки атаксии. При стоянии кошки широко расставляли конечности, часто опирались на тыльную сторону стопы и принимали ненормальные позы.

Кожная чувствительность при холодовом выключении появой коры заметно снижалась, о чем свидетельствовало повышение



(на 2—3 В) порога электрокожного раздражения, вызывавшего рефлекс сгибания конечностей.

При сжатии пинцетом складки кожи или хвоста кошки проявляли преимущественно генерализованную двигательную реакцию — рычали, мяукали, но никогда не кусали, как в нормальных условиях, раздражающий предмет, что указывало на нарушение локализации болевых раздражений.

Ориентировочный рефлекс на звуковые раздражения заметно ослаблялся. В условиях охлаждения он или совсем не наблюдался, или проявлялся лишь в слабом пастораживании ушей при ориентации в сторону локализации источника раздражения. Не отмечалось разницы в реагировании на звуки различной интенсивности.

Функция зрения при выключении коры претерпевала значительные изменения. На включение лампы (100 вт) животные или не реагировали, или только открывали глаза. Они не проявляли следящих движений глаз и головы за перемещающимися предметами. Передвигаясь по клетке, кошки натывались на кормушку, стенки клетки и, если клетка была открыта, у края ее не останавливались и падали. При помещении в клетку белой мыши кошки припихивались и приходили в возбужденное состояние. Но схватывали они мышь только тогда, когда ее подносили непосредственно к морде.

Характерная для кошек оборонительная реакция на собаку полностью исчезала. Если до начала выключения коры животные реагировали на введение в камеру собаки выгибанием спины, шипением и т. д., то теперь, на фоне выключения, кроме слабой ориентировочной реакции никаких поведенческих проявлений не отмечалось. Оборонительную реакцию кошки на собаку следует рассматривать как сложнорефлекторный акт. Исчезновение его у животных, подвергшихся обратной декортикации, указывает на утрату способности опознавания биологического значения внешних раздражителей.

Итак, в наблюдениях за поведением кошек в период функционального выключения новой коры обнаружались значительные расстройства локомоции, кожной чувствительности, потеря слуха и зрения, отсутствие или слабое проявление ориентировочных реакций и целый ряд других нарушений сложных рефлексов. Функции внутренних органов в период охлаждения новой коры заметно не изменялись. Пневмограммы и электрокардиограммы, записанные до и во время функциональной декортикации, практически не отличались.

Экспериментальные материалы дают основание полагать, что при временном, но экстренно наступающем, прекращении функций новой коры целостная функциональная организация мозга распадается. Это исключает реализацию большого числа различных функциональных систем, обеспечивающих важнейшие стороны жизнедеятельности организма в процессе его вза-



и воздействия с внешней средой. Только вегетативные (автономные) регуляторные механизмы, очевидно, не подвергаются при этом резким изменениям, что и обеспечивает животным выживание даже с выключенной корой.

**Условные рефлексy.** У кошек с вживленными капсулами вырабатывалась условнорефлекторная побегка к кормушке с мясом в ответ на тон частотой 500 Гц. После того как животные начинали регулярно совершать побегку при каждом применении условного сигнала, приступали к экспериментам с охлаждением новой коры. Действие условного сигнала испытывали по достижении температуры коры 22—20°C (Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., 1970; Сосенков В. А., 1974).

Опыты показали, что при первичных выключениях коры выработанный ранее пищевой рефлекс исчезает. Животные при этом не проявляли никакой видимой реакции на условный раздражитель. Отмечался только слабо выраженный ориентировочный рефлекс. Отсутствие эффекта на условный сигнал наблюдалось на протяжении 4—5 сеансов с охлаждением. Затем, однако, в 5-м или 6-м опыте проявление рефлекса восстанавливалось сначала — в виде поворота головы в сторону кормушки, а затем медленного движения по направлению к ней. В дальнейшем стали наблюдаться быстрые подходы к месту подкрепления.

У других животных с вживленными капсулами был выработан оборонительный условный рефлекс на звук метронома, который подкреплялся электрокожным раздражением правой передней лапы. Во время холодовых выключений новой коры наблюдались лишь слабо выраженные фрагменты оборонительного условного рефлекса: прижатие тела к полу, отскакивание назад, зажмуривание глаз. Но и их проявление было далеко не регулярным.

Через 10—15 мин после прекращения охлаждения, когда температура коры нормализовалась, поведение кошек восстанавливалось, их реакции на действие безусловных и условных раздражителей становились точно такими же, какими они были до холодовой декортикации.

Полное исчезновение при первых выключениях коры пищевого двигательного условного рефлекса, сохранение лишь некоторых обобщенных элементов оборонительного условного рефлекса указывают на значение коры в системной организации условного поведения. Проведенные исследования свидетельствуют об обязательном участии новой коры в деятельности целостной системы мозга, формирующей поведение животных в нормальных условиях. Вместе с тем они заставляют пересмотреть структурно-функциональные основы выработки условных рефлексов у декортицированных животных.

Эксперименты с функциональным выключением новой коры, по всей вероятности, не противоречат заключению, сделан-



ному ранее на основании опытов с декортицированными кошками, о возможности образования условных рефлексов без участия коры больших полушарий. Однако они позволяют глубже понять структурно-функциональные основы условнорефлекторных возможностей декортицированных животных. Представляется очевидным, что условнорефлекторная деятельность животных после экстирпации обеспечивается системными компенсаторными преобразованиями в пределах оставшегося пятактного субстрата мозга.

Отсутствие признаков проявления условных и сложных безусловных рефлексов непосредственно после экстирпации коры определяется, таким образом, не просто травмой мозга, а прежде всего временным расладом системной целостности головного мозга, необходимой для осуществления интегративных процессов.

Следует отклонить вероятность того, что нейроны серого вещества коры при повторении процедуры их охлаждения «привыкают» к нему и начинают работать при необычных для них ранее низких температурах. В специальных опытах у животных, уже восстановивших условнорефлекторную деятельность в результате повторных охлаждений новой коры до  $22-20^{\circ}\text{C}$ , кору охлаждали дополнительно, понижая ее температуру до  $19-18^{\circ}\text{C}$ . Если бы нейроны коры адаптировались к  $22-20^{\circ}\text{C}$ , то на  $19-18^{\circ}\text{C}$  они должны были бы реагировать вновь прекращением своей активности, что сказалось бы на поведении. Однако этого не происходило — дополнительное охлаждение коры не вызвало нарушений уже восстановившихся условных рефлексов. Следовательно, более глубокое охлаждение исключенной области новой коры не добавляло ничего качественно нового к ее функциональному состоянию.

В опытах с систематическим охлаждением (до  $22-20^{\circ}\text{C}$ ) участков новой коры В. А. Сосенковым (1974) в нашей лаборатории была установлена функциональная диссоциация между нейрональной активностью этих участков и поведением животных. Последнее, как было показано, по мере повторения экспериментальных сеансов восстанавливалось до высокой степени совершенства, судя по проявлению условнорефлекторной деятельности. Активность же нервных клеток всегда оказывалась подавленной, как в первом, так и в 5—8—12 сеансах. Нейрональные разряды прекращались всякий раз, как температура данного участка коры снижалась до критического уровня ( $22-20^{\circ}\text{C}$ ).

Может возникнуть другой вопрос — а не является ли в тестах на состояние условнорефлекторной деятельности восстановление ранее выработанных условных связей при повторных охлаждениях следствием новых сочетаний, применяемых при этом. Имеются основания отклонить и это предположение. Во-первых, число сочетаний в проверочных пробах не превышало



1—2 за опыт, что, конечно, недостаточно для выработки рефлекса. Во-вторых, восстановление условных рефлексов можно наблюдать на 5—6-м сеансе с функциональным холодным выключением новой коры, не производя до этого никаких тестов на проявление условных рефлексов.

Подводя итоги всему вышесказанному, следует заключить, что интегративная деятельность мозга по осуществлению условных рефлексов опосредуется системно, всем мозгом, и обязательным условием проявления условных рефлексов является реорганизация мозга в системном отношении, которая происходит при необратимых (хирургических) или обратимых выключениях его структур. Поэтому нет оснований одни виды рефлексов относить к корковым, другие — к подкорковым. Глубокие нарушения даже простых условных рефлексов при экстренном выпадении из деятельности мозга новой коры свидетельствуют о вовлечении ее в регуляцию различных форм высшей нервной деятельности. Исключение, пожалуй, составляют условные рефлексy с висцеральным эффектом. В опытах с декортикацией при помощи распространяющейся депрессии такие рефлексy сохранялись во время функционального выключения новой коры (Bureš J., 1974).



## КОРКОВЫЕ ОБЛАСТИ КАК ПОЛИФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ

Кору больших полушарий принято подразделять на сенсорные, моторные и ассоциативные области. Считается, что височная и затылочная области выполняют специфические аналитические функции; фронтальные области — сенсомоторные; теменная и лобная области осуществляют неспецифические ассоциативные функции. Хотя для такой классификации корковых полей и имеются определенные морфологические и физиологические основания, становится все более очевидным, что она весьма относительна. В этой главе будет обсуждено функциональное значение отдельных областей коры больших полушарий по результатам их удаления и функциональных, обратимых (холодовых) выключений. При использовании последних особенно четко выявилось вовлечение любой корковой структуры в различные функции мозга.

### Интегративные функции височных областей новой коры

Слуховые области височных областей коры у человека состоят из узкой полоски ткани (поля 41, 42, 22 по Бродману). Значительно большую массу коры (поля 20, 21, 36, 37, 36 и 52) составляют неспецифические области, функция которых менее определена. У кошек и собак слуховые функции приписывают почти всему височному отделу новой коры. М. Мунк (1882), Л. Лучиани (1884), а затем и И. П. Павлов (1926) отметили, что после удаления этих областей у собак, по крайней мере в первый послеоперационный период, наблюдаются значительные изменения слуха.

С введением в эксперименты электрофизиологических методов исследования расположение слуховых областей у животных было уточнено по показаниям первичных ответов. В настоящее время в слуховую область коры кошки (у собаки имеются некоторые отличия) включают: поле AI, расположенное в среднем отделе эктосильвиевой извилины, поле AII, находящееся в сред-



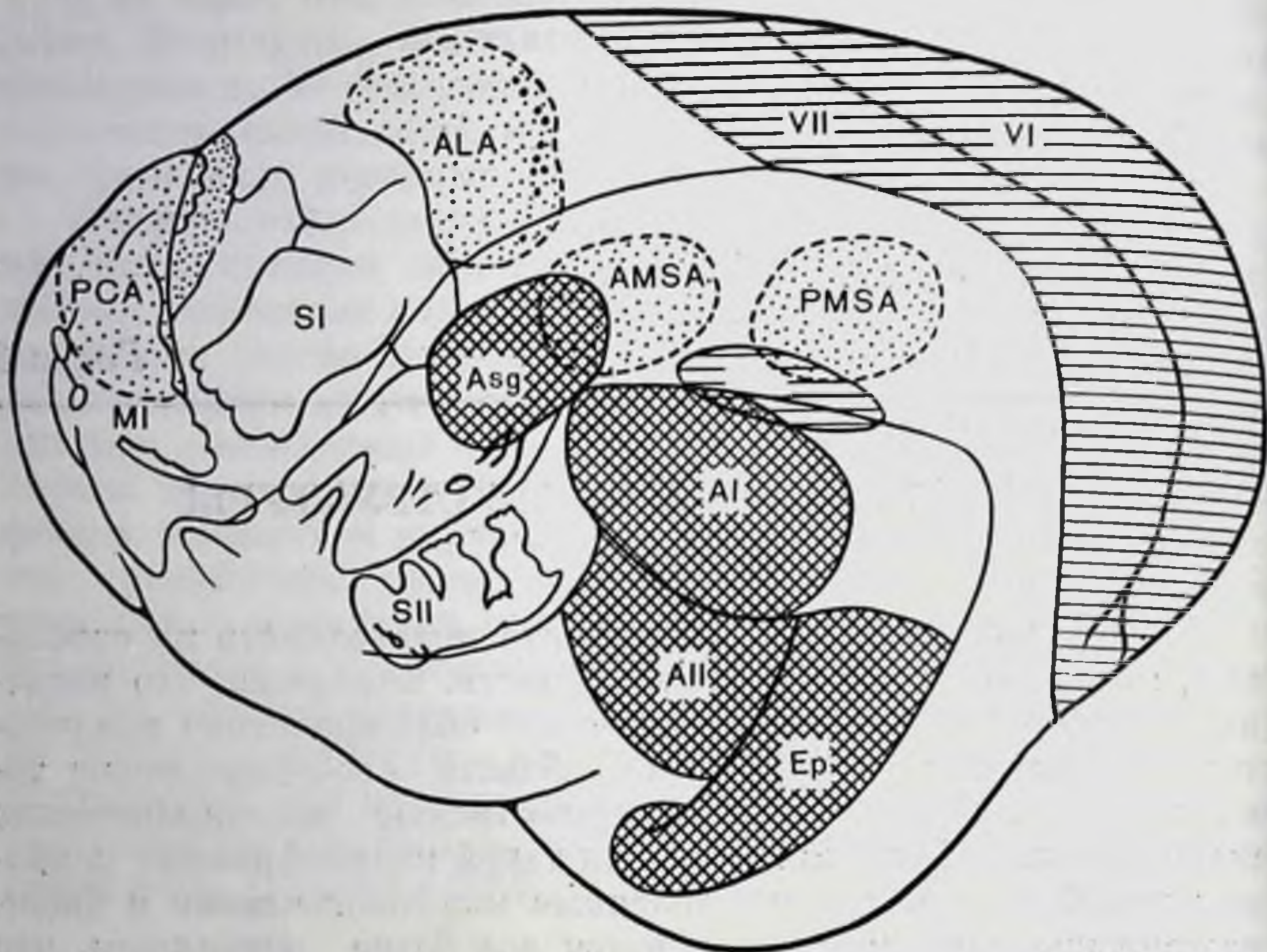


Рис. 8. Карта коры больших полушарий кошки. Области удалений темпальных (ассоциативных) полей (ALA, AMSA, PMSA) и слуховых полей (AI, AII, Ep) (Thompson R. et al., 1963).

ней части спльвиевой извилины, поле Ep, занимающее заднюю часть супрасильвиевой извилины (рис. 8). Эти поля составляют основу коркового представительства функции слуха. В пользу этого говорит тот факт, что именно в этих полях первичные ответы на звуки или на прямое раздражение электрическим током слухового нерва наиболее выражены. Тем не менее после удаления этих полей при определенных условиях (хлоралозо-этамилнариевый наркоз) вызванные потенциалы типа первичных регистрируются за их пределами на значительной площади латеральной поверхности полушарий (Thompson R., Sindberg R., 1960). На распространение слуховых проекций в так называемые неслуховые области указывают и морфологические данные (Меринг Т. А., 1967).

При удалениях слуховых областей у кошек, собак и обезьян после нескольких дней глухоты восстанавливаются не только ориентировочные реакции на звуки, но и условные рефлексy, в том числе и на дифференцировочные сигналы. С результатами исследований с применением микроэлектродов, обнаруживших клетки, реагирующие на звуки во многих областях коры, казалось бы, согласуется гипотеза И. П. Павлова о рассеянных элементах, способных брать на себя функцию удаленных частей коры. Не исключено, однако, что эту компенсаторную функцию



осуществляют подкорковые структуры. После удаления всей новой коры способность к анализу простых звуков сохраняется почти в такой же степени, как после удаления только одной слуховой зоны коры (Калинина Т. Е., 1962; Беленков Н. Ю., 1965).

Вопросы морфофизиологической организации классической слуховой системы и участия остальных участков мозга в осуществлении слуховых функций будут рассмотрены ниже (см. главу 4). Теперь же специальное внимание будет обращено на роль коры височных областей в осуществлении других (помимо слуховых) функций. Накапливается все больше экспериментальных фактов в пользу того, что так называемые слуховые области у животных выполняют и такие функции, которые непосредственно со слухом не связаны.

Исходя из представления, что кора височных областей у животных является специфической слуховой структурой, в экспериментах с ее удалением основное внимание обращают на нарушение именно слуховых функций. Однако при изучении последствий удаления этой области можно заметить не только нарушение восприятия звуков, но и других проявлений мозговой деятельности. Согласно имеющимся данным, после экстирпации височных областей новой коры в первый послеоперационный период у животных исчезают выработанные условные рефлексы не только на звуковые раздражители, но и на сигналы любой модальности. Эти нарушения генерализованного характера обычно объясняются развитием шокового состояния или неспецифическим действием травмы мозга. Оказывается, однако, что длительность этих нарушений при экстирпации височных областей заметно более продолжительна, чем после удаления равного по объему другого отдела коры. Поскольку в обоих случаях эффект мозговой травмы одинаков, следует думать об особой роли височных областей коры в интегративной деятельности мозга.

Д. М. Алиев (1970а, 1970б) в нашей лаборатории изучал поведение кошек после двухсторонних удалений теменных и височных областей новой коры. Масса удаляемой нервной ткани во всех случаях была примерно одинакова. У обеих групп животных в результате проведенных операций наблюдались нарушения зрения, двигательных функций и проявления условных рефлексов. Но все эти расстройства были тяжелее и длительнее у животных с удалением височных областей. У кошек с удаленными височными областями условный пищевой двигательный рефлекс на звук поворачивающейся кормушки вырабатывался с большим трудом. Реакция в виде побежки к кормушке через простой лабиринт проявилась у них лишь спустя 8—10 дней (после 80—100 сочетаний). Но и при этом кошки часто путали направление побежки в лабиринте и медленно находили место пищевого подкрепления. У животных с удаленными те-



менными областями адекватное поведение вырабатывалось уже на 2—3-й день (после 20—30 сочетаний).

У кошек с удаленными теменными областями побуждки к кормушке на комплексный раздражитель (круг+метроном 120) условный рефлекс становился прочным через 4—18 сочетаний. После удаления височной области коры у кошек такой же рефлекс упрочивался в среднем через 29 сочетаний. При этом правильные ответы у них наблюдались сравнительно реже (77% случаев), чем у кошек с экстирпированными теменными зонами (94% случаев).

Еще более существенные нарушения у кошек с удаленными височными областями были отмечены при попытках выработать у них различные формы внутреннего торможения, в частности дифференцировать составляющие комплексного раздражителя (зрительный и звуковой компонент). Тормозные реакции при действии этих компонентов характеризовались крайней неустойчивостью. Количество правильных ответов на зрительный компонент составляло в среднем 38%, а на звуковой компонент — всего лишь 14%. У кошек же с удаленными ассоциативными теменными зонами правильные ответы на зрительный и звуковой компоненты наблюдались соответственно в 54% и 36% случаев, т. е. были почти вдвое выше.

Таким образом, полученные данные указывают на то, что удаление и теменных (ассоциативных) и височных областей коры вызывает нарушение многих сторон проявлений поведения животных. Но при экстирпациях височных областей эти нарушения гораздо значительнее. Еще более выраженные расстройства нервной деятельности имели место при использовании обратимых (холодовых) выключений височных областей новой коры.

Последствия функционального (холодового) выключения височных областей коры. Эксперименты были проведены на 20 кошках (Беленков Н. Ю., Щербаков В. И., 1970; Щербаков В. И., 1971). При температуре жидкости +2°C, протекающей через капсулы, при объемной скорости протекания 1,2 л/мин, температура височных областей (рис. 9) через 5 мин снижалась до 28—27°C. К этому времени у всех животных, как правило, начиналось общедвигательное беспокойство, сопровождаемое признаками страха, стремлением убежать из клетки, непрерывным мяуканьем, резким расширением зрачков, учащенным дыханием и сердцебиением. Если температуру поддерживали продолжительное время на этом уровне, у животных появлялось обильное слюноотечение, рвота, мочеиспускание, дефекация и, нередко, судорожное состояние.

Весь этот комплекс явлений, по-видимому, связан с возбуждающим действием холода на височную область коры. Подобный эффект возникновения реакции страха наблюдали С. Fangel, В. Kaada (1960) у кошек при электростимуляции коры височ-



ных областей. W. Penfield (1965) отмечает, что «страх является наиболее обычной эмоцией» в ответ на раздражение височной зоны коры у человека.



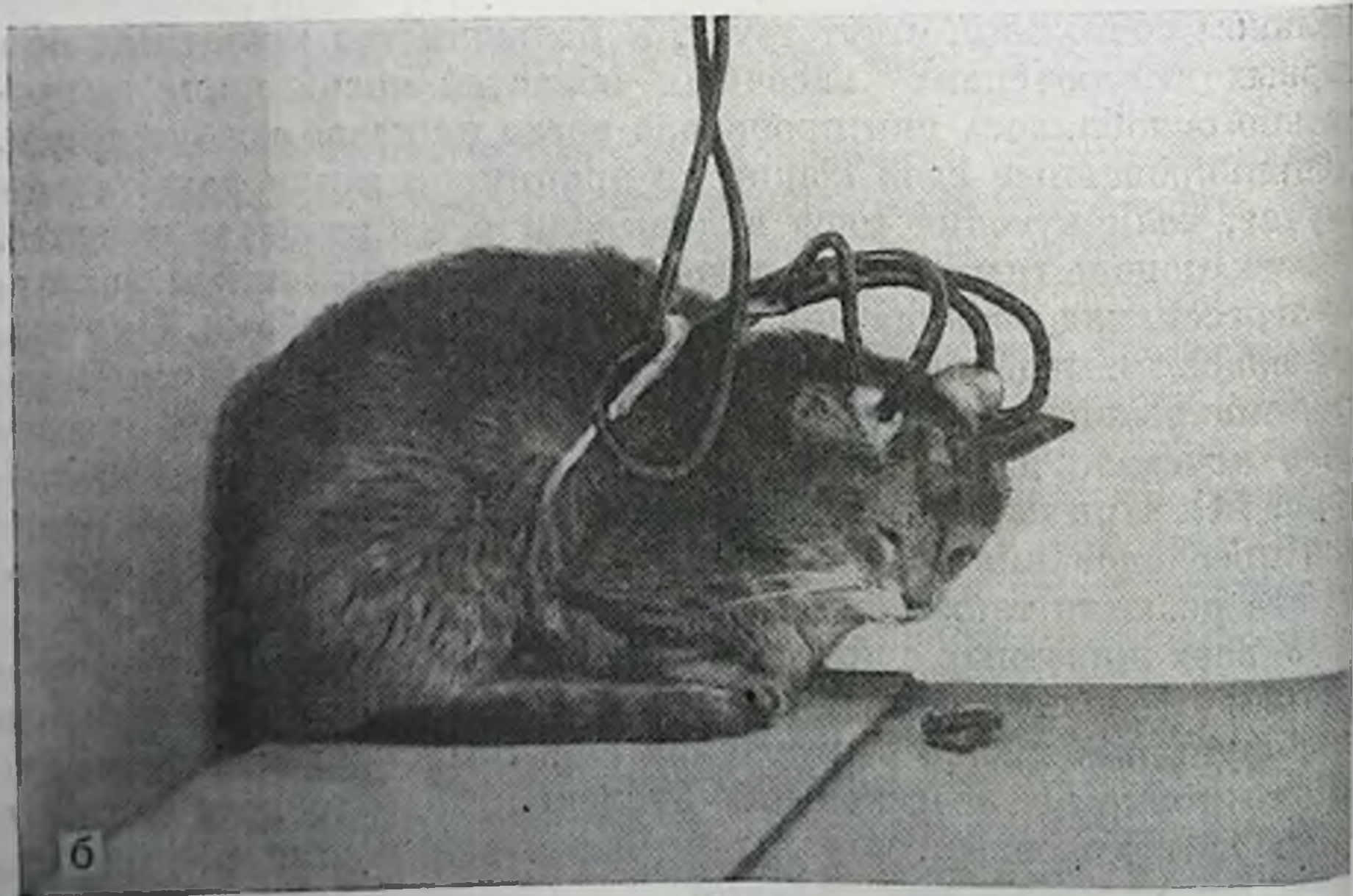
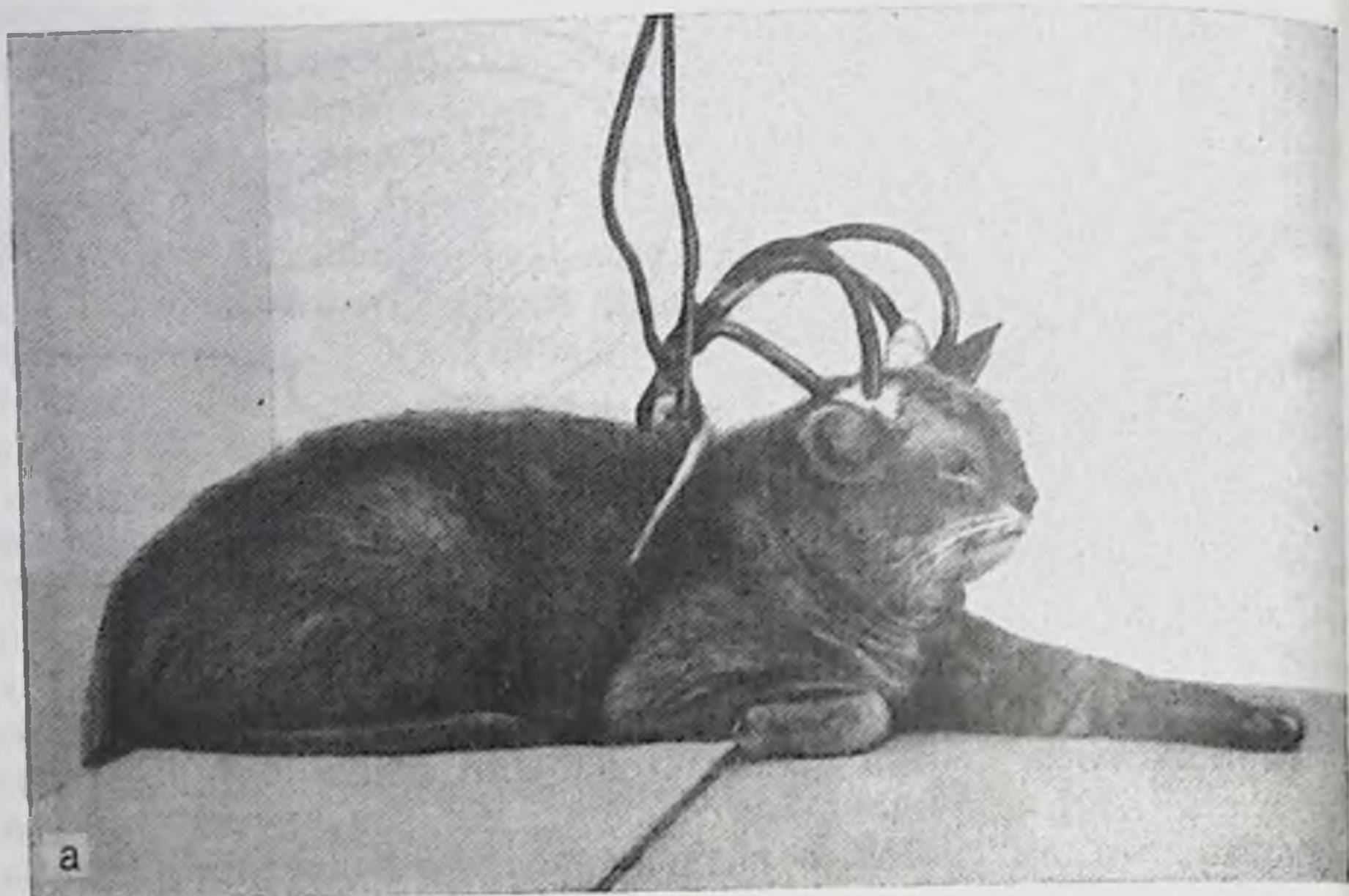
Рис. 9. Площадь функционального (холодового) выключения коры височных областей больших полушарий у кошек.

В описываемых опытах мы стремились избегать указанной выше фазы резкого возбуждения животного. Это достигалось быстрым (в течение 2—3 мин) снижением температуры височных областей до 22—20°C, при которой клетки коры прекращают функционировать и общая активность животных резко угнетается. Они сидят с прикрытыми глазами и опущенной головой, не реагируют ни на звуковые, ни на световые раздражители и вздрагивают лишь при очень сильных звуках (рис. 10). Сохраняются слабо выраженные реакции только на обонятельные, тактильные и болевые раздражители. При помещении под нос кусочка мяса животное открывает глаза и обнюхивает его. При прикосновении к ушам возникают отряхивательные движения, при электрокожном болевом раздражении лапы происходит ее отдергивание и урчание. Характерно, что эти реакции прекращаются сразу после окончания действия раздражителя, т. е. последствие, характерное для животных, находящихся в нормальном состоянии, отсутствует. У большинства животных при первых выключениях височных областей новой коры значительно ослаблялось или пропадало вообще пищевое возбуждение. Депривированные едой кошки не принимали пищу даже в том случае, если кусочки мяса вкладывали в их ротовую полость. У всех подопытных кошек в норме наблюдалась яркая защитно-агрессивная реакция при введении в камеру собаки. Она выражалась в выгибании спины, поднятии хвоста, шипении. В состоянии выключения височных областей эта реакция полностью исчезала даже при самом близком контакте с собакой (рис. 11). При наличии в исходном состоянии агрессивной реакции преследования белой мыши в первых опытах с выключением эта реакция также выпадала (рис. 12).

У всех животных с предварительно выработанными пищевыми или оборонительными условными рефлексам на звук или свет функциональное выключение височных областей приводило к полному исчезновению условнорефлекторных ответов (рис. 13). Условные сигналы не вызывали у кошек никаких, даже ориентировочных реакций.

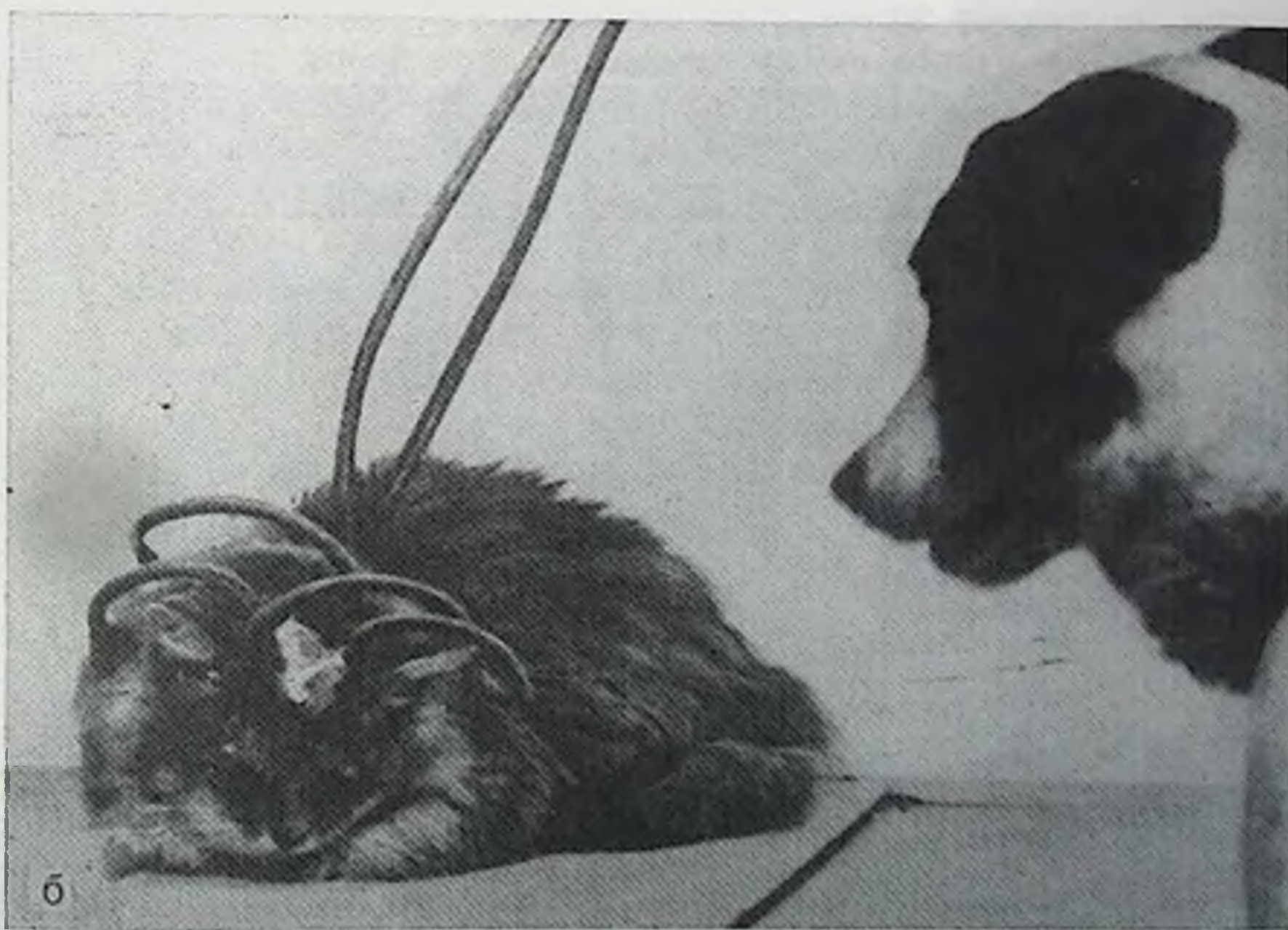
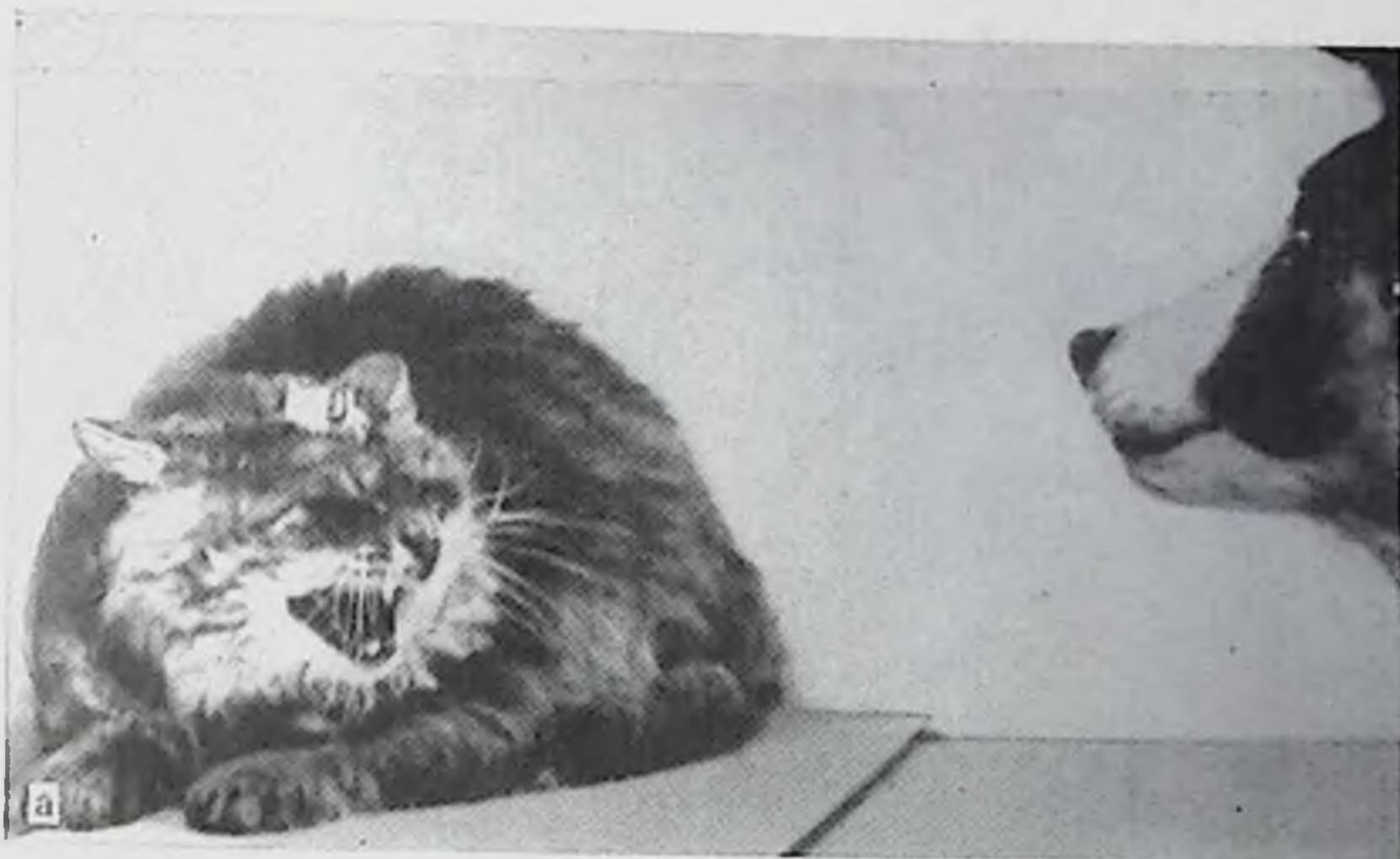
По прекращении охлаждения, т. е. в ходе восстановления температуры височных областей до нормы, поведение животных





**Рис. 10.** Кошка до функционального (холодового) двухстороннего включения височных областей коры (а) и во время выключения (б).





**Рис. 11.** Выпадение защитной реакции кошки при двухстороннем холодовом выключении височных областей лобной коры. Реакция на собаку до выключения (а), отсутствие реакции в период выключения (б).



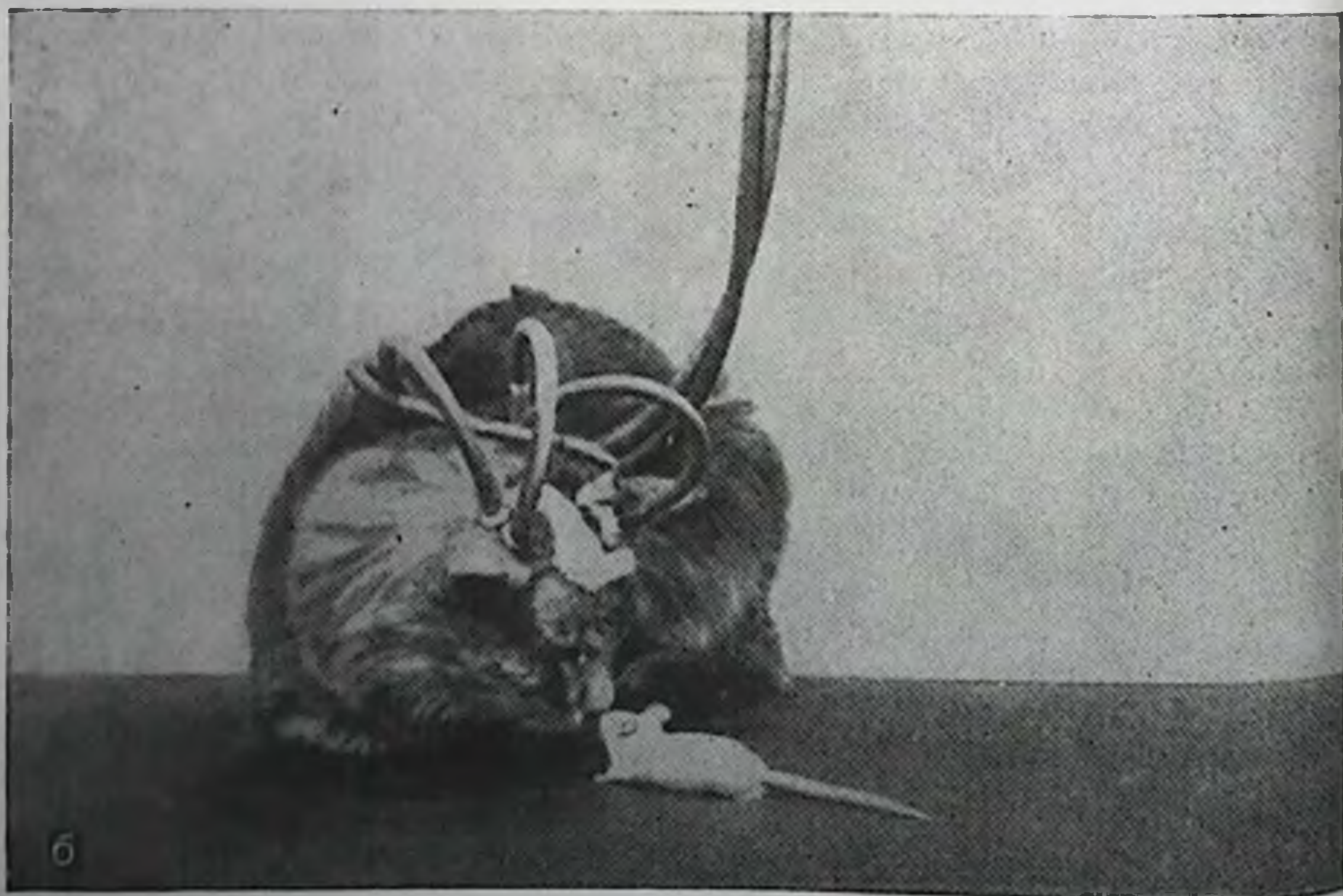
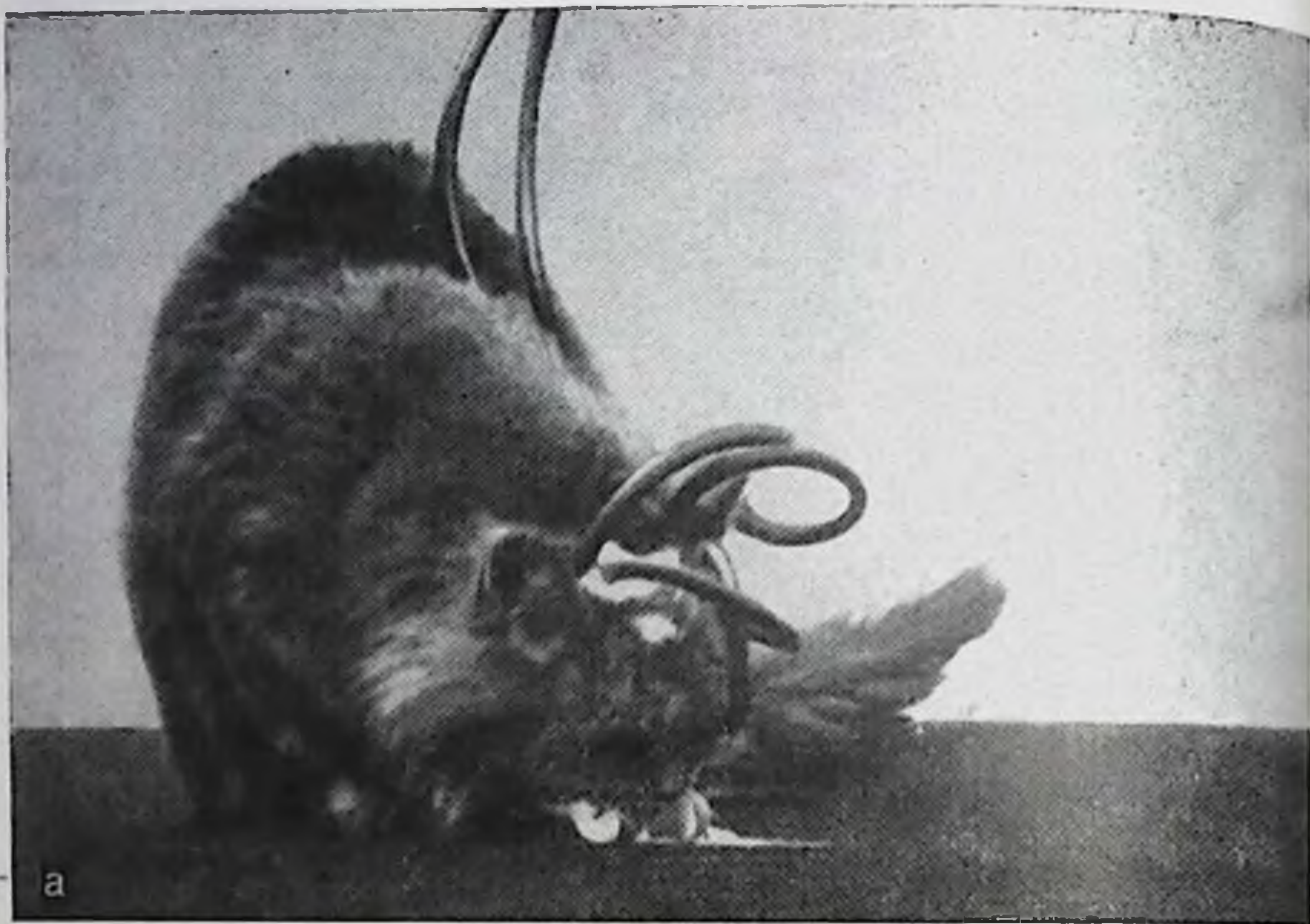


Рис. 12. Исчезновение агрессивно-пищевой реакции на мышь у кошки при холодном выключении височных областей новой коры. Реакция на мышь до выключения (а), отсутствие реакции в период выключения (б).



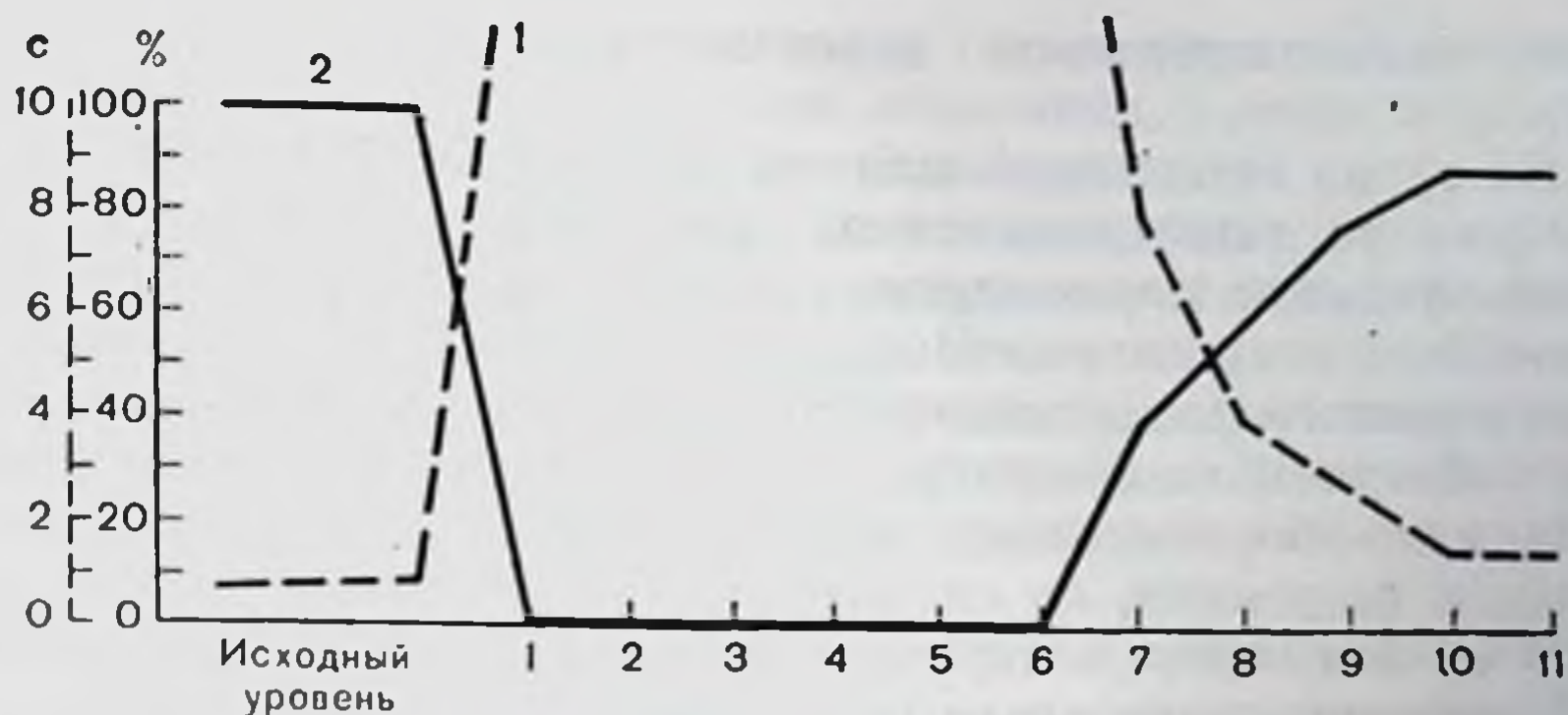


Рис. 13. Исчезновение двигательного пищевого условного рефлекса и его восстановление у кошки при систематическом (ежедневном) функциональном выключении височных областей коры больших полушарий. 1 — количество правильных ответов (в процентах к исходному уровню), 2 — величина латентных периодов условного рефлекса.

постепенно возвращается к исходному. Через 20—25 мин все расстройства первой деятельности, наблюдаемые в состоянии выключения височных областей коры, полностью исчезают. Поведение животных, в том числе и условнорефлекторное, ничем не отличается от того, которое наблюдалось до сеанса охлаждения.

Таким образом, прекращение активности элементов височных областей новой коры вызывает такие сдвиги первой деятельности, которые не являются результатом избирательного выключения («вычитания») функции именно этих корковых зон, а представляют собой следствие нарушений целостной деятельности мозга, вовлеченного в реализацию разных функций.

Описанные выше расстройства нервной деятельности наступают при функциональном выключении коры височной области в первых 2—3 сеансах с охлаждением. В последующих опытах у животных наблюдаются признаки восстановления поведения. Постепенно оно приближается к норме. Это указывает на включение в действие компенсаторных механизмов. Животные уже не спят во время охлаждения новой коры с опущенной головой, поза их приближается к обычной. На посторонние звуковые и зрительные раздражения они отвечают более или менее четкой ориентировочной реакцией. У большинства кошек к этому времени начинает восстанавливаться пищевая возбудимость. Они принимают кусочки мяса из рук или захватывают их, если они находятся непосредственно у морды. Если, однако, мясо помещается на расстоянии 25—30 см от головы, животные не подходят к нему. Кошки следят движением глаз и головы за перемещением любого предмета, находящегося вблизи их, но при этом не идут к нему, не пытаются обнюхать его, как это происходит в нормальных условиях. Таким образом, ориентиро-



вочно-исследовательское поведение у животных еще отсутствует.

Во время спонтанной или спровоцированной ходьбы животные уже не наталкиваются на стенки клетки, обходят препятствие, следят за перемещением мыши, и все это показывает, что после 3—4 сеансов с охлаждением у животных появляется отсутствовавшее ранее элементарное зрение. При приближении к ним собаки кошки следят за ней глазами, но никаких признаков агрессивно-оборонительной реакции, наблюдаемой у них в нормальном состоянии, не проявляют.

В 4—5-м опыте в период выключения происходит дальнейшее восстановление ранее исчезавших функций. Животные находятся в обычной для них позе, движения их координированы, как и в исходном состоянии. Иногда кошки «умываются». При поглаживании рукой они выражают удовольствие, мурлыкают, выпускают когти, ласкаются, чего не проявлялось на предыдущих сеансах. Пищевая возбудимость теперь не отличается от таковой в нормальном состоянии. Восстанавливается реакция нападения на белую мышь, реакция же на собаку в 4—5-м опыте продолжает отсутствовать.

6-й и 7-й сеансы с охлаждением характеризуются восстановлением натуральных условных рефлексов. Животные теперь уже подходят к кормушке в ответ на звук сбрасываемого кусочка мяса или на стук при вращении кормушки. Однако условные рефлексy на искусственные дистантные условные раздражители (свет, тон) по-прежнему отсутствуют. Продолжает отсутствовать и реакция на собаку. Только к 8-му опыту начинали восстанавливаться условные рефлексy на искусственные условные сигналы (тон 500 Гц, свет от электрической лампы). Сначала рефлексy отличались длительным латентным периодом (до 20 с) и проявлялись не на каждое предъявление сигнала, но к 9—10-му сеансам условные рефлексy при выключении височных областей мало чем отличались от таковых в исходном состоянии. Лишь несколько удлинилось время рефлексy за счет увеличения латентного периода и времени подхода к кормушке, и незначительно был снижен процент правильных ответов (см. рис. 12). В этот период восстанавливалась выработанная в норме дифференцировка на тон 700 Гц.

Интересно отметить, что агрессивно-оборонительная реакция на собаку восстанавливалась в последнюю очередь. Во время 10—11 сеансов с выключением кошки реагировали на собаку лишь при самом близком контакте (нос к носу), тогда как в исходном состоянии те же кошки проявляли резвую реакцию уже при введении собаки в камеру.

Приведенные выше экспериментальные материалы показывают, что при функциональном выключении височных областей коры происходят весьма существенные нарушения различных сторон первой деятельности. Из этого следует, что данные об-



ласть в целом мозге обеспечивают не только слуховые функции, но и участвуют в осуществлении локомоции, зрения и различных других сторон высшей нервной деятельности.

Представляется интересным проанализировать причины исчезновения условных рефлексов, наступающего при первых выключениях коры височных областей. Это возможно, если следить за поведением животных в ходе систематических выключений этих областей, на протяжении которых сначала происходило выпадение, а затем постепенное восстановление первоначально утраченных функций.

Как было отмечено, в первых двух опытах животные совсем не реагируют ни на звуки, ни на световые раздражители. Следовательно, пусковая афферентация при этом отсутствовала и не включала в действие условнорефлекторные механизмы, даже если бы таковые были сохранены при выключении. Однако во время 3—4-го опытов у животных начинают восстанавливаться отчетливые ориентировочные реакции на эти стимулы, что указывает на их восприятие. Тем не менее условные рефлексy и при этом продолжали отсутствовать.

Отказ от пищи в состоянии выключения височных областей новой коры наблюдается не у всех животных, да и то только в первые два опыта. Однако «рефлекс пищевого поиска» отсутствовал у всех без исключения. Даже в состоянии пищевой депривации кошки не осуществляли, как они это делали до и после выключения височной коры, пищевого поиска. Очевидно, у животных отсутствовала функция организации пищевой мотивации, которая представляется необходимым фактором для проявления условного рефлекса.

Спустя 4—6 сеансов с выключением у животных начинала проявляться и пищевая мотивация. Будучи голодными, кошки ходили по клетке и искали пищу. Но и на этом уровне восстановления нервной деятельности условные рефлексy на дистантные сигналы отсутствовали. Так как в этот период животные уже могли следить за движущимися предметами, реагировать на звуки, совершать поиск пищи, то причиной не проявления у них условных рефлексов на этой стадии не могло быть отсутствие сенсорного восприятия сигнала и мотивации. Наиболее вероятно, что условные рефлексy на данном этапе восстановления поведения не проявлялись потому, что животные не могли использовать при посредстве сигналов свой прежний опыт, т. е. актуализировать памятные следы.

На то, что височные области коры имеют непосредственное отношение к памяти, указывает целый ряд экспериментальных и клинических данных. Еще в прошлом веке S. Brown и E. Schaffer (1888), дискутируя с Н. Мунк по поводу коры слуховой сферы, удалили у трех обезьян кору височных извилин. В. М. Бехтерев (1907) описывал последствия этой операции следующим образом: «У обезьян обнаружyлись явные признаки ослабления ин-



теллекта и памяти, напоминающие идиотизм. Эти животные, хотя и воспринимали все общие внешние впечатления, но они, видимо, не понимали значения предметов. Близко знакомые им предметы они совершенно не узнавали и с любопытством осматривали их, обнюхивали, пробовали на язык, как будто это были совершенно незнакомые им вещи. При этом обращает на себя внимание, что почти то же самое они делали спустя несколько минут» (с. 1279).

Значительно позднее Н. Klüver и Р. Bucy (1939) наблюдали сходную картину поведения у обезьян после двухсторонней экстирпации височных долей. Они отметили, что оперированные животные не узнают знакомых людей и предметов, становятся безынициативными, не проявляют защитной реакции при виде обычно пугающих их змей. По выражению авторов, у животных возникала «психическая или душевная слепота». Хотя синдром Клювера и Бюси описан как результат повреждения всей височной доли, зрительная агнозия, очевидно, была связана у них главным образом с исключением функции височных областей новой коры. W. Smith (1950) показал, что повреждение грушевидных структур, миндалевидного комплекса и гиппокампа (морского конька) при сохранении височных областей новой коры не вызывает у обезьян зрительных агнозий. Нечто подобное встречается в клинической практике, когда у больных при сохранении сенсорного восприятия нарушается узнавание его значения. Л. Г. Кобелянская (1957), Е. П. Кок (1967) и А. Норф (1969) отмечали, что при зрительных или слуховых агнозиях патологический процесс, как правило, захватывает именно височные области коры.

С этими фактами хорошо согласуются наши наблюдения в процессе систематических повторных выключений коры височных областей у кошек, когда после восстановления сенсорного звена в восприятии звуков и зрительных стимулов и восстановления пищевой мотивации, они не реагировали на значение условных раздражителей. В пользу этого указывает и тот факт, что при систематических выключениях височных областей коры у животных отсутствовала характерная для нормы защитная реакция на собаку.

Таким образом, область, которая у животных называется слуховой корой, в действительности является не только слуховой. В ее пределах осуществляются сложные интеграции, необходимые для разных сторон высшей нервной деятельности, в том числе для процессов, связанных с актуализацией памяти. В слуховой коре находятся не только проекционные клетки акустического анализатора, но и вставочные нейроны — клетки высшего порядка, которые W. Penfield (1958) назвал интерпретационными. Применяв электростимуляцию коры больших полушарий человека, W. Penfield (1958, 1965) установил, что только при раздражении латерального отдела коры височной зоны



можно вызвать у больных воспоминание о прошлых событиях. Раздражение собственно слуховой или зрительной проекционных областей у человека приводит лишь к элементарному ощущению: шуму, гулу, вспышкам, цветным кругам и т. д. Исходя из того, что раздражение белого вещества под корой височной зоны может провоцировать у больных целостные образы, т. е. оживлять следы прошлого опыта, W. Penfield рассматривает височную область как «ворота в память».

Афферентный синтез, по П. К. Апохипу (1968), занимает главенствующее положение в функциональной системе. На его основе определяется поведение организма в данной ситуации и формируются ответные реакции на условные раздражители. Полученные нами результаты показывают, что при первых выключениях коры височных областей холодом исчезают все основные элементы афферентного синтеза: пусковая афферентация, мотивация, актуализация памяти. Утрачивается также и оценка значения обстановки. Однако в процессе систематических холодовых инактиваций этой области мозговая деятельность реорганизуется, результатом чего является значительное восстановление целостной функции мозга. Первым восстанавливается восприятие афферентных стимулов, затем построение мотивации и, наконец, способность адекватной мобилизации памяти. Только на этой основе в мозге вновь создаются условия для осуществления условных рефлексов.

Эксперименты с обратимым выключением височных областей новой коры показали, что с их функцией связаны различные проявления не только высшей нервной деятельности, но и более элементарных мозговых процессов. Экстренная инактивация их почти полностью лишает животных связи с внешним миром и исключает адекватные реакции их на действующие раздражители. В последующем изложении результатов наших исследований будут представлены данные о значении височных долей новой коры в активации деятельности мозга в целом. Таким образом, выключение из функции целого мозга височных областей новой коры приводит к расстройству всей его деятельности, что позволяет рассматривать эти области как чрезвычайно важные для процессов интеграции.

Морфологическими исследованиями показано, что интегративные функции височных областей могут обеспечиваться наличием их афферентных и эфферентных связей, по-видимому, со всеми структурами головного мозга. Помимо кортикоцетальных и кортикофугальных связей со специфическими слуховыми подкорковыми ядрами, кора височных отделов имеет проекции на хвостатое ядро, скорлупу, покрышку, верхнее двухолмие, межколликкулярные (межхолмиковые) ядра, а также на энторинальную область и миндалевидный комплекс (Witlok K., Nauta W., 1956). В последующее время А. Sigel и соавт. (1971) с помощью световой и электронной микроскопии показали также наличие



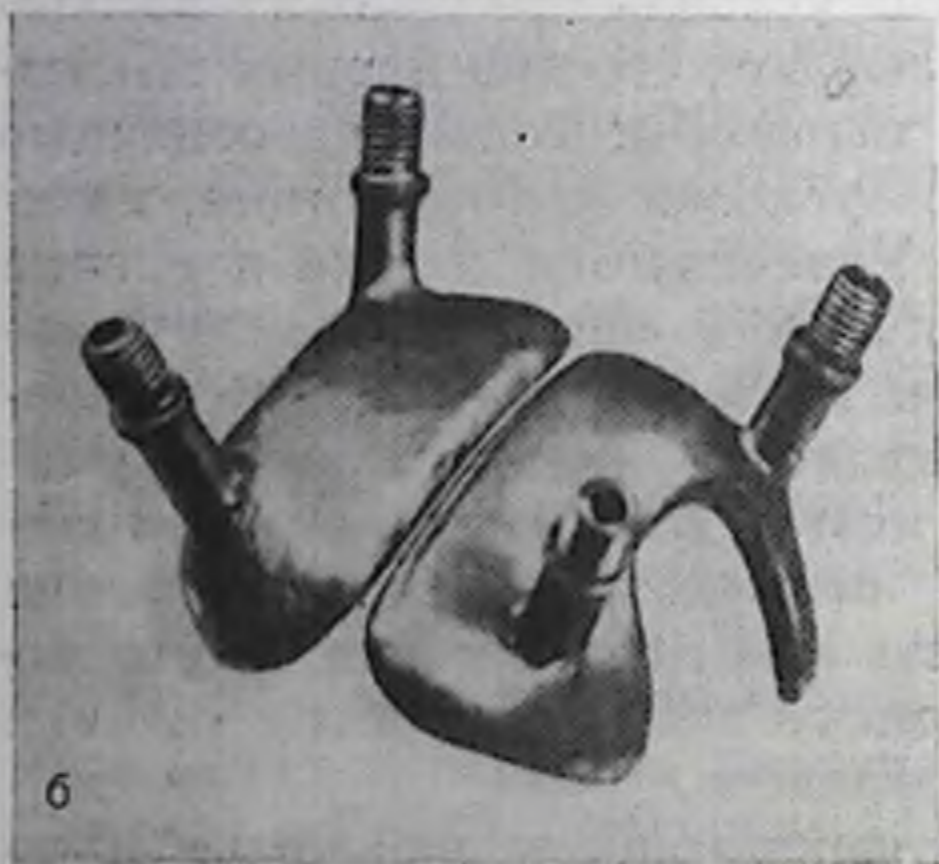
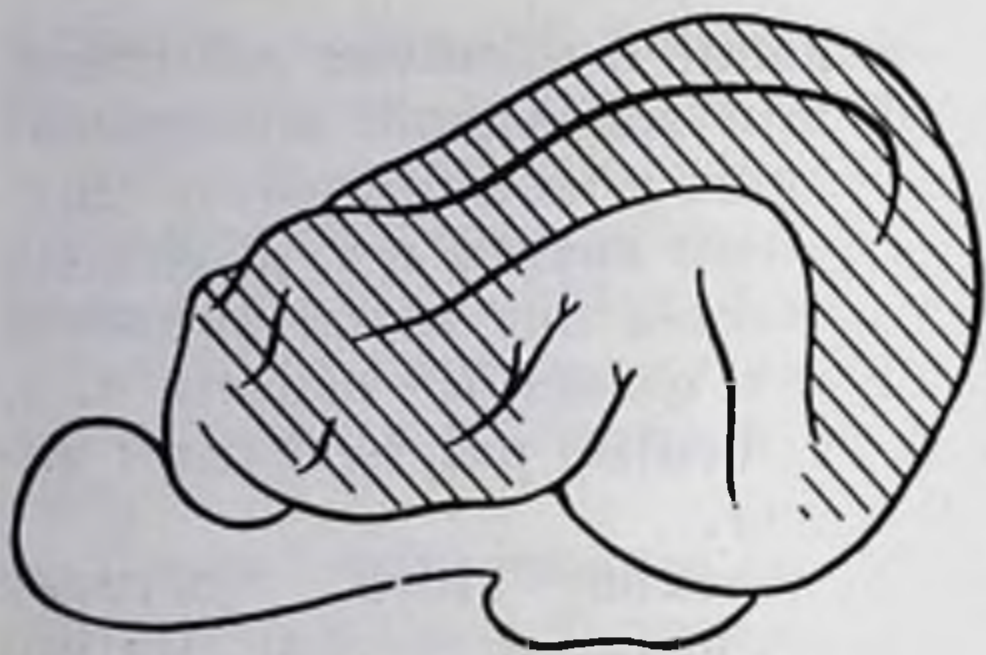


Рис. 14. Площадь удалений или функциональных исключений коры больших полушарий, кроме ее височных областей (а); капсулы, посредством которых осуществляли холодное выключение (б).

связей височных полей новой коры с различными подкорковыми структурами, а не только слуховыми. Удаляя вентральные участки задней силвиевой и эктосилвиевой извилин у кошек и используя метод Финка — Хеймера для исследования дегенеративных изменений, они обнаружили перерождение волокон во всех ядрах базальных узлов, зрительного бугра и в каждой из исследованных структур среднего мозга. Уже давно установлены связи коры височной зоны с образованиями новой коры: затылочной, сенсомоторной, теменной областями, а также со старой и древней корой. Электрофизиологическими исследованиями с применением регистрации вызванных потенциалов также показана связь височной коры со всеми структурами головного мозга (Stoll J. et al., 1951; Segundo J. et. al., 1955, и др.).

**Последствия выключения новой коры при сохранности ее височных областей.** К изучению роли височных областей в организации поведения мы подошли и с другой стороны. В опытах на кошках В. А. Плеханов (1976) исследовал этот вопрос путем двухсторонних экстирпаций и функциональных (холодовых) исключений почти всей новой коры, оставляя intactными только ее височные отделы (рис. 14). Подобного варианта декортикаций с последующим наблюдением до сих пор не производили. Между тем сравнение поведения животных в таком эксперименте с результатами экспериментов с другими вариантами выключения областей коры могут дополнить наши знания о роли височного отдела новой коры в деятельности целого мозга и вместе с тем показать значение связей этой зоны с другими мозговыми структурами в его интегративной функции. При наблюдениях, проведенных на кошках в ранние сроки после экстирпации



невисочных отделов новой коры, выявлен сложный комплекс нарушений. У оперированных животных обнаружены резкие расстройства локомоторных функций и проприоцептивной чувствительности (неправильная постановка конечностей, тыльное подворачивание), нарушение координации движений (падение). Помимо этого, отмечена повышенная пищевая возбудимость, повышенная двигательная активность, нарушения зрения и слуха, несмотря на то что «слуховая» кора не подвергалась экстирпации.

Полученные результаты были во многом сходны с поведением кошек при функциональном (холодовом) выключении у них височных структур коры. В первых сеансах с выключением имела место повышенная подвижность животных, резко выраженная дискоординация движений, усиление ориентировочных реакций, расстройство слуха и зрения. При этом проявлялись гиперфагия и полная утрата наблюдаемых в норме реакций преследования мыши и защитной реакции по отношению к собаке. Условные рефлексy, выработанные у кошек в нормальном состоянии (побежка к кормушке на звук и свет), исчезали. Все это указывает на то, что выключение новой коры при сохранности только ее височных областей приводит к дезорганизации целостной деятельности мозга. Хотя в этих условиях интактная височная область и функционирует, но функция ее существенно изменяется по сравнению с тем, когда она находится в связи с другими корковыми структурами. Наблюдаемое при этом состояние животных весьма сходно с тем, которое имеет место у кошек вскоре после экстирпации всей новой коры, а также в первые сеансы ее функционального выключения. Следовательно, кора височной зоны уже не играет роли, выполняемой ею в интактном мозге. Специфика функции ее в отсутствие связей с другими областями коры в значительной мере утрачивается. Однако поведение кошки с сохранной корой височной области отличалось от поведения кошек, у которых выключалась вся новая кора. У последних обнаруживалось отчетливое снижение общего уровня активности, тогда как у животных с интактными височными областями новой коры, наоборот, проявлялась гиперактивность, выражавшаяся прежде всего в безудержном двигательном возбуждении. Причину этого явления следует искать в том, что височные области новой коры относятся к активирующей структуре (Беленков Н. Ю., Щербаков В. И., 1970; Беленков Н. Ю., 1975; Беленков Н. Ю., Федотова Л. А., 1975), в то время как сенсомоторные области коры обладают общетормозной функцией (Брутковский С., 1966; Шустин Н. А., 1966; Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., 1970; Сосенков В. А., 1974). Таким образом, повышение общей активности животных в опытах с сохранной корой височной области явилось результатом нарушения тормозной системы вследствие выключения сенсомоторных областей.



Наблюдения за хирургически декортицированными кошками с сохранением височных областей, а также в ходе систематических функциональных исключений невисочных областей новой коры показали, что деятельность мозга у таких животных постепенно перестраивается. Об этом свидетельствует постепенное восстановление нарушенных безусловных реакций, восстановление рефлексов, выработанных в норме, и возможность выработки новых. Но при этом были заметны определенные различия в ходе восстановительных процессов по сравнению с динамикой нарушения и восстановления функций при исключениях как височных областей, так и всей новой коры. Это позволило получить дополнительные сведения о значении коры височных областей и деятельности целого мозга.

Одной из особенностей хода восстановления поведения декортицированных кошек с функционирующими височными областями было относительно быстрое восстановление реакций на эмоциогенные факторы. Если при исключении у кошек височных областей реакция на встречу с собакой даже спустя 20 сеансов с охлаждением проявлялась крайне слабо, то у этих животных спустя 11—14 сеансов она полностью восстанавливалась. При этом животные, как и в норме, злобно урчали, выгибали спину, выпускали когти, отступали в дальний угол экспериментальной камеры. Это еще раз подтверждает значение височных структур коры в гностических функциях. По-видимому, у кошек с сохраненными височными областями в меньшей степени расстраивались функции лимбической системы, совместное функционирование которой с гиппокампом, подбугорной областью, миндалинами имеет существенное значение для проявления эмоциональных реакций и восприятия биологически значимых раздражений. Можно полагать, что этому содействовало и более быстрое восстановление функции извлечения памятных следов.

Височные области в отсутствие других структур новой коры принимали определенное участие и в анализе простых слуховых и зрительных сигналов. Так, если у полностью декортицированных кошек образовать дифференцировки на интенсивность света не удастся (Белевков Н. Ю., 1965), то при сохранении височной коры, как показал В. А. Плеханов (1976а, б), они вырабатываются.

Поведение кошек во время первых функциональных исключений новой коры при сохранении интактным ее височного отдела свидетельствовало об утрате зрения. Этот дефицит вполне понятен, поскольку при данном воздействии инактивировались затылочные и сенсомоторные поля, важное значение которых для функции зрения очевидно. Однако после многократных исключений новой коры, кроме ее височных областей, у кошек отмечалось восстановление предметного зрения. Животные начинали следить за перемещением предметов по камере, не на-



талкивались на них при ходьбе, находили прямой путь к расположенным на расстоянии от них кусочкам мяса и т. д. Вероятно, что реорганизация деятельности мозга, новая кора которого была представлена только одной височной областью, не могла обеспечить полного восстановления зрительной функции. Но роль височных областей в восстановлении зрения представляется очевидной.

В опытах с практически полной функциональной декорткацией восстановления предметного зрения у кошек не наблюдалось (Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., 1970). Можно предполагать, что в восстановлении зрения в рассматриваемых случаях играли роль нейроны, отвечающие на зрительные стимулы, обнаруженные в пределах височных областей (Gross, C. et al., 1972). Интересно, что в опытах на обезьянах, у одной из которых была удалена вся кора, кроме зрительной зоны, а у других оставлена еще и часть коры височной области, К. Chow (1952) отметил, что для осуществления зрительных различий необходима сохранность хотя бы отдельных участков коры височной области.

В описанных выше экспериментах мы показали, что выработанные в норме условные рефлексy перестают проявляться при экстренном выключении не только всей новой коры; тот же самый эффект наблюдается и при выключении одной только сенсомоторной или височной области. Не удивительно поэтому, что и такое выключение новой коры, при котором избирательно сохранялась интактной только височная ее область, приводило к тому же результату — выпадению ранее выработанных условных рефлексy.

Изложенные здесь результаты приводят к выводу, что височные области новой коры, играющие важную роль в интеграции мозговой деятельности, в определенной мере проявляют свои интегративные свойства и в отсутствие других областей коры. Но вместе с тем они не могут полноценно функционировать, если из активности выключены остальные корковые структуры. Следовательно, функция височной коры зависит от функции остальных ее структур, в чем наглядно и проявляется принцип целостности в деятельности мозга.

### **Значение затылочных областей коры в организации поведения животных**

Затылочные зоны коры больших полушарий (поля 17, 18, 19) рассматриваются как область, выполняющая зрительные функции. Однако имеются основания считать, что они участвуют и в осуществлении других функций — слуховых, моторных, а также в интеграции сложных поведенческих актов.

Такое заключение основано на результатах экспериментов (Сосенков В. А., 1973) с функциональными двухсторонними





Рис. 15. Площадь функциональных (холодовых) исключений коры затылочных областей у кошек.

выключениями затылочной коры у кошек, выполненным в нашей лаборатории. Холодовому выключению подвергали поля 17, 18, 19 коры больших полушарий (рис. 15). В первых опытах инактивация этих полей приводила животных к полной слепоте: они не реагировали на зрительные раздражители. Выключение затылочных полей, вероятно, нарушало функцию всей зрительной системы, включая и ее подкорковые уровни.

В ходе последующих опытов с выключением коры затылочной области зрительные функции у подопытных кошек заметно восстанавливались, что свидетельствовало о перестройке системы на новый уровень интеграции в отсутствие деятельности коры выключаемой области. В 3—4-м опытах животные уже начинали реагировать на объекты, находящиеся в их поле зрения (например, кусочек мяса), и следили глазами и поворотом головы за перемещающимися предметами. Разумеется, это не указывает на полное восстановление зрительной функции у животных в данных условиях опыта.

Более значительный дефицит зрения у животных, подвергнутых хирургическому удалению коры затылочной области, очевидно, следует связывать с развитием у них дегенеративных процессов в структурах коры и подкорки, связанных с этой областью, прежде всего в наружных колленчатых телах. Интактность таких структур, как наружные колленчатые тела, подушка, верхние бугры четверохолмия, способных к восприятию и обработке зрительной информации, а также оставшиеся вне воздействия холода медиальные части затылочной области коры, в опытах с функциональными выключениями, по-видимому, и обеспечивали быстрое и сравнительно полное восстановление.

Выключение коры затылочных областей приводило не только к расстройству зрения. Весьма отчетливо нарушалась двигательная функция животных. В первых опытах кошки пошатывались во время ходьбы. Была заметна атаксия. В наибольшей степени расстраивались движения передних лап. Животные не могли достать передней лапой кусочков мяса из «корытца» или осуществляли это с трудом. В первых опытах с выключением коры затылочных областей наблюдалось некоторое снижение общей двигательной активности животных и ослабление реакций на звуки. Животные, характеризовавшиеся в нормальном состоянии живым темпераментом и мгновенными реакциями на



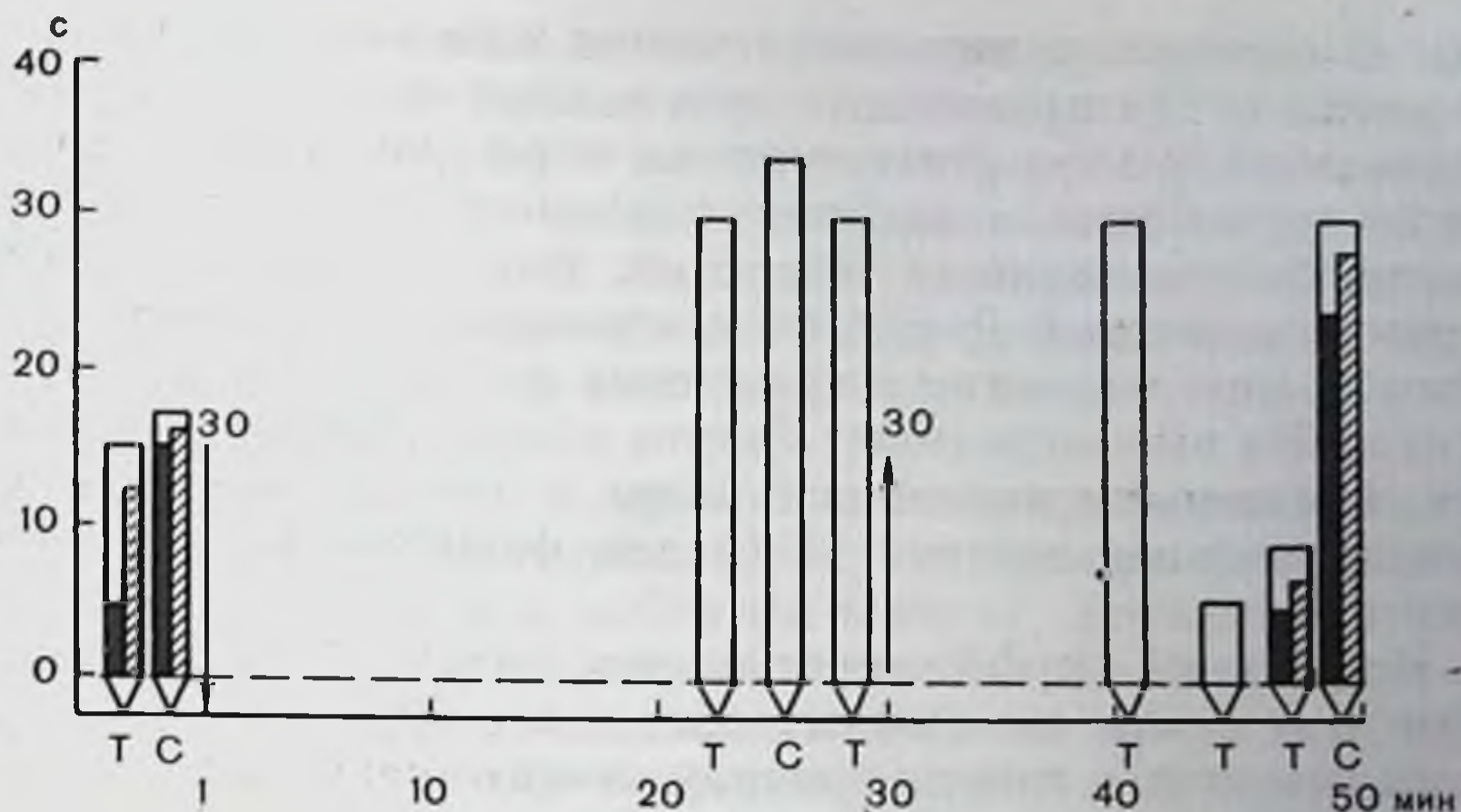


Рис. 16. Исчезновение условных рефлексов (побежка к кормушке с нажатием на педаль) во время функционального (холодового) выключения коры (стрелка вниз) затылочной области (30) и восстановление их после прекращения охлаждения (стрелка вверх).

Время (в секундах) подхода к кормушке (черные столбики), нажатия на педаль (заштрихованные столбики) и действия условного сигнала (белые столбики), тона (Т) или света (С), прерывистая линия — нулевой уровень. Продолжительность опыта выражена в минутах.

действие любых внешних раздражителей, становились инертными, слабо реагирующими на изменения в окружающей обстановке.

Функциональные выключения коры затылочных областей очень существенно отражались на реализации предварительно выработанных инструментальных условных пищевых рефлексов в виде нажатия на педаль. Условнорефлекторные побежки к кормушке совсем исчезали на световой сигнал (освещенный экран), а на звуковой проявлялись лишь эпизодически (1—2 раза на 4—6 применений сигнала), да и то не у всех животных (рис. 16). Нажав лапой на педаль, животные делали безрезультатные попытки добыть пищу из кормушки зубами или передними лапами. Однако и эти нарушения исчезали через 5—7 повторных опытов с выключением коры затылочных зон и условные двигательные реакции осуществлялись, как и в норме.

Одной из особенностей поведения кошек с выключенной корой затылочных областей было отсутствие способности изменить программу своих действий в случаях, когда им не удавалось достичь полезного результата. Если на пути к месту подкрепления устанавливали препятствия в виде невысокого барьера, кюветы с водой и т. п., то при инактивации коры затылочной области кошки останавливались перед этими препятствиями, не делая попыток обойти их, чтобы получить пищу. Сходные наблюдения были сделаны Ц. Г. Сукнидзе (1976) на кошках с удаленной корой затылочных областей (поля 17, 18,



19). В отличие от интактных кошек животные в этих опытах не могли найти правильный путь к кормушке, если в экспериментальной камере устанавливали перегородки или коридоры. Автор делает вывод о важности удаленной области коры в «рассудочной» деятельности животных. Однако едва ли подобный термин, введенный Дарвином в «допавловскую» эпоху, применим для интерпретации современных физиологических экспериментов. Из вышеописанных фактов следует, что при отсутствии или выключении затылочной коры у кошек расстраивалась функциональная система на стадии формирования программы действия.

Результаты морфологических исследований, показывающих обширные связи затылочных областей с другими структурами мозга, помогают понять причину дезинтеграции мозговой деятельности при их выключениях. Перерождение нервных волокон после удаления полей 17, 18, 19 коры отмечается в полях 7, 5, 6, 21, 22 и других (Хапапашвили М. М., 1963; Школьник-Ярос Е. Г., 1965; Батуев А. С., 1970, и др.). Значительные деструктивные изменения при этом происходят и в подкорковых структурах, особенно в зрительном бугре. Они охватывают не только наружные, но и внутренние коленчатые тела, подушку и задние ядра (Baden J. et al., 1965). Проекции от коры затылочных областей к фронтальным ее областям были показаны и электрофизиологическим методом (Imbert M. et al., 1966).

Что касается самой «зрительной» коры, то, как показывают исследования с применением микроэлектродов, в ее состав входят разнородные элементы. Помимо нейронов, специфически отвечающих на зрительные стимулы, здесь обнаруживаются клетки, реагирующие и на звуковые раздражения. Среди них имеются и такие, которые отвечают на световой стимул только в сочетании со звуковым или болевым (Lömo T., Mollica, 1962). По данным М. Beneta и соавт. (1968), на 61% нейронов первичной зрительной зоны коры конвергируют зрительная и слуховая импульсации. Примечательно, что 37,7% нейронов отвечают лишь на звуковые стимулы.

Значение затылочных областей в осуществлении не только зрительной функции, но и интегративных процессов, связанных с реализацией целенаправленных поведенческих актов, наглядно демонстрирует сопоставление эффектов ослепления животных с последствиями экстирпации или функциональных выключений коры затылочных областей. Еще Н. Munk (1909) отмечал, что собаки с повреждениями затылочных долей затрудняются в выборе нужного им пути, в то время как после ослепления их путем перерезки зрительных нервов они легко осуществляют поставленную перед ними задачу. К. Lashley (1933) тренировал крыс на образование лабиринтного навыка, а затем ослеплял их путем энуклеации глаз. При этом оказалось, что потеря зрения животными значительно не влияла на этот навык. В других опы-



тах животных ослепляли путем энуклеации глаз до тренировки в лабиринте и только после этого у них удаляли затылочные отделы коры. В этом случае крысы утрачивали приобретенный навык, как и животные после повреждения затылочных областей с интактными глазами. На этом основании можно сделать вывод, что утрату навыка животными с поврежденными затылочными долями невозможно приписать потере одной лишь зрительной функции.

Опыты со зрительной депривацией были проведены в нашей лаборатории В. А. Сосенковым (1973) на кошках с выработанной условнорефлекторной побуждкой к месту кормушки и акта нажатия на педаль для получения пищи. После того, как животные привыкли к надетой на глаза маске, они проявляли хорошую ориентацию в экспериментальной клетке и на звуковой условный сигнал подходили к месту кормушки, нажимая лапами на педаль.

Таким образом, нарушения поведения, утрату приобретенных навыков у животных с выключенными затылочными областями нельзя объяснить расстройством зрительной функции. Как и другие области коры, затылочную область следует отнести к полифункциональным структурам, вовлекаемым в целостную деятельность мозга.

### **Функции сенсомоторных областей коры в целостной деятельности мозга**

**Эффекты хирургических удалений сенсомоторных областей коры больших полушарий в поведении животных.** В первых исследованиях этого вопроса (Бехтерев В. М., 1887; Luciani L., Munk H., 1896; Fritsch G., Hitzig E., 1970) авторы пришли к заключению, что сенсомоторные области имеют прямое отношение к осуществлению двигательных функций и что после их удаления выработанные навыки у животных не восстанавливаются. Необратимое исчезновение выработанных до операции двигательных условных рефлексов отмечал и Д. С. Фурсиков (1926) в лаборатории И. П. Павлова. Случаи восстановления или выработки двигательных условных рефлексов заново объяснялись неполным удалением соответствующих областей.

Впоследствии появились многочисленные факты восстановления двигательных функций организма после полных экстирпаций как моторных, так и сенсомоторных зон коры больших полушарий. Однако здесь нас интересует не столько возможность восстановления функций после удаления сенсомоторных областей, сколько возникающие при этом нарушения, так как факты восстановления свидетельствуют не о функциональном значении удаленной области в деятельности мозга, а о его реорганизации и компенсаторных возможностях. Имеющиеся данные показывают, что после удаления сенсомоторных обла-



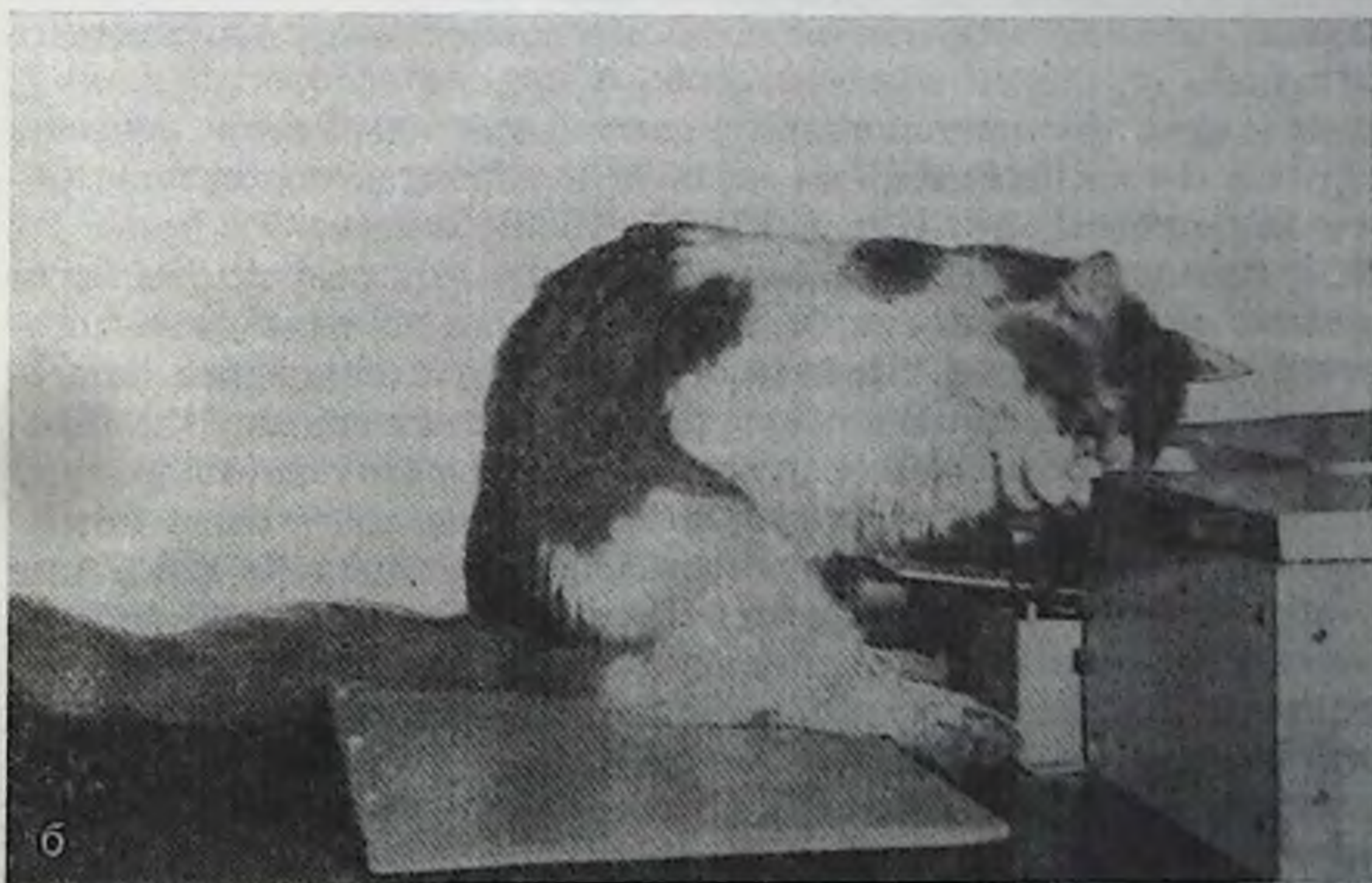
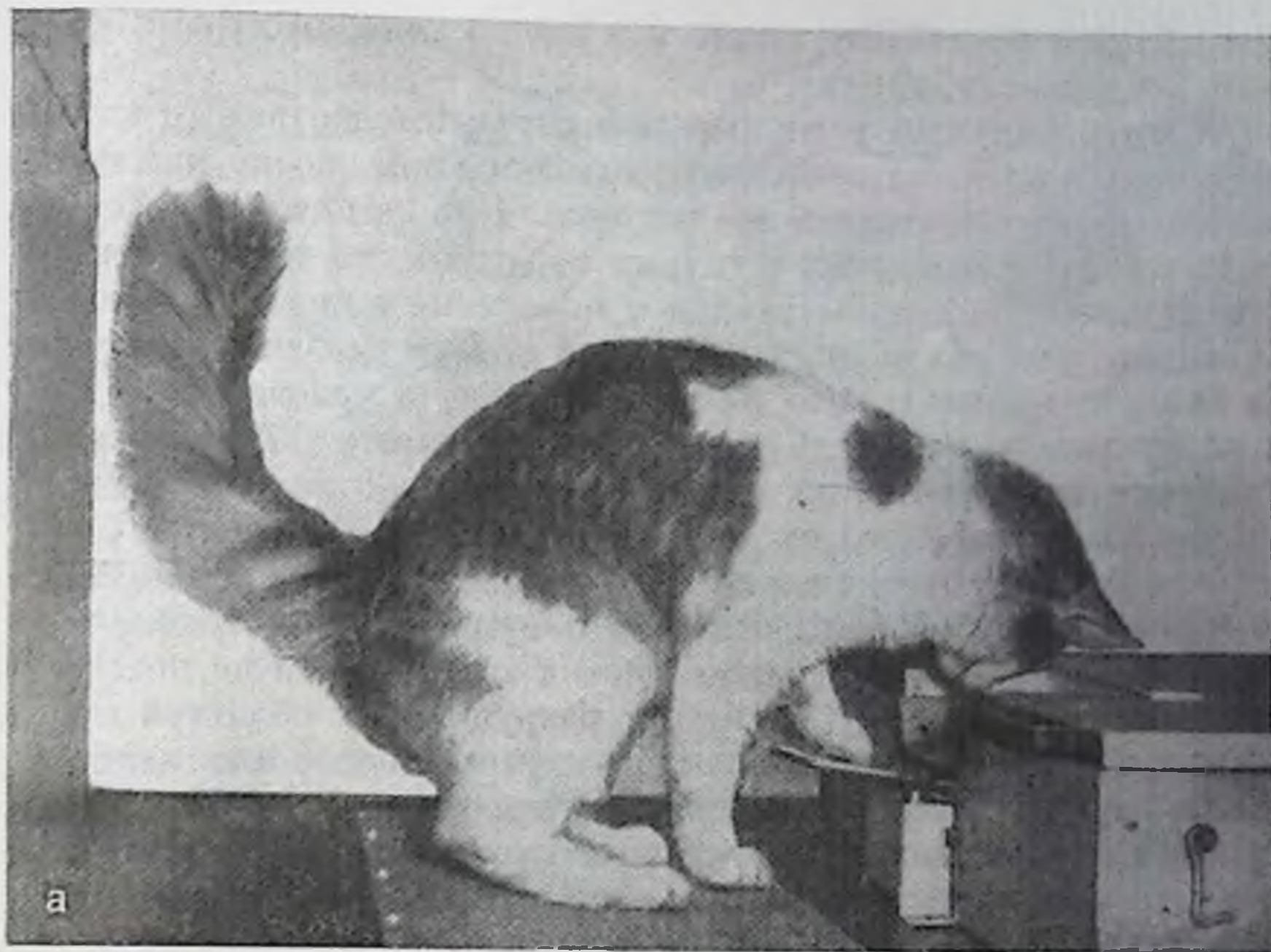
тей у животных наиболее резко расстраивается осуществление локальных и точных двигательных актов, например, рефлекс «подачи лапы», рефлекс сгибания конечности. Эти двигательные нарушения более существенны и продолжительны у обезьян, чем у кошек. Обезьяны, например, не могут открыть рукой ящик, утрачивают способность к бегу, каракаанию и т. п. Вместе с тем степень отмечаемого дефицита функций непосредственно связана с объемом удаленной коры и интервалом времени от момента операции до начала наблюдений.

В нашей лаборатории А. Т. Абакаров (1974) исследовал последствия двустороннего удаления сенсомоторных областей коры у 12 взрослых кошек. На следующий день после операции у кошек отмечались явления пареза конечностей, значительного снижения тонуса скелетной мускулатуры и отсутствия постановочных рефлексов, что указывало на нарушение и моторики, и проприоцептивной чувствительности. Животные были способны лишь подниматься на лапы, движения их были неkoordinированными, они часто падали и застывали в причудливых позах. В первую неделю после экстирпации пищедобывательное движение передней конечностью отсутствовало. Кошки не пользовались ею для вытаскивания кусочков мяса из «корытца». В этот период выявлялись отчетливые нарушения зрительной функции. Животные наталкивались на препятствия, падали с края стола, не реагировали на разбросанные на полу в поле их зрения кусочки мяса до тех пор, пока не обнаруживали их с помощью обоняния.

До операции у кошек был выработан инструментальный условный рефлекс на звук в виде побежки по простому лабиринту, завершающийся нажатием на педаль автоматически поворачивающейся кормушки. Спустя два дня после операции первые применения условного сигнала ничего, кроме ориентировочной реакции, не вызывали. На 3-й день в ответ на действие условного раздражителя кошки уже стремились переместиться к месту подкрепления. Однако эти движения были неполноценны. Животные падали, опрокидывались, конечности у них подворачивались, расползались. В конце концов они достигали места подкрепления, но нажать лапами на педаль не могли. На звук поворота кормушки они приближались к ней, но мясо пытались достать зубами (рис. 17). В некоторых случаях животные, пытаясь поставить лапу на педаль, промахивались. По мере продолжения опытов двигательные расстройства постепенно сглаживались, и на 6—7-й день после операции у большинства кошек восстанавливалась исходная частота проявления и совершенство осуществления инструментальных движений.

Из сделанных А. Т. Абакаровым наблюдений следует, что удаление сенсомоторных зон коры больших полушарий у кошек приводит к множественным нарушениям мозговой деятельности. Являясь аппаратом соматической чувствительности и моторики,





**Рис. 17.** Исчезновение выработанной реакции пахатия на педаль у кошки после двухстороннего удаления коры сенсомоторной области с сохранением неkoordinированного двигательного акта, направленного на получение пищи в ответ на действие условного сигнала (звук). До удаления (а), на 3-й день после удаления (б).



эти области участвуют также и в осуществлении других функций, в частности, зрения.

Хотя различные условные рефлексы, выработанные до оперативного удаления сенсомоторных зон коры, после нее на некоторое время исчезают, все же нельзя не заметить, что специфические сенсомоторные функции страдают при этом в большей степени, чем пищедобывательное поведение в целом. Поскольку очевидно, что это поведение в своей основе связано с памятью, то следует признать, что памятные следы и условного сигнала, и «будущего результата» распределены в мозге так широко, что удаление сенсомоторных областей коры не отражается значительно на способности их извлечения.

Эффекты функциональных (холодовых) выключений сенсомоторных областей коры больших полушарий на поведение животных. Как уже указывалось, метод экстирпации не позволяет в полной мере выявить функции разрушаемых областей мозга, поскольку при этом обнаруживаются лишь более или менее отдаленные последствия. Данные электрофизиологических исследований показали, что почти немедленно после разрушений или функциональных выключений структур головного мозга (Беленков Н. Ю., Федотова Л. А., 1972) начинается реорганизация мозговой деятельности. Поэтому одну из основных причин расхождения результатов опытов с хирургическими удалениями различных зон коры следует усматривать в том, что отдельные авторы исследовали и оценивали последствия экстирпаций на разных этапах восстановления первоначально нарушенных функций.

Попытки функциональных выключений передних отделов коры путем их охлаждения у собак и кошек делались уже ранее (Старков П. М., Перов Ю. М., 1969; Rodger F., Buser R., 1962, и др.). Однако полученные в этих опытах результаты были крайне противоречивыми, что, вероятно, было связано с несовершенством методов. Используемые для охлаждения капсулы не соответствовали конфигурации сенсомоторных зон. Применяемая для охлаждения жидкость имела разную температуру (от  $-15^{\circ}$  до  $+2^{\circ}\text{C}$ ), измерение температуры мозга было неточным или совсем не производилось. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что ни в одной из упомянутых работ не содержится указаний на расстройство двигательных функций у подопытных животных, которые, как известно, выступают весьма ярко при хирургических вмешательствах на сенсомоторных областях. Из этого следует, что выключения данных корковых зон в этих опытах авторы не достигали. Примененный и описанный в предыдущей главе метод холодового выключения коры больших полушарий позволил получить новые данные о функции коры сенсомоторной зоны и значении ее в организации поведения (Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., 1970, 1972; Сосенков В. А., 1974).



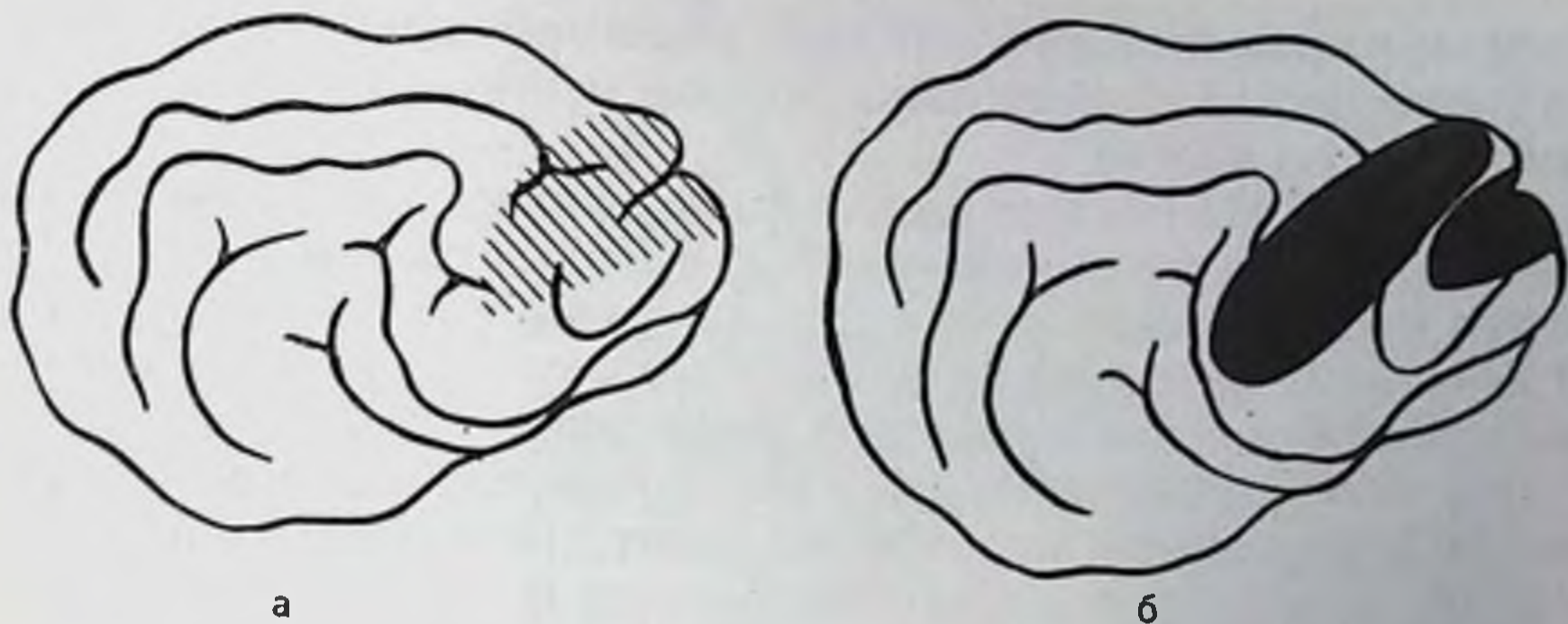


Рис. 18. Площади коры сенсомоторной области больших полушарий, подвергавшиеся двустороннему холодовому выключению. Площади общего (а) и раздельного (б) выключения соматосенсорной и моторной зон коры.

Эксперименты были проведены на 21 кошке. У 4 из них было вживлено по две охлаждающие капсулы, которые покрывали соответственно правую и левую сенсомоторные области. Трем кошкам были вживлены три капсулы одновременно: одна покрывала моторную область обоих полушарий, две другие располагались над соматосенсорными зонами каждого полушария. 8 животным вживляли двусторонне капсулы над I и II соматосенсорными зонами. 6 кошкам капсулы были вживлены только над моторными областями. Таким образом, представлялось возможным функционально выключать с обеих сторон как всю сенсомоторную область, так и составляющие ее части (рис. 18). Формы и площадь контактируемых с сенсомоторными областями капсул соответствовали данным R. Thompson и соавт. (1963).

При исследовании с обратимыми выключениями как всей сенсомоторной коры, так и отдельных ее зон выявлены разнообразные нарушения функций центральной нервной системы. Каких-либо существенных качественных различий в эффектах выключения различных частей коры сенсомоторной области обнаружить не удалось, по-видимому, вследствие того, что моторные и соматосенсорные поля перекрывают друг друга. Поэтому и отпала необходимость раздельного описания эффектов охлаждения коры соматосенсорной и моторной областей.

**Эффект общего возбуждения.** Характерной особенностью эффекта функционального выключения сенсомоторных областей было возникновение резко выраженного возбуждения. Кошки быстро и непрерывно двигались по клетке, подпрыгивали, издавая при этом звуки. Из-за нарушения локомоции они часто перемещались ползком, цепляясь когтями за пол клетки. Это была нецеленаправленная активность. Ни на какие раздражители (свет, сильные звуки, пища) животные в этот период не реагировали. Зрачки у них были расширены, наблюдалась сильная одышка, тахикардия и т. д. Подобный приступ двигательной ак-



тивности продолжался 5—10 мин, после чего животные несколько успокаивались, продолжая тем не менее непрерывно передвигаться по клетке.

Картина общего возбуждения проявлялась при выключении по отдельности соматосенсорных и моторных областей коры. Отличия состояли лишь в его интенсивности и продолжительности. В случаях выключения коры одной моторной зоны генерализованное возбуждение было менее выраженным.

На фоне продолжающегося выключения сенсомоторных областей у всех кошек наблюдалось растормаживание угашенных в нормальном состоянии ориентировочно-исследовательских реакций. Любой звук вызывал у животных резко выраженную реакцию в виде поворота головы и глаз в сторону раздражителя. Они многократно подходили к источнику раздражения, обнюхивая и облизывая его.

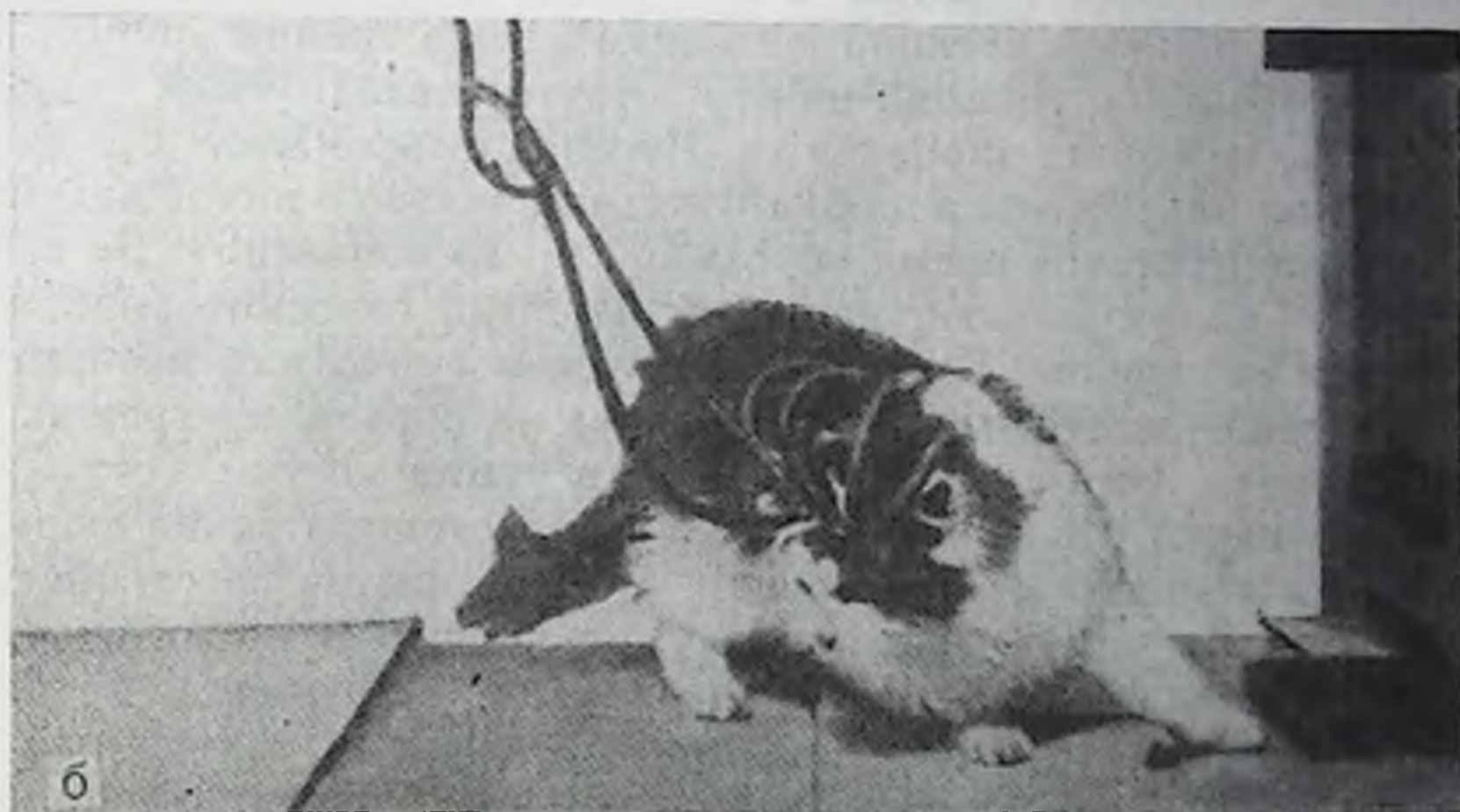
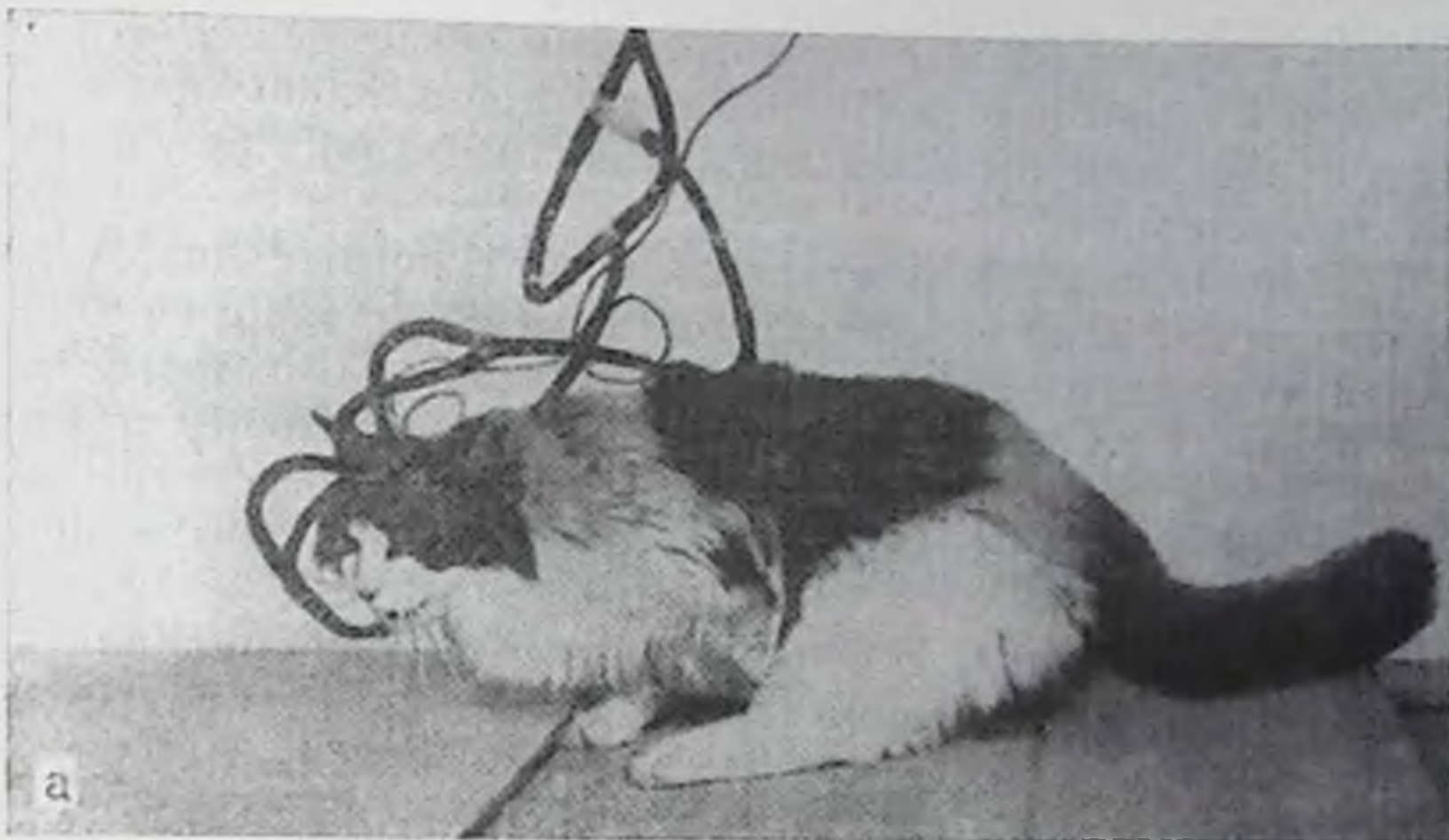
По прекращении холодового выключения сенсомоторных областей кошки быстро успокаивались, но при повторных выключениях вновь приходили в крайне выраженное возбуждение. От опыта к опыту периоды возбуждения животных укорачивались, и по истечении 4—5 экспериментов их интенсивность снижалась. Но даже спустя 15—20 сеансов с выключениями как всей сенсомоторной области, так и отдельных ее зон все еще регистрировалось повышенное возбуждение животных.

Такое состояние умеренной гиперактивности соответствовало гиперактивности, наблюдаемой после хирургических удалений тех же отделов коры больших полушарий (Афанасьев Н. И., 1913; Шустин А. Н., 1959; Абакаров А. Т., 1971; Magoun H., Ranson S., 1937, и др.). Состояние повышенной общей двигательной активности проявляется не только после удаления сенсомоторных зон, но и расположенных впереди от них лобных отделов коры. Период резкого моторного возбуждения в опытах с экстирпациями иногда ускользает от наблюдения, по-видимому, вследствие наркоза и операционной травмы.

Оценивая в целом результаты опытов с одиночными и систематически повторяемыми обратимыми выключениями одной и той же части фронтальной коры, можно заключить, что в ответ на выключение, так же как и после ее удаления, в мозге происходят функциональные перестройки, нормализующие уровень его активности.

**Нарушение локомоции.** При первых выключениях как всей сенсомоторной области коры, так и ее отделов были обнаружены значительные расстройства в осуществлении локомоторных актов. Вследствие резко выраженной дискоординации моторики животные могли перемещаться только ползком (рис. 19). Расстройства проявлялись в виде атаксии, нарушения рефлексов позы. Они были выражены сильнее при выключениях коры сенсомоторных и соматосенсорных областей и менее резко — при выключениях только одних моторных зон.





**Рис. 19.** Различные двигательные расстройства во время функционального (холодового) выключения сенсомоторных областей.

При повторении экспериментов с холодowymi выключениями сенсомоторных областей коры двигательные расстройства постепенно уменьшались. У кошек с выключенной моторной зоной они становились малозаметными спустя 2—4 опыта. При выключениях соматосенсорных областей они сглаживались спустя 3—5 опытов. Выключение всей площади коры сенсомоторной области компенсировалось спустя 10—15 опытов. Нарушение моторных функций длительное всего обнаруживалось при попытках животных осуществить тонкие двигательные навыки, например, добывание кусочков мяса из кормушки передними лапами, нажатие лапой на педаль и т. п. Точно такие же нарушения в нашей лаборатории наблюдал А. Т. Абакаров (1974)



у кошек с удаленными сенсомоторными областями. В его опытах последствия операции более всего проявлялись при выполнении специализированных движений, требующих высокой степени координации.

**Изменение кожной чувствительности.** В первых опытах с выключением как всей сенсомоторной зоны коры, так и ее отделов кожная чувствительность заметно снижалась. Пороговые величины болевых раздражений кожи подопытных кошек электрическим током были повышены в два и более раза. Но после 4—6 опытов эти пороговые величины уже не отличались от нормы.

**Нарушение зрения.** В первых опытах с функциональными выключениями коры сенсомоторных областей, перемещаясь по клетке, кошки наталкивались на ее стенки; находясь у открытого края, они шагали в «пустоту» и падали. Но за движущимися объектами, например рукой, находящимися в их поле зрения, животные следили глазами и поворотами головы. Если белая мышь находилась в стеклянной банке в поле зрения кошки, но была неподвижна, реакция на нее отсутствовала. Если мышь двигалась, то кошка «ловила» ее. Кусочек сырого мяса, брошенный на пол клетки, кошки обнаруживали только с помощью обоняния, значительное время спустя после его появления. Во всех случаях — и при выключении всей площади сенсомоторной коры, и при выключении отдельно соматосенсорных или моторных ее областей — животные наталкивались на барьер, преграждающий им путь. Они тыкались мордой в тупик клетки, ступали лапами в кювет с водой. В нормальном состоянии такие формы поведения у кошек отсутствовали. В ходе опытов расстройства зрительной функции постепенно уменьшались и по истечении 8—10 сеансов с охлаждением пропадали. Нарушения зрения меньше всего были выражены при выключении только одних моторных зон коры. Спустя 4—5 опытов с охлаждением они исчезали.

Таким образом, результаты опытов показывают, что при функциональных выключениях сенсомоторных областей у кошек наблюдаются существенные нарушения зрительных функций, причем они выражены более резко, чем при оперативном удалении тех же областей. Следовательно, несмотря на полную сохранность, классические зрительные структуры не могут нормально функционировать вне связи с деятельностью передних отделов коры. Кроме того, зрение страдает также и при холодовом выключении коры височных зон. Эти данные противоречат укоренившемуся представлению, что зрение осуществляется лишь корой затылочной зоны и соответствующими подкорковыми структурами. Значительную, хотя еще недостаточно выясненную роль в организации зрительных функций играют, наряду с другими, и сенсомоторные области коры. Это предположение подтверждают морфологические и электрофизиологические



кие данные, показывающие существование как прямых связей коры сенсомоторных областей с затылочными областями (Ганиев Б. Г., 1967; Ионтов А. С. и др., 1972; Ingvar D. et al., 1969), так и проходящих через переключающие станции в ассоциативной (теменной) зоне коры (Батуев А. С., 1970).

Еще в 1904 г. К. С. Агаджанянц высказывал предположение, что дефицит поведения, наблюдаемый у собак после удаления фронтальных областей, можно объяснить нарушениями глазодвигательных функций. По-видимому, нельзя отрицать наличие такого рода расстройства и у наших подопытных кошек, поскольку они плохо реагировали на неподвижные объекты и «замечали» движущиеся. Тем не менее возможны нарушения и другого порядка. Проявляя следящие движения головы и глаз за перемещением по полу кусочка мяса, кошки его не хватали. Однако после того, как этот кусочек подносили к морде животного, дотрагиваясь им до его губ, оно приходило в сильное возбуждение и стремилось схватить мясо. Это наблюдение позволяет предполагать, что выключение коры сенсомоторных областей расстраивает зрительный гнозис, т. е. узнавание объектов, что не может протекать без извлечения из памяти прежнего опыта — перцептуальных «образов». В осуществлении функции памяти участвует весь мозг, и выключение отдельных его областей нарушает целостную систему лишь временно. Но до тех пор, пока ее функциональная целостность не восстановится, будут иметь место расстройства памяти.

О нарушениях памяти свидетельствуют также и тесты на состояние условнорефлекторной деятельности при выключении коры сенсомоторной области.

**Нарушения условнорефлекторной деятельности.** Изучение влияния двухсторонних холодовых выключений коры сенсомоторных областей на условнорефлекторную деятельность проводили на кошках, у которых был выработан условный пищевой двигательный рефлекс — побежка к месту кормушки. У некоторых кошек вырабатывали инструментальный двигательный рефлекс в виде нажатия лапой на педаль, подкрепляемый пищей. Условными сигналами служили тоны от звукового генератора и освещение белого экрана.

Во время первых выключений коры сенсомоторных зон условные рефлексy исчезали даже на такой значимый для животных стимул, как звук поворота кормушки<sup>1</sup>. В состоянии общего моторного возбуждения животные беспорядочно двигались по клетке, совсем не реагировали на сигналы и к кормушке не подходили. При повторении выключений первым на их фоне восстанавливался условный рефлекс на стук кормушки. Направ-

---

<sup>1</sup> Возможно, в этот период у животных утрачивался слух. А. Kling (1974) установил, что после удаления у крыс фронтальных областей способность к различению тона 1000 Гц снижается практически до нуля.



ление побежки сначала было неточным; нередко кошки оказывались левее или правее цели. Достигнув кормушки, они с трудом находили лежащий в ней кусочек мяса. После 5—6-го опыта с выключением начинали восстанавливаться условные рефлексy на топ, которые с 7—8-го опыта наблюдались уже в 90—100% от всех проб сигнала. Некоторое время они оставались замедленными и несовершенными. Позднее всех восстанавливался акт нажатия на педаль.

Раздельное выключение коры моторных или соматосенсорных зон также приводило к выпадению предварительно выработанных условных рефлексов. Но при систематических выключениях рефлексy восстанавливались быстрее, чем в случаях выключения всей сенсомоторной области.

Эффекты выключения коры соматосенсорных зон мало чем отличались от эффектов выключения моторных зон, во всяком случае в пределах их оценки по способности решать относительно простые задачи. Эффекты выключения только одной области лишь количественно отличались от эффектов выключения обеих областей вместе. Эти факты указывают на прямую зависимость дефицита поведения от площади выключения. Можно полагать, таким образом, что степень нарушения условнорефлекторной деятельности (по крайпей мере у кошек) при выключениях как всей сенсомоторной коры, так и отдельных ее частей зависит, в основном, от массы инактивируемой ткани.

Как было показано, в отдаленные сроки после экстирпаций и при систематических выключениях сенсомоторных областей коры происходит значительное восстановление первоначально нарушенных условных рефлексов. Представляется интересным проследить процесс этого восстановления, чтобы в ходе его выявить специфику дефицита функции при выключении сенсомоторных областей. При повреждениях или повторных функциональных выключениях различных областей новой коры условные двигательные рефлексy на фоне выключения коры сенсомоторных зон сначала проявлялись не регулярно и с очень длинным скрытым периодом. Однако в поведении кошек по мере его восстановления (при повторных выключениях) наблюдалась одна характерная особенность. Эти животные проявляли несостоятельность при решении задач на изменение поведения в экстренно изменившейся ситуации. В норме при действии условных сигналов подопытные кошки обычно перепрыгивали или обходили барьер или кювету, наполненную водой, если они находились на пути к кормушке. Кошки с выключенными сенсомоторными областями, подойдя к барьеру, надолго останавливались перед ним. В опыте с кюветой они прямо шли по воде, не обходя ее. По мере повторения выключений, т. е. при реорганизации функций мозга без участия сенсомоторных зон коры, животные стали сбивать барьер головой или грудью. Еще позднее они начинали



обходить его. На той стадии восстановления, когда координация движений у кошек в значительной мере восстановилась, они еще не осуществляли полноценного нажатия на педаль, хотя и проявляли активный пищевой поиск.

Описанный дефицит в организации поведения можно было бы связать с нарушением зрения. Но опыты, проведенные В. А. Сосенковым (1973, 1974), показали, что в норме «ослепленные» маской животные уже в течение первого опыта начинают хорошо ориентироваться в клетке, с легкостью преодолевают препятствия и в совершенстве осуществляют выработанный инструментальный пищевой двигательный рефлекс. Следовательно, характерный дефицит поведения животных с выключением сенсомоторных областей свидетельствует о расстройстве у них не только сенсорных и моторных функций, но и ассоциативных.

Судя по проявлению ориентировочных реакций на звуковые раздражения, функция слуха у животных с выключенными сенсомоторными зонами коры частично сохранялась. Однако у них на определенной стадии восстановления поведения на фоне охлаждения отсутствовали условные двигательные рефлексы побегки к кормушке на звуковые сигналы. Поэтому можно предполагать, что животные утрачивали узнавание не только зрительных, но и слуховых стимулов, без чего условные стимулы не могут включаться в процессы афферентного синтеза.

Поскольку пищевая мотивация в этих условиях не только сохранялась, но и была повышена, то очевидно, что энграммы условных сигналов и обстановки не извлекались из памяти условными раздражителями, вследствие чего нарушалась адекватность поведения в клетке, в которой ранее был выработан данный условный рефлекс. Выключение коры сенсомоторных зон вызывало существенные расстройства локомоции животных, но это не исключало способности их к передвижению. Тем не менее в первых сеансах с выключением этой области условные сигналы оставались без эффекта. Принимая во внимание, что афферентный синтез является центральным процессом в осуществлении условнорефлекторного акта, можно понять, почему в его отсутствие не могут реализоваться все дальнейшие звенья функциональной системы.

Так же как и при выключениях или удалениях других корковых зон, в ходе систематических выключений сенсомоторных областей первой восстанавливалась условная реакция на звук поворота кормушки, в то время как тон и свет оставались еще без эффекта. По-видимому, этот близкий к натуральному сигнал в большей степени обладал способностью мобилизовать расстроенный мозг для организации целенаправленного поведения.

Однако при последующих выключениях коры сенсомоторных зон восстанавливались и условные двигательные рефлекс на



дистантные сигналы — топ и свет. Это свидетельствует о прогрессирующей реорганизации функции мозга в условиях выключения определенной его доли. Этот процесс восстановления осуществляется на базе реорганизации мозга в целостную систему. Динамика восстановления условных рефлексов по мере того, как мозг начинает «обходиться» без сенсомоторных зон коры, показывает, что эта структура в норме (в интактном мозге) каким-то образом вовлечена в афферентный синтез, завершаемый выделением афферентных параметров «полезного результата».

У животных с выключением коры сенсомоторных областей расстраивается также функция извлечения адекватных моторных программ. Об этом свидетельствует нарушение их поведения в опытах с экстренно возникающими на их пути препятствиями.

Подобное заключение подтверждается данными и других авторов, полученных в экспериментах на кошках, собаках и обезьянах.

Так, например, в опытах А. И. Шумилиной (1949), выполненных на собаках с выбором двух кормушек, было показано, что после удаления передних фронтальных областей коры наблюдается характерное нарушение поведения. Животные утрачивают правильный выбор кормушек при действии соответствующих условных сигналов, а в межсигнальные периоды беспорядочно мечутся между кормушками. Однако не следует полагать, что функция выбора связана только с передними долями коры больших полушарий. Л. С. Гамбарян и соавт. (1978) отметили, что активный выбор стороны станка, на которой должно быть получено пищевое подкрепление, страдает у собак при разрушении и бледного шара, и скорлупы, и других подкорковых структур мозга.

Таким образом, сенсомоторные области коры имеют большое значение в организации различных сторон поведения. Поэтому эти области нельзя считать «центром» какой-либо одной функции. Нельзя не заметить и того, что появляется все больше экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что при поражении других зон коры, а также ряда подкорковых образований возникают нарушения поведения, идентичные тем, которые наблюдаются при выключениях сенсомоторных областей.

Существенно, что в ходе эволюции мозга у высших животных и человека значительная часть интегративных функций, которые у низших животных осуществляются сенсомоторными областями, перемещается в неспецифические (лобные и теменные) отделы. При этом моторные и соматосенсорные зоны коры превращаются в более специализированные образования и занимают относительно меньшие по объему области в коре больших полушарий.



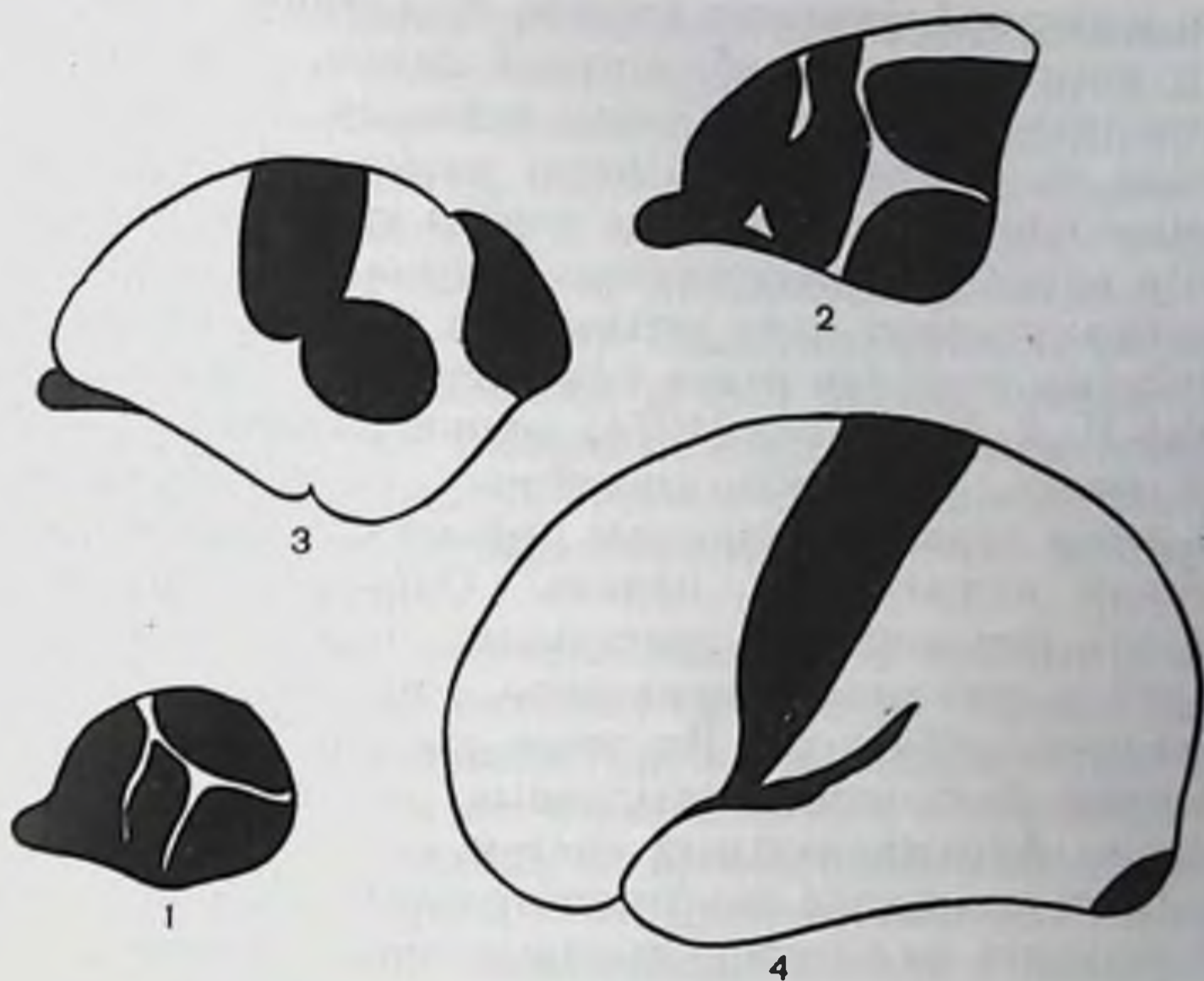


Рис. 20. Соотношение проекционных (черные) и ассоциативных областей коры больших полушарий у различных представителей млекопитающих.

1 — крыса, 2 — кролик, 3 — обезьяна, 4 — человек (Campbell B., 1965).

### Ассоциативные (неспецифические) области коры больших полушарий

В эволюционном аспекте представляет интерес прогрессивное развитие так называемых ассоциативных структур коры больших полушарий в восходящем ряду млекопитающих. На картах мозга, на которых нанесены специфические и неспецифические (ассоциативные) области, обращает на себя внимание, что у низших млекопитающих (крыса, кролик) почти вся площадь коры занята под проекции. У обезьян проекционные структуры занимают уже значительно меньше места, а у человека доля проекционных структур совсем мала по сравнению со всей остальной массой коры (рис. 20). Имеется достаточно оснований полагать, что у антропоидов и, в частности, у человека проекционные области более специализированы, чем у таких представителей эволюционного ряда, как крыса, кролик, кошка и собака. Эффекты удаления проекционных областей у этих животных не эквивалентны функциональным нарушениям, сопровождающим потерю периферического рецептора (глаза, кортиева органа и т. п.). Из этого следует, что, помимо специфических (проекционных), эти области несут еще и неспецифические (ассоциативные) функции. Еще J. Watson (1906) обратил внимание на тот факт, что у крыс можно разрушить любой из внешних рецепторов без существенного нарушения вырабо-



танного у них лабиринтного навыка. К. Lashley (1929) вырабатывал у крыс прочный лабиринтный навык, а потом ослеплял их путем энуклеации глаз. Опыты показали, что потеря зрения не влияла на осуществление этого навыка. Другие животные были ослеплены энуклеацией до начала тренировки в лабиринте. После выработки лабиринтного навыка у этих крыс, лишенных зрения, удаляли кору затылочной области. Оказалось, что эти животные утратили ранее приобретенную форму поведения. В опытах В. А. Сосенкова (1974) кошки, лишенные зрения при помощи маски, сохраняли способность осуществлять выработанные ранее условные пищевые рефлексы побегки к кормушке, а также нажатия на педаль. Однако функциональное (холодовое) выключение зрительных полей коры больших полушарий у этих кошек приводило к полному исчезновению выработанных рефлексов. Из этого следует, что наряду со зрительными функциями затылочные области участвуют в организации функциональных систем как основы поведения.

Тот факт, что в ходе эволюции проекционные поля коры начинают уступать по площади ассоциативным областям, указывает на все более нарастающее значение последних в осуществлении разнообразных и сложных форм поведения. У кошек и собак ассоциативные зоны представлены в основном в теменных областях коры, у обезьян достигают значительного развития и лобные области.

**Теменные области коры.** Эти области как бы вклиниваются между зрительными, слуховыми и соматосенсорными корковыми проекциями. Ни гистологические, ни электрофизиологические данные не дают оснований для проведения четкой границы теменных ассоциативных областей. Считают, что у кошек и собак они включают в себя передние и задние отделы супрасильвиевой извилины и переднюю часть латеральной извилины (рис. 8), а у обезьян аналогичные области занимают поля 7 и 5, что позволяет предполагать участие их в интеграции различных сенсорных потоков.

Морфологическими исследованиями установлено, однако, что теменные области не столько связаны с лемнисковыми структурами (боковыми и медиальными петлями), сколько имеют непосредственные контакты с неспецифическими ядрами зрительного бугра. Наибольшая афферентация в эти области поступает от латеральных ядер, переднего, заднего и центральных ядер, вентрального ядра, срединного центра и от подушки зрительного бугра. В свою очередь теменные области посылают эфферентные волокна в различные подкорковые структуры: бледный шар, зрительный бугор, черное вещество (*substantia nigra*), верхнее двухолмие, ядра моста и другие структуры. Кроме этого, теменная кора имеет многочисленные транскортикальные связи с другими корковыми областями.

Электрофизиологические исследования показали, что в коре



теменной зоны возникают ответы на стимуляцию различной сенсорной модальности (свет, звук, прикосновение и др.). Из этого следует, что в теменные области поступает информация от разных анализаторных систем. Эти потенциалы, получившие название ассоциативных, сходны с потенциалами типа вторичных ответов, которые отличаются от первичных более длинным латентным периодом (15—40 см), более диффузным распространением, большей лабильностью и еще целым рядом других признаков. Существуют различные предположения относительно информативной роли этих ответов. Во всяком случае очевидно, что они отражают не первичное поступление в кору афферентной информации.

В последнее время получены сведения о том, что в ассоциативной (теменной) коре больших полушарий можно зарегистрировать также и потенциалы типа первичных ответов с латентным периодом, сходным по длительности с латентными периодами потенциалов, отводимых от проекционных областей. Такие потенциалы были отмечены Р. А. Дуриняном и А. Г. Поляковой (1967) при стимуляции соматических нервов в экспериментах на кошках, находящихся под барбитуратовым наркозом. Авторы полагают, что эти «ранние ассоциативные ответы» не зависят от первичных проекционных соматических зон, так как перерезка коры между ними и теменными областями не приводит к их исчезновению. Имеются данные о регистрации в этих областях коротколатентных потенциалов типа первичных в ответ на световые стимулы (Golda V. et al., 1966).

На основании проведенных нами исследований (Беленков Н. Ю., Белоусова Ж. А., 1970; Белоусова Ж. А., 1969) следует заключить, что при раздражении сетчатки глаза кошки вспышками света вызванное возбуждение поступает не только в «зрительные» области коры головного мозга, но одновременно и в ассоциативные и даже в височные области. Сравнение формы регистрации биопотенциалов, их латентных периодов, выявило чрезвычайное сходство вызванных ответов в «незрительных» областях коры с первичными ответами в проекционных зрительных областях.

Представительство зрительной афферентации в теменных областях, о чем свидетельствует распространение в них зрительных импульсов кратчайшим путем, не противоречит допущению об их роли в обработке и интеграции разномодальных сигналов. Однако факт регистрации коротколатентных ответов на зрительные стимулы в коре теменных зон указывает на участие этой зоны в чисто сенсорных функциях. Это мнение согласуется с данными о нарушениях зрения после удалений и функциональных исключений теменных областей (Алпеев Д. Н., 1970; Беленков Н. Ю., Щербаков В. И., 1970; Evarts E., 1952). Исследования с применением микроэлектродов показывают, что в пределах теменных областей находится большое количество



нейронов, специфически отвечающих на зрительные стимулы (Батуев А. С. и др., 1971; Полякова А. Г., 1977). Отмечены нейроны, реагирующие на световую щель  $5^\circ$  или световое пятно ( $0,5-3^\circ$ ), на движение объекта и на изменение направления движения. E. Bental и B. Bichari (1963), B. Dow и R. Dubner (1969), D. Hubel и T. Wiesel (1969) обнаружили клетки в супрасильвиевой извилине, реагирующие на белые и черные полосы, решетку и другие фигуры. Можно полагать, что все расположенные в коре специфические зрительные элементы, в том числе и находящиеся в ее теменной области, объединены в целостную систему, выполняющую единую функцию.

Вместе с тем в коре теменных областей в большей степени, чем в каких-либо других ее зонах, перекрываются корковые проекции разных видов чувствительности. На это указывают морфологические данные, регистрация суммарных ассоциативных ответов на стимулы различной модальности, а также ответные реакции отдельных нейронов. В неспецифических областях регистрируется наибольшее количество клеток, реагирующих на стимулы разной модальности. В опытах на кошках под хлоралозовым наркозом А. С. Батуев и соавт. (1971) обнаружили большое количество полисенсорных нейронов, реагирующих на раздражение двух и трех модальностей. Из 62 обследованных нейронов передней части супрасильвиевой извилины только 31 отвечал на какой-либо один стимул.

В отношении локализации ассоциативных ответов в теменной зоне коры на стимуляцию отдельными сенсорными модальностями данные весьма противоречивы, что, по-видимому, зависит от условий эксперимента, типа и глубины наркоза, т. е. от различных функциональных состояний мозга. Отдельные исследователи отмечают, что в определенных участках ассоциативной коры превалируют ответы нейронов на раздражения той или иной модальности. Однако заключения разных авторов о местоположении этих участков далеко не идентичны. P. Buser и P. Asher (1960) считают, что импульсы, возникающие на световые и звуковые раздражения, взаимодействуют в задней части супрасильвиевой извилины. E. Bental и B. Bichari (1963) эти же взаимоотношения относят к средней части супрасильвиевой извилины. R. Dubner и L. Rutledge (1964) нашли преимущественную локализацию клеток, реагирующих на световое раздражение, в переднем участке средней супрасильвиевой извилины, а С. П. Нарикашвили (1963) отметил подобное явление в передней части латеральной извилины. Он полагал при этом, что именно здесь зрительные импульсы интегрируют с импульсами других модальностей. Эти разногласия свидетельствуют о том, что возбуждения, возникающие при раздражении различных органов чувств, не поступают в какие-либо строго очерченные зоны коры теменной области, а могут адресоваться к различным ее полям.



Последствия удалений теменных областей коры больших полушарий. Наряду с морфологическими и электрофизиологическими исследованиями ассоциативных областей для понимания их роли в интегративной деятельности целостного мозга особенно информативны эксперименты, направленные на изучение их роли в осуществлении поведенческих актов.

На основании наблюдений за животными после экстирпации коры теменной области L. Luciani и R. Seegrilli (1886) отнесли ее к ассоциативной, назвав «центром психики». Исследования о значении областей, «расположенных между двигательными центрами и центрами зрения и слуха», были проведены и школой В. М. Бехтерева на собаках и кошках (Бехтерев В. М., 1890). Было показано, что при повреждении теменных областей наблюдаются нарушения соматической чувствительности («мышечного сознания»), чувства равновесия, функции зрения и другие расстройства.

При изучении роли коры больших полушарий в условнорефлекторной деятельности в лаборатории И. П. Павлова производили обширные экстирпации ее областей. Практически в этих опытах не удалось проследить последствия удаления одних только ассоциативных структур. Так, Н. К. Торопов (1908) разрушал у собак затылочные поля, заднюю часть теменной области и частично височную. Л. А. Орбели (1908) удалял у собак «верхние половины полушарий» (верхнюю часть затылочной доли, теменную область и верхнюю часть лобной доли), Н. М. Сатурнов (1911) удалял «передние половины» полушарий (кору лобной, частично теменной и височных областей). На основании этих и аналогичных им работ с экстирпацией различных участков коры головного мозга И. П. Павлов (1926) пришел к отрицанию существования в коре больших полушарий специальных ассоциативных структур. Он считал, что большие полушария состоят только из анализаторов, причем одни анализаторы связаны между собой более, другие менее тесно.

Только в 40-е годы начали производиться систематические экспериментальные работы, направленные непосредственно на выяснение значения теменных областей коры в поведении животных. Л. Г. Воронин (1948) исследовал влияние частичного разрушения ассоциативных областей коры на двигательные условные рефлексы, вырабатываемые на последовательную цепь раздражений, адресованных к слуховому, зрительному и кожному анализаторам. При удалении коры теменной области, расположенной между этими проекциями, происходило длительное расстройство дифференцировок. Автор пришел к заключению, что ассоциативные области коры больших полушарий выполняют функции анализа и синтеза сложных раздражений. Согласно данным А. Н. Советова (1967), после повреждения теменных областей (поля 7) у собак условные рефлексы утрачиваются и на простые звуковые, и световые раздражители. Однако они начи-



нают обнаруживаться вновь через 9—10 дней. Дифференцировки восстанавливаются через 20—22 дня.

В настоящее время мы располагаем сведениями о том, что удаление теменных областей у собак и кошек приводит к нарушению главным образом взаимодействия различных анализаторов. Изменяется анализ сложных зрительных и слуховых раздражений, нарушается выработка ассоциативных рефлексов, образование условных рефлексов на комплексные сигналы, адресующиеся к различным анализаторам (Хананашвили М. М., 1962; Батуев А. С., 1966; Советов А. Н., 1967; Сергеев Б. Ф., 1967).

Результаты исследований, проведенных в нашей лаборатории Д. М. Алиевым (1969, 1970) по изучению значения теменных зон коры больших полушарий в поведении животных, не противоречат вышесказанному, но вместе с тем дают и некоторые новые данные о функции этих областей. Наши опыты показали, что в первое время после двухсторонней экстирпации теменных зон у кошек существенно нарушается предметное зрение. Животные наталкиваются на предметы, падают с края стола. У них нарушается слух — ориентировочный рефлекс в первые 2—4 дня после операции отсутствует. Возникают расстройства движений (атаксия). Эти сенсорные и моторные расстройства стойко сохраняются до 14—16 дней, поэтому их нельзя объяснить неспецифическим действием травмы мозга.

Спустя 3 нед после операции у кошек отчетливо проявлялось нарушение выработки условного рефлекса. Регулярная побежка на звук поворачивающейся кормушки начинала появляться лишь спустя 40—50 сочетаний, в то время как у неоперированных кошек этот рефлекс вырабатывается в первый же день опытов — после 10—12 сочетаний. Интересно отметить, что после становления этой условной реакции выработка рефлексов на другие простые сигналы уже не представляла трудностей для оперированных животных. Условный рефлекс на топ 1000 Гц упрочивался к 30-му сочетанию, т. е. приблизительно в те же сроки, что и у нормальных животных. Скорость выработки еще одного рефлекса (на вспышку света) у оперированных животных происходила с той же скоростью, что и у нормальных.

Такое явное облегчение выработки условных рефлексов на все позднее применяемые дистантные раздражители основано, по-видимому, на подключении этих новых пусковых сигналов к уже сложившейся в процессе выработки первого условного рефлекса функциональной системе с ее готовыми параметрами «результата» и программой действия в виде побежки к кормушке и нажатия на педаль. Возможно, что этот факт характеризует общую закономерность организации процессов высшей нервной деятельности вообще.

Образование дифференцировки на свет справа и слева у оперированных животных осуществлялось с большим трудом, чем



у контрольных. Правильные ответы у первых наблюдались в 47% случаев, а у вторых — в 86%. Эти нарушения способности к дифференцированному пространственному восприятию, обнаруженные у кошек, лишенных теменных областей, совпадают с наблюдаемым в клинике дефицитом зрительно-пространственного анализа у людей при поражении теменных областей (Кок Е. П., 1967, и др.).

Далее, после удаления теменных зон коры у кошек изучали выработку условных рефлексов на комплексные условные раздражители. Условный рефлекс на одновременное (круг + метроном) и последовательное применение комплекса (тоны 500—5000—500 Гц) раздражителей образовывался довольно легко, но в отличие от нормальных оперированные кошки генерализовали проявления рефлекса на посторонние раздражители и часто подбегали к кормушке вне действия условного сигнала. Рефлекс на комплекс специализировался только после того, как у оперированных животных вырабатывали дифференцировки на простые раздражители. Образовать дифференцировки как на разно-модальный комплекс (треугольник + метроном), так и на одно-модальный (тоны 5000 + 500 + 5000 Гц) у оперированных животных не удавалось. Они не вырабатывали также полного угашения условного рефлекса на звуковой компонент комплекса.

При выработке у животных, лишенных теменных областей новой коры, положительного условного рефлекса на треугольник происходило растормаживание ранее угашенного рефлекса на круг. Условнорефлекторные реакции на треугольник вырабатывались значительно труднее и были весьма непрочными по сравнению с аналогичным рефлексом у интактных животных. Эти данные соответствуют существующим представлениям об участии ассоциативных областей в анализе сложных зрительных раздражений (Хананашвили М. М., 1962; Батуев А. С., 1963).

Все приведенные факты свидетельствуют о серьезных нарушениях интегративных процессов у животных с удалением теменных областей новой коры.

Со временем у кошек, лишенных теменных областей, нормализовалась первная деятельность, что свидетельствовало о функциональной компенсации последствий структурного дефицита. Правда, при этом анализ сложных стимулов не восстанавливался до исходного уровня. Очевидно, что наблюдаемые нарушения связаны с отсутствием именно теменных областей. Однако морфологическое исследование мозга подопытных кошек, проведенное Д. М. Алпеевым, показало, что после удаления теменных областей происходят существенные дегенеративные изменения клеточных структур в латеральной и вентральной группе ядер зрительного бугра, его центрально-латеральных и колленчатых ядрах и подушке. Это следует учитывать при оценке причин нарушения поведения оперированных животных.



Результаты функциональных выключений теменных областей. Представлялось интересным сравнить результаты экстирпаций теменных областей коры с последствиями их функционального (холодового) выключения. Важным казалось сравнение эффектов обратимых выключений теменных полей с обратимыми выключениями других областей новой коры. Эти опыты были осуществлены В. И. Щербаковым (1970, 1973) и В. А. Сосенковым (1974).

Холодовому выключению подвергали среднюю супрасильвиеву извилину и передний отдел латеральной извилины. Инактивация этих областей не отражалась заметно на пищевой возбудимости животных, а также эмоциональных реакциях на биологически положительные и отрицательные раздражители. При поглаживании кошки ласкались, мурлыкали; при болевом раздражении злобно урчали, стремились ударить или укусить раздражающий предмет. Реакции на собаку и мышь в состоянии выключения ассоциативных областей не отличались от подобных форм поведения в норме.

При выключении теменных долей обращало на себя внимание снижение двигательной активности животных; подвижные до охлаждения теменных областей кошки во время выключения их предпочитали сидеть на одном месте. Они медленно передвигались по клетке, высоко поднимая передние лапы, неуклюже доставали лапами кусочки мяса из кормушки и т. д. Отмечалось и нарушение зрения. Кошки наталкивались на стенки клетки и на различные предметы. На действие звуков они отвечали ориентировочной реакцией, но не могли локализовать их источник, поворачивая голову в противоположном направлении.

Условные рефлексy, выработанные у животных в норме, сохранялись после выключения теменных областей. Но частота правильных ответов на звуковой сигнал сокращалась до 75%, а на световой — до 50% (в норме 100%). При этом скрытый период рефлекса и время подхода к кормушке увеличивались. Особенно значительные нарушения выявились при выполнении кошками инструментального рефлекса. Нажатие лапами на педаль, необходимое для получения пищи, животные выполняли лишь в 45% случаев, тогда как в исходном состоянии они осуществляли эту реакцию в 100%.

После проведения 3—4 опытов с выключением первоначально наблюдавшиеся нарушения в поведении животных почти полностью исчезали. Можно полагать, что развитие столь совершенной компенсации обусловлено тем, что теменные области — не единственные ассоциативные поля коры, и при инактивации их соответствующие функции выполняются другими неспецифическими ее областями.

Вышеизложенные факты показывают, что теменные доли имеют отношение не только к межапализаторному анализу, но и к таким функциям, как зрение, слух, моторная деятельность.



В совокупности все сказанное позволяет сделать заключение о полифункциональности теменных областей коры больших полушарий.

**Лобные области коры.** Кпереди от моторных областей коры больших полушарий (передней центральной извилины у человека и обезьяны и передней части крестовидной извилины у собак и кошек) расположены лобные области или префронтальные области коры, представляющие собой обширную неспецифическую (ассоциативную) зону. У хищных (собака, кошка) эти зоны занимают относительно небольшие площади новой коры. Но у обезьян, а тем более у человека они составляют значительную часть мозга. Если принять за ноль площадь лобных областей у насекомых, то окажется, что у кролика они занимают 2,2% от всей площади коры, у кошки 3,4%, у собаки 6,9%, у низших приматов 8,3%, у высших приматов 6,9%, а у человека 29% (Brodmann K., 1909).

Масса лобных долей и их нейрональная организация, по-видимому, имеют существенное значение в ходе эволюции высшей нервной деятельности. Передние области коры больших полушарий оказывают преимущественно тормозное влияние на активность мозга. Опыты А. И. Шумпиной (1949), проведенные на собаках с удаленными лобными долями, показали, что в обстановке двухстороннего кормления такие животные в промежутках между условными раздражениями совершают пробежки то к одной кормушке, то к другой. По этому поводу П. К. Анохин (1949) писал: «Этим экспериментами мы показали, что форма двигательного беспокойства является прямым следствием двигательного опыта животного в данной обстановке и проявляется в результате нарушения каких-то механизмов, которые у нормального животного удерживают отдельные фрагменты опыта в потенциальном состоянии» (с. 222). Имеется много оснований полагать, что дефицит поведения, который состоит в снижении торможения, связан с отсутствием лобных долей. В экспериментах А. Н. Шустина (1959) показано, что нарушения высшей нервной деятельности у собак с удаленными лобными долями проявляются в виде ослабления процесса внутреннего торможения. S. Brutkowski (1966) показал, что у собак с удаленной корой лобных областей резко нарушаются тормозные условные связи. После их удаления животные реагируют на каждое предъявление сигнала, даже если подкрепление производится на 2-е, 3-е или 4-е предъявление стимула (альтернатива). Число межсигнальных реакций при этом возрастает. К. Pribram (1966) также считает, что нарушение поведения у обезьян с пораженными лобными долями при выполнении тестов «направо — налево» связано с растормаживанием двигательной активности, а G. French (1959) полагает, что локомоторная гиперактивность у лобэктомизированных животных вообще вытесняет у них все другие формы поведения.



При многочисленных экспериментальных исследованиях последствий повреждения лобных долей до настоящего времени не выявлено какой-либо постоянной и бесспорной специфики нарушений высшей нервной деятельности. Отмечается растормаживание избыточных эмоций, персеверация, отвлекаемость внимания и т. д. Но, пожалуй, наибольший акцент в изучении последствий удаления лобных областей делается на нарушение отсроченных реакций, которые, по мнению многих авторов, являются надежным тестом на краткосрочную память. Хотя нарушение этой формы поведения далеко не всегда обнаруживается у животных с удаленными лобными долями, во многих исследованиях, проведенных на различных видах животных (от крыс до высших обезьян) было показано, что выработанные отсроченные или отставленные реакции после экстирпаций лобных долей значительно нарушаются или исчезают совсем. Новые реакции такого рода не вырабатываются или образуются с трудом (Harlow H. et al., 1952, и др.). Нарушение поведения в виде отсроченных реакций сначала объясняли утратой памяти. Но в ходе дальнейшего изучения этого вопроса было показано, что оперированные животные (обезьяны) обнаруживают весьма удовлетворительные способности к запоминанию, если отсрочку подкрепления их реакций на предъявленный стимул вводят не сразу, а после нескольких отставленных на короткий срок подкреплений (Finan J., 1942). Кроме того, способность к реализации отсроченных ответов у животных с удаленной корой лобной зоны улучшается после введения им барбитуратов, которые снимают характерную для них гиперактивность и гиперреактивность.

Наблюдая гиперактивность и гиперреактивность у кошек после экстирпаций и функциональных выключений коры фронтальных областей, мы высказали предположение, что эта область особо intimately связана с подкорковыми тормозными структурами (головкой хвостатого ядра, ядрами подбугорной области, зрительного бугра, ствола) и является, по-видимому, частью общемозговой тормозной системы. При повреждении любого, в том числе и коркового, уровня этой системы нарушаются процессы торможения в целом.

Результаты опытов на животных и наши интерпретации их согласуются с клиническими наблюдениями, согласно которым люди с поврежденными лобными долями проявляют расторможенность, раздражительность и эмоциональную неустойчивость. J. Fulton (1951) полагал, что изменения интеллекта при фронтальной лоботомии опосредованы нарушением эмоциональных механизмов, которые вовлечены в организацию процесса активной концентрации внимания.

Представленные факты различных исследователей дают основание заключить, что лобные доли как существенное звено тормозной системы мозга во взаимодействии с другими ее звеньями



ями организует тормозные влияния на текущую, ситуационную реактивность организма, открывая тем самым путь для реализации «запланированных» прошлым опытом (памятью) функциональных систем, т. е. целенаправленного поведения, обусловленного его внутренними параметрами. В зарубежной литературе такое торможение определяют как познавательное (Kimbl G., 1969).

Изучая последствия удалений лобной зоны коры у собак, Ю. В. Урываев (1978) отметил нарушения оценки животными своих потребностей, биологической значимости раздражителей, обставочных факторов и другие сдвиги. Однако аналогичные нарушения возникают, как можно увидеть из вышеописанных наблюдений, и у животных при выключении у них сенсомоторных, височных и других областей коры.

Поскольку функция памяти «распределена» во всем мозге, и нарушение ее происходит при повреждениях различной локализации, то нет оснований отрицать нарушения памяти при повреждениях коры только лобных отделов. Те наблюдения, на основании которых делается заключение, что утрата лобных зон коры не имеет очевидных последствий, касаются, по всей вероятности, того этапа послеоперационного периода, когда уже произошла перестройка мозговой деятельности в пределах структур, оставшихся интактными после удаления.

Способность мозга значительно восстанавливать свою деятельность после повреждения лобных долей показана как в экспериментальных, так и в клинических исследованиях. К. Lashley (1938) тренировал шимпанзе на моделях со сложной формой выбора объекта и отмечал весьма совершенное восстановление навыка различения после полного удаления у животных префронтальной зоны коры. Ему не удалось наблюдать необратимую утрату какого-либо специфического вида памяти или какой-либо функции после удаления лобных долей. В дискуссии по поводу последствий повреждения лобной части коры К. Pribram (1964) отметил, что в его опытах два шимпанзе с билатерально удаленными префронтальными областями при испытании их на отсроченные ответы и зрительные различения были такими же, как и здоровые животные. S. Soltysik и соавт. (1972) изучали у собак влияние двухстороннего удаления лобных областей коры на классический условный рефлекс сгибания конечности спустя 6 нед после экстирпации. Ими не было замечено каких-либо существенных изменений по сравнению с нормой в ответах ни на условный, ни на безусловный раздражители.

После удаления лобных областей коры у кошек, собак и обезьян J. Warren (1964) отмечал комплекс нарушений в осуществлении отсроченных ответов и других форм обучения. Однако он считал, что сделанные им наблюдения не дают ключа к пониманию специфики функциональной роли префронтальной области коры, поскольку идентичные симптомы проявляются



после удаления и других структур мозга. Действительно, дефицит поведения, подобный тому, который имеет место после удаления лобной области коры у обезьян, наблюдается также и при повреждении головки хвостатого ядра (Batting K. et al., 1960), гиппокампа и ядер прозрачной перегородки (Butters N., Rosvald H., 1968).

Таким образом, утрата лобных областей коры не является катастрофической для организма. Аналогичные по своей функциональной организации ассоциативные структуры мозга, по-видимому, существуют в пределах других областей обширной территории коры. Следовательно, нет оснований интерпретировать лобную зону иначе как ассоциативную, т. е. функционально неспецифическую структуру. Соответственно ее отсутствие может в большей степени возмещаться функционированием других неспецифических областей, чем это имеет место в случае повреждения специфических проекционных структур.

Не имеется достаточных оснований приписывать лобным долям какие-либо особые функции в организации высшей нервной деятельности. Они имеют, бесспорно, существенное значение в деятельности мозга, характерное для неспецифической структуры. Они включаются в осуществление различных проявлений высшей нервной деятельности и представляют собой часть целостной системы мозга. Выключение лобных долей ведет к временной дезорганизации этой системы, что проявляется в гиперреактивности, нарушении отсроченных ответов, афферентного синтеза, принятия решения, формирования акцептора действия и т. п. Те факты, что поведение, спустя некоторое время после лобэктомии, все же восстанавливается, говорят против того, что лобные доли наделены какими-либо исключительными свойствами.

Можно полагать, что ассоциативные области коры больших полушарий обладают сходными функциональными возможностями и работают в единстве. В пользу этого говорят проведенные на кошках эксперименты Н. Markowitsch и М. Pritzel (1978). Они изучали соотношение между выполнением сложных поведенческих тестов (отсроченных реакций с чередованием нажатий на левую и правую педали) и паттернами импульсаций нейронов в двух зонах лобной области и двух зонах теменной области. На основании корреляции клеточной активности с отдельными этапами поведения животных 367 нейронов были подразделены на пять основных типов: 1-й был отнесен к сенсорным, 2-й активировался при осуществлении моторного акта, 3-й — в период пищевого подкрепления, 4-й, названный «ассоциативным», характеризовался изменением частоты импульсаций раньше непосредственного действия животного, 5-й тип клеток, деятельность которых было трудно классифицировать, назван «неспецифическим». Полученные результаты показали наличие всех типов нейронной активности во всех обследованных ассоци-



ативных зонах. В любой из них авторы отметили удивительное подобие клеточных паттернов при осуществлении животными примененных поведенческих тестов.

Естественно, что наибольший интерес представляет значение лобных долей в организации поведения человека, поскольку именно у него эти структуры достигают наибольшего развития. Интенсивные попытки найти локализацию функций в лобных областях у человека до сих пор не дали каких-либо определенных результатов. Клиническая литература, в которой описаны последствия поражения этих областей при опухолях, травмах и операциях, содержит немало утверждений против того, что лобные доли имеют какое-то специфическое отношение к осуществлению высших форм поведения человека (Hebb D., 1949; Denny-Brown D., 1951, и др.). Во многих случаях повреждения лобных долей вообще ни в чем не проявляются или проявляются весьма слабо.

Один из таких примеров описан D. Wooldridge (1965).

Железная палка длиной больше 1 м и толщиной 3 см, прошедшая при пороховом взрыве через левую щеку и теменную кость, поразила головной мозг рудокопа. Посмертное изучение мозга спустя 12 лет показало тяжелое повреждение левой лобной доли, задевшее также и правую долю. При этом поражало отсутствие существенных изменений психики при жизни этого человека. После полученной травмы он по-прежнему оставался работоспособным. Хотя у него и произошли некоторые изменения в поведении, главным образом в отношении личностных качеств (неуравновешенность, нерешительность, упрямство), но при этом не обнаруживалось потерь памяти. Снижение умственных способностей было не соизмеримо с обширным повреждением той части мозга, которая считается субстратом высших интеллектуальных процессов.

Поразительна и история другого больного — пациента W. Penfield (1952). Мальчик 16 лет 10 лет страдал эпилепсией. После тотальной экстирпации префронтальных областей с захватом источника нарушений каких-либо интеллектуальных отклонений обнаружено не было. Наблюдаемые до операции психические нарушения исчезли, пациент ничем не отличался от нормального человека. Автор считает, что область, в которой имеется дисфункция, вызывающая, например, эпилепсию, может приводить к гораздо большему дефициту в поведении, чем полное удаление коры лобных областей.

Возникает вопрос: в чем состоит разница между описанными выше и другими случаями, в которых нарушения высшей нервной деятельности после аналогичных удалений очевидны. D. Hebb (1949) полагал, что ухудшения психического состояния человека обусловлены дисфункцией или диффузным разрушением оставшегося мозга в результате предшествовавшего давления опухоли. Эти изменения, по его мнению, не были результатом



удаления и не могли служить для заключений о локализации функций в коре лобной области.

Казалось бы, существуют противоречия между экспериментальными данными относительно сохранности функций памяти у животных с удаленными лобными долями и клинической картиной опухолей и травм лобных долей, в которой имеет место синдром амнезии. Еще К. Lashley (1938) заметил, что при повреждениях мозга у человека, вызванных быстрым ростом опухоли или травмой, всегда имеют место широко распространенные изменения. Опухоли сопровождаются токсическим влиянием, давлением на мозг и его смещением. А. Р. Лурия (1973) отмечал, что очаги поражения мозга всегда окружены тканью, функционирующей в условиях ишемии и отека. Относительно менее сложные повреждения лобных долей, которые иногда бывают в случаях пулевых ранений или переломов черепа, часто вообще не вызывают видимых нарушений высшей нервной деятельности и описываются в литературе как «бессимптомные».

Сознавая бесперспективность попыток локализовать симптомы клинических поражений или экспериментальных удалений лобных долей в пределах их анатомических границ, А. Р. Лурия (1973) с достаточной осторожностью писал, что массивные поражения лобных долей приводят к нарушению лишь наиболее сложных форм регуляции сознательной деятельности и распаду сравнительно сложных программ деятельности. Из сказанного также следует, что путем хирургического удаления коры лобных областей нельзя выявить функциональную роль, которую она играет в деятельности нормального мозга.

Итак, различные авторы на основании экспериментальных и клинических повреждений лобных долей пришли к столь разнообразным выводам и интерпретациям, что привести их к какому-либо общему знаменателю невозможно. Считают, что при лобэктомии нарушаются и зрение, и слух, и координация движений, расстраиваются отсроченные ответы, реакции выбора и т. д. Полагают, что лобная ассоциативная зона участвует в оценке соответствия движений запланированному результату, осуществляет высшие гностические процессы, программирование конструктивной деятельности, участвует в тех видах обучения, в которых должно происходить сравнение наличного раздражителя с воспоминанием о раздражителе. Утверждают, что лобные области коры ответственны за синтез обстановочных раздражителей, за память и вообще за многое-многое другое. Едва ли все эти функции осуществляются деятельностью одних только лобных долей. Очевидно, они реализуются целостным мозгом, а не какими-либо ограниченными областями.

Каждая часть лобного отдела коры так или иначе участвует в осуществлении каждой из изучаемых функций. Показательны в этом отношении результаты исследования пространственной синхронизации и корреляционных отношений отдельных пунк-



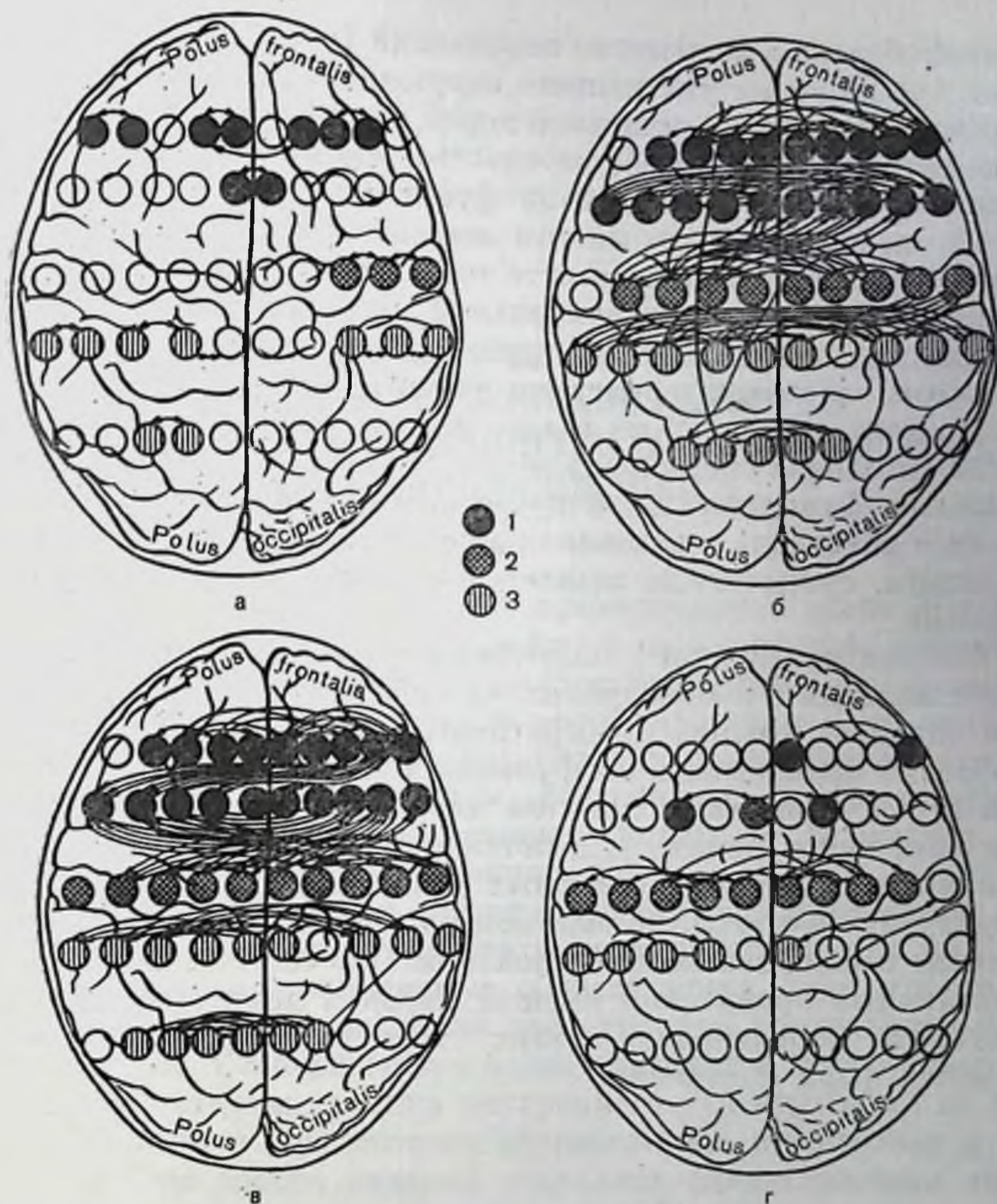


Рис. 21. Временная корреляция точек коры головного мозга человека во время умственной работы.

Кружки — электроды, наложенные на поверхность головы; 1 — коррелирующие участки лобной области, 2 — то же в двигательной области, 3 — то же в задних отделах коры. Стрелки — наличие высоких корреляций между двумя пунктами коры; а — до предъявления логической задачи, б — через 15 с от начала решения, в — через 20 с от начала решения, г — после решения задачи (Ливанов М. Н., 1972).

тов коры мозга, проведенного с помощью метода энцефалоскопии в лаборатории, руководимой М. Н. Ливановым (1972). При выполнении человеком умственной работы (решение арифметической задачи) происходит существенное перераспределение рисунка пространственной синхронизации биопотенциалов. В отличие от состояния покоя синхронно работающие пункты в момент решения задачи занимают почти всю площадь лобных долей. Выраженных локальных очагов активности при этом не отмечается. Обращает на себя внимание факт, что в расположенных в моторных и других зонах коры пунктах также обна-



ружено большое количество корреляций (рис. 21). Из этого следует, что во время умственного напряжения все лобные области в целом, совместно с остальной корой, вовлекаются в согласованную деятельность. То обстоятельство, что нейрофизиология немногочисленная преуспела в понимании функциональной роли лобных долей, по-видимому, во многом зависит от отсутствия единого научного языка, неадекватности теоретических предпосылок, недостаточного использования знаний неврологии, анатомии и психиатрии, а также от несовершенства методов установления диагноза, этиологии и описания нарушений.

Но дело, очевидно, не только в этом. Следует признать, что исключительная способность мозга к самопроизвольному восстановлению функциональной целостности, обеспечивающей адекватное поведение в условиях даже значительного структурного дефицита, существенно мешает познанию принципов его организации.

Все вышесказанное свидетельствует о несостоятельности представления о лобных долях, как об анатомически обособленном «центре» высших интегративных процессов. Едва ли целесообразно приписывать им функцию принятия решения относительно всех ключевых проблем интеграции поведения, генерации всех видов команд к действию. Более плодотворной представляется концепция о лобных долях как высокопластичных структурах — в этом, по-видимому, и состоит анатомо-функциональная специфика этих образований. Они способны включаться в различные проявления высшей нервной деятельности и осуществлять мобилизацию других структур при организации сложных форм поведения.



---

## МНОЖЕСТВЕННОЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВО И МНОЖЕСТВЕННЫЙ КОНТРОЛЬ АФФЕРЕНТНЫХ И ЭФФЕРЕНТНЫХ ФУНКЦИЙ МОЗГА

Экспериментальные данные, приведенные в главе 3, свидетельствуют об участии всего мозга, а не каких-либо строго ограниченных его структур в осуществлении отдельных функций. Представление о том, что части мозга участвуют в его интегрированной деятельности при организации поведения все больше подкрепляется накопившимися сведениями о множественном представительстве и множественном контроле сенсорных, моторных и ассоциативных функций мозга.

Идея множественного представительства подразумевает, что отдельные рецепторные аппараты тела проецируются не в какие-либо строго ограниченные области мозга, а во многие его структуры, расположенные на всех уровнях центральной нервной системы. Становится все более очевидным, что с поверхности кожи, сетчатки, улитки внутреннего уха идут пути ко многим корковым и подкорковым образованиям, а не только к тем, которые еще совсем недавно считались единственными афферентными представительствами данной функции.

Понятие о множественном контроле касается преимущественно эфферентных функций мозга. Нарушение двигательных проявлений организма при поражении структур, не относящихся, по классическим представлениям, к эффекторным, восстановление моторики после повреждений нисходящих двигательных путей свидетельствует о существовании пространственно широко организованного механизма управления двигательными актами. Согласно представлению о множественном контроле афферентации, восходящие пути от органов чувств к коре больших полушарий находятся под модулирующими влияниями различных структур. Ассоциативные области, прогрессивно развивающиеся в филогенезе между входными и выходными структурами мозга, занимают все большие его площади. Проекции их также неодноканальны, поэтому трудно представить, чтобы их влияния сосредотачивались только на строго ограниченных областях.

Накапливающиеся в нейрофизиологии факты все дальше



уводят нас от понятия о жестко predetermined, строго локализованных первичных центрах, и формируют представление о множественном представительстве и множественном контроле в организации деятельности центральной первичной системы. Такая позиция позволяет объяснить многие нерасшифрованные до сих пор стороны структурно-функциональной организации мозга.

Разумеется, полифункциональность отдельных структур мозга наиболее объективно обнаруживается в физиологических исследованиях. Но к этому заключению можно прийти и на основе морфологических изучений головного мозга. Исследования структуры так называемого «обонятельного мозга» в сравнительно-анатомическом ряду привели И. Н. Филимонова (1951) к заключению о том, что только сравнительно небольшая часть этой структуры имеет отношение к обонятельной функции. Большая же часть обонятельного мозга осуществляет другие функции. И. Н. Филимонов полагал, что если в относительно простом рецепторном аппарате коры существует полифункциональность, то признание такой многозначности является обязательным для представительства других рецепторов более сложного строения, таких, как зрительные и слуховые.

### Представительства слуха

Каждая сенсорная функция осуществляется не единичными образованиями мозга, а множественно представлена на его обширных территориях. Представляется важным поэтому изучать организацию специализированных анализаторных систем, определять значение отдельных составляющих ее образований, выявлять их взаимосвязь и способность к компенсаторным перестройкам при их повреждениях.

Оказывается, что информация о параметрах стимула, поступающая с периферии в центральную первичную систему, воспринимается многочисленными клетками данного анализатора, расположенными на различных его уровнях. Поэтому можно сказать, что в пределах самого анализатора также имеется своего рода множественное представительство. Благодаря этому выход из строя даже значительной части проекции от какого-либо органа чувств не исключает возможности реорганизации соответствующей сенсорной системы и восстановления данной сенсорной функции. В полной мере это относится и к слуховой системе.

**Височные области коры больших полушарий.** Исследования функционального значения височных областей коры методом их экстирпации были начаты еще в конце прошлого века (Ларрионов В. Е., 1898; Ferrier D., 1876; Munk H., 1881) и продолжают по настоящее время. И. П. Павловым и его сотрудниками (1927) было показано, что после обширных удалений височных областей собаки сохраняют способность к выработке условных рефлексов на звуки и дифференцированию их по высоте и силе.



Все дальнейшие исследования только подтверждали и детализировали эти исходные данные. Их результаты свидетельствуют о том, что спустя 2—4 нед после декорткации височных областей как у собак, так и у кошек проявляются ранее выработанные условные рефлексы на звуки (Allen W., 1945; Diamond I. et al., 1962, и др.).

Т. Е. Калинина (1962, 1971) в нашей лаборатории изучала проявление дифференцировок на тоны различной высоты у нормальных кошек и после двухстороннего удаления слуховых областей — AI, AII, Ер (см. рис. 20). Путем постепенного сближения тонов у первых можно было добиться различения тона 800—900 Гц от тона 1000 Гц. Животные, у которых была удалена кора слуховых зон, проявляли выработанные до операции дифференцировки, а также могли образовывать их заново. Предел различаемых ими частот от тона 1000 Гц был почти таким же, как и у интактных кошек — 700—800—850 Гц, только для образования подобных дифференцировок у оперированных животных требовалось значительно больше времени и сочетаний, чем у интактных.

Подавляющее большинство исследователей эксперименты с тестированием слуха после удаления височных областей производят спустя несколько недель или даже месяцев после произведенных операций. В течение этого периода в сохранившемся после травмы мозге уже происходят перестройки, направленные на компенсацию первоначально нарушенных функций слуха. Тем не менее можно считать, что те дефициты функций, которые не исчезают у животных с удаленными областями мозга, свидетельствуют об истинной приуроченности этих областей к данной функции.

К таким дефицитам относится нарушение способности к локализации звуков в пространстве. После удаления коры височных областей эта способность полностью не утрачивается, но становится более грубой, чем в норме. У животных, подвергшихся декорткации височных областей, отмечены нарушения в различении звуковых комплексов. В опытах I. Diamond и W. Neff (1961), например, такие кошки не могли отдифференцировать комбинацию двух звуков, предъявляемых в разной последовательности. Можно полагать, однако, что тестируемые нарушения у животных, лишенных височных областей новой коры, в определенной мере зависят не столько от нарушения слухового восприятия, сколько от нарушения адекватных двигательных ответов, вследствие одновременного дефицита у них зрительных и локомоторных функций (Беленков Н. Ю., 1965; Калинина Т. Е., 1971). R. Masterton и M. Bergley (1974) также высказывают мнение, что в результате удаления слуховых зон коры дефицит в способности различать звуки может быть связан с нарушением не только анализа звуков, но и моторных функций.

Согласно данным Г. В. Гершуни (1965), А. В. Бару (1966) и



N. Maquyama, J. Kanno (1961), пороги восприятия звуков у животных после удаления височных областей коры значительно повышаются, если продолжительность действия звука составляет менее 20—100 мс. D. Scharlock и A. Miller (1964) отметили, что после двухстороннего удаления слуховых зон коры кошки различали частоту звуков только в тех случаях, когда негативные стимулы продолжались не менее 1 с. Таким образом, из этого следует, что кора больших полушарий играет особую роль в различении звуковых стимулов короткой продолжительности. Но и в этом случае можно предполагать, что после лишения животных височных областей новой коры утрачивается не столько восприятие стимулов короткой длительности, сколько способность за эти короткие периоды извлекать из памяти соответствующие энграммы, которые, в конечном счете, определяют эффективность стимула.

Таким образом, если и выявлены некоторые нарушения в звуковом анализе после экстирпаций височных областей новой коры, то они удивительно малы для того, чтобы считать эти области слуховыми структурами. Однако столь малый дефицит слуховой функции объясняется тем, что во всех цитированных выше исследованиях от момента удаления коры височных отделов до начала испытания протекал определенный период времени, во время которого успевала произойти реорганизация слухового анализатора как системы, что и приводило к восстановлению его функции. В пользу этого говорят некоторые наблюдения, сделанные над животными в начальный послеоперационный период. W. Neff (1964) отметил, что острота слуха, анализ по интенсивности и длительности звуковых раздражений заметно нарушаются в первые дни после удаления слуховых полей у кошек. Т. Е. Калинина (1962, 1971) в течение 1—3 дней после аналогичной операции на кошках отмечала полную дисфункцию слухового анализатора с утратой каких-либо внешних проявлений восприятия звуковых раздражений. Эти эффекты можно, однако, трактовать как неспецифическое влияние операционной травмы, не связывая декортикацию височных областей с избирательным прекращением функции удаленных областей новой коры. Но, по-видимому, это не так, поскольку наблюдается полное прекращение восприятия животным звуков во время функционального (холодового) выключения височных областей коры (Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., 1970). При повторяющихся выключениях этих областей у одной и той же кошки слуховые функции постепенно восстанавливались в результате реорганизации, аналогичной компенсаторным перестройкам, происходящим вслед за хирургическими выключениями этой области.

**Внутренние коленчатые тела.** Во внутренних коленчатых телах различают две основные части: мелкоклеточную и крупноклеточную. Точные представления о функции крупноклеточной структуры до сих пор отсутствуют. Можно полагать, что она по



имеет прямого отношения к слуховым функциям. Мелкоклеточная часть внутренних коленчатых тел характеризуется сложной структурой. Волокна от нее идут в основном в височную область, но частично и в другие зоны коры. Внутренние коленчатые тела связаны с височными областями коры также и центрифугальными волокнами (Woolsey C., 1964). Наряду с этим от клеток внутренних коленчатых тел берут начало центрифугальные волокна ко всем нижележащим неслуховым структурам. Наконец, они имеют связи и с эффекторными подкорковыми образованиями. Н. А. А. Адес (1959) показал, что от внутренних коленчатых тел идут волокна к центральному серому веществу, четверохолмью, некоторым ядрам зрительного бугра и оградке. Благодаря всем этим связям внутренние коленчатые тела выполняют не только релейные функции, но включаются и в рефлекторные процессы.

Ранее проведенными экспериментальными исследованиями с повреждением внутренних коленчатых тел у кошек и собак установлено, что это вмешательство лишь незначительно отражается на характере условных реакций на звуки. Т. А. Меринг (1967), М. М. Хананашвили (1968), вызывая двухсторонние повреждения внутренних коленчатых тел у собак, отмечали сохранение ранее выработанных условных рефлексов на простые и комплексные звуковые раздражители, а также способность анализировать звуки по частоте и интенсивности.

В нашей лаборатории Т. Е. Калинина (1963, 1971) провела исследования на кошках, у которых электролитическим или механическим путем с двух сторон разрушались коленчатые тела. Животные быстро выходили из постоперационного состояния и обычно на следующий день или через день свободно передвигались по клетке, ели и пили. Но на протяжении 5—10 дней после повреждения внутренних коленчатых тел кошки не проявляли никаких признаков восприятия звуков и казались совершенно глухими. Только затем наступало восстановление ориентировочных движений, поворот головы и глаз в сторону источника звука (сначала на сильные, а затем и на слабые звуки). Спустя 10 дней при первых же предъявлениях условных сигналов отмечалось восстановление выработанных до операции пищевых двигательных рефлексов на положительные и тормозные раздражители. Четко проявлялась образованная ранее дифференцировка на тоны 900 и 1000 Гц. Восстанавливалась и пространственная локализация источников звуковых раздражений.

**Нижние бугры четверохолмия.** Эти структуры среднего мозга получают афферентные импульсы от всех нижележащих слуховых структур. Волокна от этих ядер вступают в нижние бугры через боковую петлю и передают слуховые импульсы как от контралатерального, так и ипсилатерального уха. Вопреки старой точке зрения, в настоящее время установлено, что часть звуковых волокон проходит через нижнее двухолмье без переключения. От этих образований идут волокна не только ипси-



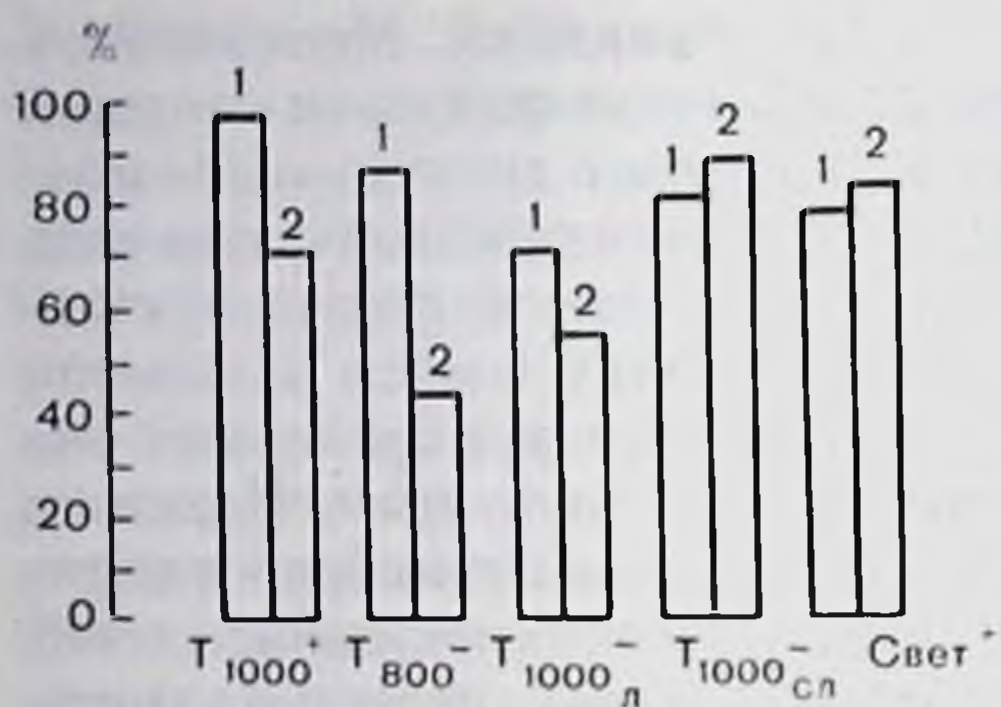


Рис. 22. Количество правильных условных ответов (побежка к кормушке) у кошек до (1) и после (2) повреждения ручек нижнего двуххолмия (усредненные данные), в процентах от исходного уровня. Положительные сигналы — тон 1000 Гц, 60 дБ, подаваемый справа от животного ( $T_{1000}^{+}$ ) и свет от лампы 100 вт. Отрицательные сигналы: тон 800 Гц, 60 дБ ( $T_{800}^{-}$ ); тон 1000<sub>л</sub> Гц (слева), 60 дБ ( $T_{1000\text{л}}^{-}$ ), слабый тон 1000 Гц, 30 дБ ( $T_{1000\text{сл}}^{-}$ ).

значительно влияет на латентный период и форму вызванных ответов на звуковые щелчки. В нашей лаборатории установлено (Беленков Н. Ю. и др., 1969), что после разрушения более  $2/3$  нижних двуххолмий у кошек происходит постепенное восстановление в коре первичных ответов на звуки. По своей конфигурации, амплитуде, латентным периодам и расположению фокусов активности они не отличаются от ответов, регистрируемых у интактных кошек. О. А. Горева (1971) изучала последствия перерезок ручек нижнего двуххолмия на восприятие кошками звуков. Ею установлено, что даже при полном пересечении этих структур возможно восстановление условных рефлексов на акустические стимулы (рис. 22). Показана также возможность выработки заново условных рефлексов (побежка к кормушке) на определенные звуки и дифференцировка к ним. Правда, при этом ход образования рефлексов был замедлен, а тонкость дифференцировок звуков по силе и локализации была несколько снижена по сравнению с нормальными животными. Однако это не исключает возможности сделать вывод, что разрушения, прерывающие вход в зрительный бугор, не препятствуют ни возникновению нормальных электрических ответов в коре больших полушарий на звуки, ни осуществлению их дискриминации.

После повреждений нижних бугров четверохолмия у собак, кошек и других животных путем отсасывания или коагуляции электрическим током исследователи, как правило, отмечают сохранение слуха, однако относительно его совершенства мнения

латерально, перекрещиваясь на уровне четверохолмия, но и поднимаются к еще не установленным структурам. Но самую мощную проекцию нижние бугры посылают во внутренние колленчатые тела. Основная масса этих волокон проходит в составе ручек нижнего двуххолмия. Результаты морфологических исследований не позволяют отрицать возможность распространения слуховых импульсов от структур среднего мозга ко многим другим (неслуховым) образованиям.

R. Galambos (1969) показал, что полное разрушение ручек нижнего двуххолмия у кошек лишь не-



различных авторов расходятся. D. Raab и H. Ades (1946) у кошек, Т. А. Мерциг (1964) у собак наблюдали лишь сохранение самого грубого частотного анализа, но еще В. М. Бехтерев (1905), О. Kalischer (1907), а затем W. Neff (1964), М. М. Хананавили (1964) и другие авторы сделали заключение о наличии у таких животных более высокой способности различать частоту звуков.

В нашей лаборатории (Белепков Н. Ю. и др., 1971) были проведены эксперименты на 19 кошках, у 6 из которых нижние бугры четверохолмия были разрушены полностью либо более чем на  $\frac{2}{3}$ . Восприятие звуков у этих животных после операции также прекращалось, но на 7—21-й день начинало восстанавливаться. При этом анализ интенсивности звуков постепенно приближался к уровню нормы. Сравнительно незначительно страдалось частотное различение звуковых сигналов: грубые тональные дифференцировки в поздние сроки наблюдения полностью восстанавливались или не нарушались совсем, если их выработку производили до повреждения нижних бугров четверохолмия (табл. 1). Наиболее выражены были нарушения способности животных локализовать источники звуков в пространстве.

Таблица 1

КОЛИЧЕСТВО ПРАВИЛЬНЫХ ОТВЕТОВ НА ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ (+) И ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ (—) УСЛОВНЫЕ РАЗДРАЖИТЕЛИ ДО И ПОСЛЕ РАЗРУШЕНИЯ НИЖНИХ БУГРОВ ЧЕТВЕРОХОЛМИЯ У КОШЕК (В ПРОЦЕНТАХ)

Период исследования	Значимость различий	Условное раздражение					
		тон 1000+ справа	тон 1000— слева	тон 500—	тон 1000— слабый	свет+ справа	свет— слева
До операции . . . . .	M	88,1	68,7	76,2	94,0	58,0	88,9
	$\pm m$	2,7	4,8	3,1	1,5	12,25	3,0
После операции . . . . .	M	85,9	47,4	75,2	84,4	74,3	84,1
	$\pm m$	3,1	10,0	9,3	6,3	9,9	7,0
	P	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05

**Верхние оливы.** Верхнеоливариный комплекс, расположенный в продолговатом мозге, состоит из массы клеток, образующих отдельные ядра, и сложного переплетения множества нервных волокон. Физиологические исследования показывают, что верхние оливы выполняют не только переключательные и проводниковые функции. Результаты электрофизиологических исследований и экспериментов с повреждением этих структур показывают, что они участвуют как в анализе звука по интенсивности, так и в частотном анализе звуковых колебаний. Вместе с тем



нейроны верхних олив, очевидно, вовлекаются в осуществление функции локализации источника звуковых раздражений в пространстве. В пользу этого говорит факт наличия бинауральных временных различий, которые весьма четко отражаются на деятельности нейронов, например медиальной оливы (Goldberg J., Brown P., 1968).

В опытах Т. Е. Калининной (1969, 1971) с электролитическими повреждениями верхнеоливарного комплекса у кошек развивалась полная глухота, продолжавшаяся от 1 нед до 1 мес, в зависимости от объема разрушения. По истечении этого срока в ответ на громкие звуки животные начинали вздрагивать, настораживаться и шевелить ушами. В последующем ориентировочный рефлекс (поворот ушей, головы и даже побег в сторону звука) восстанавливался не только на громкие, но и на тихие звуки (кис-кис, шелест бумаги, поскребывание). У животных восстанавливались и условные рефлексy, но процент правильных ответов на дифференцировочные звуковые сигналы по силе, частоте и расположению источника звука в пространстве был снижен. Однако по мере продолжения тренировки эти нарушения сглаживались.

**Интеграция в пределах слуховой системы.** В рамках деятельности мозга как объединенной системы существуют отдельные системы, значение которых состоит в выполнении определенных, конкретных, афферентных или эфферентных функций. Эти системы, в свою очередь, представляют собой также целостную организацию. Примером этого является рассмотренная выше слуховая система.

Существует представление, что повреждение отдельных структур слуховой, а также зрительной и других систем ведет лишь к частичным нарушениям восприятия и анализа соответствующих раздражителей. Но очевидно, что это представление требует пересмотра. Как свидетельствуют эксперименты, проведенные в нашей лаборатории, повреждение каждой инстанции центрального слухового аппарата у кошек в первый период в любых случаях полностью исключает восприятие звуков. На то, что эти эффекты не имеют отношения к неспецифическому влиянию операции, указывают эксперименты, показавшие, что аналогичные по объему экстирпации корковых полей, не относящихся к височной области, не приводят к столь серьезному нарушению слуховой функции (Алиев А. М., 1970), а также опыты с экстремным выключением коры височной области (Беленков Н. Ю., Щербаков В. И., 1970), во время которого животные абсолютно не реагировали на звуки.

Проведенные наблюдения показали, что после удаления или функционального выключения коры височной области полная глухота у кошек исчезает спустя 1—2 дня, после разрушения внутренних коленчатых тел — через 2—5 дней, ручек нижнего двухолмия — через 2—7 дней, нижнего двухолмия — через 7—



21 день и верхних олив — через 10—30 дней. Эти данные свидетельствуют о том, что чем ниже расположен повреждаемый слуховой отдел, тем более длительной оказывается потеря слуха и тем в большей степени проявляется дефицит слуховых функций в процессе их восстановления. Так или иначе после повреждений отдельных частей системы происходит ее реорганизация, вследствие чего она на каком-то этапе вновь приобретает качество целостной. На этой стадии слух в той или иной степени приближается к норме.

Процесс дезорганизации и последующей реорганизации слуховой системы нашел убедительное отражение и в экспериментах с регистрацией первичных потенциалов в коре больших полушарий на звуковые стимулы. В опытах Т. Е. Калипиной (1971) в течение 3—4 нед после двухсторонней электрокоагуляции внутренних коленчатых тел у кошек первичные ответы в височной зоне коры практически не обнаруживались, но постепенно электрическая активность этой области восстанавливалась и спустя 5—8 нед была сходной с картиной первичных ответов у нормальных кошек. При регистрации первичных ответов в коре больших полушарий кошек, у которых были разрушены частично или полностью нижние бугры четверохолмия, первичные потенциалы также отсутствовали в течение 2—3 нед после оперативного вмешательства (рис. 23). Спустя же 5—8 нед картина первичных ответов в височных областях восстанавливалась до такой степени, что не отличалась от наблюдаемой у интактных кошек (рис. 24). Хотя в этих опытах не было совпадения во времени восстановления слуховых функций у животных и первичных ответов в коре больших полушарий, тем не менее электрофизиологические показатели свидетельствуют о целостном нарушении функции слуховой системы после ее частичных повреждений и о происходящих со временем перестройках ее деятельности.

Не отрицая наличия в отдельных структурах слуховой системы специфических функций, приведенные здесь данные демонстрируют целостность в деятельности этой системы. В интактном мозге функционирование каждой ее части является обязательным условием для осуществления анализа всех параметров звуковых раздражений. Эти данные указывают также и на то, что если входные пути в слуховую систему остаются интактными, то при повреждении любых ее звеньев, после периода общей дисфункции, слух в большей или меньшей мере восстанавливается. Это явление следует рассматривать как результат реорганизации системы в пределах сохранных слуховых структур.

Локализацию звуков в пространстве ранее относили к функции стволовых образований мозга, особенно к нижним буграм четверохолмия. Однако в настоящее время выясняется, что определение этих стимулов в пространстве осуществляется на



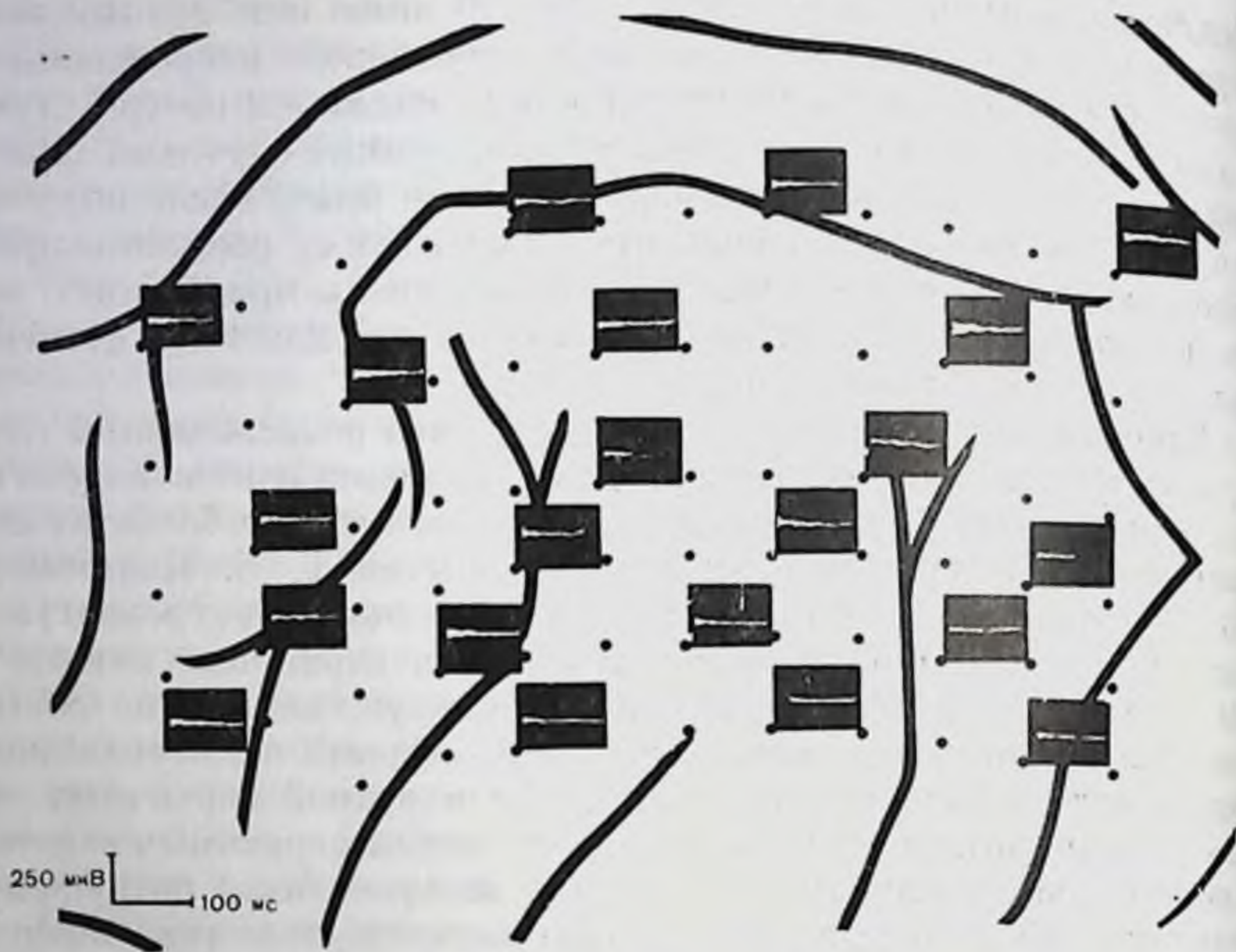


Рис. 23. Исчезновение первичных ответов на щелчки в коре больших полушарий у кошки после двухстороннего повреждения нижнего двухолмия (2 нед после операции).

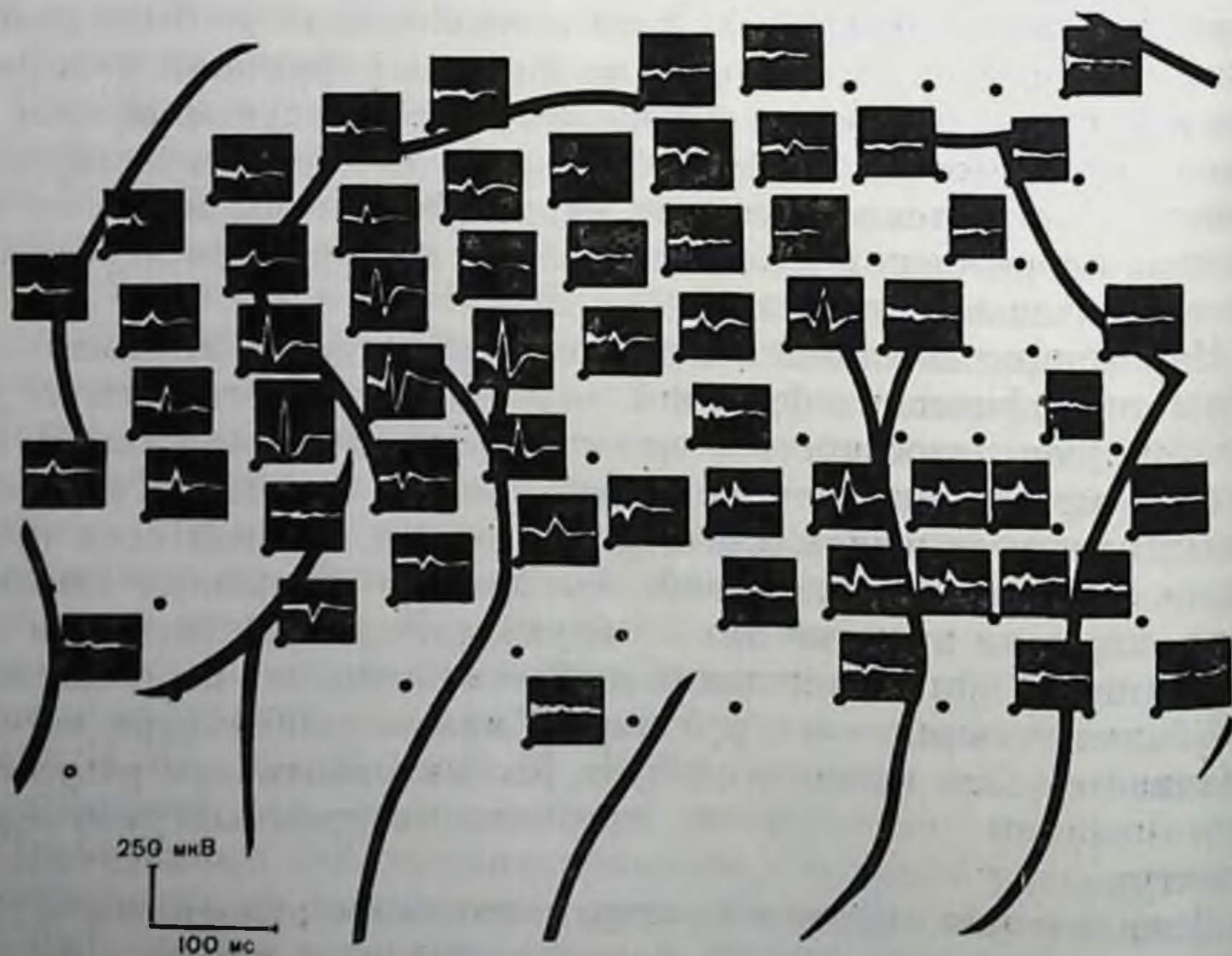


Рис. 24. Восстановление первичных ответов на щелчки в коре больших полушарий у кошки после двухстороннего повреждения нижнего двухолмия (8 нед после операции).



основании единого принципа — множественного представительства, и что наибольшим это представительство является в коре больших полушарий. Как отмечает Я. А. Альтман (1972), большое количество наблюдений, сделанных на больных, не позволили с определенностью выявить конкретную область коры, с поражением которой связано нарушение локализации звуков. Оказывается, поражение как слуховой, так и других областей коры больших полушарий может приводить к этому дефициту. В экспериментах на животных место расположения нервных элементов, с которыми связано пространственное определение источников звука, также, оказывается, не сосредоточено в едином образовании. J. Wegener (1975) обнаружил дефицит локализации звуков у обезьян после удаления у них верхневисочной, префронтальной и других областей новой коры, хотя наибольшие отклонения от нормы были в случаях удаления височных зон коры.

Интересны в этом отношении данные, полученные при исследованиях нейронов слуховой системы, названных детекторами направления движения источника звука, с применением микроэлектродов, расположенных на разных уровнях (Альтман Я. А., 1972). В нижних буграх четверохолмной кошки таких клеток оказалось 13% от общего количества обследованных нейронов, во внутренних коленчатых телах — 22% и в височной области коры — 23%. Хотя отмечается, что на уровнях промежуточного мозга и коры эти нейроны более специализированы, чем на уровне среднего мозга, тем не менее ясно, что локализация звуков является функцией множества нейронов, расположенных на разных уровнях мозга.

Известно, что локализация звука в пространстве осуществляется благодаря бинауральному слуху, однако мозговые механизмы его до настоящего времени остаются не совсем ясными. Как было уже отмечено, двухстороннее холодовое выключение височных областей коры у кошек приводит в первых опытах к исчезновению ориентировочных реакций на звуки. Но как только в последующих опытах реакции на звуки восстановились, наблюдалось и их пространственное распознавание. Эти факты приводят к заключению о перестройке деятельности слуховой системы в условиях выключения из нее коры височной области, а отнюдь не к отрицанию участия этой области в пространственном анализе звуков.

В. И. Щербаков и Ю. Н. Косюга (1976) провели в Горьковском медицинском институте серию экспериментов с целью выяснения центрального механизма локализации звуковых стимулов. Они отметили характерную особенность эффекта одностороннего холодового выключения или экстирпации коры височной области у кошек, состоящую в утрате ими на длительные сроки способности к пространственному анализу звуков. Считать, что причина этого явления кроется в нарушении нормальной функ-



ции коры едва ли возможно, так как при одностороннем ее выключении нарушается функция всего контралатерального слухового пути и бинауральное взаимодействие страдает на всех, а не только на корковом, уровнях. В пользу такого представления свидетельствует сходство нарушений пространственного анализа после односторонних повреждений других отделов слухового анализатора и его периферического аппарата. Далее, авторы разрушали с одной стороны улитку, а потом на ипси- или контралатеральной стороне холодом выключали височную область коры. Если была разрушена улитка справа, а затем к этому присоединялось выключение левой височной области, то это не изменяло однонаправленности движений животных в пространстве на звуки различного происхождения. Выключение же правой височной области изменяло направленность ориентировочных реакций и условнорефлекторных побегов на противоположную. В этом случае левая слуховая область становилась доминирующей.

Оказывается, каждое полушарие мозга способно просцировать источник звука только на противоположное поле пространства вне зависимости от того, от какой из улиток оно получает информацию. Приведенные выше данные позволяют полагать, что локализация звука не является функцией какого-то одного уровня слуховой системы, а определяется множественным представительством и двухсторонним взаимодействием левой и правой частей слуховой системы. Именно это взаимодействие, а не бинауральная конвергенция на пейронах этой системы играет решающую роль в локализации звука в пространстве. Последняя, по всей вероятности, только благоприятствует этому.

**Слуховое представительство в «неслуховых» структурах.** Если после удаления височных зон коры больших полушарий у кошек, собак и других животных слух в значительной степени восстанавливается, то можно отнести эту функцию и к слуховым подкорковым образованиям, и к неслуховым структурам коры и подкорки. В одном из последних обзоров по этому поводу F. Colaviata (1972) писал: «Роль, которую височные кортикальные области играют в различных слуховых дискриминациях, была объектом изучения двух последних десятилетий. Эти исследования показали, что у кошек слуховая кора, очевидно, не необходима для различения звука по интенсивности и высоте. Эти основные стороны деятельности слуховой системы осуществляются субкортикально, поскольку они в основном или полностью сохраняются после двухстороннего удаления слуховых областей AI, AII и Ер и инсуло-темпоральной зоны» (с. 437). Однако в свете полученных нами данных такое заключение уже не представляется правомерным. Во-первых, потому, что при обратимых функциональных выключениях указанных областей коры слух резко нарушается вплоть до полной глухоты, и, во-вторых, потому, что при выключении корковых полей,



не относящихся к слуховым, также отмечается дефицит слуховой функции. В целом мозге слуховая кора необходима для восприятия звуковых стимулов. После ее удаления в восстановлении слуха играет роль не только подкорка, но и «неслуховые» области коры.

Результаты исследований посредством микроэлектродов указывают на то, что клетки, отвечающие на звуковые стимулы, располагаются как в классической проекционной слуховой области коры больших полушарий, так и в ее ассоциативных, зрительных и соматосенсорных зонах (Thompson R., Sindberg R., 1960; Крейндлер А. и др., 1963). О. С. Виноградова и Д. Ф. Линдсли (1963) исследовали 147 нейронов коры зрительных областей у неанестезированных кроликов и у 10 из этих клеток была зафиксирована реакция на щелчки. По данным В. П. Скребицкого и Л. Л. Воронина (1965), 45% нейронов коры затылочной области реагируют на звуковые раздражения. То, что импульсация незрительного происхождения, регистрируемая в затылочных полях коры, несет специфическую информацию, было показано D. Spinelli и соавт. (1968).

В опытах этих авторов на кошках из 25 изученных в этой области нейронов 7 отвечали на специфические параметры звуковых стимулов. Анализ с частотно модулированными тонами показал, что эти 7 клеток отвечали на специфические параметры звуковых стимулов.

Отказ от строгой локализации слуховых функций как в коре, так и в подкорковых образованиях проявляется и в постепенном отходе от представления о проекциях частей улитки в эти структуры «точка в точку». R. Masterton и M. Berkley (1974) считают, что поиск томотопической организации в пределах слуховой зоны коры, который был так типичен для 50—60-х годов, теперь почти не проводится. Если он и может быть оправдан, то только по отношению к нижним слуховым центрам. Однако оказывается, что даже в нижних буграх четверохолмия томотопическая организация не является строгой. R. Egulkar (1959) показал наличие в этой структуре нейронов с весьма широким диапазоном воспринимаемых частот и нейронов, воспринимающих узкий спектр тонов. Но и у последних нейронов это свойство относительно, так как с увеличением громкости звука диапазон воспринимаемых ими частот расширяется.

В исследованиях Г. Е. Воробьева (1974), а также F. Worden и R. Galambos (1972) при регистрации нейронов у животных, находящихся в состоянии бодрствования и свободного поведения (в отличие от экспериментов с использованием наркотиков), обнаружено, что при расширении тестовых стимулов многие нейроны бывают пассивными по отношению к действительным физическим параметрам звука (интенсивности, частоты) и реактивны к стимулам, имеющим биологическое значение (видовая специфичность).



## Представительства зрения

Большинство аксонов ганглиозных клеток сетчатки, образуя «зрительный тракт», направляется в наружные коленчатые тела, где происходит переключение. Остальные волокна идут в средний мозг и заканчиваются в передних ядрах покрышки и верхних буграх четверохолмия. Большинство нейронов наружного коленчатого тела проецируется в кору на поле 17, получившее название стриарной коры. К ней примыкает так называемая престриарная кора (поля 18 и 19), которая является основным местом окончания волокон, идущих от поля 17.

Однако морфологические исследования внесли существенные дополнения к этой схеме, свидетельствующие о наличии связей основных зрительных подкорковых и корковых структур с другими образованиями мозга. E. Vastola (1961) описал у кошек пучок волокон, идущий от наружного коленчатого тела непосредственно в среднюю супрасильвную извилину. В. Г. Скребицкий и Е. Г. Школьник-Яррос (1964) изучали развитие дегенеративных изменений по методу Марки и Наута у кошек после энуклеации глаза или перерезки зрительного нерва. Им обнаружена дегенерация в лучистом венце, внутренней сумке и корковых полях: 17, 18, 21, 22 и 7. Вместе с тем они нашли волокна, не прерывающиеся в наружном коленчатом теле и идущие прямо в кору зрительной зоны и поле 22. В последнее время незатылочные проекции из наружного коленчатого тела у кошек описали J. Burrows и W. Hayhow (1971), K. Niimi и J. Sprague (1970). Установлено также, что подушка и задне-латеральное ядро зрительного бугра посылают проекцию к участку, окружающему стриарную кору. Эти ядра получают первые волокна из покрышки. Таким образом, пути от глаза к коре идут как через наружные коленчатые тела, так и через другие ядра зрительного бугра. Эти данные объясняют причину того, что после полного удаления стриарной коры (поле 17) зрение сохраняется. Считается, что внутрикорковые связи зрительной и ассоциативной областей имеют отношение к процессам высшего зрительного анализа, а кортикофугальные пути участвуют в модуляции потоков зрительных импульсов, распространяющихся по главному и дополнительным зрительным путям.

Первые исследователи, изучая последствия экстирпаций коры у животных, приурочили к затылочной (стриарной) области новой коры исключительное представительство сетчатки глаза (Franz S., 1911). Предполагалось, что у животных, лишенных затылочных областей коры, сохраняется способность лишь к различению интенсивности света. Однако дальнейшие исследования с применением различных тестов показали, что такие животные могут осуществлять и более сложные зрительные дискриминации, а не только различать общую освещенность. Способность дифференцировать формы и контуры объекта была



продемонстрирована условнорефлекторным методом на оперированных крысах (Coway A., Weiskrantz L., 1971), кошках (Spear P., Braun H., 1969; Doty R., 1971), а также обезьянах (Schilder R. et al., 1972). М. Humphrey и L. Weiskrantz (1969) обнаружили, что обезьяны с удаленной затылочной корой способны к точной пространственной локализации, а следовательно, к нормальной ориентации в пространстве с помощью зрения, например, они могут схватывать объект.

G. Brindley и соавт. (1969) отметили, что после массивного двухстороннего повреждения затылочной области коры у человека утрачивался даже минимум зрительного различения — дифференцировка интенсивности освещения. Их пациент различал лишь вспышки света или включение его в темном помещении. Следует, однако, заметить, что этого пациента тестировали всего лишь 9 дней спустя после удаления затылочной зоны коры. Обезьяны, как и пациенты, после удаления этой области или только престриарной коры также превращаются в слепых. Однако спустя определенный период времени у них уже обнаруживают признаки зрения (Королева В. И., 1963; Н. Klüver, 1936, и др.). После удаления всей новой коры животные не теряют способности к осуществлению элементарной зрительной функции. О. Girndt и Н. Lempke (1937) исследовали зрительномоторные реакции у кошек, лишенных новой коры, и нашли, что эти животные способны привлекаться источником света или освещенным предметом, уклоняться от препятствий без предварительного к ним прикосновения и даже схватывать белую мышь. В наших опытах появление мыши вблизи декортицированных кошек приводило их в сильное возбуждение, по-видимому, по каналу восприятия обонятельных раздражений. Вместе с тем было продемонстрировано отсутствие способности определять по зрению местонахождение этого раздражающего объекта. Когда мышь поднимали на уровень головы кошки или несколько выше, она обычно также поднимала голову кверху и совершала интенсивные обнюхивательные движения. При этом кошки нередко пытались ударить мышь лапой и схватить ее. Так как удар лапами декортицированные животные совершали, промахиваясь, не по мыши, а по «воздуху», часто в противоположном направлении относительно того места, где находилась мышь, было очевидно, что они ее не видят. Тем не менее с течением времени декортицированные кошки все меньше наталкивались на стоящие перед ними предметы, начинали их обходить.

Таким образом, зрительный анализ у животных с удаленной новой корой полностью не исключается. Спорным вопросом остается лишь вопрос о наличии у них предметного зрения. Совершенно ясно, что после экстирпации только коры затылочных областей у животных проявляется существенно меньший дефицит зрения, чем после полного удаления новой коры. Этот факт



говорит в пользу участия «незрительной» зоны коры в осуществлении зрительных функций.

Даже небольшие участки функционирующей затылочной (стриарной) зоны коры, оставшиеся после оперативных вмешательств, по-видимому, могут иметь значение в восстановлении зрения. В опытах К. Lashley (1939) частично декортицированные крысы могли различать треугольник от перевернутого на  $180^\circ$  треугольника при сохранении у них неперерожденной  $1/15$  массы внутренних колленчатых тел. У кошек предметное зрение обнаруживается при наличии 5—20% волокон, идущих от внутренних колленчатых тел в затылочные области. Сходные данные были получены на обезьянах (Malmo R., 1966) и человеке (Ral F., 1961).

R. Galambos (1969), используя условнорефлекторные тесты, установил, что двухстороннее разрушение до 98—98,5% волокон зрительного тракта у кошек не приводит к ухудшению восприятия интенсивности освещения, а также предметного зрения. Установлена высокая способность интактной нервной системы использовать информацию, поступающую из сетчатки. Одна из кошек с сохранением только 2% волокон зрительного тракта была способна различать форму цифры 9 от цифры 6. Животное проявляло зрительные постановочные (pacing) реакции, при хождении избегало препятствий. К. Chow (1968) в своих опытах предпринял еще большие разрушения зрительной системы и, кроме разрушения 80—90% зрительного тракта, удалял на 80—90% затылочные зоны коры. После этого кошки восстанавливали навыки предметного зрения, выработанные до операции. Но, конечно, существуют пределы для этой способности, зависящие от размера повреждения. Если остается только 1% волокон зрительного тракта, кошки различают только интенсивность освещенности (Norton T., 1967).

В серии исследований R. Doty (1973) установил, что «незрительные» части коры обеспечивают весьма высокий уровень зрения в отсутствии затылочных областей коры у животных. У них сохраняется способность различать углы, расстояния и движущиеся объекты. Но если после экстирпации полей 17, 18 и части 19 удаляются еще задняя эктосильвиевая, средняя и задняя супрасильвиевая извилины, то у животных сохраняется способность различать только интенсивность света и частоту вспышек. R. Doty высказал предположение, что у кошек латеральная часть супрасильвиевой извилины и соседние области играют важную роль в предметном зрении. Но, хотя эта область и имеет свой зрительный вход, она не может осуществлять предметное зрение в отсутствие полей 17, 18 и 19.

Удаление не только затылочной, но и других областей коры вызывает нарушение зрительных функций. Как показал К. Pribam и соавт. (1966), повреждение или подрезка у обезьян нижневисочного отдела коры вызывает значительное расстрой-



ство зрительных дифференцировок. Д. М. Алиев (1970) в нашей лаборатории обнаружил дефицит в различении формы фигур и пространственного расположения источника света у кошек с удаленными височными областями новой коры. Этот дефицит был большим, чем после удаления теменных областей. G. Etlinger и соавт. (1968) показали, что после удаления у обезьян нижневисочных областей новой коры зрительное различение заметно ухудшается. Дефицит оказывается даже больше того, который наблюдается после удаления коры переднего отдела затылочной области.

Клинические случаи не противоречат этому. Е. П. Кок и С. Н. Федоров (1969) описали нарушения узнавания предметных изображений у больных с опухолями в средней черепной ямке, оказывающими давление на нижнюю височную область. Обнаружив расстройство высших зрительных функций у человека при односторонних поражениях не только затылочных, но и височных и теменных областей, Е. П. Кок (1967) на основании полученного результата пришла к заключению, что в зрительной агнозии имеет большее значение массивность поражений и меньшее — строго определенная узкая локализация поражения.

В опытах на собаках с удаленными передними затылочными (поля 18 и 19) и теменными (поле 7) областями коры больших полушарий Н. В. Праздникова (1970) показала расстройства дифференцировки линий разной ориентации и фигур при предъявлении в наборе 1, 2, 4 и 8 изображений.

Имеются материалы, показывающие, что не только задняя, но и передняя половина коры больших полушарий имеет отношение к зрению. Дефицит зрения после удаления фронтальных областей наблюдали у собак и обезьян еще Е. Hitzig (1884) и М. Minkowsky (1911). Животные в первые дни после односторонних экстирпаций слепы относительно контралатерального поля, как после одностороннего удаления коры затылочной области. В опытах А. С. Батуева (1973) у крыс вырабатывался зрительный навык различения геометрических фигур (круг и треугольник), имевших одинаковые площади. Удаление фронтальных областей коры приводило к нарушению различения этих фигур. Инактивация фронтальной области коры  $\gamma$ -аминомасляной кислотой также приводила к расстройству у крыс условных рефлексов на зрительные стимулы. J. Winterkorn (1975) отметила сходные нарушения в зрительном обучении у кошек после разрушения коры фронтальных областей или верхних бугров четверохолмия. До операции животных обучали различать подкрепляемые пищей зрительные стимулы (панели с темным и светлым фоном или панели с горизонтальной темной линией на светлом фоне и вертикальной светлой линией на темном фоне). Оказалось, что после двухстороннего разрушения передних отделов коры (прореальных и сигмовидных извилин)



для достижения 90% правильных ответов кошкам требовалось столько же сочетаний, сколько и кошкам с разрушенными верхними буграми, но в обоих случаях заметно больше, чем неоперированным кошкам.

Исследования, проведенные в нашей лаборатории с применением экстренных выключений отдельных областей коры больших полушарий, весьма четко показали их роль в осуществлении зрения. Из представленных в этой книге материалов можно видеть, что холодовые обратимые выключения не только затылочных, но и височных и фронтальных полей коры больших полушарий у кошек приводят почти к полному нарушению зрения.

Значительно меньше исследовано участие в осуществлении зрительных функций подкорковых структур, не относящихся к зрительной лемнисковой системе. Тем не менее постановка этого вопроса не лишена оснований. J. Gybels и соавт. (1967) показали, что повреждения головки хвостатого ядра приводят к нарушению зрения у животных. Электростимуляция хвостатого ядра у кошек также нарушает зрительное восприятие (Buchvald N. et al., 1961) и, более того, влияет на ответы нейронов зрительных полей (17 и 18) коры больших полушарий.

Специальный интерес представляет вопрос о взаимоотношении якобы различных, непосредственно между собой не связанных зрительных систем — коленчато-затылочной и другой, включающей в себя верхние бугры четверохолмия, ядра зрительного бугра и кору ассоциативной области. В экспериментах на кошках J. Sprague (1966) продемонстрировал тесную связь коры больших полушарий с верхним двухолмием, показав при этом значительную роль покрышки в нормальном зрении. Как известно, одностороннее удаление коры височной области вызывает у кошек гемианопсию, но оказалось, что она может быть значительно ослаблена удалением контралатерального верхнего бугра или перерезкой спайки верхних двухолмий. Автор объяснил это тем, что кора посылает нисходящие облегчающие импульсы, в то время как верхние бугры оказывают тормозящее действие друг на друга. Одностороннее удаление затылочной области коры нарушает соотношение между возбуждением и торможением в гомолатеральном верхнем бугре, тогда как последующее удаление контралатерального бугра ведет к восстановлению этого баланса. J. Sprague считает, что гемианопсия, наступающая после одностороннего удаления коры, не может быть объяснена простым перерывом зрительной радиации и прекращением функционирования коры. Очевидно, следует изменить точку зрения на этот дефицит и согласиться с тем, что зрительное восприятие осуществляется на уровне как переднего, так и среднего мозга. Это было подтверждено S. Sherman (1974), проводившим свои опыты с разрушением затылочной зоны коры и верхних бугров четверохолмия также на кошках.



S. Alder и T. Meikle (1975) вырабатывали у интактных и оперированных кошек дифференцирование света от темноты, а также треугольника с острым углом вверх от перевернутого треугольника. Ими установлено, что после двухстороннего разрушения верхних бугров четверохолмия и передней части покрышки кошки обучаются этим задачам за такое же число сеансов, что и интактные. Не отмечено существенных различий после удаления спленальной и задней латеральной извилин. Но после одновременного удаления  $3/4$  коры затылочной зоны и разрушения верхних бугров вместе с передней частью покрышки возможно обучение животных только простой дифференцировке света от темноты.

Связь функции верхних бугров четверохолмия со зрительной зоной коры показана в исследованиях на клеточном уровне. B. Wickelgren и P. Sterling (1969) отметили прекращение ответов клеток верхних бугров четверохолмия у кошек во время охлаждения ипсилатеральной коры. На основании изучения ответов нейронов верхних бугров четверохолмия у обезьян после удаления или охлаждения коры зрительной зоны P. Schiller и соавт. (1974) показали, что эта область играет существенную роль в активности нейронов верхних бугров. Удаление ее приводило к исчезновению ответов на зрительные стимулы нейронов глубоких слоев верхних бугров.

R. Galambos и K. Chow (1969) установили, что топографические аспекты корковой проекции не имеют значения для анализа информации о формах предметов и других сторон зрения. Они подтверждают заключения, сделанные ранее K. Lash и другими авторами. В отличие от представления, что предметное зрение осуществляется на топографической матрице, их исследования показывают, что механизм этого феномена отличается от процессов, протекающих по принципу «точка в точку». Электрофизиологические исследования R. Doty и R. Grimm (1962) показали, что точечные освещения сетчатки или действующие на нее электрические импульсы активируют целые цепи первичных клеток.

Этому соответствуют и морфологические данные. A. Peters и соавт. (1976) производили у крыс разрушение в латеральном коленчатом теле и изучали последующую дегенерацию в IV слое поля 17 коры с помощью световой и электронной микроскопии. Реконструкция показала, что вдоль ветвей дендритов располагается множество синапсов, но примерно только 1 из 12 синапсов происходил от дегенерирующей терминали, идущей от зрительного бугра. Эти терминали были рассеяны и располагались случайно, не образуя различных паттернов.

Многие данные, полученные с помощью электрофизиологических методов, свидетельствуют о том, что вызываемые оптическими раздражениями ответы охватывают не только классическую корковую часть зрительного анализатора, но и другие об-



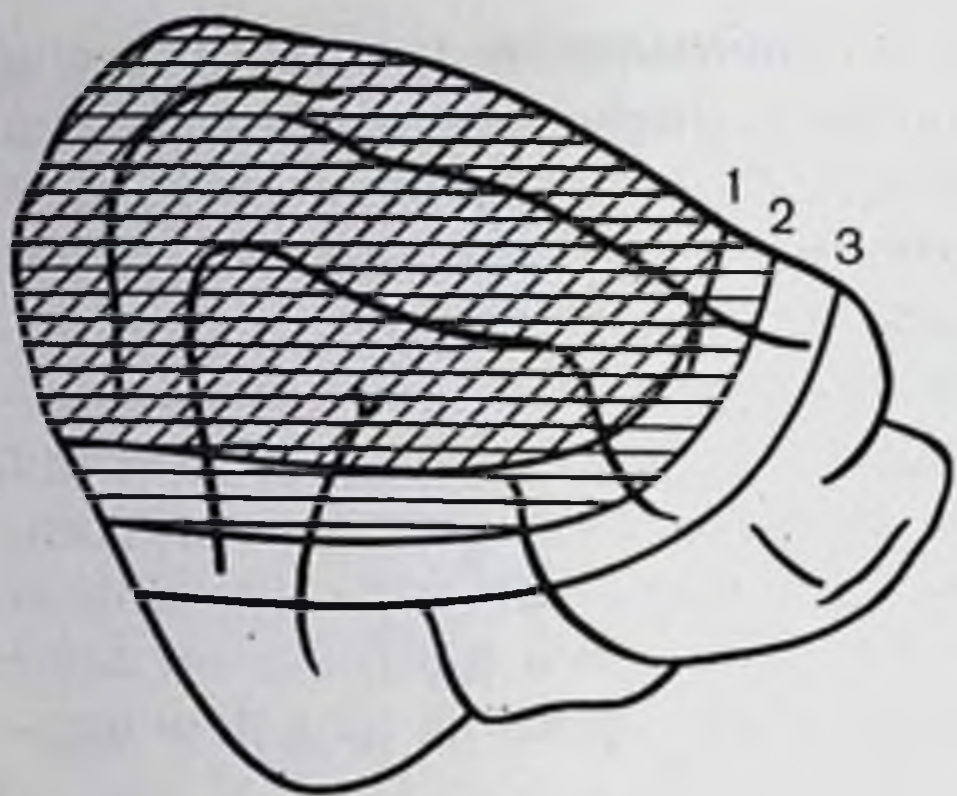


Рис. 25. Области регистрации вызванных потенциалов на свет в коре больших полушарий у кошек. Наркоз — этаминал-натрий — хлоралоза.

1 — область, в которой регистрируются ответы и монополярным способом и методом «лапласиан»; 2 — область, в которой регистрируются ответы только монополярным способом; 3 — область, в которой ответы не регистрировались.

(Белоусова Ж. А., 1969; Беленков Н. Ю., Белоусова Ж. А., 1970), показало, что как в проекционной зрительной зоне, так и в ряде «незрительных» областей (теменной, верхнем отделе височной) возникают ответы, сходные по всем своим параметрам с первичными потенциалами. Достоверных различий в форме, латентных периодах и длительности световых потенциалов в зрительных и «незрительных» областях новой коры выявлено не было. Использование метода «лапласиан» дало возможность установить, что широкое представительство коротколатентных световых вызванных потенциалов в новой коре отражает истинное поступление световых импульсов за пределы классической проекционной зрительной зоны и ее вторичных полей, а не является результатом пассивного распространения по мозговой ткани биотоков, возникающих в затылочных областях коры (рис. 25). Сходство параметров световых потенциалов в «незрительных» зонах с первичным ответом указывает на общность механизма их возникновения с механизмом первичного зрительного ответа. Об этом свидетельствует и независимость регистрируемых ранних световых ответов в внепроекционных полях от действия наркотических средств (этаминал-натрий, хлоралоза).

Поступление световых импульсов в эти зоны не связано с поступлением их в кору затылочной области. Удаление у кошек полей 17, 18 и 19 не приводило к исчезновению изучаемых потенциалов в «незрительных» областях коры (рис. 26). С целью изучения путей, проводящих эти импульсы в «незрительную» зону коры, производили перерезку различных частей

ласти новой коры. В большинстве работ, посвященных изучению световых вызванных ответов в незрительных областях мозга, исследовали поздние или так называемые «ассоциативные» ответы. Последние имеют больший, чем у первичных, латентный период, и наиболее четко регистрируются в условиях анестезии хлоралозой. Выяснено, однако, что и в непроекционных зонах коры можно зафиксировать ответы на световые стимулы, сходные по своим параметрам с первичными ответами.

Изучение вызванных ответов в коре больших полушарий кошки на световые раздражения, проведенное нами



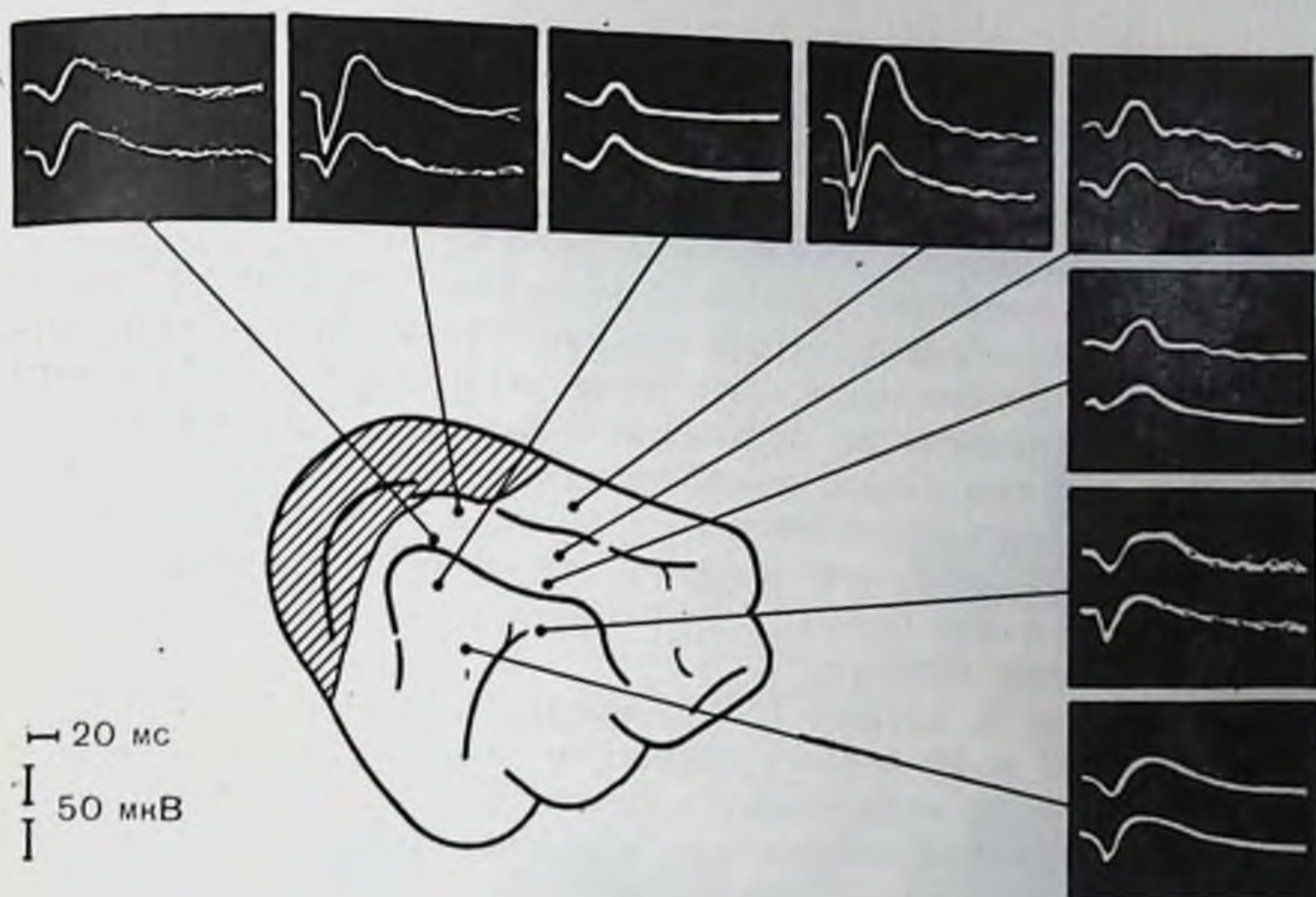


Рис. 26. Вызванные потенциалы на свет в симметричных пунктах интактного полушария и полушария с удаленной затылочной областью.

На каждом кадре — верхняя осциллограмма — потенциал в оперированном полушарии, нижняя — в интактном. Отведение монополярное. Область удаления коры на схеме заштрихована.

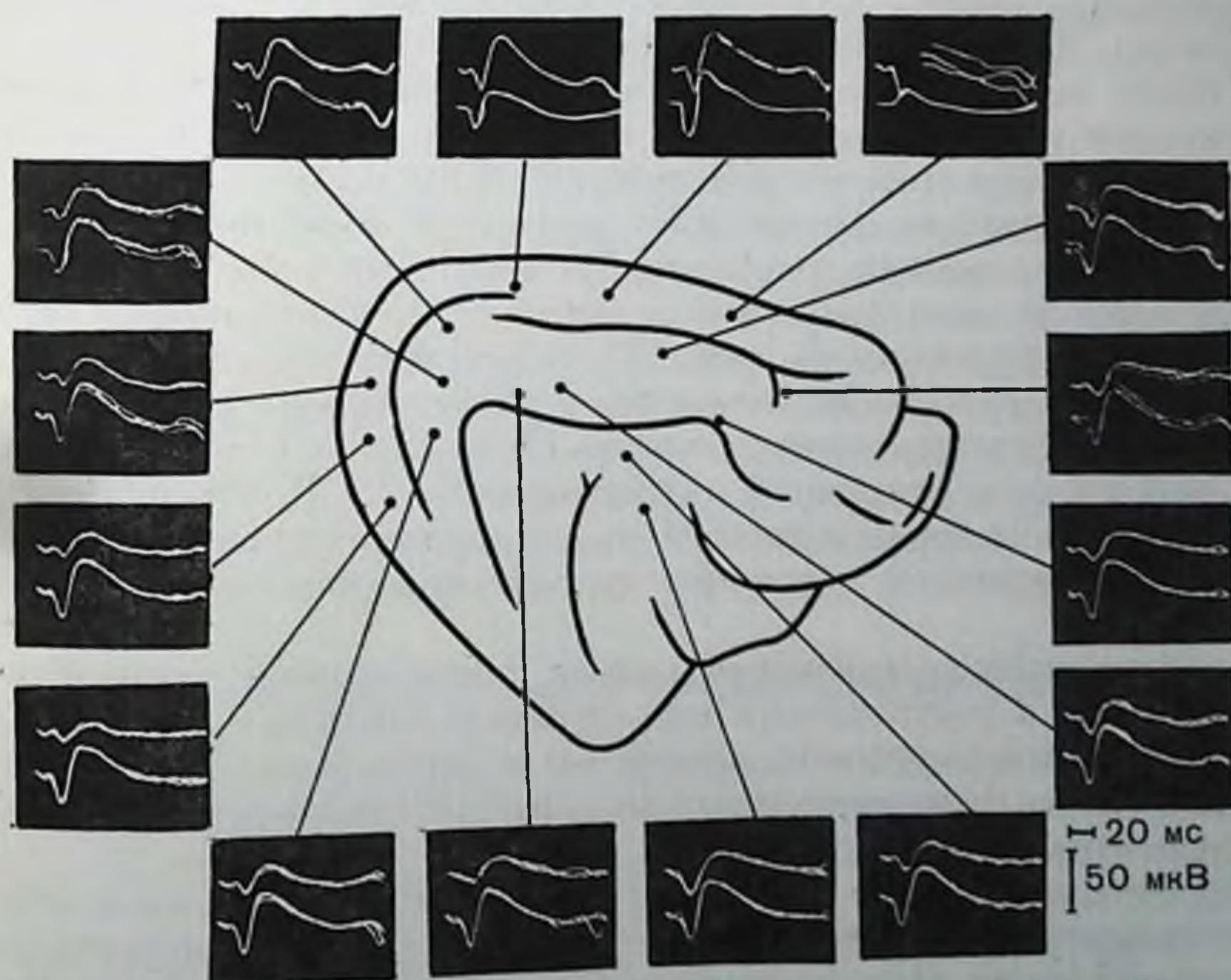


Рис. 27. Вызванные потенциалы на вспышку света в симметричных пунктах интактного полушария и полушария с перерезанной внутренней капсулой (кроме задней ее трети). Отведение монополярное. На ней капсулой (кроме задней ее трети). На каждом кадре — верхняя осциллограмма — потенциал в оперированном полушарии, нижняя — в интактном. Мозолистое тело перерезано.



внутренней капсулы. Оказалось, что для прохождения зрительной импульсации в различные области коры необходима целостность задней трети внутренней сумки (рис. 27). Путем перерезки именно этой части восходящих волокон прекращали регистрацию вызванных световых потенциалов как в зрительной, так и в теменной и височной областях коры больших полушарий. Таким образом, возникновение ответов на вспышки света во внепроекционных зонах коры связано с поступлением световых импульсов по восходящим таламо-кортикальным путям, проходящим вблизи от классических зрительных проекций.

Имеются основания считать, что эти проекции идут от наружных коленчатых тел, а также от подушки и заднего латерального ядра зрительного бугра и распространяются на теменные и височные области.

К. Chow и D. Lindley (1959) обнаружили, что после удаления полей 17 и 18 коры в наружном коленчатом теле конек 25% нейронов не подвергаются дегенерации. Эти нейроны отвечают специфическим образом на вспышку света и не дают проекций в зрительную область коры.

То, что импульсы от глаза, имеющие специфический характер, распространяются широко во многие структуры мозга, подтверждается и экспериментами с применением электрофизиологических методов на клеточном уровне. Наличие зрительных, модально-специфических нейронов обнаружено в теменных, височных, фронтальных полях коры. В работе С. Gross и соавт. (1972) показано, что в нижневисочной области коры обезьян имеются рецептивные поля от всех частей сетчатки. Большинство нейронов этой области чувствительны к нескольким параметрам зрительных стимулов: контрасту, яркости, размерам, форме, направлению движения. Но некоторые нейроны обладают высокой специфичностью и отвечают на какой-нибудь один из этих раздражителей (рис. 28). В теменных областях коры у кошки обнаружены не только би- и полпсензорные нейроны, но также и нейроны, реагирующие на стимулы одной модальности, в том числе и зрительной (Арутюнов В. С., Полякова А. Г., 1969). Эти нейроны отвечают на раздражения с коротким латентным периодом и отличаются устойчивостью к этиламнатрию.

Электрофизиологические данные, таким образом, хорошо согласуются с результатами исследования поведения, свидетельствующими о нарушении зрения после экстирпации и, особенно четко, после функциональных выключений так называемых «незрительных» областей коры.

Пока еще трудно определить функциональное значение специфических зрительных нейронов, найденных в «незрительных» областях. Однако несомненно, что они играют существенную роль в восприятии и обработке поступающей в мозг зрительной информации. Эти рассеянные по всей коре элементы не



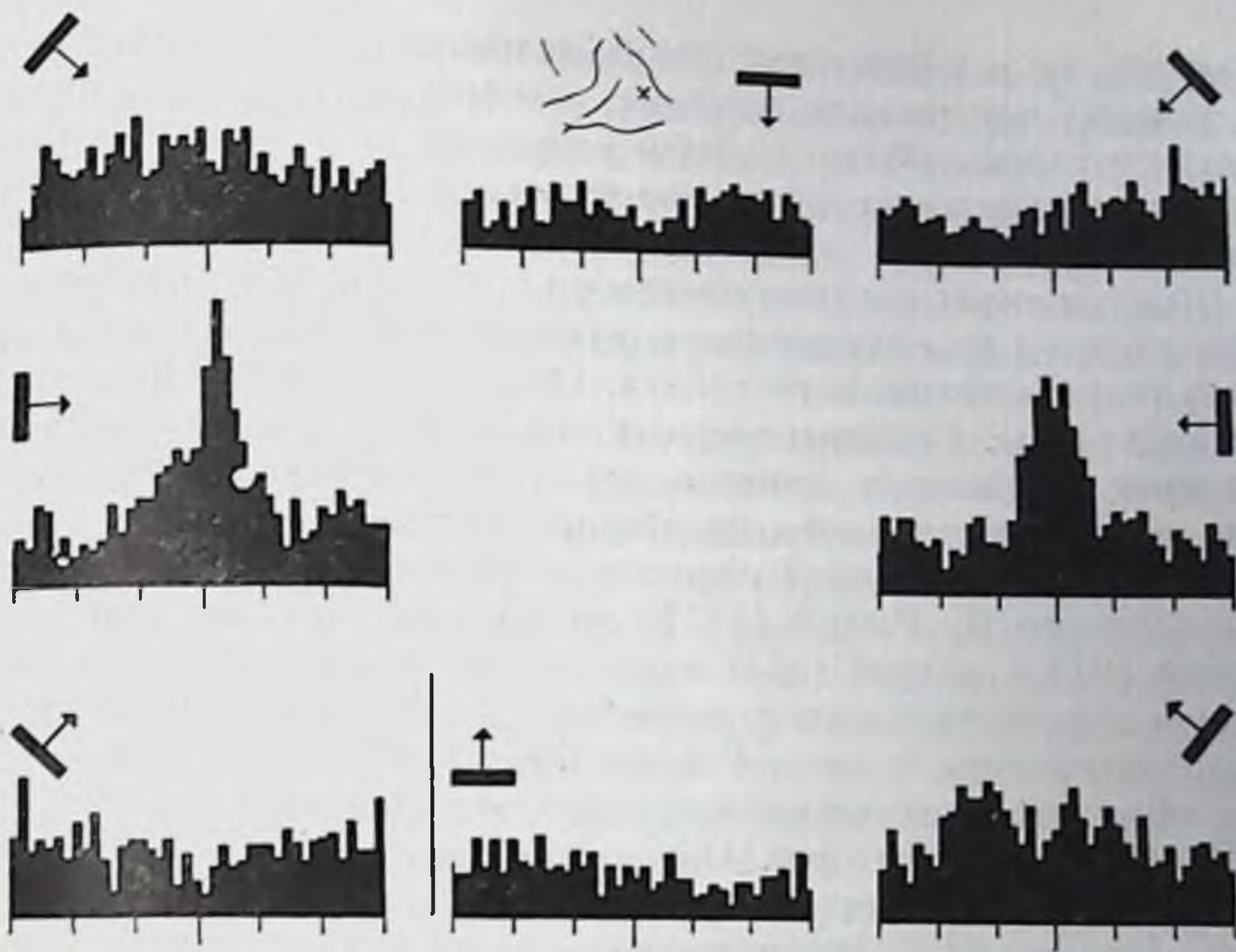


Рис. 28. Ответы пейронов коры нижней височной области на горизонтально направленные движения объекта и отсутствие ответов на движения в других направлениях.

Стрелками обозначено направление движения, вверху (схема) крестиком показан пункт отведения (по Gross C. и др., 1972).

являются «запасными», выполняющими зрительную функцию только в экстремальных состояниях (в порядке компенсации, например, после повреждения зрительной проекции затылочной области). Указанные факты свидетельствуют в пользу того, что они участвуют в осуществлении зрения и в норме. Можно полагать, что все нейроны, выполняющие зрительную функцию, включая представительство зрительной рецепции в затылочных полях коры и подкорковых образованиях, объединены в единую систему. Поэтому выключение из функции любой части этой системы нарушает ее деятельность в целом.

### Представительства моторных и соматосенсорных функций

На ранних этапах филогенеза низших млекопитающих особенно резко выступает отсутствие подразделения коры больших полушарий на моторную и соматосенсорную области. Еще в прошлом веке И. Р. Тарханов (1879) и В. М. Бехтерев (1898) показали, что движения конечностей у кролика вызываются раздражением электрическим током с гораздо большей поверхности коры больших полушарий, чем у собаки. Согласно цитоархитектоническим и физиологическим данным, не только у



грызунов, но и у более высокоорганизованных животных (собака, кошка) невозможно выделить «чисто» моторные и «чисто» соматосенсорные области. Даже у приматов в пределах так называемых соматосенсорных полей расположено множество моторных нейронов.

Области коры с преимущественно моторными функциями определяются по антидромным суммарным ответам клеток при стимуляции пирамидного тракта. Они занимают значительную площадь коры. Соматосенсорные зоны выявляют по распространению вызванных ответов на стимуляцию частей тела. Они также простираются на обширную территорию коры, совмещаясь в определенной степени с представительствам моторных функций. Т. Powell (1977) указывает, что в дополнение к первой (SI) и второй (SII) сенсомоторным областям в соматическую чувствительность у приматов вовлекается поле 5 теменной области коры и поле 4 прецентральной извилины. Во всех этих областях имеются клетки, отвечающие на раздражение периферических рецепторов. Они тесно связаны с ассоциативными элементами и вместе дают начало пирамидному тракту.

К. Lashley (1923) обнаружил, что при раздражении одних и тех же точек коры обезьян в разных опытах двигательные ответы могут быть различными. В то же время идентичные ответы возникают от больших участков моторной коры. Отмечено, что при стимуляции различных точек коры затылочной зоны у обезьян могут быть вызваны движения головы и верхних конечностей. Наблюдения, сделанные J. Lilly (1956) на обезьянах с множественными вживленными электродами, показали, что у бодрствующих животных моторный эффект вызывается раздражением любой точки коры. По его мнению, все области коры являются сенсомоторными, но прецентральная извилина относится преимущественно к эфферентной системе, а постцентральная — к афферентной.

Аналогичные результаты были получены E. Liddel (1953). Применяя для раздражения коры электрические импульсы длительностью 4—5 мс, он обнаружил, что «фокальные пункты» моторных центров, представляющие собой скопление крупных пирамидных клеток, представлены очень широкой зоной, в которой также располагаются другие клетки, принимающие участие в выполнении той же функции. Им отмечено, что полученные данные нельзя объяснить иррадиацией возбуждения, так как удаление «фокальных пунктов» не отражалось на эффекте раздражения соседних с ним областей. С этими фактами согласуются данные электрофизиологических экспериментов с раздражением коры постоянным по силе импульсным током (Landgren S. et al., 1962). Каждый из исследованных мотонейронов спинного мозга возбуждался разным числом пирамидных клеток, а размеры области коры, иннервирующей один мотонейрон, колебались от 1 до 20 мм<sup>2</sup>.



У кошек и обезьян А. Hughes и J. Mazurowski (1962) показали наличие моторного представительства на внутренней поверхности коры над мозолистым телом, M. Showers и E. Crosby (1958) — у обезьян в извилине пояса. Аналогичные эффекты отмечал W. Penfield (1958) при стимуляции коры этой области у человека. Удаление прецентральной извилины не изменяло характера ответов, получаемых при раздражении указанных выше областей (Barnard C., 1956).

Локальные двигательные ответы у животных могут быть получены и при раздражении соматосенсорных областей. Моторные эффекты, вызываемые стимуляцией постцентральной извилины, длительное время объясняли передачей возбуждения по ассоциативным волокнам к прецентральной извилине или физическим распространением на нее тока. Однако эксперименты со стимуляцией сенсорных областей у обезьян после предварительного удаления моторных полей показали наличие истинных нисходящих двигательных путей от представительства соматической чувствительности (Kennard M., McCulloch W., 1943; Woolsey C. et al., 1953).

В составе пирамидного тракта находятся волокна, берущие начало от различных, помимо двигательной, областей коры. Установлено, что у человека через пирамиды продолговатого мозга проходит лишь 40% аксонов, берущих начало от клеток моторной коры; 20% начинаются от клеток соматосенсорной области и, следовательно, 40% от областей, не относящихся к сенсомоторным зонам.

Анатомические исследования показывают, что кортикобульбоспинальный тракт на всем своем протяжении, от коры до спинного мозга, направляет ветви практически ко всем структурам конечного, промежуточного, среднего и заднего мозга: хвостатому ядру, бледному шару, ядрам зрительного бугра, подбугорной области, покрышке среднего мозга, красному ядру, черному веществу и различным уровням сетчатого образования ствола. Это дает основание считать, что двигательные функции находятся под множественным контролем и управляются целостно организованной системой.

Наш сотрудник А. Т. Абакаров (1973) регистрировал электрические потенциалы с дорсальной поверхности спинного мозга в ответ на электрические импульсы, прилагаемые к различным участкам коры больших полушарий. Он установил, что у пенаркотизированных кошек, находящихся под действием листепона, так же как и в условиях хлоралозового наркоза, потенциалы возникают при стимуляции практически всей повой коры. Раздражением сенсомоторной области коры вызываются смешанные, пирамидно-экстрапирамидные электрические ответы. Экстрапирамидный компонент ответа (быстрое положительное колебание с последующей медленной отрицательной волной) наиболее выражен при воздействии на переднюю крестовидную



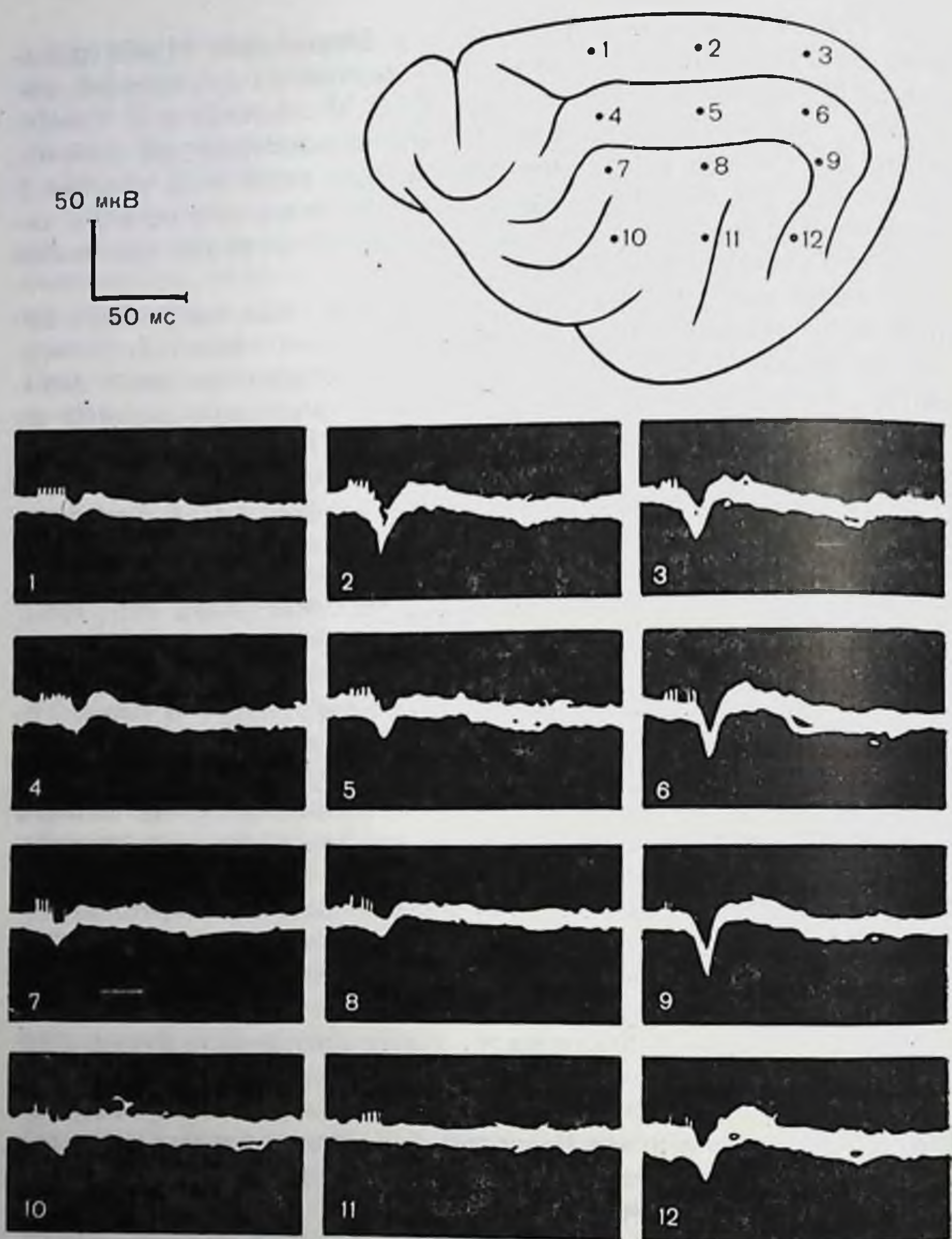


Рис. 29. Потенциалы дорсальной поверхности спинного мозга ( $C_6$ ), вызванные стимуляцией электрическим током немоторных отделов коры у неанаркотизированной (лестепоп) кошки. Калибровка: 50 мс, 50 мкВ.

извилину и в особенности на переднюю часть эктосильвиевой извилины. Из «немоторных» областей коры наибольший эффект дает стимуляция средней части латеральной и супрасильвиевой извилин (рис. 29). Другие данные также указывают на наличие множества корковых нисходящих проекций на подкорковые структуры экстрапирамидной системы. Так, Б. И. Коновалов.



(1971) регистрировал биоэлектрические ответы красного ядра при стимуляции не только сенсомоторных областей, но и зрительных областей коры и ассоциативных ее зон.

Хотя R. Masterton и M. Berkley (1974) и пришли к выводу, что «идея относительно независимых гомукулюсов, одного, представляющего дерматомы, другого — контролирующего мютомы, похоронена навсегда», тем не менее следует считаться с тем, что если у низших млекопитающих соматосенсорные и моторные структуры коры почти полностью перекрываются, то у антропоидов и человека они более или менее разделены. У низших млекопитающих животных для того, чтобы произошла полная дегенерация пирамидных волокон, требуется удаление почти всей новой коры, в то время как у антропоидов почти полная дегенерация их происходит после удаления одного поля 4.

Согласно представлению о том, что поле 4 коры дает начало пирамидному тракту, удаление этого поля должно было бы вызывать полную и необратимую гемиплегию. Если моторный «гомукулюс» находится в поле 4, то даже незначительные разрушения его должны были бы приводить к параличу произвольных движений небольшой группы мышц. Многочисленные экспериментальные и клинические данные свидетельствуют о том, что ни того, ни другого не происходит (Glis P., Cole J., 1950, и др.). Еще S. Tower (1936) наблюдала спливание контралатеральной конечности у кошек при раздражении моторной зоны коры после перерезки пирамидного тракта. К разряду экстрапирамидных относятся и двигательные и биоэлектрические реакции в передних корешках спинного мозга на раздражение корковых полей за пределами сенсомоторной области: затылочной, височной, теменной. Поскольку после пересечения пирамидного тракта эти ответы не исчезают, можно заключить, что они экстрапирамидного происхождения (Buser P. et al., 1963).

В исследованиях A. Lassek (1940) было установлено, что у приматов число волокон пирамидного тракта на уровне продолговатого мозга в 35—50 раз превышает число гигантопирамидальных псевдоцитов (клеток Беца) в поле 4. Согласно данным того же автора, удаление поля 4 у обезьян приводит к дегенерации 27—40% от общего количества волокон пирамидного тракта, а после повреждения передней и задней центральных извилин перерождалось лишь 50% волокон. Подсчет числа волокон при очаговых повреждениях различных областей коры показал, что в поле 4 у человека начинается 30% волокон пирамидного тракта, а в задней центральной извилине — 20% (Vatone R., 1960).

A. Brodal (1957) указывал на то, что у кошек часть волокон пирамидного тракта начинается за пределами сенсомоторной зоны — в височных, затылочных, теменных и базальных областях. С другой стороны, при использовании метода регистрации антидромных корковых ответов было установлено, что при раз-



дражении бульбарных пирамид эти ответы возникают как в передней центральной извилине, так и вне ее (Woolsey C., Chang H., 1974).

Все эти данные помогают понять результаты экспериментов с удалением и функциональным исключением сенсомоторных областей коры, а также и тех, в которых пересекался пирамидный тракт. Каждый из них свидетельствует о том, что моторные функции организма находятся под множественным контролем. Еще К. Lashley (1924) показал восстановление двигательных навыков у обезьян после билатеральной резекции передних центральных извилин. Через 3 мес эти обезьяны совершали все манипуляции, связанные с открыванием проблемных ящиков. Удаление этих структур коры у собак не препятствовало выработке оборонительных двигательных рефлексов, а также рефлекса «подачи лапы» (Асратян Э. А., 1934). Условный рефлекс побежки к кормушке появлялся у животных в первые же дни после удаления моторных областей коры полушарий (Лагутина Н. И., 1949, и др.). Т. Voneida (1967) установил, что даже полное двухстороннее пересечение пирамидного тракта не исключает восстановления условнорефлекторного сгибания конечности. Т. Gorska и соавт. (1966) наблюдали сохранение или восстановление при этом таких инструментальных условных рефлексов, как нажатие лапой на горизонтально или вертикально расположенные площадки. D. Lawrence и H. Kuypers (1968) показали, что обезьяны через 2—3 нед после полной двухсторонней перерезки пирамидного тракта могут сидеть, стоять, ходить, лазить по клетке, подбирать с пола клетки пищу, хотя у них и не восстанавливалась при этом способность к движению отдельными пальцами. У человека в случае паралича спустя 1—2 нед восстанавливается тонус мышц, появляются движения в плечевых и бедренных суставах, утрачиваются движения пальцами.

P. Gless и J. Cole (1950) удаляли у обезьян небольшой участок коры моторной зоны, электростимуляция которого вызывала движение большого пальца руки. После того как функции пальца восстанавливались, стимуляция вещества мозга вокруг поврежденного участка приобретала способность вызывать его движения, чего к моменту первой операции не наблюдалось. Эти авторы показали также, что после удаления зоны большого пальца дегенерация аксонов происходит до поясничных сегментов спинного мозга, т. е. далеко за пределами той зоны, на уровне которой выходят нервы, идущие к большому пальцу. Из этого следует, что в том участке коры, который специализировался на управлении большим пальцем, находятся нейроны, не имеющие прямого отношения к его движению. Специализацию моторного нейрона как и отдельного двигательного нейрона коры заранее трудно определить. Исследовавший функцию пирамидных нейронов Е. Evart (1966) указывал, что одна из трудностей в этой работе состоит в том, что никогда нельзя ска-



зять точно, с какой мышцей непосредственно связан данный нейрон.

В своих наблюдениях мы отмечали, что после удаления у конек небольших участков передней части крестовидной извилины, электростимуляция которой вызывала движения контралатеральной передней лапы, происходило нарушение локомоции не только передней конечности, но и задней. Это соответствует тому положению, что даже небольшие участки моторной коры участвуют в множественном контроле двигательных актов.

Морфологические исследования подтверждают наличие широких перекрытий между отдельными эффекторными зонами. Изучение дегенерации волокон после локальных повреждений двигательной области у собак показало, что поле, иннервирующее переднюю конечность, содержит 17% гигантопирамидальных нейроцитов, поле, иннервирующее заднюю конечность, — 9% этих клеток, а смешанная зона содержит 44% таких клеток для передней конечности и 56% — для задней (Onishi C., 1959).

Изучая структурные основы соматической чувствительности, U. Norssell (1966) вырабатывал у собак условный рефлекс в виде движения передней лапы на тактильное раздражение задней. Перерезка задних столбов спинномозгового тракта вызывала временные нарушения, но не исключала этот эффект. I. Diamond и соавт. (1964) тренировали кошек избегать удара электрическим током при тактильном раздражении передней или задней конечности. После двухстороннего удаления первой или второй соматической зоны коры у животных это поведение восстанавливалось. После последующей перерезки дорсальных столбов спинного мозга снова достигалось восстановление этого избегательного рефлекса.

C. Woolsey (1958) указывал, что потенциалы, вызываемые раздражениями поверхности тела, регистрируются и в соматосенсорной, и в моторной областях коры, так же как и движения животных возникают не только при стимуляции моторной, но и соматосенсорной области. Эти эффекты не являются следствием передачи возбуждения от соматосенсорной области к передней центральной извилине по ассоциативным волокнам, так как эксперименты со стимуляцией соматосенсорных полей у обезьян после предварительного удаления моторных полей не исключали этих эффектов.

Нельзя отрицать того, что в целом мозге соматосенсорные зоны коры играют наиболее существенную роль в осуществлении соматической чувствительности. Но имеются основания предполагать участие в этой функции и других корковых и подкорковых областей. Так, например, J. Downer и J. Zubek (1954) показали, что способность отличать на ощупь клин от цилиндра, так же как и дифференцировать температурные параметры, не нарушается у крыс ни при каких повреждениях коры. Согласно J. Rich и соавт. (1938), после двухсторонних повреждений



задней центральной извилины у обезьян различение массы разрушается лишь временно.

Все это говорит о том, что соматосенсорная область коры является одновременно и моторной и, наоборот, моторная — соматосенсорной.

Учитывая все, что в настоящее время известно по поводу организации двигательных функций, подразделение эфферентных моторных путей и структур на пирамидную и экстрапирамидную системы следует считать весьма условным. Оно является, по выражению Р. Milner (1970), «источником путаниц и ошибок». Он подчеркивает, что эти системы не обособлены ни функционально, ни анатомически, за исключением короткого пути через продолговатый мозг. Относительно анатомических связей между структурами, относимыми к пирамидной и экстрапирамидной системам, замечает Р. Milner, известно много, однако построенные на этом основании сложные схемы «пока еще не были превращены в удовлетворительные модели, объясняющие роль этих элементов в регуляции движений» (с. 116).

Становится все более очевидным, что концепция генераций произвольных движений пирамидным трактом требует пересмотра. Эффективные и хорошо координированные движения даже у приматов и человека возможны в отсутствие функционирования пирамидного тракта. Контроль движений тела осуществляется сложно организованной системой нейронов, включающей в себя как прямой кортикоспинальный тракт, так и более сложный путь, идущий от коры к базальным ганглиям, мозжечку и стволу мозга. Поражение каждой структуры этой системы ведет к двигательным расстройствам. И только после перестройки всего центрального двигательного аппарата моторные функции организма в большей или меньшей степени восстанавливаются.

Изложенные выше материалы позволяют говорить о существовании единой моторной и единой соматосенсорной систем, включающих в себя различные корковые и подкорковые образования, многие из которых не относились до последнего времени к структурам, контролирующим движения и соматическую чувствительность организма. Это было показано нашими исследованиями с функциональными выключениями отдельных областей коры больших полушарий (см. главу 3), в которых выключения не только соматосенсорных, но и височных, затылочных и теменных областей в той или иной степени вызывали дефицит этих функций. Данный факт представляется весьма значительным для понимания структурно-функциональной организации сенсомоторной системы.

Нельзя попутно не отметить, что не только моторное и соматосенсорное представительство имеет место в различных корковых полях, но и в сенсомоторной области коры в свою очередь имеется представительство других функций организма, что до-



казывается представленными данными об эффектах их функциональных выключений. Морфологические исследования показывают, что поле 4 получает волокна не только от поля 6 и других зон коры (поля 1, 2, 3 и 5), но и из дорсального отдела зрительного бугра. Соматосенсорная область коры, в свою очередь, имеет вход почти от всех других ее областей и от зрительного бугра (Батуев А. С., 1973; Rispal-Pade R., 1970, и др.). Выводы, основанные на этих данных, подкрепляются и результатами электрофизиологических исследований, в которых зарегистрированы коротколатентные ответы нейронов сенсомоторной области коры на стимуляцию раздражителями всех модальностей не только у животных, но и у человека (Батуев А. С., 1973; Chu N., Ruthledge L., 1971, и др.).

\*            \*

\*

Итак, в нейрофизиологии накопилось значительное количество фактов, позволяющих признать наличие в мозге множественного представительства и множественного контроля афферентных и эфферентных функций. Все эти факты свидетельствуют о том, что по крайней мере в высших отделах головного мозга не имеется строго очерченных структур, ведающих осуществлением и регуляцией какой-либо единственной функции организма. Каждая функция осуществляется интегрированной системой, элементы которой распределены во многих, если не во всех отделах центральной нервной системы.

Под множественным представительством не следует подразумевать избыточность в прямом смысле этого слова, как излишек элементов, обеспечивающих надежность мозга и обладающих лишь потенциальными возможностями участия в реализации той или иной функции. Конечно, это положение помогает понять и объяснить высокие пластические свойства мозга, благодаря чему непрерывная в течение жизни естественная гибель нервных клеток заметно не отражается на нервной деятельности в целом. Множественное представительство и множественный контроль несомненно играют решающую роль в восстановлении функций при повреждениях мозга. Но, очевидно, не только в этом аспекте следует рассматривать значение этой избыточности. Она выражает еще и особое качество мозга как системы, ведет к признанию единства его функций. При этом надо отдавать себе отчет в том, что такая организация мозга развивалась не под влиянием повреждений его структур, а в направлении совершенствования, приспособления организма к условиям существования.

Следует полагать, что множественное представительство и множественный контроль сенсорных, эфферентных и ассоциативных функций лежат в основе нейрональной организации



высшей нервной деятельности. Это обстоятельство имеет большое биологическое значение, так как оно обеспечивает сложность поведения и, что особенно важно подчеркнуть, ограничивает его стереотипию. Благодаря этому принципу организации функционирования мозг обладает способностью к расширению диапазона поведенческих проявлений, а следовательно, и лучшему приспособлению к выживанию организма. Морфологические и физиологические данные позволяют считать, что множественное представительство и множественный контроль у позвоночных животных являются продуктом эволюции центральной нервной системы, и чем более молода филогенетически структура мозга, тем в большей степени она обладает этими качествами полифункциональности.

В процессе изложения результатов наших собственных исследований, а также данных других авторов была проиллюстрирована полимодальность различных областей коры, которые ранее относили к мономодальным областям. Оказывается, что моторной области присущи немоторные функции, и, наоборот, сенсорные области принимают участие в осуществлении моторной деятельности. Можно заключить также, что неспецифические области коры наряду с ассоциативными функциями несут и специфические сенсорные функции, в то время как специфические области наделены в значительной мере ассоциативными функциями.

Непосредственное отношение к проблеме множественного представительства и множественного контроля в коре больших полушарий имеют морфологические исследования ее нейропальной организации. Среди нейропов коры человека Г. И. Поляков (1973) выделяет «специальные клетки», которые относятся не к отдельным образованиям, а к определенным группам полей. Он указывает, что в поле 41 содержатся звездчатые клетки крупных размеров, такие же как и в поле 17. Равным образом гигантские эфферентные нейроны отчетливо видны не только в гигантопирамидном поле 4, но и в полях 17 и 3. Отмечается, что как пирамидные клетки с дугообразно восходящим (возвратным) аксоном, так и звездчатые клетки с длинным нисходящим аксоном нередко встречаются и за пределами центральных полей. Г. И. Поляков считает, что «специальные клетки» на самом деле более широко распространены на протяжении новой коры, особенно в определенных слоях и образованиях коры. Они в менее выраженном виде содержатся и в других слоях и полях.

С позиции проблемы соотношения между структурой и функцией в коре больших полушарий следует усомниться в правомерности подразделения ее на «сенсорную», «моторную» и «ассоциативную» области, поскольку, как видно из представленных здесь данных, эти области участвуют в осуществлении и сенсорных, и моторных, и ассоциативных функций. Очевидно,



что такое подразделение постепенно утрачивает свое первоначальное значение и становится непригодным для использования в научных исследованиях. R. Masterton и M. Berkley (1974) полагают, что термины, которыми в настоящее время обозначают эти области коры полушарий, будут употребляться только до той поры, пока новая точка зрения не будет разделяться всеми исследователями. «Пока же, — пишут они, — можно только жалеть, чтобы эти старые термины не были приняты всерьез теми, кто работает за пределами данной области науки и, в особенности, новыми поколениями исследователей мозга» (с. 295).



## ЦЕЛОСТНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АКТИВИРУЮЩЕЙ И ТОРМОЗНОЙ СИСТЕМ

В процессе функционирования мозга непрерывно происходит смена уровней его активности — от сна до высшей степени возбуждения, которая осуществляется за счет влияний сетчатого образования (ретикулярной формации) продолговатого мозга и других вышележащих неспецифических структур. С деятельностью этих образований связывают существование активирующей и тормозной систем мозга. К неспецифическому этот механизм относят на том основании, что он вовлечен во все без исключения проявления жизнедеятельности организма и определяет общий уровень бодрствования. Активирующая и тормозная системы были выделены в процессе изучения механизмов, модулирующих деятельность мозга. Обе системы функционируют в тесной взаимосвязи, благодаря чему определяется степень активности, наиболее целесообразная в данных условиях существования организма.

Имеются, однако, данные (Анохин П. К., 1958, 1968; Судakov К. В., 1971), что неспецифические системы приносят и биологическую специфику в активацию мозга. Кроме того, в литературе описаны особенности эффектов активации в ответ на стимуляцию различных отделов сетчатого образования ствола и зрительного бугра.

В данной главе основное внимание будет обращено на оценку функциональной значимости сетчатого образования с точки зрения его роли в регуляции общих уровней активности мозга.

Первые сведения относительно наличия в мозге активирующей системы были получены еще в 1913 г. В. В. Правдиш-Неминским, который показал, что в ответ на раздражения органов чувств в биопотенциалах мозга отмечается реакция, названная позднее реакцией десинхронизации, или пробуждения. Н. Berger (1929) отметил, что во время сна ЭЭГ характеризуется медленными волнами большой амплитуды, а при пробуждении появляются частые волны малой амплитуды, т. е. та же десинхронизация.

В экспериментах с применением метода условных рефлексов



П. К. Денисов и П. С. Купалов (1933) обнаружили, что величина слюнных условных рефлексов возрастает на фоне яркого освещения камеры и уменьшается в темноте. Уже тогда этот факт объясняли повышением тонуса мозга под воздействием яркого света и снижением его тонуса в темноте. Теперь подобные эффекты связывают с изменением активности неспецифических сетчатых структур мозга.

После того, как F. Bremer в 1938 г. зарегистрировал ЭЭГ спинального животного и сравнил ее с ЭЭГ препарата *serveau isolé* (перерезка на уровне среднего мозга), выяснилось, что в первом случае биоэлектрическая активность была характерной для состояния бодрствования, а во втором — для состояния сна. G. Moruzzi и H. Magoun (1949) путем прямой электростимуляции сетчатого образования ствола мозга воспроизвели все изменения в коре, происходящие при активации в условиях естественного пробуждения и бодрствования. Далее G. French и H. Magoun (1952) пытались определить значение сетчатого образования для поддержания бодрствования, наблюдая за последствиями его повреждения. Как показали их опыты, обезьяны с большими разрушениями центральной части верхнего отдела ствола мозга, покрывки среднего мозга и задней части промежуточного мозга впадают в состояние особо глубокого сна типа комы. Наряду с этим в других исследованиях было показано наличие в пределах неспецифических структур также и тормозной (синхронизирующей) системы. Эти работы явились стимулом для множества последующих исследований, направленных на изучение морфологии и физиологии сетчатого образования на уровне как ствола, так и промежуточного мозга. Достижения в области изучения структуры и функции сетчатого образования обобщены в обзорах Т. С. Наумовой (1963), Е. А. Хомской (1972), H. Magoun (1963) и др.

На основании экспериментальных данных, полученных в нашей лаборатории, мы поставили вопрос о вероятности включения в активирующую систему мозга в качестве ее компонента также и височных областей новой коры. Точно так же сенсомоторную область представилось возможным отнести к неспецифической тормозной системе. Рассмотрению этого вопроса и посвящена настоящая глава.

Известно, что электростимуляция отдельных пунктов коры больших полушарий может вызвать как общую активацию, так и общее торможение мозговой деятельности. Подобные факты обычно трактуются в аспекте нисходящих влияний корковых структур на функцию нижележащих неспецифических образований (French G. et al., 1955; Segundo J. et al., 1955). Существует еще и такое представление, что возбуждение сетчатого образования при раздражениях сенсорных областей осуществляется не прямо, а опосредуется через кору. Последняя, таким образом, рассматривается как структура, запускающая в действие



неспецифические механизмы активации. Именно с этой точки зрения Ю. Г. Кратин (1975) интерпретирует тот факт, что в коре имеются пункты, не отличающиеся по способности вызывать активацию электрической деятельности мозга, от пунктов сетчатого образования среднего мозга.

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы дают основание высказать иное предположение. Скорее следует думать, что височная область новой коры не опосредует, а выполняет прямую активирующую функцию и является, таким образом, истинным структурным компонентом единой активирующей системы. Сенсомоторная область коры, соответственно, несет в основном тормозную функцию и выступает как компонент неспецифической тормозной системы. Таким образом, в соответствии с выдвигаемым положением эти структуры коры, рассматриваемые в качестве структурно-функциональных элементов целостной активирующей и тормозной систем мозга, функционируют в единстве с соответствующими подкорковыми его образованиями, а не «контролируют» их.

#### **Височные области новой коры как отдел активирующей системы мозга**

Инактивация мозговой деятельности при функциональном выключении височных областей. В проведенных экспериментах с двухсторонними функциональными (холодовыми) выключениями новой коры у кошек (Беленков Н. Ю., Щербаков В. И., 1970; Щербаков В. И., 1971) установлено, что экстренное выключение этих областей коры приводит животных в крайне угнетенное состояние. Как было отмечено в главе 3, в первых сеансах с холодным выключением височных областей коры животные впадают в полусонное (дремотное) состояние, их двигательная активность полностью прекращается; кошки принимают характерное для сна положение, сидят с прикрытыми глазами и низко опущенной головой. Ориентировочные реакции на звуковые и световые раздражители отсутствуют; лишь на очень сильные звуки отмечается едва заметное вздрагивание. Проявляются слабые реакции на тактильные и болевые стимулы, однако они лишены своей эмоциональной окраски. Так, при поглаживании животного в момент охлаждения отсутствует эффект «удовольствия» в виде мурлыканья, выпускания когтей и др., отчетливо проявляющийся в норме (до охлаждения височных областей). В момент болевого раздражения кожи лапы электрическим током наблюдается урчание и отдергивание лапы, но при этом совершенно отсутствует какое-либо последствие, как по поведенческим, так и по вегетативным показателям. При охлаждении височной области новой коры животные не принимают пищи даже при насильственном вкладывании ее в ротовую полость. В состоянии выключения височных областей ярко выра-



женная в исходном состоянии защитно-оборонительная реакция на собаку полностью отсутствует. Не проявляется также и реакция преследования белой мыши.

Такое состояние животных внешне сходно с состоянием, которое возникает после хирургических повреждений передних отделов ствола мозга (French G., Magoun H., 1952; Sprague J. et al., 1961, и др.). После больших разрушений в центральной верхней части ствола мозга обезьяны находились в состоянии глубокого сна, а после меньших повреждений (медиальная часть покрышки) у них развивалась сонливость и ареактивность при действии внешних раздражителей. Такое сходство поведения животных в условиях хирургического повреждения активирующего отдела сетчатого образования ствола и выключения височной области новой коры дает основание предполагать, что этот отдел коры несет неспецифическую активирующую функцию, которую он осуществляет в единстве с нижерасположенными активирующими структурами мозга. Однако обращает на себя внимание то обстоятельство, что после хирургического удаления височных областей угнетение функции мозга выражено не столь ярко, как при их экстренных функциональных выключениях. Это связано с тем, что эффект удаления височных областей новой коры невозможно тестировать в ранние сроки после операции, а в поздние сроки он уже в значительной мере компенсируется. Известно, что и после повреждений сетчатого образования ствола через некоторое время животные переходят от угнетенного состояния к активному бодрствованию (Sprague J. et al., 1961).

Для проверки высказанной гипотезы нами и были поставлены специальные эксперименты.

Влияние холодового выключения височных областей новой коры на электрическую активность мозга. Факты резкого угнетения поведенческих проявлений животного при экстренных выключениях височных областей новой коры привели к необходимости исследовать биоэлектрическую активность мозга по показателям ЭЭГ в этих условиях (Беленков Н. Ю., Федотова Л. А., 1972). Эксперименты проводили на бодрствующих кошках с капсулами для охлаждения, вживленными над обеими височными областями (см. рис. 8). Для контроля температуры охлаждаемой нервной ткани были также вживлены термодары. В различных структурах мозга у этих кошек находились биполярные электроды. Для монополярного отведения в лобной кости фиксировали индифферентный электрод.

Уже простая визуальная оценка ЭЭГ, полученных в опытах с выключением височных областей коры, выявила резкое уплощение кривых электрической активности, отведенных от охлаждаемых височных областей коры. Это свидетельствовало о действительном выключении функции этой структуры. Однако наряду с этим отмечались и резкие изменения ЭЭГ и в других



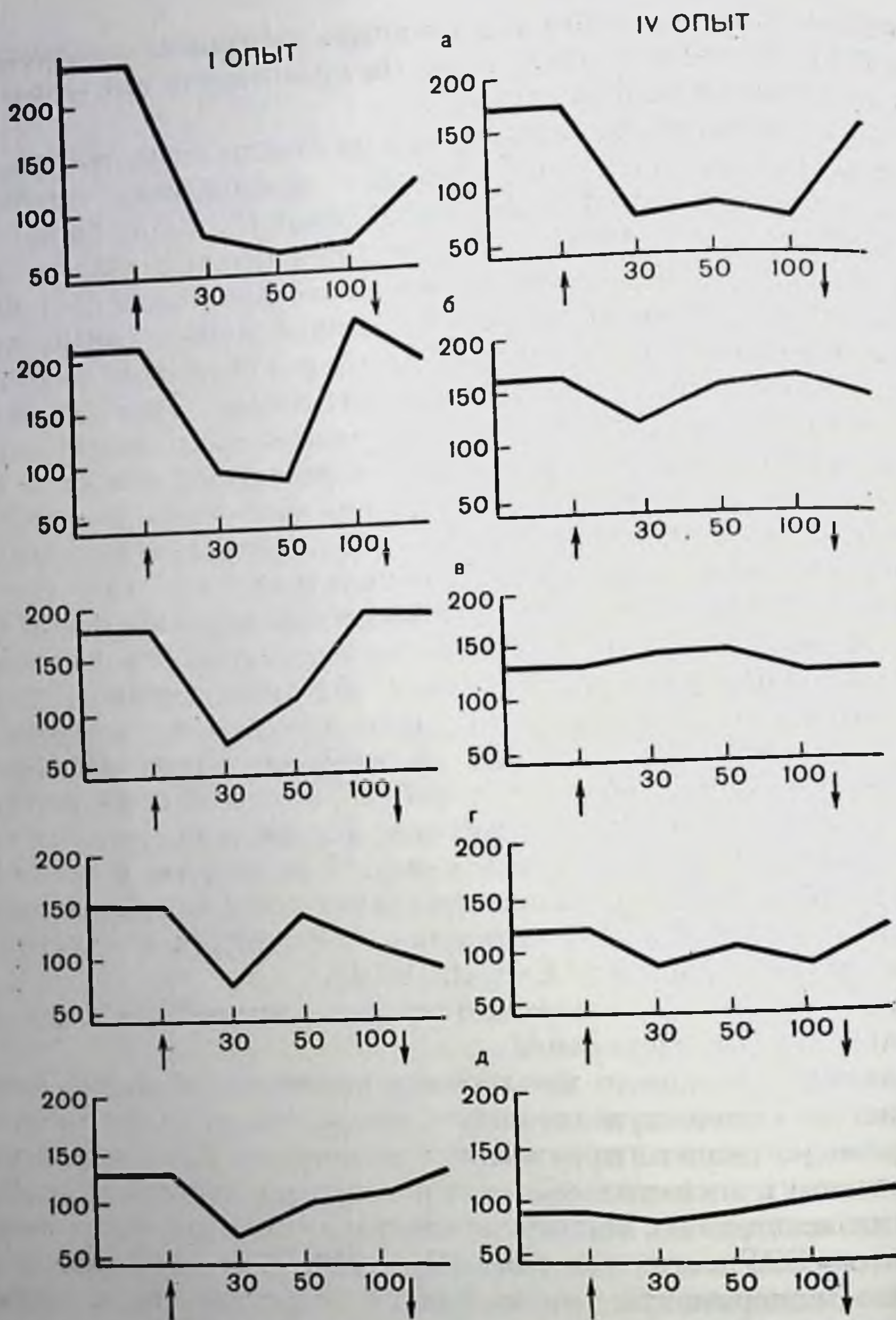


Рис. 30. Изменение суммарной биоэлектрической активности различных структур мозга кошки на протяжении I и IV опытов.

По оси ординат — показания интегратора, мкВ/с; по оси абсцисс — время, мин. а — височная область, б — сенсомоторная область коры, в — сетчатое образование среднего мозга, г — подбугорная область, д — внутреннее коленчатое тело. Стрелками обозначены — начало и окончание холодового выключения коры височных областей больших полушарий.

корковых и подкорковых образованиях мозга, не подвергавшихся действию холода: фронтальной и затылочной областях коры, внутреннем коленчатом теле, подбугорной области, сетчатом образовании ствола мозга. Эти генерализованные изменения выразились в уплощении волн на ЭЭГ от всех регистрируемых структур.



В контрольных опытах после двухсторонних выключений затылочных и фронтальных (сенсомоторных) областей коры кривые ЭЭГ, отведенные непосредственно от охлаждаемых участков, так же как и при отведении от охлаждаемых височных областей, свидетельствовали о прекращении их функции. Однако, в отличие от выключения височных полей, при выключении затылочных и фронтальных полей в остальных структурах подобных сдвигов не наблюдалось. Если в условиях функционального выключения височных областей амплитуды электрических колебаний уменьшались во всех структурах мозга, то при выключении затылочных и фронтальных областей уменьшение амплитуд колебаний на ЭЭГ в других зонах коры отсутствовало.

Изучение суммарной электрической активности при височной функциональной декорткации по показаниям интегрирующего устройства энцефалографа «Орион» выявило наличие резкого ее ослабления во всех регистрируемых структурах и особенно в сетчатом образовании среднего мозга. Функциональное выключение фронтальных отделов коры, в отличие от височных, подобных изменений не вызывало. Наоборот, в тех же самых подкорковых образованиях при выключении фронтальной зоны коры отмечалось повышение суммарной электрической активности.

Спустя 30 мин после начала холодового выключения височных областей новой коры электрическая активность областей коры, не подвергнутых охлаждению, постепенно нарастая, восстанавливалась. То же самое имело место в подкорковых структурах. При этом обнаружена гетерохронность восстановления электрической активности в различных образованиях мозга. Как правило, восстановление начиналось с неспецифических структур (ретикулярное ядро покрышки моста, задний отдел подбугорной области) и только затем распространялось на другие отделы мозга. Из рис. 30 следует, что во время выключения височных областей новой коры суммарная электрическая активность во всех изучаемых структурах мозга резко снижена, но через 30—50 мин она начинает повышаться. Это свидетельствует о восстановительных (компенсаторных) явлениях, которые начинают развиваться в мозге уже в течение первого часа выключения. В IV опыте, что следует из этого же рисунка, уже не отмечалось столь резких сдвигов биоэлектрической активности во всех исследуемых структурах мозга, за исключением выключенных височных областей коры.

В условиях систематических, ежедневно повторяющихся выключений височных областей новой коры обращает на себя внимание более быстрое восстановление показателей ЭЭГ по сравнению с восстановлением поведенческих реакций животного. Создается впечатление, что показатели ЭЭГ не достаточны для характеристики процесса реорганизации мозга. Более наглядным в этом отношении оказывается восстановление поведе-



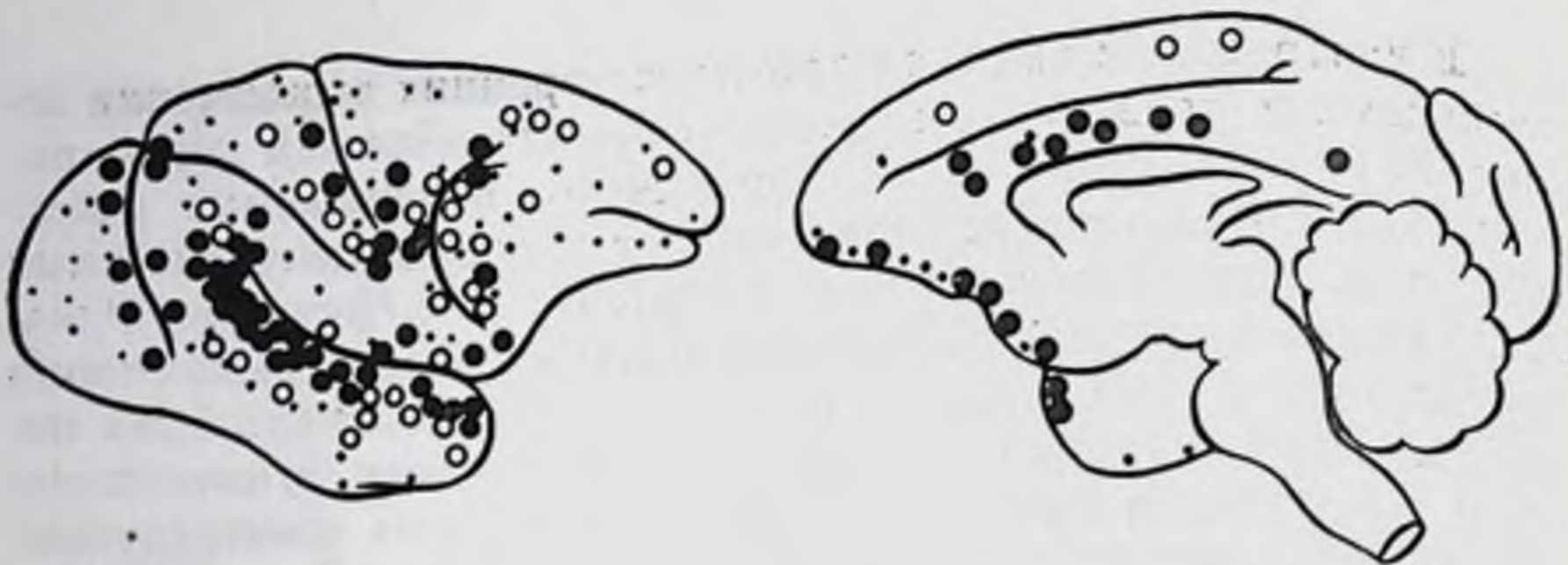


Рис. 31. Пункты в коре больших полушарий обезьян, при раздражении которых возникает активация на ЭЭГ. Черные кружки — пробуждение, белые кружки — пробуждение и местное последствие, точки — отсутствие пробуждения (French G. et al., 1955).

ния. Таким образом, хотя общий уровень активности мозга, судя по биоэлектрическим проявлениям, уже нормализован, восстановление условнорефлекторной деятельности животных происходит только после 9—10 сеансов выключения височных областей. Следовательно, дефицит поведения связан с относительной задержкой восстановления более сложных функций мозга, которые не отражаются на ЭЭГ.

На основании результатов опытов с электростимуляцией различных областей коры больших полушарий G. French и соавт. (1955) создали карту мозга обезьяны, на которой отмечены наиболее активные зоны коры, раздражение которых вызывает генерализованную реакцию пробуждения (десинхронизации) на ЭЭГ (рис. 31). Как следует из этого рисунка, наиболее активны в отношении эффекта пробуждения височные области новой коры.

С этими фактами согласуются результаты опытов, проведенных в нашей лаборатории В. Ф. Захаровым (1974), который показал возбуждающий эффект раздражения височной области коры на нейрональном уровне. Он воздействовал на височную область бодрствующего кролика анодной поляризацией. Как известно, в области такой поляризации наблюдается преимущественно возбуждение нервных клеток (Воронин Л. Л., 1966; Mogrell F., 1961). Анодом являлся точечный электрод, располагавшийся в центре проволочного кольца диаметром 5 мм, служившего катодом.

Таким образом, при воздействии анода на участок височной области коры площадью 8 мм<sup>2</sup> исследовали нейропальную активность коры сенсомоторной зоны. Из 32 реагиовавших нейронов этой области коры 26 (68%) отвечало повышением частоты спонтанной импульсации при анодной поляризации височной области коры (рис. 32). Одновременно увеличивалось и количество нейронов, реагиовавших на звук (на 35,5%) и на



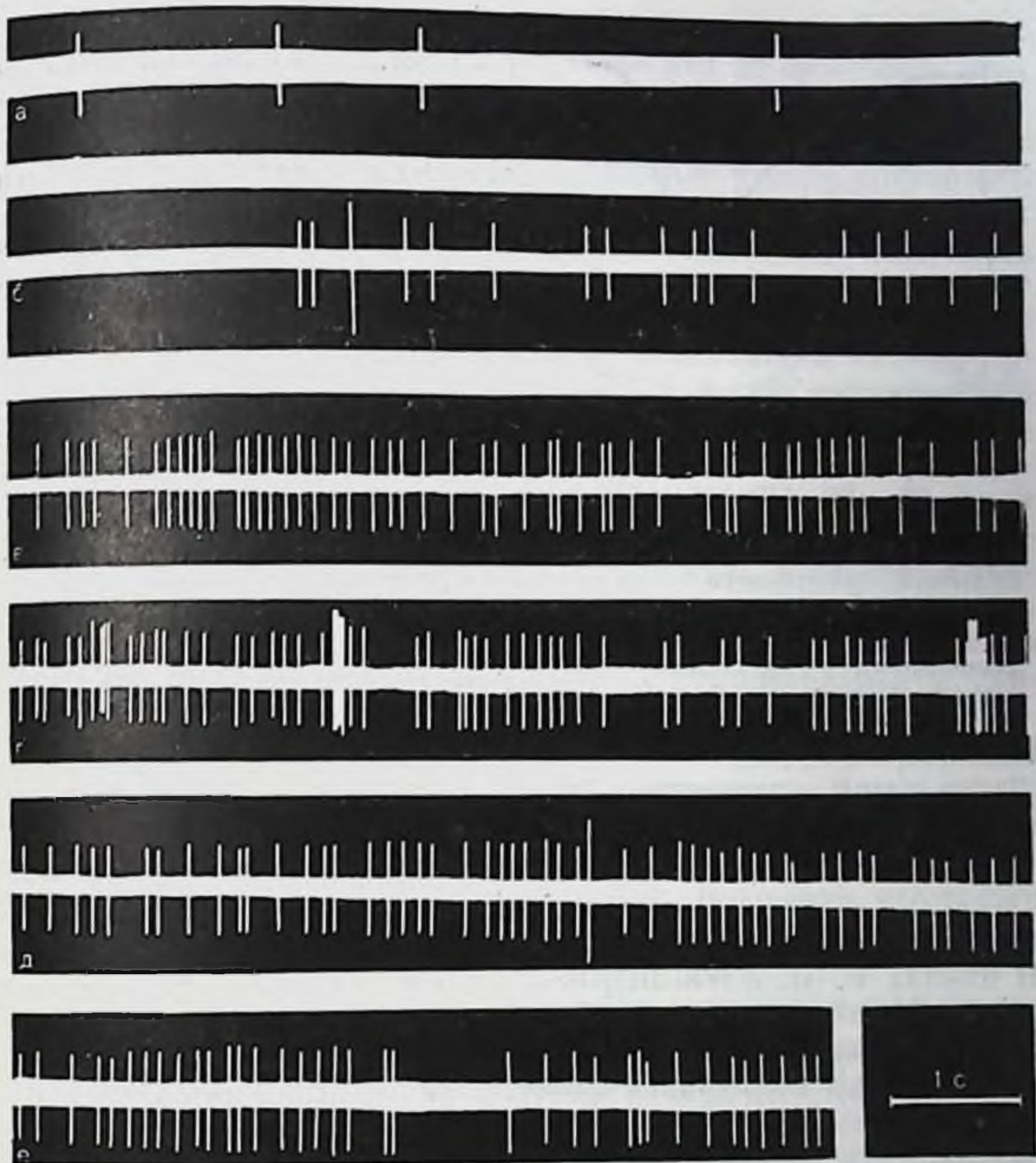


Рис. 32. Активация нейрона сенсомоторной области коры кролика при воздействии анодной поляризации на кору височной области больших полушарий.

Стрелка вверх — включение поляризующего тока, стрелка вниз — его выключение, сила тока 8 мкА; а — исходная активность, б, в, г, д — активность во время поляризации, е — то же по окончании поляризации.

свет (на 32%). Нарастало также и число бисенсорных клеток (на 29%). Из этих данных следует, что изменение функционального состояния коркового отдела активирующей системы мозга (височной области новой коры) путем его анодной поляризации отражается на функционировании первичных клеток в отдаленной от него сенсомоторной области, нейроны которой проявляют при этом признаки активации.

Если активирующие элементы височной области коры функционируют в единстве с подкорковыми нейронами, входящими в состав активирующей системы, то выключение ее из деятельно-



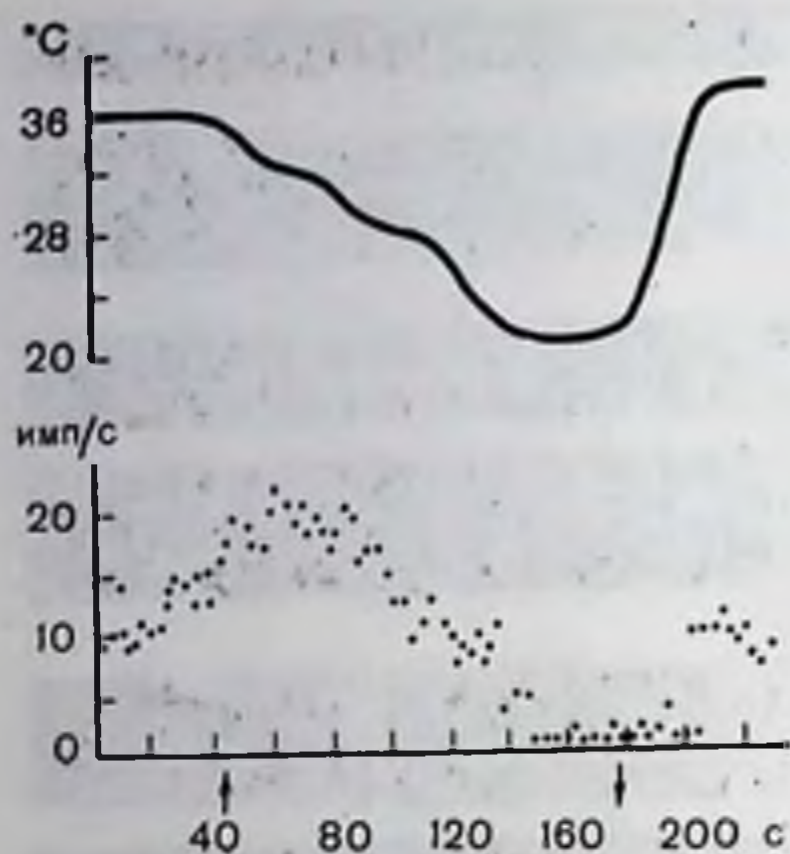


Рис. 33. Изменения частоты импульсной активности (точки) нейрона сетчатого образования среднего мозга в процессе функционального (холодового) выключения височной области коры кошки. Сплошная линия — изменение температуры.

По оси ординат — температура и импульсная активность, по оси абсцисс — время. Стрелки — начало и конец охлаждения.

сторон в пределах зон AI, AII, Ер и частично IT (см. рис. 8). В опытах И. И. Александровой и П. И. Байченко (1978) был изучен 21 нейрон сетчатого образования среднего мозга. При снижении температуры коры височной зоны до  $32-30^{\circ}\text{C}$  в 70% случаев наблюдали возрастание фоновой частоты импульсов. Отдельные нейроны в этот период охлаждения коры височных областей разряжались нередко в 5 раз чаще, чем до этого воздействия. Учитывая данные о раздражающем действии снижения температуры мозговой ткани до  $32-30^{\circ}\text{C}$  (см. главу 1), следует полагать, что при наличии тесных связей между височной зоной коры и сетчатым образованием среднего мозга повышенная активность нейронов, вызванная холодным раздражением одной структуры, приводит к усилению активности нейронов другой структуры. По мере снижения температуры охлаждаемой коры до  $24-20^{\circ}\text{C}$  (т. е. до уровня ее функционального выключения) импульсная активность нейронов сетчатого образования резко снижалась, вплоть до полного ее прекращения (рис. 33). Эти данные согласуются с результатами опытов по исследованию поведения, в которых при снижении температуры височной зоны коры до  $31-28^{\circ}\text{C}$  в поведении кошек наступало генерализованное возбуждение, а при снижении ее до  $22-20^{\circ}\text{C}$  проявлялось общее угнетение.

В опытах Ю. Н. Косюги (1976) была зарегистрирована ак-

сти должно отразиться на импульсации последних. Это и подтвердилось в специальных исследованиях нашей лаборатории. Изучение деятельности нейронов краинального (активирующего) отдела сетчатого образования ствола мозга во время функционального выключения височных зон новой коры показало, что функция большинства из них снижается также, как снижается импульсация нейронов височных областей новой коры при повреждении активирующих отделов ствола мозга.

Эксперименты проводили на кураризированных кошках с применением искусственного дыхания. Нейронную активность отводили внеклеточно стеклянными или вольфрамовыми электродами. Височные области выключали холодом с двух



тивность 68 нейронов сетчатого образования среднего мозга. Частотный анализ показал, что у 14 из них не изменялся уровень импульсной активности при функциональном выключении височных областей, у 54 нейронов — изменялся. Из них у 35 нейронов (65%) наблюдалось понижение уровня активности и у 19 (35%) его повышение. Зарегистрированное в этих опытах снижение спонтанной импульсной активности большинства нейронов переднего отдела сетчатого образования ствола во время выключения функции височных областей свидетельствует в пользу представления о нарушении целостности активирующей системы, которая включает в себя в качестве составляющих компонентов эти области коры.

Тот факт, что у некоторой части нейронов имело место повышение импульсной активности во время выключения височной области новой коры, можно объяснить тем, что в пределах височных областей находятся также и элементы, входящие в тормозную систему мозга. В свою очередь установлено, что в сенсомоторной зоне коры, которую следует относить к тормозной области новой коры, расположены активирующие элементы. Стимуляцией отдельных пунктов височной и сенсомоторной областей можно вызвать реакцию десинхронизации электрической активности мозга (Segundo J. et. al., 1965).

Таким образом, представленные выше факты демонстрируют относительное перекрытие элементов активирующей и тормозной систем на различных уровнях мозга. Возможно, что такого рода организация нейронов этих систем имеет значение для их целостного функционирования.

Итак, мы имеем основание считать, что височные области новой коры тесно связаны с другими активирующими структурами мозга. Так как выключения этих корковых областей и активирующих подкорковых образований вызывают сходные и поведенческие, и электроэнцефалографические эффекты, можно говорить о их принадлежности к единой активирующей системе. В пользу этого свидетельствуют изложенные выше данные, показывающие, что выключение височной области коры значительно отражается на деятельности расположенных ниже неспецифических структур. В результате нарушается деятельность активирующей системы как целого.

**Роль височного отдела новой коры в происхождении судорожной активности.** Как показали наши исследования, проведенные на кошках, обратимому выключению и последующему восстановлению функций отдельных структур новой коры в опытах с локальным охлаждением сопутствует стадия раздражения. Она имеет место как в процессе нарастающего охлаждения структуры, так и во время восстановления температуры вещества головного мозга до нормы, после прекращения холодового воздействия. Изменения поведения, характеризующие стадию раздражения, различны в зависимости от того, какая из



областей мозга охлаждается. Специальный интерес представляют поведенческие проявления раздражения холодом височной области новой коры. Было обнаружено, что в 30—40% случаев при понижении температуры всего на несколько градусов ниже нормы развиваются эпилептиформные состояния, нередко переходящие в эпилептический статус с последующей гибелью животного.

Выше было показано, что электрическая активность нейронов в охлаждаемой области новой коры сначала усиливается, достигая максимума при температуре 31—27°C. Только в процессе дальнейшего охлаждения мозга при снижении температуры до 22—20°C импульсная активность нейронов прекращается (см. рис. 5). Этой степени охлаждения соответствуют и характерные поведенческие проявления функционального выключения данной охлаждаемой области. По прекращении холодового воздействия, когда температура вещества мозга начинает повышаться, вновь проявляется нейрональная активность; при температуре коры 29—31°C она уже превышает исходный уровень, а затем снижается до нормы.

Сопоставляя динамику поведенческих и нейрональных сдвигов в процессе понижения, а затем повышения температуры височной области коры, мы выявили, помимо подавляющего эффекта, также и возбуждающий эффект охлаждения височного отдела новой коры. Он проявлялся только при определенной степени охлаждения, в довольно узких пределах.

Идентичные результаты получил W. Aday (1974) при локальном снижении температуры коры мозга на 4—6°. В этих условиях он регистрировал усиление импульсной активности нейронов и уменьшение числа «молчащих» клеток наряду с одновременным снижением мембранного потенциала. T. Fujii и соавт. (1974) также установили, что наиболее высокая постсинаптическая активность у млекопитающих развивается при температуре 32°C. Предполагается, что умеренное охлаждение способствует усилению системы калиево-натриевого насоса, тогда как более глубокое охлаждение прекращает даже пассивное прохождение натрия через клеточную мембрану (Mosly J. et al., 1972).

В свете представленных выше данных о сдвигах нейрональной активности в условиях снижения температуры коркового вещества можно понять поведенческие эффекты возбуждения, вызываемые при определенной степени охлаждения височных отделов новой коры. Исследование, проведенное нами (Белеков Н. Ю., Федотова Л. А., 1976), имело целью выявить значение височных областей новой коры в генезе эпилептиформных состояний. Как и в предыдущих, в этих экспериментах также применяли охлаждающие капсулы, которые контактировали с поверхностью височных полей — AI, AII, Ер и верхней части островково-височной области (см. рис. 9).



При пропускании охлаждающей жидкости через капсулы снижение температуры коры происходит быстрее, чем ее обратное согревание при возвращении к нормальному уровню после прекращения действия охлаждения. Поэтому период раздражающего действия холода в процессе выхода структуры из состояния выключения был более продолжительным. Судорожные припадки возникали при этом чаще и были более выраженными. Однако и в ходе охлаждения височных зон коры, прежде чем наступали признаки их функционального выключения при температуре  $28-26^{\circ}\text{C}$ , у животных наблюдалась стадия двигательного беспокойства с множественными вегетативными реакциями (расширение зрачка, нистагм, саливация, мочеиспускание и т. п.), что было типичным для эпилептиформных состояний. При этом на отдельных отведениях ЭЭГ отмечались признаки эпилептиформной активности.

В обратном процессе, т. е. при восстановлении температуры височных зон коры, на 14—18-й минуте от момента прекращения холодного воздействия, когда температура вещества мозга уже достигала  $33-35^{\circ}\text{C}$ , на ЭЭГ появлялись острые волны, комплексы пик — волна, высокоамплитудные волны с частотой 3 в 1 с, параксизмальная активность в виде следующих друг за другом комплексов пик — волна и высокоамплитудных колебаний с частотой 30—50 в 1 с. Единичные элементы патологической активности, как правило, не сопровождалось изменением поведения животных даже при наличии относительно интенсивной пароксизмальной активности в ограниченных участках мозга. Только в случаях генерализованных эпилептиформных проявлений на ЭЭГ наблюдалось развитие судорожного припадка (рис. 34).

Развитие большого судорожного припадка при выходе височных областей новой коры из состояния функционального выключения после прекращения холодного воздействия наблюдалось у 9 из 12 кошек. Динамика поведения всех подопытных животных при развитии припадка была в общих чертах сходной.

До тех пор пока эпилептиформные сдвиги регистрировались локально, например в пределах сетчатого образования или подбугорной области, животные сохраняли ориентацию во внешней среде, поведение их было адекватным обстановке. Развитию эпилептического припадка, как правило, предшествовало проявление признаков эпилептиформной активности в отведении от внутреннего коленчатого тела (рис. 35). Нарастание амплитуды и частоты пароксизмальной электрической активности во внутреннем коленчатом теле коррелировало с усилением настоящей активности животного. Кошки начинали угрожающе урчать, оглядываться назад, как бы фиксируя взор на каком-то объекте. Наряду с этим они переставали адекватно отвечать на воздействие внешних раздражителей. Когда эпилептиформная биоэлектрическая активность распространялась на другие струк-



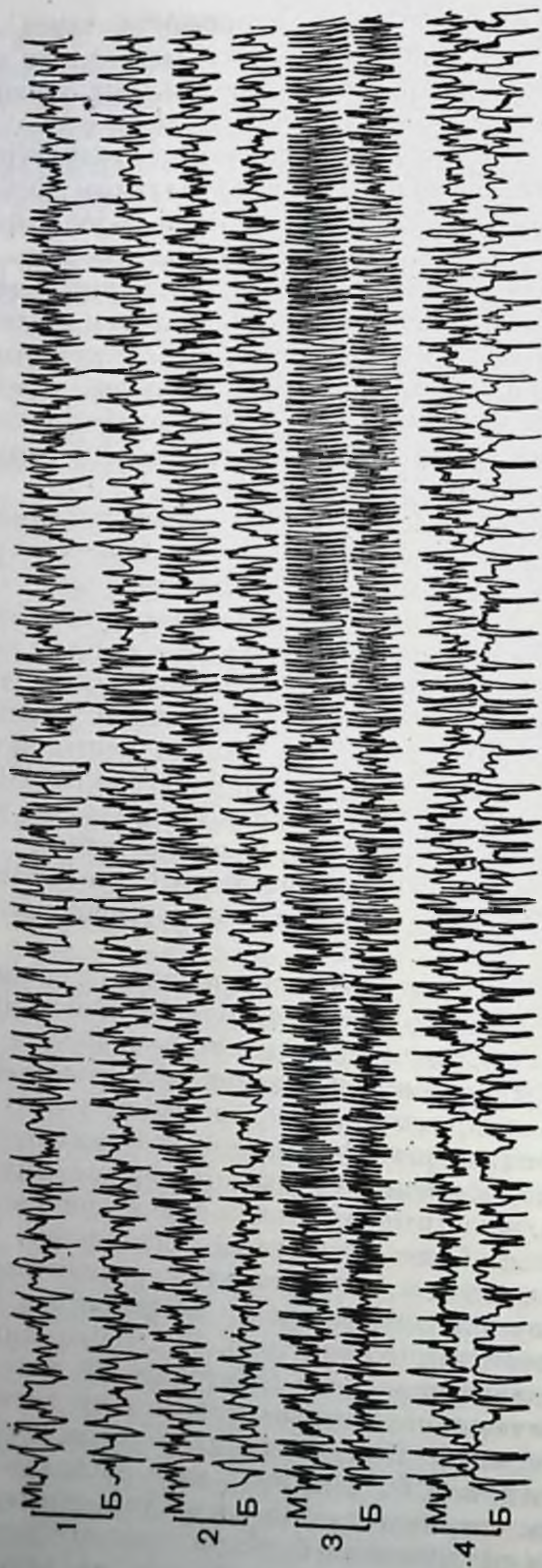


Рис. 34. Эпилептиформная генерализованная электрическая активность (ЭЭГ) в мозге кошки в период холодного раздражения височных областей коры, сопровождаемая судорожным припадком.  
1 — сенсомоторная область коры, 2 — височная область коры, 3 — внутреннее коленчатое тело, 4 — сетчатое образование среднего мозга (М — монополярное отведение, Б — биполярное отведение).



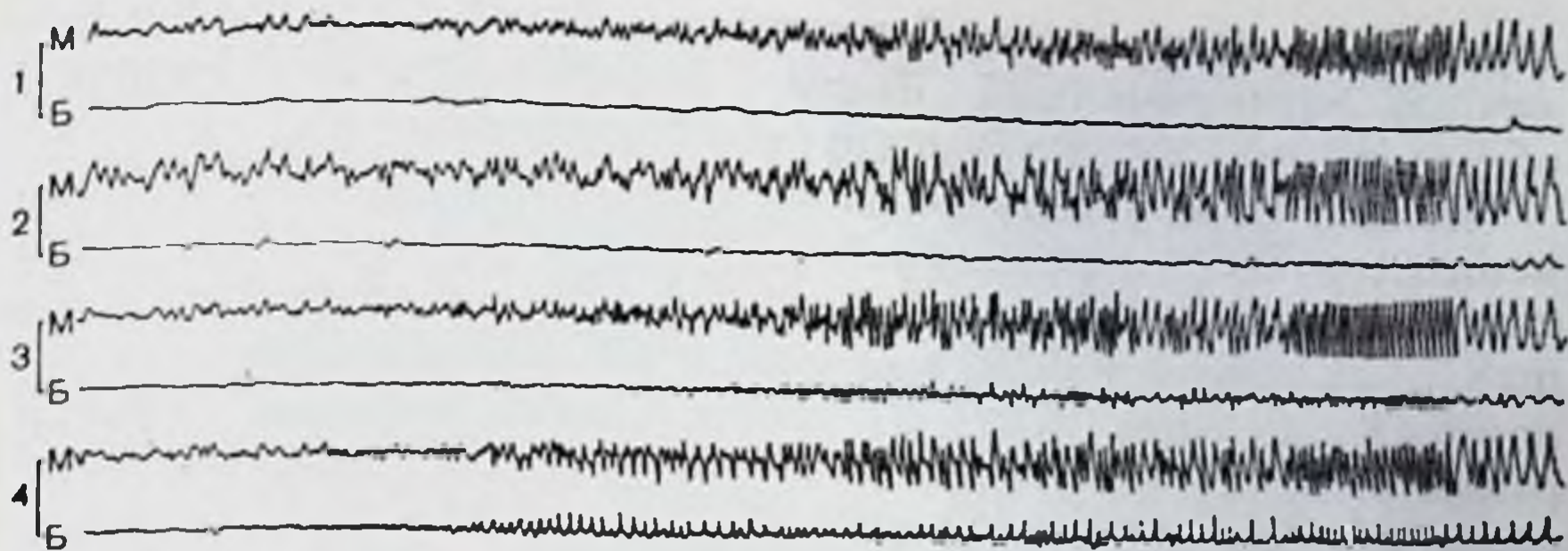


Рис. 35. Начало развития генерализованного судорожного припадка, вызываемого холодовым раздражением височной зоны коры. Первое появление эпилептиформной активности на ЭЭГ во внутреннем колечном теле.

1 — затылочная область, 2 — височная область коры, 3 — подбугорная область, 4 — внутреннее колечное тело. Остальные обозначения те же, что на рис. 34.

туры мозга, в том числе и на кору больших полушарий, животные полностью утрачивали ориентацию в окружающей обстановке и у них развивалось генерализованное судорожное состояние. Вышеописанные эксперименты показали, что в отличие от функционального выключения височных отделов новой коры, которое проявляется в общей инактивации поведения животных и подавлении электрической активности мозга, регистрируемой при множественных отведениях, холодное раздражение той же области коры вызывает прямо противоположный эффект, а именно — интенсивное генерализованное возбуждение.

В опытах на обезьянах J. Segundo и соавт. (1955) обнаружили, что электростимуляция височных областей новой коры приводит к появлению и поведенческих, и электрофизиологических признаков реакции пробуждения (arousal). Сопоставляя эти данные с полученными нами результатами, можно заключить, что даже более локальное раздражение височных областей новой коры, при котором в состояние возбуждения вовлекается значительно меньшее число нейронов, чем при холодных раздражениях всей площади новой коры, вызывает существенный сдвиг в состоянии общего уровня активации мозговой деятельности.

Именно в аспекте генерализованного повышения общего уровня активации мозга следует трактовать описанный выше эффект холодного раздражения коры височных областей. На фоне общего повышения уровня активации и происходит развитие судорожных состояний. Исходя из представления о височных областях новой коры как о структурах, входящих в состав активирующей системы мозга, регулирующей уровень бодрствования целого мозга, можно предполагать, что функциональное состояние этих структур играет существенную роль в происхождении эпилептиформных состояний независимо от то-



го, в какой области коры больших полушарий локализован первичный эпилептогенный фокус — в пределах самих височных областей новой коры или в других ее зонах.

Нельзя не обратить внимание на сходство наблюдаемых в наших опытах проявлений экспериментально вызванной эпилепсии у животных с височной эпилепсией у людей. Развитию больших припадков у кошек всегда предшествовали состояния, напоминающие ауру. Судя по выпадению реакции на внешние раздражители, животные теряли ориентацию в окружающей среде, у них регистрировались характерные вегетативные сдвиги и генерализованные судороги. На ЭЭГ различных структур мозга регистрировались все виды эпилептиформной активности — от единичных острых волн до пароксизмальной активности. Все это указывает на сходство патофизиологических механизмов тех явлений, которые мы вызывали в своих экспериментах, с патофизиологическими механизмами височной эпилепсии у человека.

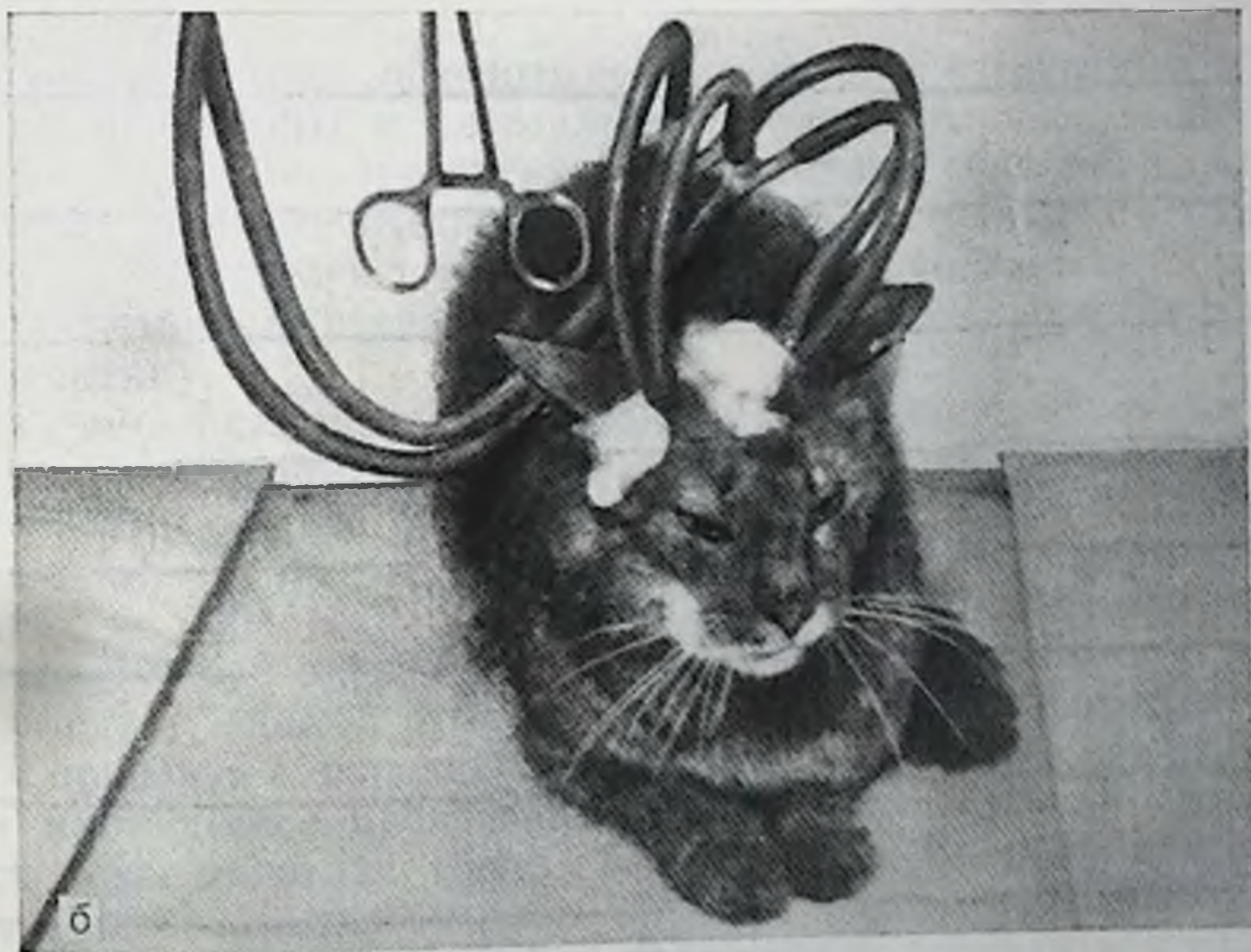
Характерно, что раздражающее действие холода на височные области коры прежде всего усиливало ориентировочно-оборонительное поведение, если таковое имело место у подопытных кошек. Согласно наблюдениям J. Van Buren и С. Ajmon-Marsan (1960), повышение уровня оборонительных мотиваций характерно для проявления височной эпилепсии у человека. В наших опытах эпилептический статус развивался не у всех животных, а чаще у тех, в поведении которых доминировали реакции страха.

Эпилептический статус, возникший вследствие холодового раздражения височных областей новой коры, купировался при снижении температуры этой области. Достаточно было перейти определенный температурный порог, как холод начинал инактивировать данную область. Животное быстро выходило из судорожного состояния (рис. 36). Повышение температуры коры височной области до уровня ее раздражения холодом после прекращения холодового выключения вновь вводило животное в судорожное состояние.

В серии экспериментов первичный эпилептогенный очаг создавали аппликацией стрихнина или пенициллина на супрасильвиеву извилину и наблюдали, будет ли купироваться эпилептическое состояние, вызванное раздражением этого пункта, при охлаждении височных областей новой коры до уровня их функционального выключения. Эффект, наблюдаемый у всех 6 кошек, использованных в данных опытах, оказался сходным. Судорожные явления с первичным эпилептогенным фокусом в супрасильвиевой извилине полностью купировались функциональным выключением височных зон новой коры (рис. 37).

В контрольных опытах эпилептогенный фокус создавали, как и в предыдущих опытах, паложением стрихнина или пенициллина на супрасильвиеву извилину, но производили холодо-





**Рис. 36.** Эффект функционального (холодового) выключения височных областей коры больших полушарий на течение эпилептического статуса, вызванного холодным раздражением. Судорожный приступ в исходном состоянии (а); прекращение приступа при функциональном выключении височных областей (б).



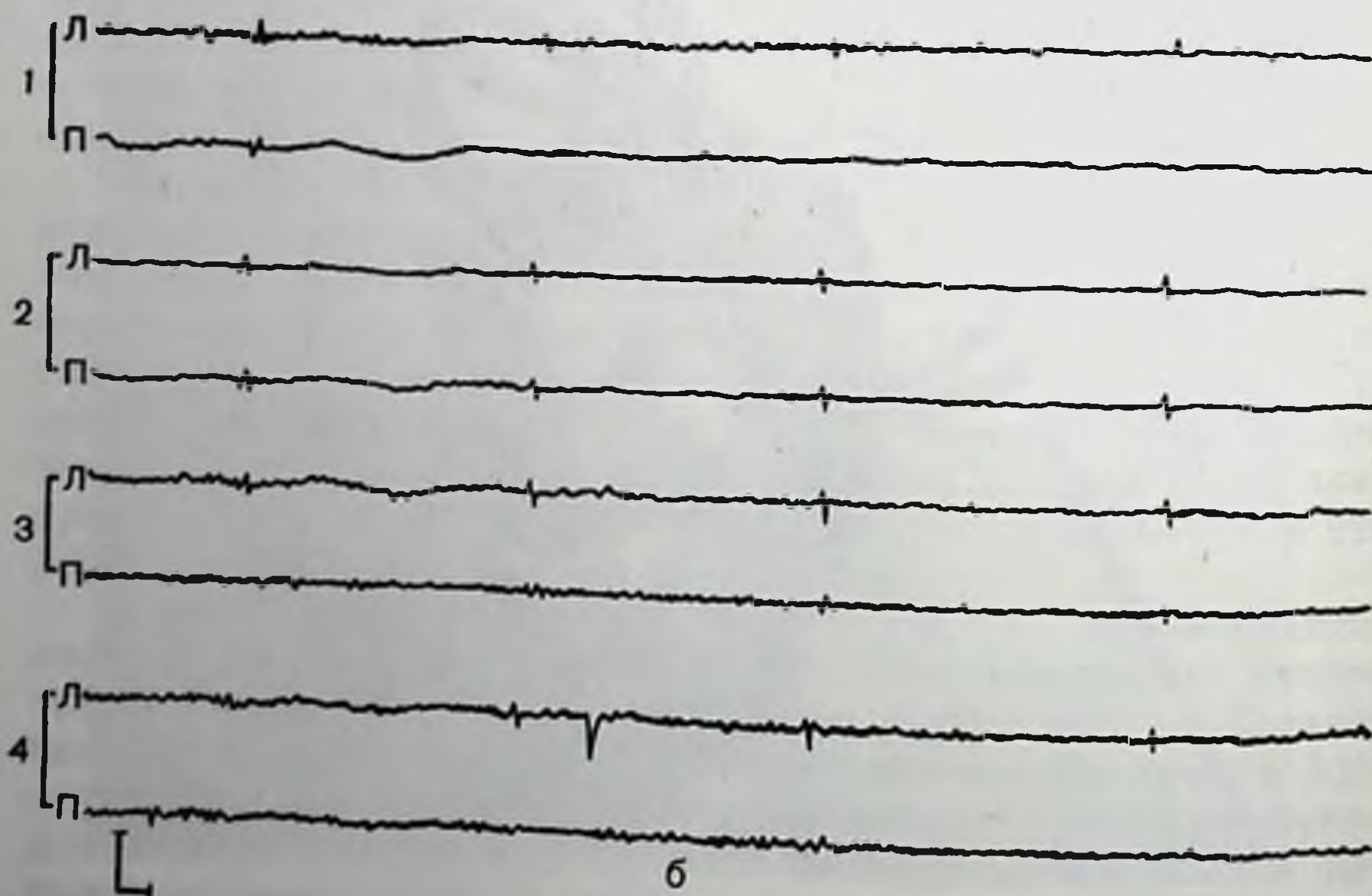
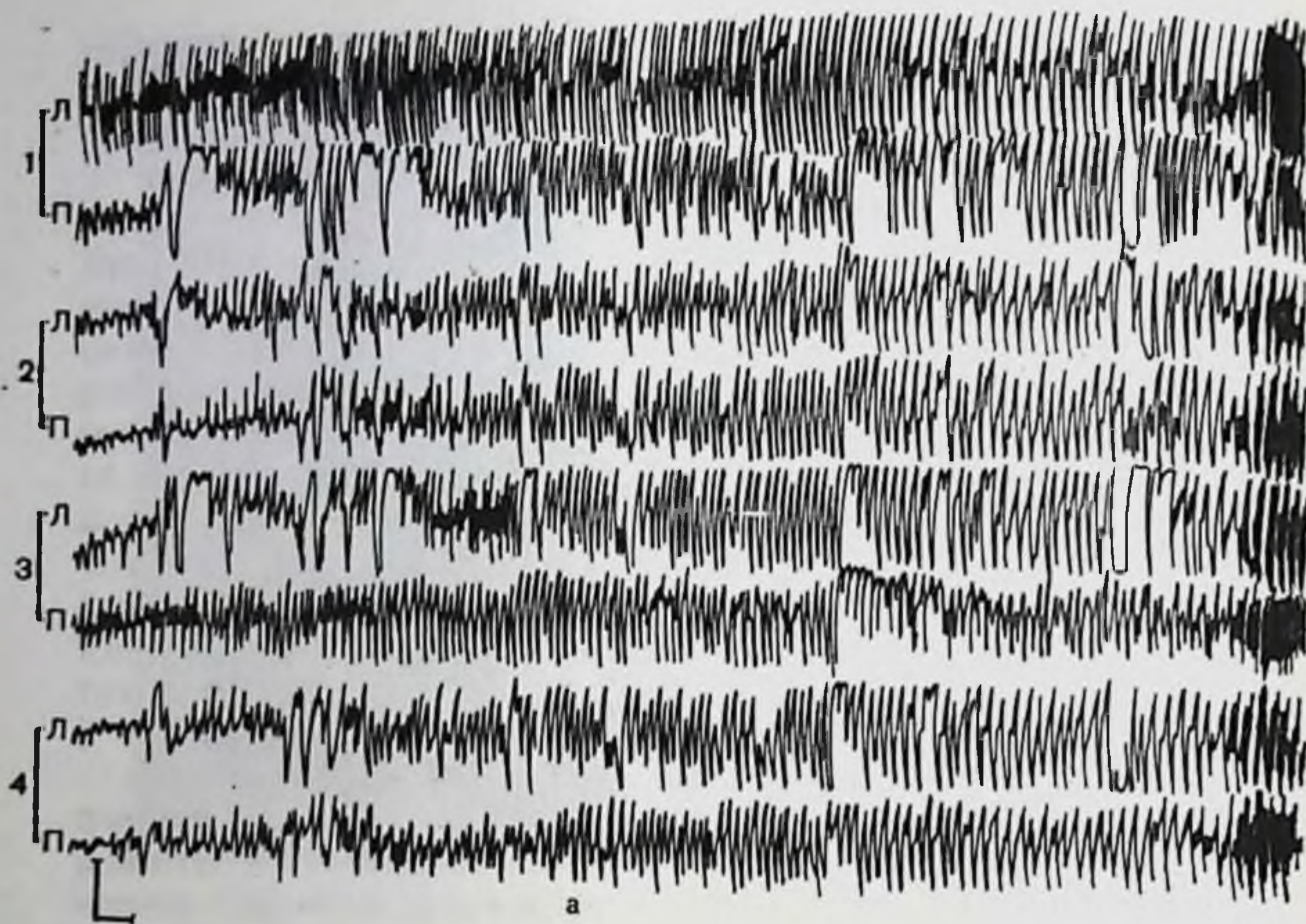
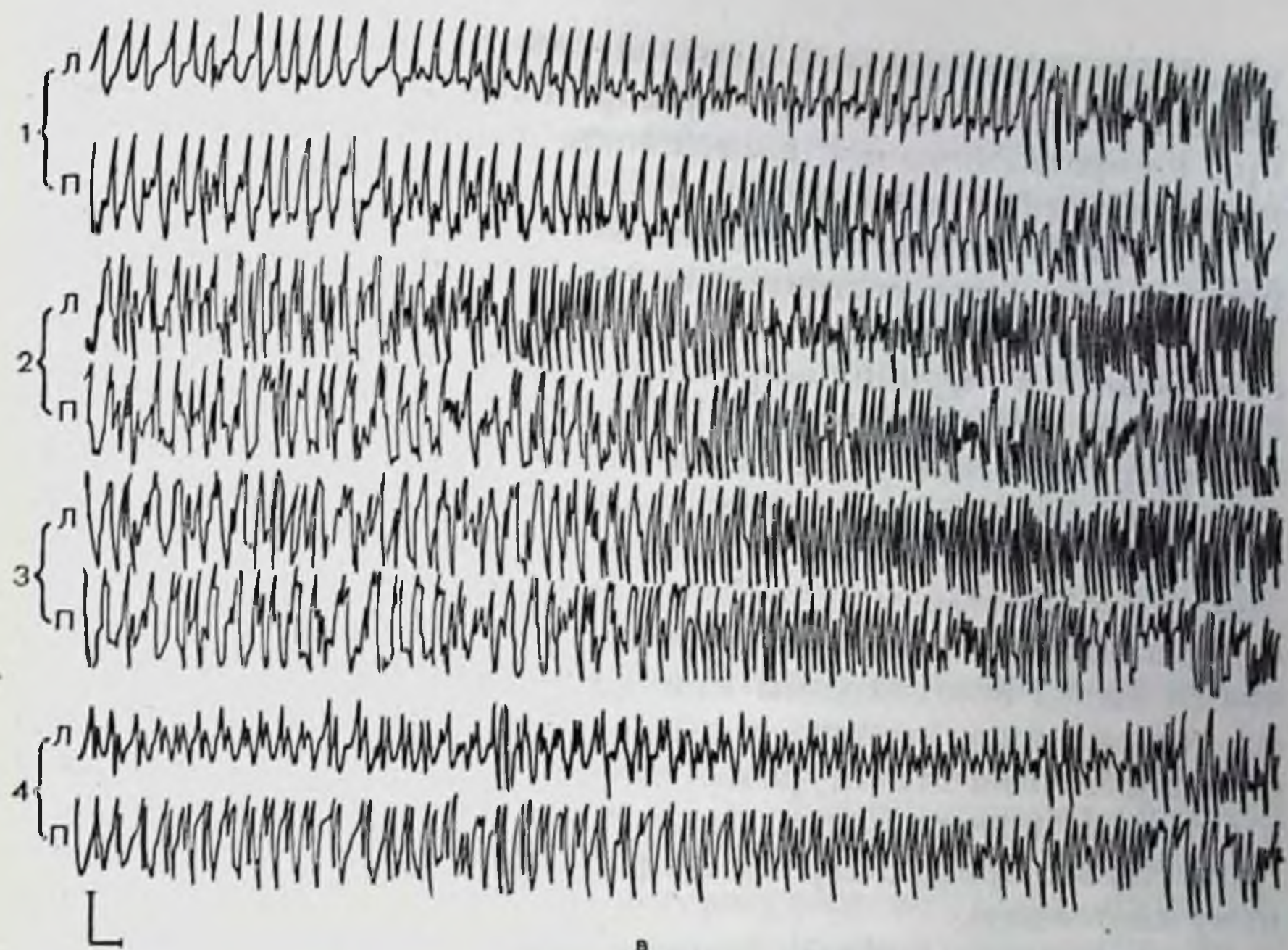


Рис. 37. Прекращение эпилептиформной электрической активности в мозге кошки, вызванной аппликацией стрихнина на среднюю височную (супрасильвису) извилину, холодным выключением височных областей.

а — исходная ЭЭГ; б — при выключении коры височной области; в — ЭЭГ после прекращения выключения этой области. Л — кора левого полушария, П — кора лобная области. Калибровка 100 мкВ, 1 с.





вое выключение не височных зон новой коры, а других ее областей — затылочных и фронтальных. Функциональное выключение этих областей при интактности височных областей коры не снимало ни поведенческого судорожного состояния, ни пароксизмальной биоэлектрической активности, вызванных локальной аппликацией стрихнина или пенициллина на супрасильвную извилину.

Таким образом, функциональное выключение височных областей новой коры всякий раз купирует эпилептический статус независимо от того, где локализуется первичный эпилептогенный очаг — в той же самой области охлаждаемой коры или в других ее областях. Функциональное выключение невисочных областей новой коры подобного эффекта не вызывает.

Следует, однако, отметить, что при повторении раздражающих процедур с охлаждением височных зон коры с каждым разом клиническое проявление судорожных состояний становилось менее тяжелым. Спустя 6—8 циклов с охлаждением и последующим восстановлением температуры височных областей судорожные приступы вообще переставали проявляться и поведение животных не отличалось от нормального. Поскольку повторные холодовые выключения височных зон коры снижают интенсивность каждого последующего припадка, вызываемого холодовым раздражением, имеется основание предполагать, что эффект раздражения от холодового воздействия как патологическое состояние мозга приводит к развитию своего рода реакции



избегания в центральной нервной системе. При этом интегративная деятельность мозга, самоорганизуясь, входит в режим, при котором снижается возможность возникновения новых генерализованных припадков.

Весьма вероятно, что ослабление, а затем и прекращение общего судорожного состояния путем чередования понижения и повышения температуры височных зон коры связано с перестройками в функционировании синаптического аппарата. G. Saelens и G. Schumann (1974) показали, что после многократных электростимуляций мозга, вызывающих шоковые состояния у мышей, в головном мозге происходит возрастание содержания ацетилхолина. При этом скорость синтеза ацетилхолина уменьшается прямо пропорционально увеличению его содержания. На этом основании авторы предполагают, что массовый выход ацетилхолина приводит к длительному возвратному торможению, которое вызывает уменьшение выделения его синаптическими структурами. Подобное торможение выделения в синапсах ацетилхолина могло иметь место и при повторных судорожных припадках, что и приводило животных к нормальному состоянию.

Согласно результатам наших опытов, генерализованный судорожный припадок вызвать невозможно при любой локализации и интенсивности первичного эпилептогенного фокуса, если эпилептогенный фактор действует на фоне функционального выключения височных областей новой коры. Холодовое выключение других областей (затылочной, сенсомоторной) не снимало эпилептиформного статуса. Эти результаты легко объяснить, исходя из приведенных выше данных, свидетельствующих о том, что инактивация височных отделов новой коры ведет к генерализованному подавлению активности мозга в целом. Это согласуется с нашим взглядом на височные области новой коры как структурное звено единой активирующей системы мозга.

Особый интерес представляют полученные данные о вовлечении активности внутренних коленчатых тел в генерацию судорожных состояний. Была отмечена строгая зависимость возникновения судорожных состояний от вовлечения в процесс внутренних коленчатых тел. Генерализованная эпилептиформная электрическая активность начиналась обычно с проявления ее во внутренних коленчатых телах, а в тех случаях, когда первые признаки обнаруживались в других структурах, общий припадок развивался только после того, как они возникали и во внутренних коленчатых телах. В соответствии с этой точкой зрения в литературе также высказываются мнения, что височные зоны коры и связанные с ними внутренние коленчатые тела, наряду со специфическими слуховыми функциями, участвуют в регуляции общего уровня мозгового тонуса (Семиохина А. Ф., 1968; Mysliveček J. и др., 1968).



О связи внутренних коленчатых тел с происхождением судорожных состояний свидетельствуют данные Н. В. Антаковой (1969), полученные в нашей лаборатории. Электролитическое разрушение каудального отдела внутренних коленчатых тел всегда приводило к развитию судорожных состояний на 3—4-й день после операции. В состоянии судорожного припадка погибали все подопытные животные. Известно, что мелкоклеточная часть внутреннего коленчатого тела относится к ядрам зрительного бугра, выполняющих слуховую функцию, что же касается крупноклеточной (каудальной) части этого тела, то до сих пор значение ее остается неясным. Поскольку В. И. Хоревинным (1978) обнаружен соматосенсорный вход в этот отдел коленчатых тел, можно предполагать, что коагуляция его приводит к раздражению питактных нейронов этого отдела, что и создает очаг для возникновения генерализованного судорожного припадка.

Таким образом, результаты проведенных исследований позволяют заключить, что эффект раздражения височных областей новой коры, проявляющийся в развитии стойких генерализованных судорожных состояний, опосредуется не только функциональными сдвигами в данной раздражаемой структуре, но и вовлечением тех образований мозга, которые составляют единую активирующую систему. Височные отделы новой коры следует рассматривать как звено этой системы.

### Лобные доли коры больших полушарий как отдел тормозной системы мозга

Многими исследованиями показано, что общее торможение мозговой деятельности можно вызвать стимуляцией целого ряда образований новой коры и подкорковых структур, а их функциональное или хирургическое выключение приводит к общему ее растормаживанию. К этим структурам относят: нижние отделы ствола мозга, сетчатое образование среднего мозга, медиальную группу ядер подбугорной области, передние ядра зрительного бугра, хвостатые ядра и др. Из корковых областей наибольшее отношение к общемозговому торможению имеют фронтальные, включающие в себя сенсомоторные и лобные (префронтальные) зоны. Все эти структуры содержат в себе элементы, которые, как можно полагать, включены в единую тормозную систему мозга.

Активация мозговой деятельности при обратимых выключениях и удалениях сенсомоторных областей коры. Как было показано в главе 3, характерной особенностью эффекта двухстороннего выключения сенсомоторных областей является возникновение резко выраженного возбуждения животных. Кошки непрерывно и быстро движутся по клетке, совершают нечто вроде прыжков, издавая при этом звуки. Из-за нарушения ло-



комоции они часто перемещаются ползком, цепляясь когтями за пол клетки, и поистине не удержимы в своей активности. Зрачки у них расширены, наблюдается сильная одышка, тахикардия и т. д. Спустя 5—10 мин от начала охлаждения животные несколько успокаиваются, но продолжают непрерывные передвижения по клетке. В связи со значительным возбуждением животных в состоянии выключения сенсомоторных областей у всех кошек наблюдалось возобновление проявления угашенных в нормальном состоянии ориентировочно-исследовательских реакций. Любой звук вызывал у животных резко выраженную реакцию в виде поворота головы, глаз в сторону раздражителя. Они неоднократно подходили к источнику раздражения, обнюхивая и облизывая его.

Выключение по отдельности соматосенсорных и моторных областей вызывало одну и ту же картину общего возбуждения. Отличия состояли лишь в интенсивности и продолжительности приступов возбуждения. При выключении всей сенсомоторной зоны коры возбуждение было наиболее выраженным и длительным. По прекращении холодового выключения сенсомоторных областей кошки быстро успокаивались, но вновь приходили в крайне выраженное возбужденное состояние при повторных выключениях. От опыта к опыту периоды возбуждения животных в этих условиях постепенно укорачивались и по истечении 4—5 экспериментов «неукротимого» возбуждения уже не возникало. Тем не менее нельзя было не отметить, что даже спустя 15—20 сеансов после выключения как всей сенсомоторной коры, так и отдельных ее зон возникает повышенное, по сравнению с нормой, общее возбуждение животных.

Описанный возбуждающий эффект функциональных выключений фронтальных областей коры больших полушарий согласуется со многими имеющимися в литературе описаниями последствий экстирпации этих областей у различных животных. Однако только обратимые выключения, в отличие от хирургических, дают возможность немедленно наблюдать результаты инактивации отдельных структур мозга. Вероятно, этим и определяется наличие в существующей литературе неоднородных данных. Тем не менее, как в наших опытах с функциональными (холодовыми) выключениями, так и в экспериментах других авторов, производивших экстирпации сенсомоторных областей, нельзя не увидеть значительного сходства возникающих при этом патологических явлений.

Характерный эффект, наблюдаемый в обоих вариантах выключений сенсомоторных областей у животных — гиперактивность и гиперреактивность, выражается в повышении локомоторной активности и усилении реакций (например, ориентировочных) на действие различных раздражителей. Эти явления отмечались у оперированных кошек, собак и обезьян. Характерно и то, что снижение интенсивности тормозных процессов в



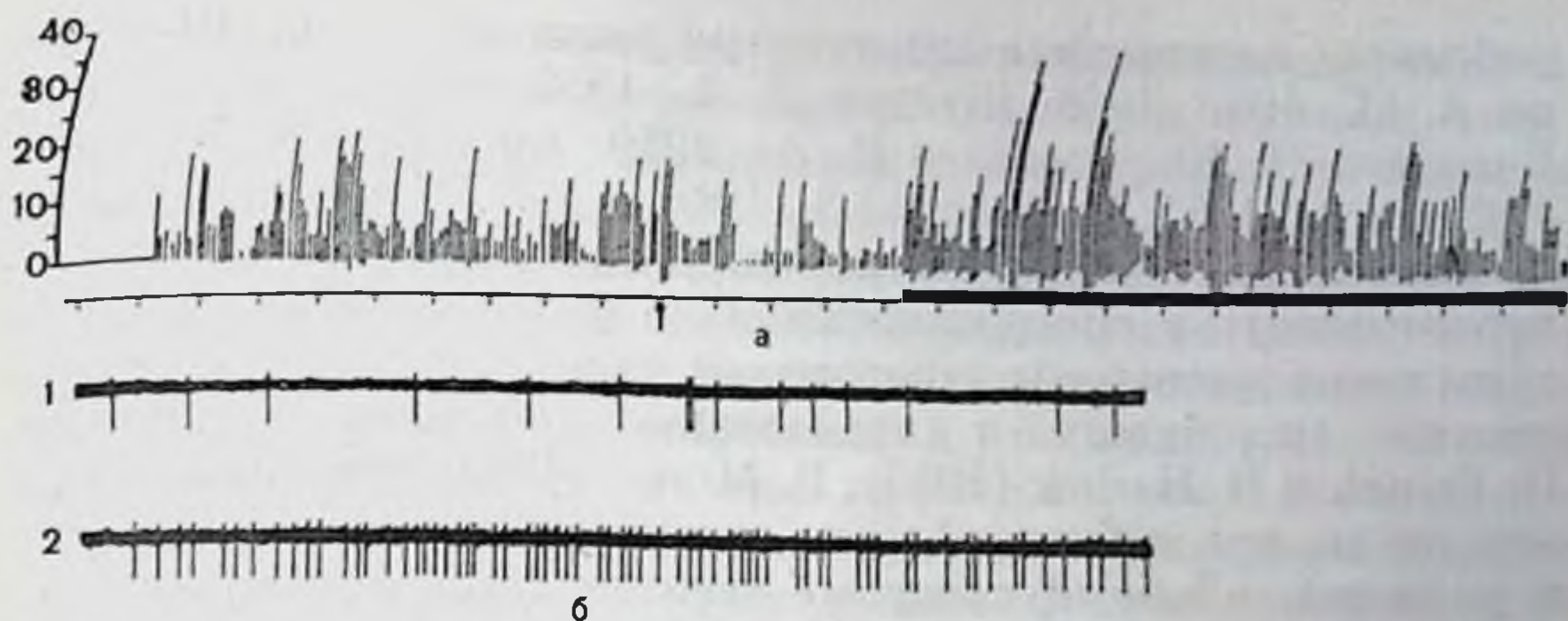


Рис. 38. Изменение импульсной активности нейрона головки хвостатого ядра при функциональном (холодовом) выключении сенсомоторной области коры у обездвиженной (диплации) кошки.

а — частота разрядов нейрона (имп/с), стрелка обозначает начало холодого воздействия, черная полоса — период выключения ( $22-20^{\circ}\text{C}$ ), отметка времени — 10 с; б — активность того же нейрона до (осциллограмма 1) и во время (осциллограмма 2) функционального выключения сенсомоторной зоны коры. Отметка времени — 50 мс.

мозге происходит при выключении сенсомоторных областей, лобных и орбитальных, т. е. всей передней части коры.

А. К. Агнаев в нашей лаборатории изучал влияние функционального (холодового) выключения коры сенсомоторной зоны у кошек на фоновую активность нейронов головки хвостатого ядра. Было обнаружено при этом, что 70% исследованных нейронов повышали свою импульсную активность в среднем в 2 раза, а некоторые клетки в 4 раза. Активирующий эффект охлаждения коры сенсомоторной области на нейроны хвостатого ядра развивался лишь по мере того, как температура коры снижалась до  $22-20^{\circ}\text{C}$ . При меньшей степени охлаждения сенсомоторной зоны проявлялся эффект ее раздражения, что приводило к угнетению активности нейронов хвостатого ядра. Динамика частоты импульсации нейрона хвостатого ядра в процессе охлаждения сенсомоторной зоны коры представлена на рис. 38. Эти данные согласуются с результатами наших уже изложенных здесь исследований, в которых было показано, что развитию холодого выключения предшествует стадия холодого раздражения.

Возникающие после выключений фронтальных областей коры гиперактивность и гиперреактивность не являются отражением специфических свойств этих областей коры больших полушарий, а представляют собой феномен общего снижения интенсивности тормозных функций головного мозга, в силу чего и начинают доминировать генерализованные возбудительные процессы. В пользу этого свидетельствуют наблюдения, показавшие, что в условиях выключения сенсомоторной зоны новой коры одновременно возникает растормаживание многих функций мозга: повышается пищевая возбудимость (гиперфагия), растормаживаются классические и инструментальные условные



рефлексы, нарушаются отсроченные реакции и т. д. (Шумилина А. И., 1949, 1966; Шустин Н. А., 1959; Батуев А. С., 1970; Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., 1970; Абакаров А. Т., 1973; Pribram K., 1955; Brutkowski S., 1966, и др.). Тот факт, что после разрушения лобных отделов коры полушарий возникает гиперактивность и гиперреактивность подкрепляется тем, что седативные препараты успокаивают таких животных и нормализуют способность к проявлению отсроченных реакций. G. French и H. Harlow (1955), R. Milner (1973) обратили внимание на то, что лобные области оказывают тормозные влияния и у людей. «Лобный синдром» характеризуется импульсивностью, раздражительностью, эйфорией и другими проявлениями растормаживания.

На основании результатов собственных исследований Е. А. Хомская (1972) заключила, что медиально-базальные отделы лобной зоны коры человека оказывают преимущественно активирующее воздействие на неспецифические структуры. Их выпадение приводит к угнетению ориентировочных реакций и снижению функционального состояния мозга. Может показаться, что этот вывод противоречит всему вышесказанному. Однако необходимо учитывать то, что наряду с общими для всего животного мира свойствами префронтальная область коры человека имеет и свою специфику. Так, по данным Е. А. Хомской, активация при участии медиально-базальной зоны коры осуществляется посредством речевой системы, которая имеется только у человека. Е. А. Хомская сделала вывод, что медиально-базальные отделы коры лобных долей человека представляют собой корковое звено неспецифической системы, участвующее в кортикофугальной регуляции функций. В этой трактовке нельзя не заметить противоречия. Если эти структуры коры являются «звеном» системы, то, следовательно, они входят в эту систему как равноправные компоненты. Если же они «участвуют» в регуляции ее функций, то их нельзя считать ее «звеном».

Итак, имеется достаточно оснований считать, что фронтальные области имеют непосредственное отношение к осуществлению неспецифических тормозных функций, распространяющихся на различные формы деятельности мозга. Многие авторы считают, что участие в тормозной неспецифической функции передних областей коры состоит в их регулирующем влиянии на различные нижележащие неспецифические образования. В результате удаления передних областей коры происходит высвобождение этих образований от сдерживающих воздействий коры, в результате стимуляции — наоборот, тормозной эффект их усиливается.

Эти представления могут казаться логически и экспериментально обоснованными, но вместе с тем они не согласуются с рядом других фактических данных, которые приводятся ниже.



Эти данные указывают на то, что лобные области коры больших полушарий входят в состав единой тормозной системы, охватывающей тормозные образования промежуточного мозга и ствола.

**Интегрированная деятельность тормозных структур.** Если систематизировать опубликованные различными авторами результаты экспериментов с повреждением и стимуляцией определенных подкорковых образований, то нельзя не отметить сходства возникающих при этом эффектов с теми, которые вызываются выключением или стимуляцией фронтальных областей коры. Выше были представлены факты, показывающие генерализованное возбуждение животных после выключения фронтальных областей коры и возникновение тормозных эффектов при их стимуляции. Но сходная картина обнаруживается и при разрушениях и стимуляциях хвостатых ядер. Растормаживающее действие при повреждениях хвостатых ядер, проявляющееся в различных поведенческих тестах, было показано Ц. А. Орджоникидзе (1963), А. С. Денисовой (1969), Е. А. Айрияни и О. А. Гаске (1972), R. Vogt и соавт. (1970). Наоборот, прямое раздражение хвостатых ядер вызывает у высших позвоночных торможение отдельных поведенческих актов, общее угнетение вплоть до развития сна (Кураев Г. А., 1967; Лагутина Н. И., 1968; Арушанян Э. Б., 1972; Rakic L., 1966). На основании опытов со стимуляциями и разрушениями различных отделов хвостатого ядра, скорлупы и бледного шара у собак Н. Ф. Суворов и соавт. (1970) также сделали заключение о существенном значении этих структур в проявлении явлений торможения в центральной нервной системе. Полученные ими морфологические данные свидетельствуют о наличии прямых связей полосатого тела с передними отделами коры больших полушарий. Согласно данным J. Delgado (1971), стимуляция хвостатого ядра вызывает у животных мгновенную потерю аппетита, ликвидацию любой степени агрессивного поведения, проявление страха и т. д. R. Hannon и A. Bader (1974) изучали общую двигательную активность у интактных крыс и крыс после разрушения мозга в области фронтального полюса коры и хвостатого ядра. Оказалось, что разрушения и хвостатых ядер, и фронтальной зоны коры приводят к одинаковому эффекту — повышению двигательной активности животных. Тормозной эффект стимуляции хвостатого ядра наблюдался и в клинической практике у человека (Van Buren J., 1963).

О том, что хвостатые ядра функционируют в тесной связи с фронтальной зоной коры, свидетельствуют данные, полученные путем выключения этой зоны методом распространяющейся депрессии. При этом было показано снижение биоэлектрической активности в краинальной части хвостатого ядра и повышение пороговой силы тока при его электростимуляции (Толкунов Б. Ф., и др., 1965; Giammanco J. et al., 1967), а так-



же полное исчезновение ответов нейронов хвостатого ядра на звуковые и световые стимулы в условиях обратимых выключений фронтальных областей коры (Encabo H. et al., 1961).

В тормозную систему входят структуры зрительного бугра. На это указывает целый ряд фактов. Повреждение передних ядер зрительного бугра у кроликов и собак приводит к резкому повышению их условнорефлективной активности (Сыренский В. И., 1970; Солдатов К. А., Магомедова М. Г., 1972). Разрушение центральных и особенно передних ядер зрительного бугра у человека также проявляется в повышении интенсивности положительных реакций как компонентов его высшей нервной деятельности (Gybels J., Martin G., 1970). Раздражение же передних ядер зрительного бугра, как раздражение хвостатых ядер и фронтальных отделов коры, сопровождается тормозными реакциями, подавлением моторной активности и условнорефлекторных ответов (Grastyán E. et al., 1967).

В опытах на крысах и кошках Н. Н. Олешко (1977) показал, что прямое раздражение электрическим током не только лобного полюса и хвостатого ядра, но и неспецифических ядер зрительного бугра сопровождается идентичным торможением натуральных и искусственных условных рефлексов. Раздражением этих же структур вызывается регистрируемая в коре и подкорковых образованиях генерализованная синхронизированная электрическая активность (веретена, реакция вовлечения), выражающая собой, как известно, тормозные процессы. И удаление фронтальных областей, и разрушение полосатого тела ведет к повышению двигательной активности животных, а также к ослаблению поведенческих и биоэлектрических тормозных ответов, вызываемых стимуляцией ядер зрительного бугра.

Можно говорить о включении в тормозную систему и некоторых структур подбугорной области. Стимуляция медиальных ядер этой области тормозит проявление целенаправленных двигательных актов животных (Endröczy E., 1968; Marquies D., Stein L., 1969). Разрушение же их превращает животное из спокойного в исключительно активное и агрессивное (Wheatley M., 1944). В свою очередь электростимуляция фронтальной области коры повышает порог пищевой реакции (Зилов В. Г., Рогачева С. К., 1975), вызываемой раздражением подбугорной области. В нашей лаборатории было показано, что удаление или функциональное (холодовое) выключение сенсомоторных зон коры проявляется в генерализованном возбуждении, растормаживании пищевого поиска и потребления пищи, а также в снижении порога ярости, вызываемой прямой стимуляцией подбугорной области (Ломарев М. П., 1978).

В сетчатом образовании ствола мозга выделена тормозная зона, занимающая нижние отделы продолговатого мозга и моста. На это указывали результаты экспериментов, продемонстрировавших возникновение реакции пробуждения и десинхро-



низации ритмов ЭЭГ при инактивации нижних отделов ствола барбитуратами, введенными в питающую эти отделы артерию (Magni F. et al., 1951). То, что тормозные влияния могут исходить из нижних отделов сетчатого образования, показано путем их электростимуляции. G. Moguzzi (1962) отметил, что при этом в коре появляются высокоамплитудные медленные колебания типа веретен. Морфологическими и электрофизиологическими исследованиями установлена тесная взаимосвязь фронтальной области новой коры с хвостатым ядром и с ядрами подбугорной области, сетчатым образованием среднего мозга и ствола (Артюхина Н. И. и др., 1963; Андрианов О. С., Меринг Т. А., 1968; Дуринян Р. А., 1975; Rinvic E., 1968, и др.).

Таким образом, многочисленными исследованиями показано, что на разных уровнях головного мозга находятся связанные между собой тормозные структуры. Выключение их из деятельности снимает тормозящие влияния, в результате чего повышается активность всей деятельности мозга. Стимуляция этих структур приводит, наоборот, к преобладанию торможения в центральной нервной системе. Вполне вероятно, что отдельные звенья тормозной системы играют особую роль в ее целостной деятельности. Однако, поскольку при разрушении или стимуляции любого звена этой системы в основном преобладают сходные, трудно отличимые эффекты как в поведении животных, так и в электрофизиологических показателях, следует думать, что модулирующие тормозные эффекты организуются системно, в единстве взаимодействия всех звеньев единого тормозного механизма. В объединение тормозных структур входят фронтальные области коры. С этой точки зрения и следует интерпретировать их неспецифическую функцию.

### **Общие черты организации активирующей и тормозной систем**

Благодаря усилиям многочисленных исследователей, контуры сложной организации как активирующей, так и тормозной систем вырисовываются довольно четко. Эти системы состоят из элементов, сосредоточенных в более или менее ограниченных подкорковых и корковых структурах. Но вместе с тем теперь уже не вызывает сомнения тот факт, что подобные элементы находятся и в пределах тех образований мозга, которые принято относить к специфическим.

Нейроны, типичные для сетчатого образования, обнаруживаются не только по электрофизиологическим, но и морфологическим показателям и в зрительных, и слуховых и в других «специфических» образованиях, расположенных выше промежуточного мозга, в том числе в коре больших полушарий. Е. Г. Школьник-Яррос (1965) отмечала сходство некоторых клеток млекопитающих с нейронами сетчатого образования



ствола и промежуточного мозга в затылочных зонах коры. С. Б. Дзугаева (1966) описала структуру ретикулярного типа в коре гиппокамповой извилины у обезьян.

G. Bishop (1962) выдвинул тезис, согласно которому в процессе эволюции из сравнительно неспециализированной ткани нейронной сердцевины мозга развивается серия уровней центральной регуляции бодрствования. Одним из этих уровней является сетчатое образование среднего мозга, но другие уровни с различными названиями обладают аналогичными свойствами и связями. G. Bishop обращает внимание на то, что на верхних уровнях коры, в пределах 0,5 мм, сосредоточены слои, которые, в отличие от более молодых специфических образований коры имеют связи с примитивными, более низко организованными, структурами. Активность этих слоев сходна по характеру с активностью определенных ядер зрительного бугра, и называет их «ретикулярными слоями коры мозга».

Тщательному рассмотрению этого вопроса были посвящены исследования сотрудников Института мозга АМН СССР. Т. А. Леонтович (1959) пришла к заключению, что сетчатое образование представлено в виде системы редковетвистых нейронов в зрительном бугре и полосатом теле. В зрительном бугре скопления этих клеток образуют обособленные структуры, принадлежащие к парафасцикулярному комплексу и ретикулярному ядру. Но, кроме того, клетки, характерные для сетчатого образования, рассеяны во всех ядрах специфического дорсального отдела зрительного бугра, а также среди клеток полосатого тела. Пользуясь выявленным различием ретикулярных и специфических нейронов как гистологическим критерием для отнесения тех или иных образований к специфической или неспецифической сетчатой системе, Г. П. Жукова и Т. А. Леонтович (1964) отнесли к последней, помимо «классического» сетчатого образования ствола, не только структуры зрительного бугра и полосатого тела, но и структуры коры больших полушарий. Ими установлено, что ретикулярные нейроны рассеяны преимущественно в пределах VI слоя коры. Имеющееся указание (Bishop G., 1962) на отношение к сетчатой системе поверхностных слоев коры авторы связывают с обнаруженным ими фактом, что ретикулярные клетки VI слоя могут посылать свои аксоны в верхние слои коры и участвовать в образовании их волокнистой структуры.

Г. П. Жукова и Т. А. Леонтович считают, что сетчатое образование тянется в виде центрально расположенного столба клеток через весь спинной мозг до коры больших полушарий включительно. Они отмечают, что во всех частях этого образования сохраняются принципиально общие черты структуры сетчатого образования, и полагают, что, помимо единой нейронной организации, все эти образования объединяются в целостную систему также с принципиально единым типом связей.



Функциональное значение так называемых ретикулярных нейронов, включенных в «нетипичные» для них структуры, кажется неясным. Однако можно полагать, что те эффекты неспецифической активации или торможения мозговой деятельности, которые обнаруживаются при стимуляциях самых различных корковых и подкорковых областей, обусловлены раздражением именно этих «вкрапленных» во все структуры мозга элементов. Нет оснований считать, что эти элементы изолированы в функциональном отношении от общей массы элементов активирующей и тормозной систем мозга. По-видимому, и они входят в состав их целостных организаций.

Объединение структур мозга в целостные системы обеспечивается обилием нервных связей между ними. Все более нарастающий поток информации, полученной гистологическими и биоэлектрическими методами, показывает наличие восходящих и нисходящих связей между всеми образованиями активирующей и тормозной систем. Если еще учесть, что по этим связям непрерывно циркулируют импульсы, то неизбежно заключение, что все структуры активирующей и тормозной систем работают в единстве, и изменение функции каждой из структур, входящих в систему, отражается на функции всей системы.

В механизме, объединяющем структуры мозга, в частности структуры активирующей и тормозной систем, существенным фактором является гуморальный.

Специфика синаптических медиаторных процессов определяет паттерн включения в деятельность нервных элементов той или иной системы. Однако рассмотрение этой принципиально важной и перспективной проблемы не входит в задачу данной книги.

В нейрофизиологии довольно широко разделяется точка зрения о том, что корковые области играют особую роль в запуске систем общемозгового возбуждения и торможения, что они подчиняют себе функцию нижележащих активирующих и тормозных структур. Однако то, что кора больших полушарий посылает импульсы к нижележащим неспецифическим структурам, не может еще служить аргументом в пользу того, что она занимает «экстрапозицию» относительно этих систем.

Стимуляцией корковых пунктов, действительно, можно вызвать генерализованную реакцию десинхронизации, блокаду или облегчение прохождения к коре различных афферентаций. Но и стимуляция нижележащих сетчатых структур приводит к такой же десинхронизации электрических ритмов, повышению или понижению восприятия корковыми клетками сенсорных импульсов, вызванных суммарных потенциалов и т. д. При изучении влияния прерывистого раздражения электрическим током у кошек сетчатого образования среднего мозга, латерально-заднего комплекса подушки и других подкорковых образований на возбудимость коры зрительной области. L. Chalupa и соавт.



(1973) показали, что вызванные потенциалы изменяются в соответствии с силой раздражения этих структур, степени анестезии, но не зависят от области, подвергавшейся стимуляции. По-видимому, в рамках активирующей и тормозной систем мозга невозможно четко подразделить ведущие и подчиненные части, высшие и низшие отделы. Все они функционируют в единой системе, части которой подчинены друг другу. Ведущее звено — фактор динамичный, и выделяется он на основе текущей саморегуляции.

Экспериментально выделены генерализованные эффекты активации коры путем прямого раздражения сетчатого образования ствола. Они осуществляются по путям, восходящим к коре. Сетчатое образование может активироваться также путем кортикофугального возбуждения с последующим диффузным распространением активации обратно на кору. Эти восходящие и нисходящие влияния воздействуют на части активирующей и тормозной систем. Именно они, по-видимому, объединяют их в единое целое. В коре больших полушарий имеются элементы, непосредственно относящиеся к активирующей и тормозной системам. Не правомерно поэтому утверждать существование коркового контроля неспецифических систем мозга (Дуринян Р. А., 1975, и др.). Принцип «контроля» в равной степени можно допустить со стороны стволового сетчатого образования, поскольку известно, что стимуляция последнего вызывает в коре больших полушарий определенные электрофизиологические феномены. Сложноорганизованные активирующая и тормозная системы (от нижних уровней мозга до коры больших полушарий), очевидно, только в своей целостности и взаимодействии способны контролировать уровень активации мозга.

П. К. Анохин (1968) писал, что активирующее действие сетчатого образования на кору может быть изменено самой корой в результате синтеза внешних и внутренних раздражителей, которые поступают по сенсорным путям. Подобное положение было бы справедливо, если принять, что активирующая система сконцентрирована только в подкорковых образованиях. Но если допустить, что элементы ее в тесной связи с нижележащими сетчатыми структурами находятся и в самой коре, то из этого следует сделать вывод, что динамика корковых процессов определяет степень активации всего мозга посредством воздействия на всю систему, в состав которой входят и корковые элементы.

Это подтверждается и клиническими наблюдениями. Л. М. Попова и соавт. (1975) изучали ЭЭГ мозга человека при поражении медиальных отделов сетчатого образования и ядер продолговатого мозга. Как визуальный, так и количественный анализ ЭЭГ не выявил существенных различий у больных с разной локализацией ишемических очагов в стволе головного мозга. Авторы полагают, что их данные дают основание для пересмотра существующих представлений о зависимости изменений пара-



метров ЭЭГ от локализации очагов поражения в сетчатом образовании ствола.

Из вышесказанного, конечно, не следует, что неспецифические активирующая и тормозная системы гомогенны в структурно-функциональном отношении. Иницирующие возбуждения могут возникать в их пределах то на верхних, то на нижних уровнях. Активация, возникающая у человека на речевой основе, скорее всего начинается с возбуждения коркового уровня неспецифической активирующей системы; активация, сопровождающая ориентировочные рефлексy — с возбуждения подкорковых уровней. Однако, поскольку все они функционируют в единстве, деятельность каждого отдела связана с другими. Таким образом, различные уровни мозга, как и различные структуры одного и того же уровня, не эквивалентны в своем функциональном значении. Кора больших полушарий как высшая структура мозга, играющая свою, во многих отношениях чрезвычайную, роль в приспособительных механизмах мозга, тем не менее никогда не функционирует независимо от нижележащих структур. Последнее, в свою очередь, в значительной степени определяют специфику корковых функций.

**Пластичность активирующих и тормозных структур.** При разрушении различных участков сетчатого образования — покрышки среднего мозга, задней части подбугорной области, центрального медиального и внутрипластинчатых (интраламинарных) ядер зрительного бугра, возникает весьма сходное по своим проявлениям угнетение деятельности мозга. Оно регистрируется как на ЭЭГ, так и по поведенческим сдвигам. Это свидетельствует о нарушении функции всей активирующей системы в случае повреждения любой ее части. Существенно еще и то, что наблюдаемые сдвиги преходящи (Lindsley D. et al., 1950; Knott J. et al., 1955; Lourie H. et al., 1960, и др.). Длительность изменений после операций зависит от объема и локализации поражений. Чтобы вызвать существенные и длительные последствия, повреждения должны быть весьма значительными. D. Lindsley и соавт. (1950) в экспериментах на кошках, а затем G. French и H. Magoun (1952) на обезьянах показали, что тяжелое коматозное состояние, продолжающееся длительное время (у обезьян до 20—30 дней), развивается только после разрушения покрышки среднего мозга в сочетании с повреждением задне-нижнего отдела зрительного бугра. Наши эксперименты как с экстирпацией, так и систематически повторяемыми функциональными (холодовыми) выключениями активирующих (височных) и тормозных (фронтальных) областей коры также выявили более или менее временное снижение или повышение общего уровня мозговой деятельности. Таким образом, в случаях прекращения функций любой части системы в пределах интактных структур происходит функциональная реорганизация вновь в целостную систему, что и обеспечивает более или



менее нормальное функционирование мозга. Очевидно, ни один из отделов активирующей и тормозной систем не является уникальным «центром» какой-то функциональной детали и может быть замещен элементами других отделов.

Весьма примечательно, что если обширные разрушения сетчатых структур производятся не одномоментно, а сериально (в несколько приемов), то при одинаковом в итоге объеме повреждения коматозные явления не развиваются (Adametz J., 1959). Это свидетельствует о том, что в интервалах между отдельными небольшими разрушениями сетчатого образования происходят какие-то перестройки компенсаторного характера, направленные на нормализацию функции поврежденной системы. Последняя как бы приобретает опыт реорганизации и последующие операции не вносят такой значительной дезинтеграции в систему, как при одномоментном массивном повреждении.

А. Н. Бакурадзе и Т. Л. Нанейшвили (1976) в хронических экспериментах на кошках показали проявление феномена десинхронизации на ЭЭГ после двухсторонней перерезки ствола мозга по передней границе верхних бугров четверохолмия. На этом основании они сделали вывод о существовании структуры, расположенной краинально от сетчатого образования среднего мозга, способной независимо от последней активировать новую кору. Однако подобная независимость генерации реакции «пробуждения» у таких животных проявлялась не вскоре после произведенной операции, а спустя 6—7 дней. Сначала у оперированных животных преобладала низкочастотная веретенообразная электрическая активность мозга, характерная для угнетенного его состояния. Только на 6-й день начинала проявляться диффузная активация новой коры. Эти данные свидетельствуют о том, что после разобщения каудальных и роstralных отделов активирующей системы функция ее нарушалась в целом. Впоследствии же структуры, расположенные выше перерезки, брали на себя самостоятельную роль активации структур коры больших полушарий.

Восстановление электрической активности новой коры происходит даже после изоляции ее от подкорковых образований (Беленков Н. Ю., Чирков В. Д., 1965). М. М. Хананашвили (1971) приводит данные, согласно которым вслед за пересечением всего лучистого венца, т. е. полного разобщения коры от подкорковых образований, электрическая активность резко угнетается, но через 8 ч она начинает восстанавливаться. При этом оказалось, что путем электростимуляции отдельных пунктов коры можно вызывать реакцию десинхронизации. Эта реакция связана, по-видимому, с наличием в составе коры неспецифических активирующих элементов. В норме они входят в единую активирующую систему, но при изоляции их от нижележащих неспецифических активирующих структур начинают функционировать и в отсутствии связей с ними.



## ОРГАНИЗАЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЦЕЛОСТНОСТИ МОЗГА В УСЛОВИЯХ ЕГО СТРУКТУРНОГО ДЕФИЦИТА (ПРОБЛЕМА ВОССТАНОВЛЕНИЯ)

Разрушение как специфических афферентных и эфферентных структур, так и неспецифических областей головного мозга обычно не приводит к полному, необратимому выпадению исследуемой функции. Экспериментальные и клинические факты свидетельствуют о том, что после любого повреждения центральной нервной системы, вызывающего то или иное нарушение поведения, следует восстановление первоначально утраченных функций. Это восстановление не всегда достигает исходного уровня, но во многих случаях бывает удивительно полным.

Из результатов исследований, выполненных методами разрушения и обратимого выключения различных образований мозга, рассмотренных в предыдущих разделах этой книги, следует вывод о том, что наряду с механизмами поддержания постоянства внутренней среды организм располагает механизмом надежности обеспечения его адекватного поведения во внешней среде при выключениях из функции отдельных мозговых структур.

Первичный эффект повреждения любого образования головного мозга определяется большей или меньшей дезинтеграцией всей его деятельности, причем это не столько эффект неспецифического воздействия нанесенной травмы, сколько экстренного выключения функции данной структуры из целостного мозга. Наши исследования показали, что функциональное (холодовое) выключение отдельных структур коры больших полушарий, при котором отсутствует травматический фактор, вызывает не меньшие последствия — в виде нарушения мозговой деятельности в целом, чем хирургические удаления тех же самых образований.

Повреждение какой-либо единичной структуры не ограничивается недостаточностью только одной функции. Одновременно наблюдаются и отклонения от нормы в осуществлении других функций мозга, поскольку любая данная структура полифунк-



циональна и, следовательно, участвует в реализации различных форм деятельности. По истечении некоторого срока после повреждения мозга происходит его функциональная реорганизация вновь в целостную систему (в пределах оставшегося интактным субстрата), о чем свидетельствует постепенная ликвидация нарушений поведения.

Для обозначения способности мозга к организации эффективных действий в условиях различного по объему и локализации структурного дефицита в литературе широко используют термин «компенсация». Но его происхождение и употребление в значительной мере связано с идеей о жестком распределении «центров» различных функций по различным, строго локализованным, образованиям мозга. В соответствии с этой идеей предполагают, что остающиеся интактными образования мозга в случае его локальных повреждений «берут на себя» функции выключенного из деятельности «центра». При использовании в таком смысле термина «компенсация» подразумевают подмену одного другим.

В таком понимании термин «компенсация» эквивалентен по смыслу понятию «викарирование».

Но приняв, что любая структура в принципе полифункциональна, из чего следует, что при ее разрушении изменяется не одна, а многие функции мозга, термин «компенсация» мы можем употреблять только с оговоркой, что мы не понимаем его в смысле «викарирования». В самом деле, поскольку с разрушением или с выключением какой-либо структуры мы не связываем разрушение «центра» какой-либо одной функции, а утверждаем, что дефицит нарушения является многосторонним, то компенсацию наблюдаемых нарушений мы характеризуем как восстановление многих утрачиваемых при разрушении мозга функций. В основе этого восстановления лежат процессы реорганизации. Принимая во внимание, что викарирование как феномен действительно встречается в жизнедеятельности организма, следует исключить возможность использования этого понятия для обозначения совершенно иного по содержанию процесса — реорганизации деятельности мозга вновь в целостную систему при его локальных повреждениях. Но поскольку термин «компенсация» широко применяется в литературе по нейрофизиологии и клиническим дисциплинам, мы будем его применять с оговоркой, что понимаем под ним восстановление утраченной функциональной целостности мозга на основе реорганизации его связей.

Подобная трактовка явлений компенсации заслуживает внимания не только со стороны теоретической неврологии, но и оперативной и стереотаксической нейрохирургии. Принцип целостности при восстановлении нарушенных функций головного мозга за последние годы получает все больше подтверждений на примере опыта лечения больных хирургическими приемами, а



также стимуляцией и электрокоагуляцией отдельных структур мозга (Смирнов В. М., 1977). От исходной позиции нейрохирурга относительно принципов организации и реорганизации деятельности мозга зависит в значительной степени метод и вероятностный прогноз его лечебных мероприятий.

Как ни сложна проблема восстановления функций при повреждении отдельных структур, приблизиться к ее разрешению можно, только опираясь на все расширяющиеся знания относительно нейрональной организации мозга, морфологических и функциональных связей как отдельных структур, так и отдельных клеток. Этому должно способствовать также знание структуры множественного представительства и множественного контроля, закономерностей развития мозга в филогенезе и особенно в онтогенезе и, конечно, знание потенциальных возможностей восстановления функций мозга после его локальных повреждений.

Прогресс в решении проблемы компенсации существенно зависит от теории целостной мозговой деятельности.

В свое время С. Monakow (1914) считал, что только остающиеся в отдаленные сроки после повреждения мозга симптомы могут быть приняты как очевидные показатели специфической локализации. Согласно его утверждению, все восстановление есть лишь восстановление от депрессии (дпнасихиза). К. Goldstein (1931) также ставил под сомнение вопрос о существовании истинной компенсации функций. Он писал, что истинное восстановление может иметь место только в тех случаях, когда восстанавливается анатомический субстрат, а поскольку этого нет, то большинство очевидных восстановлений представляет собой не более как приспособление, посредством которого организм «ухитряется» жить без функции, которая была утеряна.

В противоположность этим взглядам возникло мнение, что утраченные функции той или иной поврежденной структуры могут быть «взяты на себя» образованиями, которые ранее (в целом мозге) не имели отношения к этим функциям (Foester O., 1930; Bethe A., Fisher M., 1931). И. П. Павлов (1926), обсуждая факты восстановления первоначально нарушенных функций после удаления у собак различных частей коры больших полушарий, высказал гипотезу, согласно которой в коре больших полушарий существует ядро отдельного анализатора и его рассеянные элементы, расположенные на периферии ядра. После удаления ядра в действие вступают рассеянные элементы, в силу чего и происходит восстановление функции. Эта точка зрения согласуется с идеей о множественном представительстве, если ее интерпретировать так, что рассеянные в мозговой ткани представительства различных анализаторов функционируют и имеют значение не только при структурных повреждениях мозга, но и при его нормальной деятельности.



## Морфологические основы восстановления функций

Ряд аргументов говорит в пользу того, что после повреждения мозга компенсаторные явления могут осуществляться за счет связей, не существенных при нормальной деятельности. При утрате классических специфических центров и путей эти связи становятся основными при осуществлении первых процессов.

Прежде чем перейти к рассмотрению вопроса о функциональных перестройках, лежащих в основе реорганизации, необходимо коснуться не лишнего основания предположения о роли морфологических сдвигов, происходящих в поврежденном мозге, при восстановлении его функций. Предполагается, что все анатомические связи в мозге носят врожденный характер. Эти связи, соединяющие корковые и подкорковые структуры, несут строго определенные функции. Когда они повреждаются, поведенческие функции восстанавливаются за счет ранее не функционировавших связей.

Как известно, у взрослых животных регенерации нервных клеток не происходит, но изменения связей между клетками возможны.

Повреждая кору кролика, L. Kruger (1965) обнаружил, что хотя разрушенная им ткань и не восстанавливалась, но интактные клетки соседних областей посылали в нее волокна, что свидетельствует о способности отростков нейронов к росту. Материалы о ростках нейронов в центральной нервной системе были получены D. Goodman и J. Horel (1966). Они удаляли у взрослых крыс затылочную область коры и спустя 16 мес регистрировали претерминальные ростки (sprouting) в подкорковых структурах: наружном коленчатом теле и ядрах верхних бугров четверохолмия. Эти ядра, как показали R. Thompson и J. Rich (1963), являются критическими для восстановления различения яркости после удаления зрительной зоны коры. G. Raisman (1969) наблюдал миграцию аксонов у взрослых крыс от одной структуры к другой. На основании этих данных поставлено под сомнение постоянство нервных связей и подтверждена возможность структурной реорганизации. Таким образом, весьма вероятно, что обнаруживаемые ростки клеток после повреждения образований мозга могут служить для восстановления и совершенствования утрачиваемых функций.

Используя гистофлюоресцентную технику, R. Moog и соавт. (1971) изучали пластические изменения адренергической иннервации области перегородки у крыс после одностороннего повреждения бахромы гиппокампа. Вследствие этого устранялись холинергические проекции от гиппокампа на перегородку. В ядрах перегородки, ранее получавших холинергическую иннервацию, авторы обнаружили повышение адренергической иннервации. Этот процесс зависел от времени; прорастание



адренергических терминалей наблюдалось у животных не ранее, чем через 8 дней после перерезки. Число адренергических терминалей продолжало увеличиваться в течение 100 дней. Новые окончания были функционально активны, о чем свидетельствовало увеличение содержания норадреналина в ядрах перегородки. В норме в области перегородки имеется определенное соотношение между двумя системами иннервации, но после того, как одна система первичных окончаний выключается, интактные аксоны продолжают продуцировать терминали, которые распределяются на местах дегенерировавших терминалей. Авторы высказали предположение, что некоторые аксоны терминалей всегда находятся в процессе формирования и могут менять поля своего распределения, что регенераторное прорастание является одной из форм этого существующего и в норме процесса.

Таким образом, имеющаяся тенденция роста терминалей может быть не только основой для реорганизации синаптической архитектуры в условиях повреждения мозга, но и базой для пластических проявлений деятельности мозга в норме.

Интересно, что наблюдаемая в первый период после повреждения мозга дезорганизация его функций подтверждается и морфологическими исследованиями. Исследуя синаптические бляшки на поверхности мотонейронов спинного мозга, L. Illis (1964) установил, что в течение суток после перерезки задних корешков происходит обширная дезорганизация синаптических окончаний, в результате чего утрачивается нормальная мозаичность их распределения на этой поверхности. Через 15 дней окончания, которые относились к перерезанным волокнам, дегенерировали; остальные же окончания подвергались реорганизации, что проявлялось в частичном восстановлении исходной мозаичности. Таким образом, даже на спинальном уровне эффект повреждения обладает широким распространением, после чего происходит восстановление за счет перестройки интактных элементов.

На основании собственных исследований, а также данных R. Sperry (1965) и других авторов, R. Gaze (1970) пришел к выводу, что первичные входы в мозг и выходы из него возникают по генетически детерминированному плану, и после того, как стадия развития прошла, эти связи «фиксированы и незыблемы». Что же касается внутримозговых связей, то имеется достаточно оснований для того, чтобы считать, что они упорядочены не очень точно, обладают некоторой «случайностью», и что образование и сохранность связей зависят непосредственно от функции.

Таким образом, поскольку при повреждениях мозга может происходить регенерация клеточных отростков, нельзя отрицать того, что определенную роль в механизмах восстановления утрачиваемых функций играет образование новых связей между



нейронами. Непосредственной причиной целенаправленного их роста может являться химическое родство соединяющих элементов (Iehle H., 1963; Sperry R., 1965).

### **Функциональная реорганизация как механизм восстановления (компенсации) мозговой деятельности**

Восстановительные явления часто наступают в такие сроки, которые не сопоставимы с относительно продолжительными периодами роста аксонов и их терминалей. Поэтому хотя прорастание нервных волокон и образование новых терминалей — возможный вариант механизма восстановления деятельности мозга после его повреждений, функциональная его реорганизация, вероятно, имеет не менее существенное значение. В пользу этого говорит сходство процессов восстановления после хирургических повреждений участков мозга и при систематических их функциональных (холодовых) выключениях, при которых, по-видимому, исключается рост новых нервных связей.

Функция мозга определяется как фиксированными, специфическими связями, характерными для первичных входов в мозг и выходов из него, так и пластическими промежуточными звеньями нервных цепочек. Свойство последних, очевидно, служит основой реорганизации мозга в целях восстановления функций после его повреждений. Но, как полагает R. Sperry (1958), даже в достаточно сложной, морфологически жесткой цепи можно получить неограниченное число разных ответов на один и тот же стимул за счет простого сдвига в распределении центрального облегчения и торможения, путем открытия и закрытия отдельных связывающих путей.

Явления восстановления, которые здесь рассматриваются, в принципе отличаются от явлений компенсации функций периферических органов, рабочих аппаратов. Деятельность последних управляется центральными нервными механизмами. В самом деле, когда рассматриваются факты, полученные П. К. Анохиным (1935) с гетерогенными нервными анастомозами, Э. А. Асратяном (1953) — при ампутации конечностей у животных, внимание акцентируется на перестройке мозговых механизмов в связи с изменениями на периферии и с изменением поступления в центры афферентных импульсов. Другая категория компенсаций, не менее важная для теории мозговой деятельности и практической медицины, связана не с прекращением или изменением поступления в мозг информации от рабочих аппаратов, а с изменениями взаимоотношений внутри мозга. Стимулом для этих компенсаторных (восстановительных) перестроек является, очевидно, прекращение деятельности частей объединенной мозговой системы, отдельных ее афферентных, эфферентных и ассоциативных структур.



Одна из наиболее обоснованных гипотез компенсаций функций, наступающих после повреждений мозга, базируется на открытии W. Cannon и A. Rosenblueth (1949), показавших возникновение повышенной чувствительности в постсинаптических терминалях после перерезки нервных проводников. Авторы предположили, что бездеятельность синаптических связей и обусловленные ею изменения в обмене могут являться причиной их гиперчувствительности. Авторы высказали предположение, что восстановление, наблюдаемое после повреждений центральной нервной системы, происходит в результате «открытия» нервных путей, которые могли и не использоваться мозгом в нормальных условиях.

Согласно мнению А. Б. Когана (1964), восстановление функций при повреждении нервных связей происходит благодаря тому, что нервные процессы могут беспрепятственно распространяться по другим каналам, вследствие их «морфологической избыточности», дающей возможность вероятностного выбора при прохождении импульсации. Эта гипотеза исходит из представления о случайном характере нервных связей. В Burns (1969) объясняет устойчивость нормального поведения животных при корковых поражениях стохастическим характером нейронной активности, т. е. тем, что информация передается в мозг в виде слабого изменения вероятности разряда множества нервных клеток. По мнению автора, такая система передачи информации в нервной системе может быть эффективной только в том случае, если она будет избыточной, а важнейшим принципом корковой организации является дублирование деятельности нейронов. Таким образом сущность этой теории сводится к тому, что если имеется избыток нейронов, путей и связей с одинаковыми свойствами, по которым нервные процессы распространяются в случайном порядке, выключение части их не должно приводить к существенным нарушениям, так как они автоматически заменяются аналогичными нейронами.

Однако теория, базирующаяся на вероятностно-статистическом принципе деятельности отдельных нервных элементов и их избыточности, объясняет возможность только сохранения функций после повреждения мозга, но не дает ответа на вопросы, связанные с причиной временных нарушений функций после повреждений мозга и активным характером их восстановления в процессе деятельности. Избыточность, по-видимому, следует трактовать не как наличие «запасных» элементов мозга, а как наличие их активного множества. По-видимому, они всегда включены в системы, осуществляющие те или иные функции. Выключение элементов из функции приводит к нарушению системы и для восстановления целостности системы необходима реорганизация связей и функций сохранных элементов. Этим, очевидно, и обеспечивается пластичность и совершенство нервной деятельности (Беленков Н. Ю., 1973).



Восстановление двигательных функций после повреждений сенсомоторных областей коры больших полушарий. А. Т. Абакаров (1971, 1974) в нашей лаборатории изучал последствия двусторонних удалений у кошек сенсомоторных полей и последующее восстановление нарушенных функций. Из довольно сложного комплекса наблюдавшихся при этом расстройств в первую очередь выделяется дефицит двигательной сферы. После операции обнаружено снижение тонуса мышц, парезы, выпадение постановочных рефлексов и резкое нарушение локомоции (широко расставленные конечности, их распознавание, тыльное подворачивание лап, частые падения и т. п.).

В течение первых 1—3 нед происходило восстановление тонуса и исчезновение наиболее тяжелых локомоторных нарушений. В этот период начинали появляться постановочная и прыжковая реакции. Ранее всего обнаруживался визуальный постановочный рефлекс (4—8-й день), затем прыжковый и тактильный (5—16-й день) и позднее проприоцептивный (2-я—3-я недели и больше). Однако порог и скрытое время проявления этих рефлексов были заметно увеличены по сравнению с нормой. Гетерохронность появления отдельных рефлексоторных реакций в послеоперационном периоде следует поставить в зависимость от различного участия удаленной зоны в реализации каждой из них. Но во всех случаях спустя определенный период рефлексы позы и локомоторная функция у оперированных кошек восстанавливались до такой степени совершенства, что мало чем отличались от таковых у нормальных животных. В опытах с функциональными (холодовыми) выключениями сенсомоторных областей коры наблюдаемые в первые дни расстройства в моторной сфере спустя 6—7 экспериментов в значительной мере сглаживались (Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., 1972; Сосенков В. А., 1974). Отмечаемые при этом неkoordinированные движения передней лапой при добывании кусочков мяса из кормушки нормализовались несколько позднее.

Известно, что сенсомоторная область коры является источником основной массы прямых кортикоспинальных путей и не прямых экстрапирамидных связей со спинальными центрами. Остальные (немоторные) отделы коры, кроме прямых связей со спинным мозгом, имеют фугальные связи со множеством подкорковых и стволовых структур и, таким образом, очевидно, также могут участвовать в управлении сегментарными механизмами. Обилие путей коркового контроля двигательных функций, вероятно, и является главной предпосылкой восстановления нарушений, вызываемых удалением сенсомоторных областей. Можно допустить, что в отсутствие сенсомоторной зоны коры, т. е. после хирургического или функционального выключения части кортикофугальной системы регуляции движений, происходит перестройка деятельности в основном экстрапира-



мидных, эфферентных комплексов, направленная на возрастание роли интактных («немоторных») корковых полей.

С целью изучения этого вопроса мы (Беленков Н. Ю., Абакаров А. Т., 1973; Абакаров А. Т., 1974) исследовали электрофизиологические корреляты реорганизации моторной системы у кошек, лишенных сенсомоторной зоны коры. Для решения поставленной задачи был использован метод регистрации потенциалов дорсальной поверхности спинного мозга в ответ на стимуляцию различных точек «немоторных» полей коры больших полушарий. Для раздражения коры использовали коаксиальный электрод, обеспечивающий максимальное экстраполярное распространение раздражающего тока. Данный метод имеет некоторые преимущества по сравнению с регистрацией двигательных ответов от мышц, нервов и потенциалов передних корешков.

Потенциалы поверхности спинного мозга, согласно данным П. Г. Костюка (1959), являются результатом распространения токов по объемному проводнику. Анализируя потенциал дорсальной поверхности, возникающий при раздражении мышечных афферентных нервов, автор пришел к заключению, что вначале участок возбуждения (деполяризации) локализуется в дорсальной части мозга — в соме сегментарных промежуточных нейронов, что приводит к появлению отрицательного потенциала на дорсальной поверхности и положительного — на вентральной. Далее возбуждение перемещается на вентральную сторону (окончание аксонов), вызывая тем самым изменение направления электрического поля на противоположный знак. Таким образом, регистрация потенциалов дорсальной поверхности дает определенное представление о месте возникновения очага возбуждения в спинальных сегментах и его распространении. Кроме того, этот метод позволяет определить точное время прихода афферентного или надсегментарного сигнала в обследуемую зону спинного мозга.

Поскольку исследования, посвященные изучению потенциалов дорсальной поверхности спинного мозга, касались в основном лишь реакций, возникающих при раздражении афферентных источников (Костюк П. Г., 1959, 1964; Оганесян А. А., 1970), А. Т. Абакаровым было проведено предварительное исследование в виде регистрации потенциалов дорсальной поверхности спинного мозга на прямую стимуляцию электрическим током различных точек лобной коры у интактных кошек.

Эксперименты, поставленные на интактных кошках, показали, что в условиях этиминал-натриевого наркоза (40—50 мг/кг) потенциалы дорсальной поверхности (на уровне  $S_6$ ) возникают лишь при раздражении ограниченной зоны коры, которая то-пографически совпадает с сенсомоторной областью. Ответы начинались с коротколатентного (1,5—2 мс) отрицательного



отклонения амплитуды до 30—40 мкВ длительностью 20—23 мс, переходившего в медленное положительное колебание (амплитуда до 50—60 мкВ, длительность 33—42 мс). В опытах с регистрацией от поясничных сегментов спинного мозга максимальные электрические потенциалы возникали при раздражении медиальных участков задней сигмовидной извилины. Латентный период был больше, чем на уровне шейных сегментов. Известно, что в этой области у кошек берет начало большинство пирамидных волокон поясничных спинальных сегментов. Вообще же потенциалы в шейных и поясничных отделах спинного мозга возникали в ответ на раздражение всей сенсомоторной области коры. Это говорит о широкой конвергенции пирамидных влияний на одни и те же спинальные сегменты и объясняет явление быстрой и более полной компенсации двигательных нарушений в случаях неполного повреждения сенсомоторных областей.

Полученный материал дает основание связывать потенциалы дорсальной поверхности, отводимые в условиях глубокого этиминал-натриевого наркоза, с кортикофугальными импульсами, распространяющимися в спинальные сегменты исключительно по пирамидному тракту. Об этом свидетельствует топография корковых пунктов, стимуляция которых вызывает электрические реакции в спинном мозге, а также конфигурация ответов, которые начинались с коротколатентного негативного отклонения.

Ответы, возникающие при стимуляции сенсомоторной зоны коры у ненаркотизированных, обездвиженных листеноном животных, имели характерные особенности. Так, при стимуляции задней сигмовидной извилины выявлялся позитивный зубец, который начинался после коротколатентного отрицательного колебания, и как бы «прерывал» его. При стимуляции же крестовидной и эктосильвневой извилины потенциал начинался с быстрого позитивного отклонения (скрытое время 2,5—3 мс) с последующей отрицательной волной. Амплитуда этого позитивного колебания достигала максимальной величины при раздражении передней части эктосильвневой извилины (70—100 мкВ). Медиальные отделы передней части сигмовидной и эктосильвневой извилины, согласно морфологическим и электрофизиологическим данным, тесно связаны с ретикуло-стволовыми экстрапирамидными структурами (Благодатова Е. Т. и др., 1965; Ермолаева В. Ю., 1968; Дуринян Р. А., Рабин А. Г., 1968; Magni F., Willis W., 1964). Следовательно, позитивный компонент следует связывать с импульсами, поступающими в спинной мозг по экстрапирамидным нисходящим путям. Как известно, экстрапирамидные пути оканчиваются главным образом в вентральных пластинках серого вещества, поэтому возникновение здесь очага возбуждения должно приводить к появлению позитивного компонента на поверхности спинного мозга. Об экстра-



пирамидном происхождении указанного компонента свидетельствует и большая чувствительность его к этаминал-натрию.

В опытах на кураризированных животных нами показано, что электрические реакции спинальных сегментов можно зарегистрировать при стимуляции пунктов не только сенсомоторной, но и теменно-затылочных и височных областей коры. Потенциалы, возникавшие на уровне  $S_6$  от «немоторных» полей, начинались с позитивного отклонения (скрытое время 4—6 мс), сменявшегося медленной отрицательной волной. Амплитуда реакции в целом была незначительной; наибольшей величины она достигала при раздражении средней части латеральной, а также средней и задней частей супрасильвиевой извилины.

Ответы, возникавшие на раздражение теменно-затылочных и височных областей, не зависели от распространения тока или возбуждения на сенсомоторную зону коры, так как они заметно не изменялись после удаления сенсомоторных полей и исчезали лишь после подсечения белого вещества под раздражаемым пунктом коры. Введение этаминал-натрия (15—20 мг/кг) вызывало их угнетение, а хлоралозы (50—70 мг/кг), напротив, приводило к увеличению амплитуды колебаний.

Таким образом, потенциалы, отводимые от поверхности спинальных сегментов у ненаркотизированных животных, при стимуляции «немоторных» областей имеют экстрапирамидное происхождение и, по-видимому, связаны с проведением импульсов по путям, проходящим через покрывку сетчатого образования среднего мозга и, возможно, красное ядро. Наличие соответствующих кортикофугальных проекций было установлено как морфологическими исследованиями, так и некоторыми электрофизиологическими работами (Коновалов В. Н., 1971; Ascher Ph. et al., 1963, и др.).

В последующих экспериментах изучались электрические реакции спинного мозга при стимуляции различных пунктов лобной коры у кошек, лишенных сенсомоторных зон. Оказалось, что в ближайшие  $1\frac{1}{2}$ —2 ч после билатеральных экстирпаций сенсомоторной коры ответы на повторные раздражения теменно-затылочных и височных областей существенно не изменяются.

Другую серию опытов проводили через  $1\frac{1}{2}$ —2 и более нед после операции, когда у кошек, по результатам наблюдений за поведением, исчезали многие первоначальные расстройства двигательной функции. В этих экспериментах у кураризированных животных были обнаружены достоверные сдвиги параметров потенциалов дорсальной поверхности спинного мозга и расширение по сравнению с нормой (см. рис. 29) площади коры, с которой вызывались эти потенциалы. Уменьшался латентный период ответов на стимуляцию теменно-затылочных отделов коры, возрастала амплитуда обеих фаз потенциала, увеличивалась длительность и усложнялась конфигурация негативной



волны ответа (рис. 39). В целом эти реакции сохраняли экстра-пирамидальный характер. Стимуляция сохранных отделов коры в условиях этаминал-натриевого наркоза была неэффективна, как и в опытах на интактных животных при раздражении тех же корковых пунктов.

Описанные выше функциональные сдвиги в эфферентных комплексах мозга животных с удаленными сенсомоторными зонами выявлялись в период прогрессивного восстановления двигательных функций. Это дает основание предполагать, что изменения параметров электрических реакций спинного мозга отражают компенсаторную перестройку взаимоотношений между подкорково-спинальными структурами и сохранными отделами новой коры, роль которых в регуляции моторики, очевидно, возрастала.

При объяснении механизма восстановления двигательной деятельности животных после удаления у них сенсомоторных областей и коррелирующих с этим изменением биоэлектрических ответов спинного мозга на стимуляцию «немоторных» областей коры мы исходим из того, что данная экстирпация вызывает частичную денервацию подкорковых, включенных в экстрапирамидную систему, и спинальных структур, которая приводит к повышению их чувствительности, вследствие чего нарастает функциональное значение импульсов, поступающих по сохранным волокнам.

Как было отмечено выше, W. Cannon и A. Rosenblueth (1949, 1951), изучая чувствительность различных возбудимых структур после повреждения направляющихся к ним первых волокон, обнаружили сенсбилизацию денервированных образований к химическим передатчикам возбуждения. Показано, в частности, что при половинной или полной перерезке спинного мозга, а также после удаления различных участков головного мозга увеличивается чувствительность спинальных структур к ацетилхолину. На этом основании ими был сделан вывод, что дегенерация части или всех волокон, по которым в норме поступают импульсы к нервным клеткам, вызывает повышение чувствительности последних к действию медиаторов.

В электрофизиологических экспериментах установлено, что возбудимость мотонейронов дистального отрезка спинного мозга через 2—3 нед после его перерезки значительно выше, чем непосредственно после операции (Austin G., Sato M., 1962). В результате перерезки спинного мозга повышается чувствительность не только мотонейронов, но и вставочных клеток (Kosak W., Westerman R., 1966). В других исследованиях была показана сенсбилизация деафферентированных спинальных мотонейронов к влияниям со стороны двигательной зоны коры и пирамидного тракта (Вебер Н. В., 1966; Дроздова В. Н., 1968; Ренина З. А. и др., 1969; Teasdall R., Stavaky G., 1963). По предположению П. Г. Костюка (1962), состояние повышен-



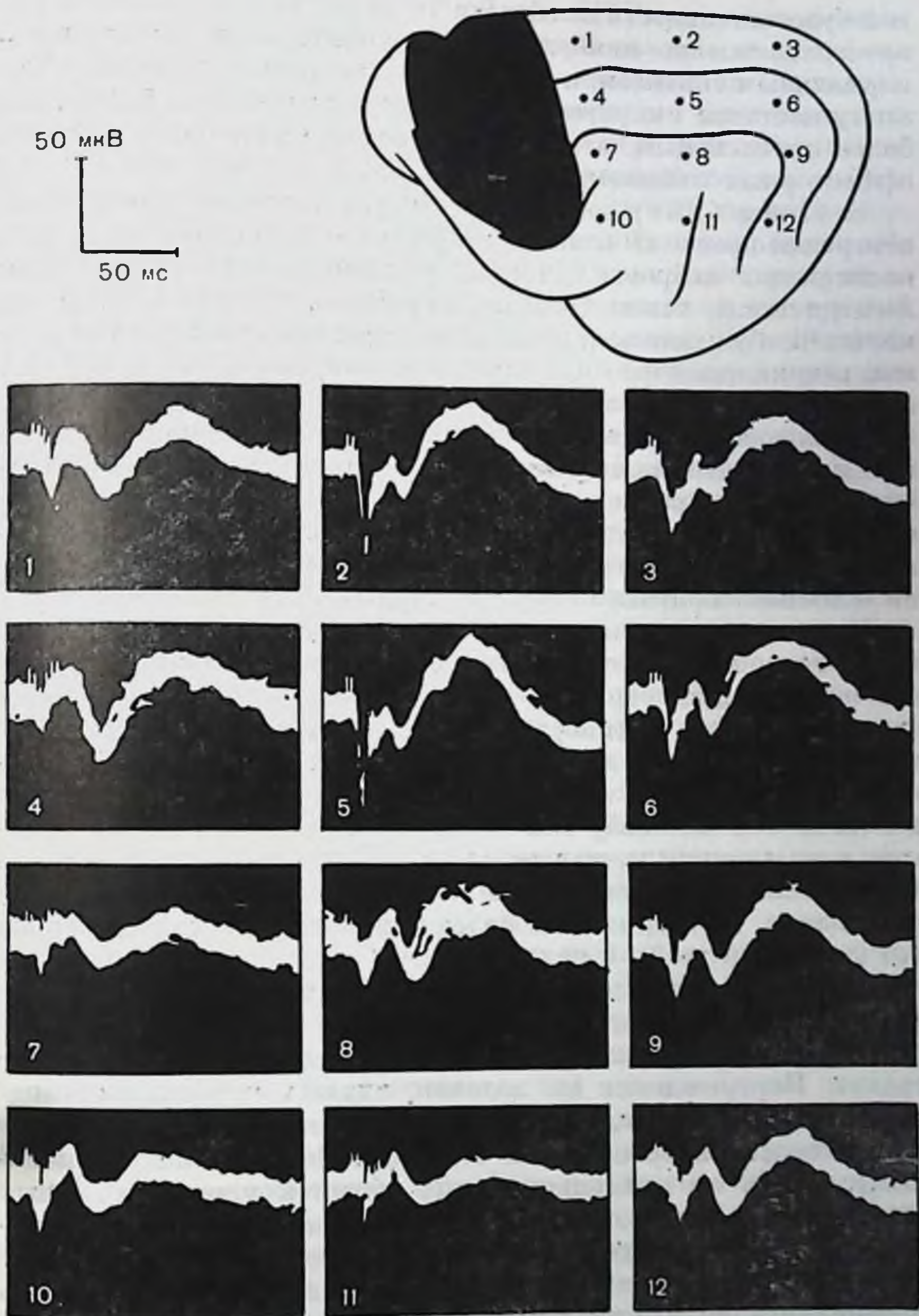


Рис. 39. Потенциалы дорсальной поверхности спинного мозга ( $C_6$ ), вызванные стимуляцией электрическим током «немоторных» зон коры больших полушарий у ненаркотизированной (листенон) кошки, лишенной ессомоторных областей (2 нед после операции). Калибровка: 50 мс, 50 мкВ.



ной чувствительности из области дегенерирующих синапсов распространяется по мембране сомы мотонейронов к другим — нормальным синапсам, а возможно и к аксонному холмику. Поэтому действие импульсов из нормальных синапсов становится более интенсивным, что и вовлекает в разряд большее число эффекторных нейронов.

S. Chung (1976) сообщил, что через несколько часов после перерезки проекций кожных афферентов в спинном мозге млекопитающих нейроны начинают реагировать на раздражение электрическим током соседних корешков. Через неделю эти клетки возбуждались при тактильном раздражении участков кожи, находящихся вне их иннервационной зоны. Эти и гистологические данные указывают на то, что отдельное сенсорное волокно может посылать свои терминалы на расстояние приблизительно 10 спинномозговых сегментов. Это позволяет заключить, что в центральной нервной системе имеется значительное количество синаптических контактов, неактивных в нормальных условиях, но могущих стать активными, если клетка лишена основного притока нервных импульсов.

Изучение морфологических изменений нейронов спинного мозга после частичного выключения супраспинальных импульсов по истечении периода, необходимого для восстановления функций, показало гипертрофию цитоплазмы мотонейронов и увеличение количества перинейрональной невролгии (Казакова П. Б., 1971). Полученные результаты связывают с усилением деятельности мотонейронов вследствие частичной их денервации и повышения чувствительности. Согласно данным литературы, сенсibilизация денервированных структур развивается постепенно, на протяжении более или менее длительного срока (от 2—3 дней до 3—4 нед).

После удаления сенсомоторной зоны коры сенсibilизация нейрональных элементов спинного мозга, очевидно, обуславливается главным образом дегенерацией волокон пирамидного тракта. Перерождение же волокон, идущих к экстрапирамидным моторным ядрам, в свою очередь вызывает повышение чувствительности нейронов этих структур. Возрастание интенсивности ответа на стимуляцию этих областей у оперированных кошек можно понять, учитывая, что на них конвергируют влияния и от «немоторных» областей новой коры.

Возникает вопрос: какие структуры играют основную роль в нормализации двигательных функций после удаления сенсомоторной области коры? Проведенные исследования дают основания считать, что в этом могут участвовать различные образования, имеющие в своем составе нейроны, посылающие свои аксоны в пирамидный и экстрапирамидный тракты. От локализации и объема повреждения, очевидно, зависит характер перестройки центральной моторной системы и определение структур, берущих на себя ведущую роль в этой перестройке.



В нашей лаборатории Н. И. Ласси (1978) изучала восстановление двигательных функций передней конечности после поэтапного удаления коры сенсомоторной зоны у кошек. Оказалось, что после экстирпации фокуса моторного представительства (выявляемого электростимуляцией) передней контралатеральной конечности в коре больших полушарий полное восстановление ее движения происходит через 28—30 дней. Повторное оперативное удаление областей, смежных с поврежденной, приводило к возврату моторных нарушений, но срок восстановления сокращался до 20—22 дней. Восстановление после третьей операции требовало еще более короткого срока — 15—18 дней. Поскольку каждая последующая операция сокращала срок восстановления движений передней конечности, следует полагать, что участие в этих компенсаторных процессах распространяется на значительные массы корковой ткани. Далее оказалось, что дополнительная к вышеуказанным операциям экстирпация симметричной зоны соматосенсорной области коры второго полушария вновь приводила к нарушению моторики той же передней конечности. В этих условиях нарушения наблюдались не только на контралатеральной, но, что особенно интересно, и на ипсилатеральной стороне. Из этого следует, что в компенсации нарушенных двигательных функций коркового происхождения принимают участие не только обширные зоны того же поврежденного полушария, но и симметричные зоны коры второго полушария.

Можно полагать, что восстановление двигательных функций после выключения пирамидного тракта происходит за счет кортико-рубро-спинального тракта. Разрушение красных ядер у пирамидэктомизированных собак вызывает резкое нарушение двигательных условных рефлексов, восстановившихся после первой операции (Иоффе М. Е., Самойлов М. И., 1971). Однако и после поражения обоих нисходящих трактов (пирамидного и рubro-спинального) двигательные функции у собак частично восстанавливаются. Надо полагать, что в этом случае восстановление происходит за счет других нисходящих путей. Еще В. М. Бехтерев (1926) допускал, что двигательные тракты, связанные с четверохолмием, способны компенсировать нарушения, возникающие после перерезки пирамидного и рubro-спинального пучков. Согласно данным Н. Kuypers (1964), за счет медиальной моторной системы и, в частности, покрышечно-спинномозгового пути (*tr. tectospinalis*), может в значительной мере произойти восстановление двигательных функций после поражения латеральной системы, включающей, по классификации автора, пирамидальный и руброспинальный пучки.

Специальный интерес представляет вопрос о том, какие конкретные изменения свойств нейронов сохранных отделов мозга обеспечивают восстановление его функций после частичных повреждений. В. П. Подачин (1974) исследовал функциональ-



ную организацию афферентных структур (клиновидное ядро, мозжечок, зрительный бугор) после латеральной односторонней перерезки спинного мозга и пришел к выводу, что начало процесса перестройки функции выражается в облегчении проведения возбуждения к структурам, связи которых были нарушены перерезкой. Аналогичный вывод можно сделать на основании результатов исследований А. Вава и соавт. (1966). Им установлено, что через 65—90 дней после экстирпации сенсомоторных областей у кошек в вентральном заднелатеральном ядре зрительного бугра при раздражении контралатерального ядра и инсиплатеральной медиальной петли выявляется большое число нейронов (59—133) с неспецифическими для этих ядер свойствами. Сходные изменения свойств нейронов вентального заднелатерального ядра были отмечены и через 25—100 дней после перерезки дорсальных канатиков. Если же указанные операции проводили в день опыта, количество нейронов с неспецифическими свойствами было незначительным.

В связи с изложенным выше интересно отметить, что эффект частичной денервации напоминает эффект воздействия поляризующего тока на нервные структуры. Поляризация способствует появлению реакции нейронов на ранее индифферентные стимулы (Русинов В. С., 1969). В. Ф. Захаров (1971) в нашей лаборатории показал, что поляризация изменяет не только свойства непосредственно поляризуемых нейронов, но и связанных с ними нервных клеток других областей коры больших полушарий.

Таким образом, проведенные нами и другими авторами исследования в совокупности дают основание полагать, что в основе восстановления двигательных функций после удаления сенсомоторных областей коры лежит реорганизация деятельности целостной мозговой системы, включающей в себя многие корковые, подкорковые и спинальные структуры. Одним из подтверждений этой точки зрения являются обнаруженные у оперированных животных сдвиги электрических реакций спинного мозга, возникшие при стимуляции сохранных полей новой коры. Данное положение подкрепляют результаты и других работ, в которых показано, что при разрушении различных структур мозга возникают сходные моторные нарушения, которые в конце концов в равной степени компенсируются, независимо от локализации поражения.

**Значение ассоциативных (теменных) областей коры больших полушарий в восстановлении нарушенных функций мозга.** Хотя развиваемая нами концепция целостной мозговой деятельности допускает участие всего мозга в компенсации функций, утрачиваемых после того или иного выключения структур мозга, разумеется, что доля участия в этом процессе отдельных его образований различна. Можно предполагать, что существенную роль в восстановлении функций мозговых структур играют неспе-



цифические или ассоциативные зоны коры больших полушарий. В отличие от проекционных полей эти области значительно меньше «ангажированы» под определенные функции и в большей мере способны вовлекаться в осуществление различных форм деятельности мозга. Теменные поля несут не только ассоциативные функции, но обладают признаками сенсорных и моторных областей. Данные, полученные морфологическими и электрофизиологическими методами, показывают, что теменные области получают афферентацию как от ассоциативных ядер зрительного бугра — переключающих структур, так и от различных областей коры. С другой стороны, из теменной зоны коры выходят афферентные корковые пути, которые идут, в частности, к экстрапирамидным подкорковым образованиям.

Все эти данные и явились предпосылкой для изучения участия теменных отделов коры в компенсации нарушений, вызываемых повреждением различных структур мозга. Мы исследовали роль теменных (ассоциативных) областей коры больших полушарий у кошек в восстановлении нарушений, вызываемых двусторонними холодовыми выключениями височных и соматосенсорных областей коры, а также перерезкой ручек нижнего двухолмия (Беленков Н. Ю. и др., 1973).

Эксперименты проводили следующим образом. Вначале у всех животных оценивали исходное состояние по ориентировочным реакциям на звуковые и световые раздражители, уровню пищевой возбудимости, интенсивности реакции преследования белой мышью. Одновременно у кошек в специальной клетке проводили выработку условных рефлексов (побежка к кормушке на топ и свет электрической лампочки). Когда достигался критерий 85—100% правильных ответов на условные сигналы, всем животным с двух сторон вживляли капсулы для функционального (холодового) выключения теменных областей. Одной группе кошек вживляли капсулы для двустороннего выключения височной зоны коры, другой — для выключения сомоторного отдела коры и третьей, согласно стереотаксическим координатам, производили электролитические двусторонние перерезки ручек нижнего двухолмия. Морфологический контроль показал, что эти перерезки охватывали от  $1/3$  до полного пересечения этих структур.

Как и в предыдущих исследованиях, функциональное холодовое выключение височного отдела коры в первые сеансы с охлаждением приводило к резкому нарушению деятельности мозга животных. При достижении температуры коры  $21-22^{\circ}\text{C}$  происходило резкое снижение общего моторного тонуса, падение пищевой возбудимости, исчезновение ориентировочных реакций на дистантные раздражители (звук, свет), нарушалось зрение (при хождении животные наталкивались на находящиеся в клетке предметы), прекращалась реакция преследования белой мышью. На этом фоне полностью отсутствовали и ранее разрабо-



танные условные рефлексы на звук и свет. В ходе систематически повторяемых выключений поведение животных постепенно нормализовалось: во 2—3-м опытах с выключением восстанавливались ориентировочные реакции и пищевая возбудимость, в 3—4-м опытах начинала проявляться реакция нападения на мышь, в 5—6-м опытах отмечалось восстановление натуральных условных рефлексов, а в 7—8-м опытах — выработанных искусственных (на свет, тон) пищевых условных рефлексов.

Весьма сходная с этим картина нарушения поведения животных наблюдалась после перерезки ручек нижнего двуххолмия. У всех кошек в первые 2—3 дня после операции отмечалось резкое снижение двигательной активности, снижалась пищевая возбудимость, ослаблялись, вплоть до полного исчезновения, ориентировочные реакции не только на звуковые, но и на световые раздражители. Ранее выработанные условные рефлексы как на звук, так и на свет полностью исчезали.

Интересно отметить, что динамика компенсаторных процессов, развертывающихся после перерезки ручек нижних бугров четверохолмия, имела много общих черт с описанным выше ходом компенсаций при систематических холодовых выключениях височных областей. Сначала восстанавливались ориентировочные реакции на звуковые и световые раздражители (на 3—10-й день), затем к дооперационному уровню приближалась и пищевая возбудимость. На этом фоне происходило быстрое восстановление натуральных, а затем искусственных условных рефлексов на звуковые и световые стимулы.

Сходство картины дезорганизации мозговой деятельности при холодовом выключении височных областей и при перерезке ручек нижнего двуххолмия, по нашему мнению, объясняется прежде всего тесной взаимосвязью этих структур и, в частности, тем, что в обоих случаях нарушалась активирующая система мозга. Место височных отделов новой коры в этой системе показано нашими прямыми экспериментами (см. главу 5). Поэтому легко допустить, что при перерезке ручек нижнего двуххолмия повреждается та же система, что и при выключении височной зоны коры. Нельзя не отметить и того, что как при выключении этой зоны, при перерезке ручек нижнего двуххолмия происходила существенная дезорганизация высших функций мозга, проявляющаяся в нарушении условнорефлекторной деятельности.

Иные изменения в мозговой деятельности наблюдались в случаях холодового выключения соматосенсорных областей новой коры. В первых опытах с этими выключениями происходило резкое повышение общей двигательной активности животных, на фоне которого отчетливо проявлялись расстройства функций двигательного аппарата (дискоординация, нарушение локомоции, атаксия). Более живо проявлялись ориентировочные ре-



акции. Пищевая возбудимость у кошек становилась значительно выше по сравнению с исходным уровнем. Накормленные досыта животные в состоянии холодового исключения сенсомоторных областей начинали вновь поедать пищу. Реакции кошек на мышшь значительно активизировались. Выработанные на звуковой и световой сигналы пищевые условные рефлексy с инструментальным компонентом (нажатие на педаль) полностью исчезали. Несмотря на такие серьезные нарушения деятельности мозга в первых опытах (спустя 6—7 сеансов с охлаждением) поведение кошек в состоянии исключения у них сенсомоторных областей существенно не отличалось от нормы; было заметно лишь некоторое расстройство координации движений.

Для изучения роли ассоциативных (теменных) зон коры в компенсациях, наступающих при систематически повторяемых исключениях сенсомоторных областей и перерезок ручек нижнего двуххолмия, после того, когда все перечисленные выше расстройства были почти полностью скомпенсированы, производили дополнительные двусторонние холодовые исключения теменных областей коры. Присоединение исключения этих областей приводило животных в состояние, близкое к наблюдаемому у них в первых опытах с исключением только височной зоны коры или в первые послеоперационные дни после перерезок ручек нижних бугров четверохолмия. При этом вновь отмечалось заметное угнетение общей двигательной активности. Ориентировочные реакции на звуковые и световые раздражители хотя и не исчезали полностью, однако заметно ослабевали. Животные съедали мясо, находившееся непосредственно перед их носом, но к активному поиску пищи были не способны. У кошек наблюдались зрительные нарушения во время ходьбы: они наталкивались на предметы и на стенки клетки. Отмечалась некоторая дискоординация движений. Условные рефлексy, хорошо восстановившиеся к этому периоду, снова полностью исчезали.

При многократных исключениях одновременно височных и теменных областей вновь наступала постепенная нормализация поведения животных, что указывает на компенсаторные возможности интактного мозга. Уже через 2—3 опыта у кошек начинали восстанавливаться условные рефлексy как на звук, так и на свет. Однако количество правильных ответов и в последующих опытах оставалось низким, составляя 55—60% от всех применений условного сигнала; в отличие от изолированного исключения височных областей полного восстановления условнорефлекторной деятельности не наблюдалось.

Многократное исключение теменных (ассоциативных) областей у животных с перерезанными ручками нижних бугров четверохолмия также приводило к повторному, сравнительно быстрому восстановлению общего поведения и ранее разрабо-



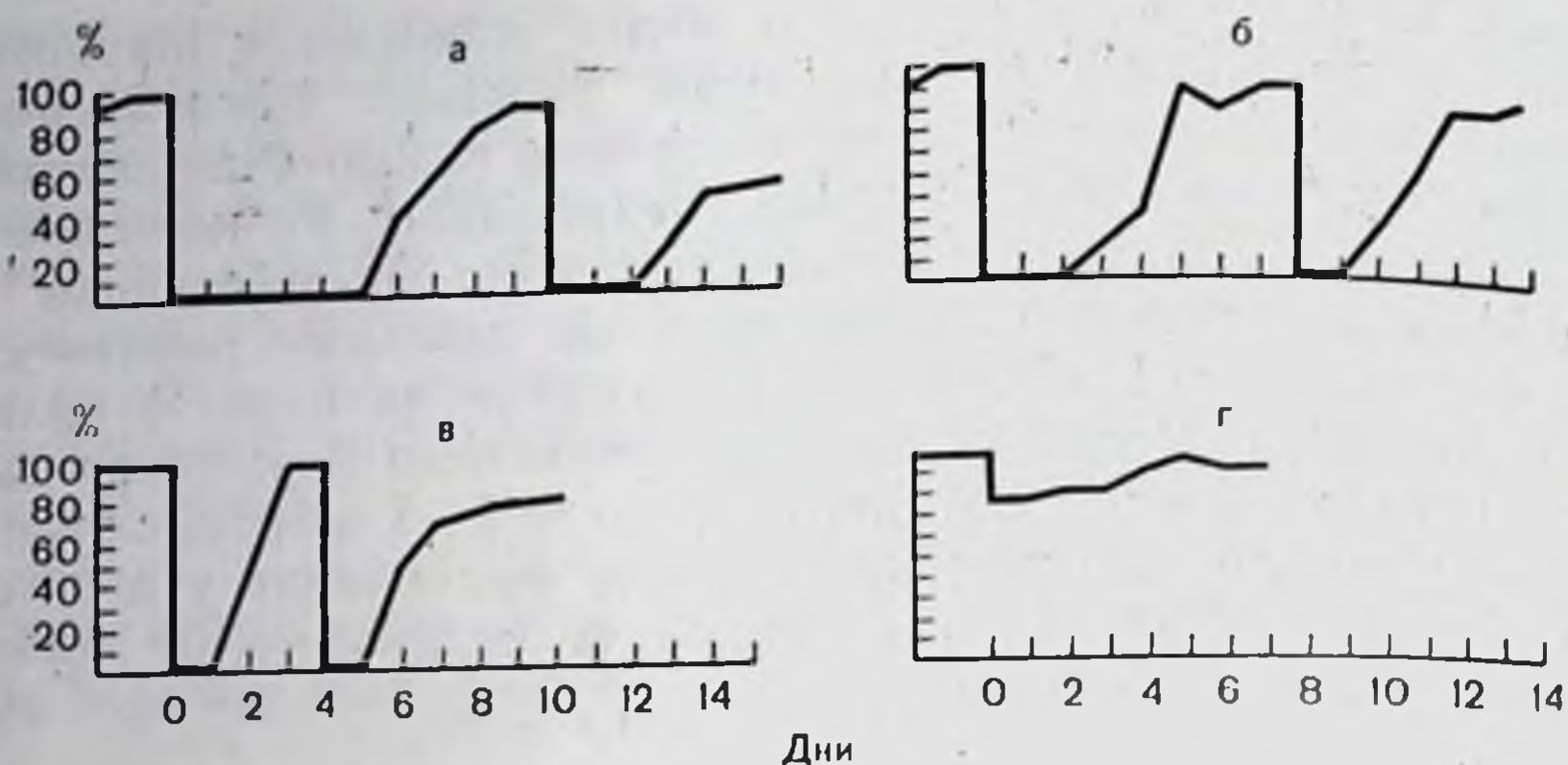


Рис. 40. Изменения проявлений пищевого двигательного рефлекса (побежка к кормушке на звуковой сигнал) у отдельных животных при комбинированных воздействиях на мозг.

По оси ординат — количество правильных ответов, по оси абсцисс — дни опыта. а — слева направо: исчезновение условных рефлексов при выключении височных областей, восстановление их в процессе многократных охлаждений, повторное исчезновение при дополнительном выключении теменных областей; б — слева направо: исчезновение условных рефлексов после перерезки ручек нижнего двуххолмия, восстановление их в послеоперационном периоде, повторное исчезновение при дополнительном выключении теменных областей; в — слева направо: исчезновение условных рефлексов при выключении соматосенсорных областей, восстановление их в процессе многократных охлаждений, повторное исчезновение при дополнительном выключении теменных областей; г — отсутствие существенных изменений условных рефлексов при изолированном выключении теменных областей.

танных условных рефлексов. Во 2—3-м опытах с охлаждением наблюдались единичные подходы к кормушке, а к 4—5-му опыту количество правильных ответов достигало 80—85%.

Первые холодовые выключения теменной (ассоциативной) зоны коры на фоне восстановившейся деятельности животных с выключенными сенсомоторными областями снова вызывали картину декомпенсации, аналогичную по своим проявлениям первым опытам с выключением сенсомоторных зон коры: усиливалась двигательная активность, во время которой отмечалась атаксия и дискоординация движений. Восстановившиеся при выключенной сенсомоторной коре и четко проявлявшиеся условнорефлекторные побежки даже с нажатием на педаль кормушки при дополнительном охлаждении ассоциативной теменной области совсем не появлялись или значительно изменялись: замедлялась побежка к кормушке, исчезало нажатие на педаль. В последующих опытах с комбинированным выключением соматосенсорной и теменной областей коры отмечалась определенная тенденция к восстановлению поведения животных. Однако полного восстановления обследованных функций все же не наблюдалось.

Из рис. 40, в котором обобщены результаты этой работы, следует, что условнорефлекторная деятельность, уже восстановившаяся после повторения выключений определенной области,



при дополнительных выключениях теменных областей вновь нарушается. Функциональные выключения одних только теменных (ассоциативных) зон не ведут к столь серьезным расстройствам условнорефлекторной функции.

А. Г. Абакаров (1972, 1974) провел серию опытов на кошках, у которых ранее была удалена сенсомоторная зона с двух сторон коры. У этих животных, на фоне более или менее полной компенсации расстройства, производили добавочное хирургическое выключение теменных полей. Наблюдения показали возникновение тех же нарушений, которые отмечались вследствие первой операции. На 2-й день после добавочного удаления теменных зон выявлено снижение мышечного тонуса, отсутствие постановочных и корешковых рефлексов, атаксия, дискоординация движений и т. п. Расстраивалась зрительная функция, исчезало пицедобывательное движение лапами (схватывание кусочка мяса), нарушалась условнорефлекторная деятельность. Выраженность этих нарушений зависела от объема дополнительно удаленной корковой ткани в пределах теменной области. И в этих опытах в последующем периоде наблюдений отмечалась тенденция к постепенной компенсации возобновившихся расстройств. Частота подходов к кормушке и проявлений инструментального движения достигала исходного уровня на 3—4-й день; однако временные показатели осуществления рефлекса оставались все же увеличенными до конца сроков наблюдения, т. е. в течение 3—4 нед (рис. 41).

При сравнении данных, полученных при выключении височных и сенсомоторных областей, или же после перерезки ручек нижних бугров четверохолмия с данными экспериментов, в которых использовали выключение только одних теменных областей (см. главу 3 и рис. 40), легко увидеть, что в последних случаях поведение животных нарушается не столь значительно. Если инактивация височных или сенсомоторных областей влечет за собой серьезные расстройства даже простых форм безусловной и условнорефлекторной деятельности животных, то этого не происходит при выключении одних теменных (ассоциативных) областей.

Если теменные зоны выключались на фоне скомпенсированного выключения височных областей, то это вновь приводило к снижению общедвигательной активности животных, что связано с выпадением активирующей функции; если же выключение теменных областей происходило на фоне скомпенсированного выключения сенсомоторных областей, несущих тормозную функцию, то общедвигательная активность животных резко возрастала. Это свидетельствует о вновь наступающей декомпенсации, которая проявляется на этот раз в повышении тонуса мозговой деятельности.

Но ассоциативные области могут участвовать в компенсации и более специализированных функций. Так, например, двига-



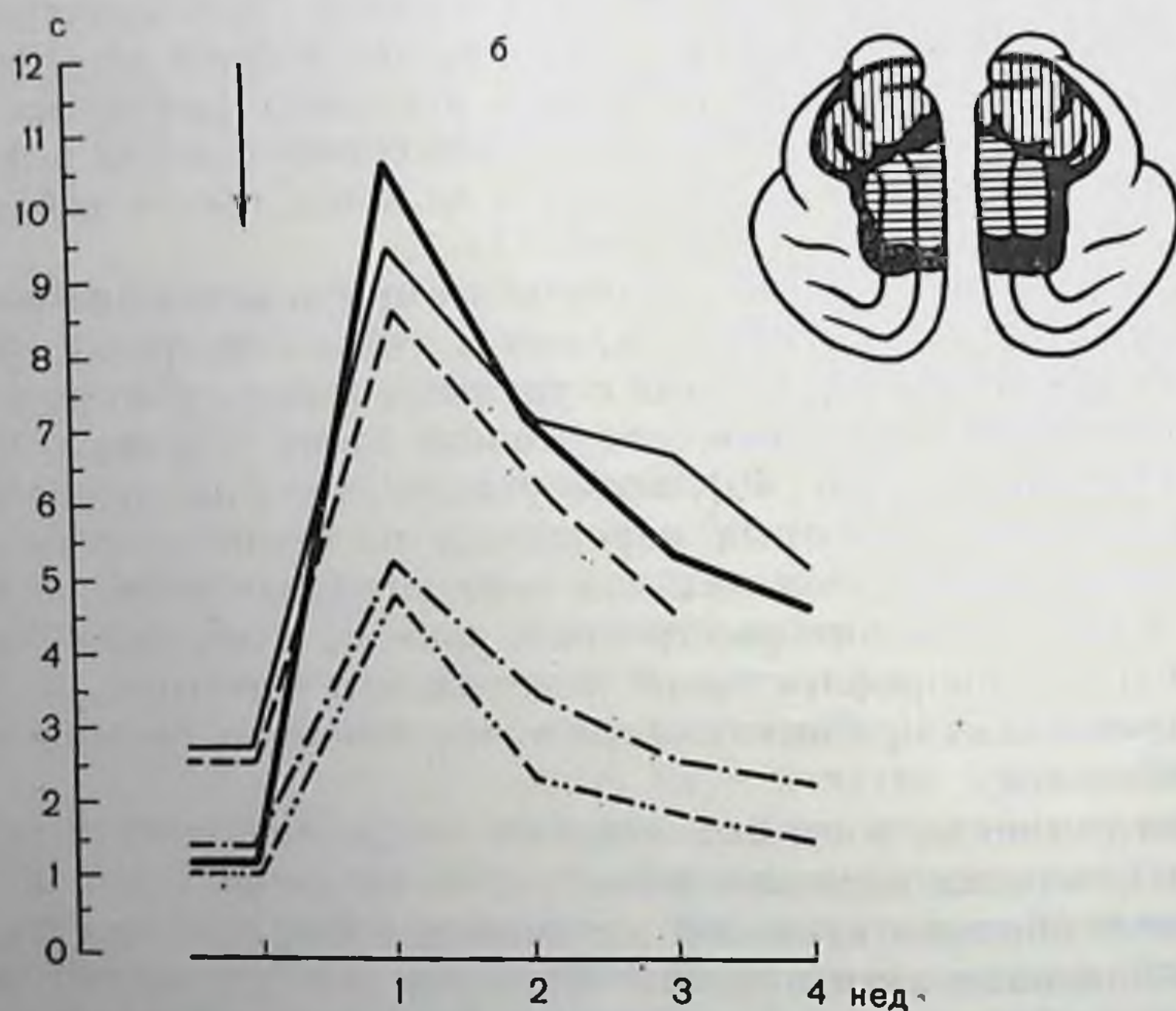
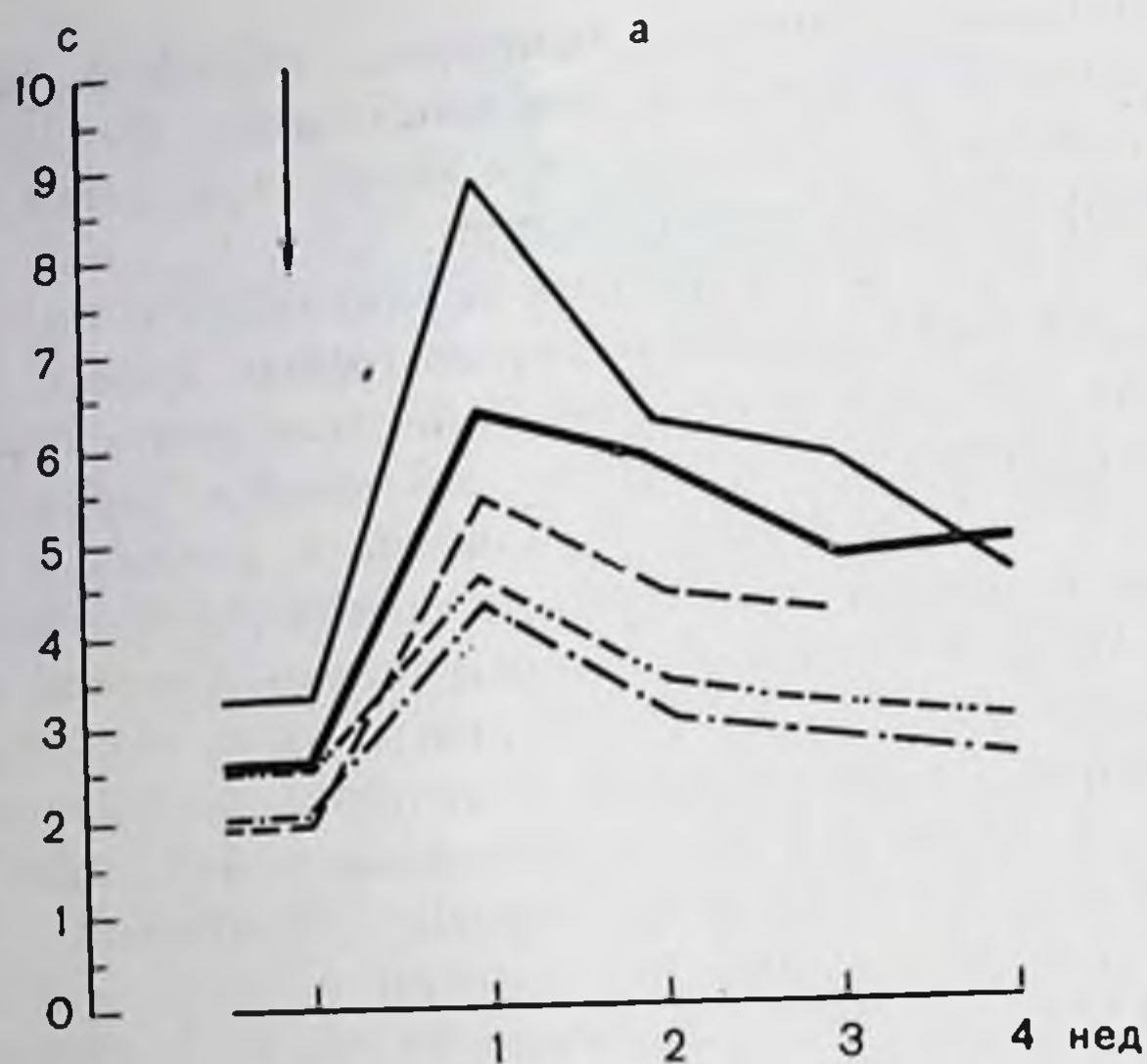


Рис. 41. Динамика временных показателей в параметрах условнорефлекторной деятельности у 6 кошек с удаленными сенсомоторными областями коры больших полушарий после добавочных экстирпаций теменных зон.

По оси ординат — время, по оси абсцисс — послеоперационный период. Каждая кривая соответствует одному животному. а — время подбегания к кормушке, б — время нажатия на педаль для получения пищи. Стрелка — момент удаления теменных областей. На карте мозга вертикальной штриховкой показан объем удаленных сенсомоторных отделов коры, горизонтальной — объем удаленных теменных зон.



тельные расстройства при выключении теменных областей на фоне скомпенсированной деятельности мозга после многократных охлаждений сенсомоторных областей столь значительны, что их никак нельзя сравнить с расстройствами при выключении только теменных полей. При подобном комбинированном воздействии на мозг картина двигательного расстройства имеет такие же особенности, как и в первых сеансах с выключением только одних сенсомоторных зон. Это позволяет сделать вывод, что теменные (ассоциативные) области играют важную роль и в компенсации двигательной деятельности в условиях выключения сенсомоторных областей новой коры.

Таким образом, хотя в интактном мозге теменные зоны и не играют решающей роли в становлении и сохранении простых условных и безусловных рефлексов (роль этих зон более значительна в осуществлении сложных ассоциаций, в случае утраты функций отдельными структурами мозга они способны включаться в восстановление и более элементарных форм высшей нервной деятельности).

В ходе систематических сеансов со всеми тремя вариантами комбинированных выключений мозговых структур, так же, как и при этапном удалении сенсомоторных и теменных областей, отмечалась определенная тенденция к нормализации поведения животных. Однако полного восстановления поведения все же не происходило. Полученные в описанных экспериментах факты демонстрируют определенное восстановление нарушенной функции после дополнительного выключения теменных областей и свидетельствуют о том, что оставшийся мозг способен вновь реорганизоваться и восстанавливать свои функции. Однако пластичность мозга не безгранична. Поэтому в условиях обширных выключений, которые имели место в данных опытах, полного восстановления поведения животных не происходило. Следовательно, из сделанных наблюдений отчетливо выступает еще одна общая закономерность структурно-функциональной организации высшей нервной деятельности, что масса оставшегося (не выключенного) субстрата мозга имеет немаловажное значение для осуществления последующих компенсаций.

Хотя в компенсации мозговых функций, связанных с поведением, могут принимать участие многие образования головного мозга, видимо, ассоциативные области имеют к этому наибольшее отношение. Это обусловлено тем, что данные зоны в филогенетическом отношении являются наиболее молодыми, наименее дифференцированными и специализированными структурами и наиболее пластичными.

Реорганизация мозговой деятельности при поэтапном удалении мозговых структур. Одно из замечательных свойств мозга, представляющих интерес для решения проблемы компенсации его функций при повреждении отдельных структур, состоит в том, что удаление нервной ткани одного и того же объема, од-



ной и той же структуры, сделанное в несколько этапов, приводит к менее тяжелым послеоперационным расстройствам и сопровождается более полным восстановлением утраченных функций по сравнению с эффектом одномоментно произведенных экстирпаций.

Еще N. Lashley (1929) на основании результатов операций на крысах заключил, что при удалении у них более чем 50% коры больших полушарий для выживания необходима не одна, а две последовательные операции. Наши попытки одновременно удалять у кошек всю цовую кору также приводили к гибели животных, в то время как при удалении каждого полушария с интервалом в 1 мес удавалось достигать их выживания (Беленков Н. Ю., 1954). Таковы же были результаты и при одномоментных и при последовательных декорткациях собак (Kleitman N., Camille N., 1932).

Одномоментные разрушения заднего отдела зрительного бул-ра у крыс приводят к их гибели, при серийных же удается сохранить жизнь животных. В экспериментах с одномоментными интенсивными разрушениями рoстрального отдела мозгового ствола у кошек это вызывало тяжелую кому, приводившую к смерти животных (Lindsley D. et al., 1950; French G. et al., 1952). Однако в опытах I. Adametz (1959), R. Chow и соавт. (1964) при аналогичных разрушениях мозга в несколько стадий с интервалом 1—3 нед кошки выживали.

Важным представляется и тот факт, что серийными повреждениями можно заметно уменьшить дефицит при удалении как сенсорных, так и моторных образований мозга. H. Ades и D. Raab (1949) обнаружили значительно лучшее зрение у обезьян после удаления у них передней части зрительных областей коры в несколько приемов, нежели одномоментно. K. Stewart и H. Ades (1951) выявили аналогичный факт при серийных удалениях теменной зоны коры, показав в этом случае восстановление у обезьян реакции избегания на звуки. S. Finger и соавт. (1971) установили, что при одновременном удалении сенсомоторной зоны коры у крыс нарушения в различении тактильных стимулов значительно большие, чем при удалении этих областей в два приема. При обширных удалениях новой коры у крыс R. Braun (1966) показал, что только в условиях поэтапных экстирпаций животные сохраняют способность принимать пищу вскоре после операции. Одномоментная экстирпация отдалает принятие пищи приблизительно на 7 дней. Та же закономерность в восстановлении реакции на пищу наблюдалась при одновременных и серийных повреждениях у крыс хвостатых тел.

M. Kennard (1942), H. Ades и D. Raab (1946) в различных вариантах опытов видели значительно более полные восстановления двигательных функций у обезьян в случаях поэтапного удаления моторных и соматосенсорных зон. При многоступен-



чатом удалении у обезьян всей новой коры M. Travis и G. Woolsey (1956) продемонстрировали восстановление даже ходьбы.

В лаборатории И. П. Павлова С. И. Лебединская и И. С. Розенталь (1938) последовательно удаляли у собаки сначала кору одного полушария, а затем, через различные сроки, кору другого полушария, так что в результате у животного оставалась интактной всего лишь самая передняя часть коры правого полушария. В отличие от одномоментных операций, после которых сохранить жизнь собак не удавалось, в данном случае животное выжило и, более того, авторы наблюдали у него все формы высшей нервной деятельности, которые наблюдаются в норме: образование условных рефлексов, дифференцировок, угасательного торможения. В противоположность существовавшим тогда взглядам С. И. Лебединская и И. С. Розенталь писали: «Мы считаем, что любая корковая зона за счет функции собственных элементов может выполнять функции, конечно в известных пределах, и других корковых центров» (с. 482).

I. Rosen и соавт. (1971) изучали влияние одномоментного и четырехэтапного удаления у обезьян лобного отдела коры на осуществление отставленных реакций. Хотя в последнем случае объем удаления был большим, чем в случаях с одномоментным удалением, тем не менее, животные совершали значительно меньше ошибок. В. Stein и соавт. (1969) в одних опытах повреждали у крыс в один прием и в два приема миндалевидное тело, в других — гиппокампы. И в тех, и в других случаях после двухмоментных операций были выявлены существенно меньшие дефициты в осуществлении дифференцировок на освещенность.

Приведенных материалов достаточно для того, чтобы иметь основание заключать, что при поэтапных удалениях одной и той же по объему массы мозга, по сравнению с одномоментными удалениями, тяжесть нарушений нервной деятельности меньше, а возможности для компенсаторных перестроек в структурах мозга оказываются большими. Эта закономерность справедлива как по отношению к корковым, так и подкорковым структурам.

Данное обстоятельство, по-видимому, следует принимать во внимание и в тактике оперативных вмешательств на мозге человека. Можно полагать, что и у человека в случаях поэтапных удалений мозговой ткани последствия должны быть менее выраженными. Определенную аналогию с описанными выше экспериментальными данными можно найти в клинических материалах. Так, например, J. Rise (1961) отметил, что большие повреждения мозга, вызванные быстрыми кровоизлияниями, часто приводят к афазии. Но речь может сохраниться, если подобные по объему и локализации повреждения совершаются медленно.

Меньший дефицит функций после серийных удалений структур мозга нельзя объяснить большей тяжестью травмы при одномоментных экстирпациях. Ведь если животному удастся



выжить после обширной одномоментной травмы, то все же не ясно, почему в его поведении навсегда остаются более значительные нарушения, чем это имеет место в случае сериального приема экстирпации той же области в том же объеме нервной ткани. Что же касается истинных причин повышенных способностей к восстановлению мозговых функций в случаях поэтапных повреждений, то пока по этому поводу можно делать лишь догадки. S. Finger и соавт. (1973) предполагают, например, что причиной отставания в восстановлении функций при одномоментных повреждениях мозга (по сравнению с поэтапными) может быть шок, который угнетает прорастание аксонов на более длительный срок.

Для объяснения преимуществ функционального восстановления мозговой деятельности при серийных удалениях мозга представляет интерес возникновение повышенной чувствительности в сохранной части нервной ткани. Так как сверхчувствительность не может удерживаться в течение многих дней после повреждений, то вполне вероятно, что ее пролонгирование путем поэтапных разрушений может содействовать восстановлению нарушенных функций. Эта точка зрения подтверждается опытами R. Glick и R. Zimmerman (1971), которые удаляли кору фронтальной зоны у мышей в один и два приема. Используя в качестве тестов латентные периоды реакции избегания, они показали, что чувствительность мозга к D-амфетамину была больше при двухмоментной операции, чем при одномоментной. И этот факт коррелировал с более совершенным восстановлением функций у животных после поэтапной операции.

**Значение предшествующего опыта и дополнительных тренировок в восстановлении функций поврежденного мозга.** Для познания механизмов восстановления деятельности мозга после его повреждений чрезвычайно важно учитывать факт понижения способности к обучению, в частности, к выработке условных рефлексов у животных с повреждениями мозга. Этот известный феномен будет рассмотрен в главе 9. Но не менее важно проследить условия, при которых оптимизируется процесс восстановления поведенческих навыков, выработанных у животных до операции.

Факты, полученные в нашей лаборатории, показывают, что навык, выработанный до операции, в последующем периоде быстро восстанавливается. Выработанные до операции рефлексы могут восстанавливаться даже спонтанно. Об этом свидетельствуют проявления условных рефлексов при первых же испытаниях действия условных сигналов в отдаленные сроки после операции. Этот факт представляется принципиально важным. Он указывает на то, что субстрат мозга, оставшийся сохранным после операции, не утрачивает опыта обучения, какую бы структуру мы не разрушали. Вслед за кратковременным нарушением функции в начале послеоперационного периода за ста-



дней дезорганизации происходит такая реорганизация деятельности мозга, которая обеспечивает возможность использования животным его старого опыта, зафиксированного до операции также целостным мозгом. Аналогичный феномен приспособления к выпадению из функций части мозгового вещества наблюдался нами и в случаях обратимых холодовых выключений различных корковых образований. Систематическое холодовое функциональное выключение различных структур коры приводит к более или менее скорому восстановлению проявления ранее выработанного у животного условного рефлекса. Испытывая действие сигнала в 5—6-м сеансе с охлаждением коры, можно констатировать проявление условного рефлекса с первого раза. Эти факты еще раз подтверждают, что центральное представительство условного рефлекса не локально, а диффузно и включает в себя если не все, то многие структуры мозга. Поэтому сохранившийся после повреждения мозг и оказывается способным к извлечению из памяти предыдущего опыта и использованию его организмом при формировании поведения.

Наши эксперименты показали, что наличие структурной целостности особенно важно в случаях приобретения новых навыков. Значение глобального объема функционирующей массы нервной ткани в этих случаях больше, чем при воспроизведении ранее выработанных навыков. Этот факт не согласуется с точкой зрения, что при восстановлении нервной деятельности утраченные функции берут на себя структуры, не имеющие отношения к этим функциям в норме.

Однако из сказанного не следует, что структуры мозга, участвующие в осуществлении того или иного поведенческого акта, после повреждения какой-либо структуры функционируют так же, как и до повреждения. Значимость этих структур в процессе восстановления утраченных функций, вероятно, резко повышается. Полученные нами факты свидетельствуют о том, что роль теменных областей в осуществлении пищевых двигательных рефлексов у кошек в условиях удаления или функционального выключения у них различных отделов мозга значительно возрастает. Это обеспечивает восстановление первоначально нарушаемых форм деятельности (Беленков Н. Ю. и др., 1973). К. Lashley (1938) обратил внимание на тот факт, что после восстановления различения крысами света и темноты, нарушенного удалением затылочной области коры, последующие нарушения любого другого участка коры ведут к вторичной потере этой функции, чего не отмечается после удаления этих же участков при интактных затылочных полях.

Чем обширнее повреждение мозговой ткани, тем больше выражены функциональные нарушения в отдаленные сроки после нанесения травмы, тем медленнее они компенсируются.

Восстановлению функций после травмы мозга содействует тренировка оперированного животного. Его вовлечение в про-



цесс достижения «полезного результата» способствует преобразованию поврежденного, структурно и функционально нарушенного мозга вновь в целостную систему.

Следовательно, само пребывание в режиме достижения цели, т. е. в процессе реализации какой-либо функциональной системы, содействует интеграции оставшихся интактными структур мозга. По-видимому, это состояние обусловлено специфическими нейрохимическими изменениями и для него характерно повышение общего уровня бодрствования.

Выбору правильных тренировочных процедур после операции уделяется много внимания в физиологической и клинической литературе (Rosner W., 1970). Совершенно очевидно, что помимо практического значения эта проблема исключительно важна и до некоторой степени является ключевой в познании механизма реорганизации функциональной целостности в случае структурного повреждения мозга.

Восстановление двигательных координаций, нарушенных повреждением мозга, на фоне повышенной мотивации. Потребность, вызванная, например, лишением пищи, преобразуясь в конкретные параметры «результата», становится мотивацией. Поэтому условный раздражитель, извлекающий из памяти параметры «результата», является мотивирующим фактором. Однако эффективные свойства условного сигнала постоянно зависят от уровня пищевой потребности, вызванной депривацией.

Сдвиг уровня мотивации за счет лишения пищи существенно влияет на динамику процесса компенсации дефицита, вызванного повреждением мозга различной локализации. В нашей лаборатории изучали скорость восстановления функций, в частности, нарушенной координации, в зависимости от пищевой депривации.

В специально проведенных опытах В. А. Сосенков (1973) наблюдал четкую закономерность: если кошек подвергали функциональному выключению сенсомоторной зоны коры в состоянии голода, то в ответ на предъявляемый условный раздражитель они проявляли реакции, значительно более скомпенсированные, чем в отсутствии голода. При действии сигнала голодные кошки шли к кормушке без каких-либо явных признаков нарушения координации движений. При случайных же перемещениях по камере в интервалах между действием условного раздражителя у них снова обнаруживалась атаксия.

Точно так же в опытах А. Т. Абакарова (1974) было показано, что проявление двигательного условного рефлекса у кошек с хирургически удаленной сенсомоторной зоной коры более совершенно в случае длительной пищевой депривации.

В клинической практике встречались случаи, когда мощные мотивации и подъем общего возбуждения выводили больного из патологического состояния. Известны также описания больных



с моторной афазией, вызванной кровоизлиянием в мозг, когда резко выраженное возбуждение, сильные положительные или отрицательные эмоции возвращали человеку речь.

На основании клинического опыта В. М. Смирнов (1976) пришел к заключению о важности дифференцированной оценки психического статуса больных по активационной и мотивационной составляющим. Паттерны процессов, согласно его данным, вызываемых электростимуляцией мозга, определяются изменениями функционального состояния стимулируемой структуры, которые обусловлены ее текущим вовлечением в церебральные механизмы поведения, организованного на базе доминирующей мотивации.

**Пластичность мозга в возрастном аспекте.** При исследованиях последствий повреждений мозговых структур в раннем периоде жизни животных и человека выявлены значительно большие пластические свойства головного мозга по сравнению со взрослым состоянием. Эта особенность не завершившего своего развития мозга имеет весьма существенное значение для познания общих принципов формирования структурно-функциональной организации центральной нервной системы и для решения проблемы распределения функций в головном мозге.

Установлено, что возможности поведения после хронической децеребрации кошек и обезьян ограничены некоординированными движениями. Сам факт выживания этих животных свидетельствует лишь о реализации их мозгом только некоторых критических гомеостатических регуляций (Bard Ph., Macht M., 1958). Однако по данным К. Bignall и L. Schramm (1974), поведение котят, децеребрированных не позднее, чем спустя неделю после рождения, через 2 мес после операции мало чем отличается от поведения интактных животных. Рефлексы на звуки, рефлексы положения, защитные рефлексы и многие другие виды поведения проявлялись у этих животных так же, как у нормальных.

В 1953 г. R. Doty доложил данные, полученные на кошках, у которых в неонатальном периоде удаляли зрительные зоны коры. У этих животных не проявлялись никакие зрительные дефекты. Они различали форму треугольника от круга или квадрата и т. д. в отличие от нарушений зрения у кошек, у которых те же области удаляли во взрослом состоянии.

Совершенное восстановление зрения у животных, подвергшихся удалению затылочных областей в раннем возрасте, впоследствии отмечали многие авторы в опытах на различных животных. А. Б. Коган и Т. В. Иванникова (1955), Н. Н. Дзидзишвили (1956) установили, что если в интервале до 2 мес после рождения у котят или щенят экстирпировали затылочные области коры больших полушарий, то после этого у них, в отличие от взрослых животных после удаления тех же областей, условные рефлексы вырабатываются на различные зрительные сти-



мулы. Нарушений зрения у них не наблюдалось. М. Wetzel и соавт. (1965) удаляли с двух сторон зрительную зону коры у кошек в возрасте от 2 до 60 дней и 8 мес. У последней группы животных наблюдался значительный дефицит в обучении различению яркости и частоты вспышек по сравнению с нормальными кошками. Животных, оперированных в раннем возрасте, обучали по обоим тестам с такой же скоростью, как и нормальных. Зрительные постановочные реакции, зрительная ориентировка в окружающем пространстве не отличались от нормы. В. И. Королева (1963) удаляла затылочные области коры у обезьян различного возраста и затем вырабатывала у них условные рефлексы на свет. У тех животных, у которых экстирпацию осуществляли во взрослом состоянии, различение яркости не вырабатывалось, в то время как при повреждениях в возрасте от 2 до 12 нед это обучение удавалось.

После повреждений мозга у молодых животных сохраняется не только зрение. Аналогичная закономерность обнаружена у них и в отношении анализа раздражителей других модальностей. D. Scharlock и соавт. (1963) показали, что удаление эктосильвиевых извилин и островково-височных областей у взрослых кошек лишает их способности дифференцировать продолжительность звуков, тогда как такие же разрушения у животных в неопатальном периоде не приводят к исчезновению этой способности. Различные эффекты повреждения сенсомоторных областей у молодых и взрослых кошек наблюдаются в отношении дифференцирования тактильных раздражений — шероховатостей (Benjamin R., Thompson R., 1966). М. Kennard (1936) разрушала переднюю центральную извилину у детенышей макаки и видела лишь незначительный паралич, не сравнимый с тем, который возникал при разрушении этой же области у взрослых животных.

К. Lashley (1938) нашел, что после удаления у новорожденных крыс 40% вещества коры задержка в выработке лабиринтного навыка столь же велика, как и после удаления у взрослых крыс 10% коры. Y. Tsanz (1937) пришел к заключению, что повреждения коры, делающие взрослых крыс неспособными к обучению в лабиринте, практически не отражаются на обучении крыс с такими же повреждениями, но сделанными в молодом возрасте. Эта закономерность обнаружена и при врожденных формах поведения. F. Beach (1938) показал, что если повреждения коры производили на взрослых крысах, наблюдали серьезные изменения в постройке гнезда и проявлении рефлексов заботы о потомстве. В случаях удаления 40% коры материнское поведение фактически исключалось. Подобные же повреждения, произведенные вскоре после рождения животных, не имели существенных последствий для выращивания потомства.

Н. Harlow и соавт. (1959) удаляли у обезьян (макака резус) префронтальные области коры в период от 5 до 150 дней после



рождения, а также спустя 1 и 2 года. Используемые тесты на различные виды обучения, в том числе на отставленные ответы, испытывали как на оперированных, так и на нормальных животных того же возраста. Во всех случаях обнаружено, что чем в более раннем возрасте были оперированы обезьяны, тем более полноценным было выполнение предъявляемых им задач. Так, у оперированных на 5-й день жизни обезьян ответы не отличались от нормы, у оперированных же на 150-й день отмечалось определенное ухудшение ответов; при повреждениях в возрасте 1 и 2 года возникали весьма серьезные отклонения в проявлении отставленных ответов.

Повреждение мозговых структур в неонатальном периоде слабо отражается и на проявлении мотиваций и эмоций. Если у взрослых животных разрушения ядер подбугорной области или миндалевидного тела вызывают значительные сдвиги в их мотивационной и эмоциональной сфере жизни, то подобные разрушения, произведенные в молодом возрасте, к таким сдвигам не приводят (Green R., 1967; Kling A., 1965, и др.).

Значение этапа развития, на котором был поврежден мозг, в последующем восстановлении функций отмечалось и на клиническом материале. D. Hebb (1949) показал, что, по крайней мере, сенсорные и моторные функции после повреждений мозга в детском возрасте восстанавливаются до значительно большего совершенства, чем после повреждений мозга у взрослых. P. Nathan и M. Smith (1950) показали, что нормальное функционирование мозга возможно при отсутствии у человека целых структур. Так, у 34-летнего пациента, умершего от злокачественной опухоли, аутопсия показала полное врожденное отсутствие гиппокампальной бахромы, свода, прозрачной перегородки и срединной массы зрительного бугра. Гиппокамп и зубчатое образование были уменьшены. Тем не менее каких-либо существенных нарушений поведения при жизни этого пациента не отмечалось. Интеллект его был нормальным (он был преподавателем в школе).

Становится очевидным, таким образом, что в детском возрасте мозг чрезвычайно пластичен и обладает свойствами, которые в значительной мере утрачиваются с возрастом. Физиологические и морфологические данные показывают, что в этот период развитие мозга еще не завершилось, структуры его не функционируют так, как во взрослом состоянии. Что же касается коры больших полушарий, то у таких животных (кошка, собака, обезьяна) и у детей в первые дни и даже недели после рождения она совсем не функционирует (см. главу 7). Следовательно, когда кора удаляется в этот период, то из действующего мозга элиминируется фактически не функционирующий субстрат. Поэтому удаление коры и не нарушает функциональной целостности мозга в этом периоде развития. В интегрированную деятельность мозга кора больших полушарий включается позже, по мере со-



зревания. Хотя генетически отдельные высшие образования мозга и predeterminedены на доминирующую роль в осуществлении отдельных функций, жесткого врожденного подразделения их на конкретные специализированные «центры», по-видимому, нет. В раннем периоде они еще «не заняты» под конкретные функции. Поэтому можно понять, почему удаление затылочной зоны коры в раннем онтогенезе не препятствует развитию у животных полноценной зрительной функции. Так как регенерация удаленных частей мозга даже у новорожденных организмов исключается, остается предположить, что зрительную функцию несут в течение всей последующей жизни другие структуры. Поскольку после удаления коры затылочной области у взрослых животных восстановления зрения до столь совершенного уровня никогда не происходит, следует признать, что специализация, по крайней мере, высших отделов мозга протекает в процессе онтогенеза.

Подтвердив установленный ранее факт, что после удаления у животных в неонатальном периоде поля 17 зрительной зоны коры не возникает таких изменений в зрении, какие наблюдаются у взрослых животных в случаях удаления у них даже меньшего объема коры затылочной зоны, R. Snider (1970) на основании морфологических наблюдений заключил, что совершенное зрение после ранних разрушений коры нельзя считать результатом изменений в распределении окончаний волокон покрывки. Он высказал предположение, что сохраненные связи у животных в неонатальном периоде используются более эффективно, чем у взрослых. J. Murphy и соавт. (1975) производили удаление полей 17, 18 и 19 у новорожденных котят и взрослых кошек. Гистологическое исследование нарушенных колленчатых тел показало наличие в их пределах равномерно рассеянных, не дегенерированных нейронов у оперированных в неонатальном периоде животных и отсутствие их у оперированных во взрослом состоянии. Хотя авторы предполагают, что эти нейроны могут обеспечивать сохранение структурированного зрения у кошек, подвергнувшихся в раннем возрасте удалению коры, не представляется возможным отрицать выполнение этих функций и корковыми клетками, находящимися в полях, не относящихся к зрительной области коры. Такие клетки найдены даже у взрослых животных с интактным мозгом.

Отдельные области коры, не функционирующие или еще не специализировавшиеся у новорожденного животного, затем принимают на себя те или иные функции. Эта «аренда» совершается под влиянием поступающей к созревающим нейронам афферентации. В пре- и неонатальном периоде развития мозга прежде всего созревают врожденно predeterminedенные пути для поступления тех или иных афферентных импульсов, но вместе с этим имеются условия для распространения афферентаций и по другим каналам. Современные нейрофизиологические и мор-



фологические исследования показывают, что любая сенсорная информация может поступить в любой высший отдел центральной нервной системы. Следует полагать, что эти возможности и используются в тех случаях, когда в раннем возрасте структуры, предназначенные для осуществления определенных функций, подвергаются повреждению. Генетика располагает фактами, что вопреки наследственным признакам многие реальные признаки животных формируются под влиянием условий существования в данной внешней среде. В рассматриваемых нами процессах сохранения функций после повреждений структур мозга обеспечиваются именно такими условиями, когда поступающая в мозг информация находит себе пути в те структуры, которые в интактном мозге не играют столь важной роли в осуществлении данной функции.

Многочисленные экспериментальные данные, демонстрирующие отсутствие или несущественные дефекты у молодых животных при даже значительных мозговых повреждениях, находятся в соответствии с фактами педиатрической неврологии. Они помогают объяснить причину того, почему у детей, в отличие от взрослых, довольно обширные повреждения мозга проявляются лишь незначительно. Это дает основание полагать, что диагностируя в детской клинике случаи минимальных церебральных нарушений, необходимо учитывать вероятность того, что они являются следствием значительных структурных повреждений (Hatton G., 1966).

Итак, чем более ранним является период жизни, на котором находится в своем развитии организм, тем большие возможности имеются у структур мозга для включения в различные функции. С возрастом эти возможности ограничиваются, поскольку в ходе онтогенеза связи отдельных образований с другими структурами стабилизируются. Это прежде всего относится к специфическим сенсорным и эфферентным структурам, тогда как неспецифические (ассоциативные) области мозга сохраняют высокий уровень пластичности в течение всей последующей жизни. Наличие структур с такими «неонатальными» свойствами обеспечивает организму безграничные возможности вариативной организации поведения и во взрослом состоянии. Неспецифические структуры, по-видимому, играют также особую роль в восстановлении функциональной целостности мозга при его повреждениях.

Вероятно, принципиальных различий в механизмах восстановления функций при деструкциях мозга в раннем возрасте и во взрослом состоянии не имеется. Функциональная и морфологическая реорганизация в обоих случаях направлена на создание интеграции, которая способна обеспечить организму адекватное поведение. Необходимо только принимать во внимание, что в раннем возрасте для этой реорганизации значительно больше возможностей.



## СТАНОВЛЕНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА В ОНТОГЕНЕЗЕ

К какому бы виду ни относился организм среди позвоночных, к моменту его рождения первная система способна управлять лишь элементарными формами деятельности, необходимыми для поддержания жизни. Наблюдения за развитием животных в постнатальном периоде позволяют проследить процесс становления их поведения на разных стадиях структурного совершенствования мозга. Это способствует познанию нейрофизиологических основ сложных форм деятельности зрелого мозга.

Еще в прошлом веке сложилось представление, что жизнедеятельность новорожденного организма обеспечивается приспособительными механизмами, которые опосредуются деятельностью подкормки. На основании наблюдений над развивающимися кроликами и морскими свинками W. Preyer (1885) пришел к выводу, что относительно момента рождения кора еще долго не вовлекается в контроль соматических реакций. Еще раньше O. Soltman (1877) нашел, что у новорожденных щенят все движения, включая и сосательные, остаются неповрежденными после удаления не только всех полушарий, но и зрительного бугра и даже четверохолмия. Результаты последующих исследований, вплоть до настоящего времени, не опровергли этих положений.

Морфологические исследования показывают, что у высших животных и человека пирамидные пути, а также части экстрапирамидного пути, от коры до среднего мозга, к моменту рождения еще не созревают, и только связи между зрительным бугром и бледным шаром оказываются более или менее полноценными. J. Conel (1939), описывая гистологические особенности структур новорожденного ребенка, отмечал, помимо минимального развития синаптических образований в коре больших полушарий, также и минимальную миелинизацию. В клетках коры отсутствуют глыбки базофильного вещества (тельца Ниссля) при наличии их к этому периоду развития в клетках мозгового ствола и спинного мозга. В постнатальном периоде у животных



наблюдается ряд других признаков отсутствия функционирования этого отдела мозга. Незавершенность дифференциации нервных клеток коры больших полушарий у новорожденного ребенка отмечал Г. И. Поляков (1949).

В своей книге «Особенности деятельности мозга ребенка» А. Реірег (1956) привел многочисленные доказательства отсутствия функционирования у грудного ребенка не только коры, но и ближайших к ней подкорковых образований. Указывая на отрицательные стороны физиологических экспериментов с удалением коры больших полушарий, А. Реірег писал, что «в лице грудного ребенка природа подарила нам возможность наблюдать поврежденные стадии развития, при которых высшие центры, вследствие незрелости, еще не работают» (с. 503). В настоящее время считается установленным, что условные рефлексы у высших животных и человека могут образовываться с момента или вскоре после рождения. Ряд авторов считают, что это является чуть ли не неоспоримым доказательством функционирования коры больших полушарий с первых дней постнатального существования организма (Волохов А. А., 1968; Коларова З. И. и др., 1968). Однако можно считать доказанным, что условные рефлексы могут образовываться и в отсутствии функционирующей коры (Беленков Н. Ю., 1965).

Создание методов регистрации биопотенциалов мозга открыло новую эру и в изучении становления его деятельности в онтогенезе. Этими методами удалось раскрыть некоторые аспекты мозговой деятельности, не доступные ранее путем изучения одного только поведения на отдельных этапах ее постнатального развития. Вместе с тем в потоке разнообразной и противоречивой информации об электрической активности мозга новорожденного организма оказалось затруднительным выявить сколько-нибудь четкую картину организации его функций. Причину разногласий следовало искать в разнородности объектов исследования, различии методов и приемов регистрации биопотенциалов. Не менее существенным было различие теоретических посылок при постановке проблем и интерпретации получаемых данных.

### **Формирование суммарной электрической активности мозга в онтогенезе**

Первое исследование электрической активности мозга в онтогенезе было осуществлено Н. Kornmüller в 1935 г. Он обнаружил, что в зрительной зоне коры крольчат спонтанная электрическая активность появляется с 6-го дня их постнатальной жизни и характеризуется редким ритмом и низкой амплитудой колебаний. Однако последующие результаты явились поводом для заключения, что не только у кроликов, но и у кошек, собак, обезьян, а также у человека спонтанная электрическая актив-



ность может быть зарегистрирована уже с момента рождения. Относительно того, какого типа колебания ЭЭГ формируются прежде всего, мнения расходятся. Одни исследователи полагают, что электрическая активность раньше проявляется в форме быстрых колебаний, другие считают, что первыми возникают медленные волны, и только после этого начинают появляться учащенные ритмы. По данным же А. А. Волохова (1968), Д. А. Фарбер (1966), по крайней мере у кроликов, уже в первый день рождения на ЭЭГ представлены как медленные, так и быстрые колебания.

Хотя, по-видимому, ЭЭГ и регистрируются с момента рождения организма, тем не менее до настоящего времени остается открытым вопрос о генезе составляющих такие ЭЭГ биотоков. В результате анализа электрофизиологических и морфологических данных, полученных на эмбрионах человека, высказано не лишнее оснований предположение, что отводимые от поверхности черепа эмбрионов электрические феномены продуцируются не корой, а расположенными ниже структурами. Н. С. Преображенская и Р. И. Поликанова (1967), показав на примере зрительного анализатора плодов и новорожденных детей тесную связь между развитием структурных элементов центральной нервной системы различных уровней и становлением электрической активности, заключили, что биотоки, отводимые от поверхности черепа на ранних этапах онтогенеза, являются продуктом подкорковых структур, и только по мере созревания коры ее деятельность все больше отражается на суммарной электрической активности. Аналогичная точка зрения была высказана А. Н. Шеповальниковым (1964) и в наших работах (Беленков Н. Ю., 1965).

Вызванные потенциалы на сенсорные раздражения различной модальности, как и спонтанная электрическая активность, по данным большинства авторов, регистрируются у кроликов, кошек и других животных в первые дни после рождения. Но по своей конфигурации, латентным периодам и другим показателям вызванные потенциалы в постнатальном периоде отличаются от вызванных потенциалов у взрослых животных. Генез таких потенциалов до настоящего времени также остается спорным. Имеются основания полагать, что в ранний период жизни, когда структура коры еще не созрела, регистрируемые в ответ на сенсорные стимулы потенциалы отражают пассивное распространение биотоков на субстрат коры из нижележащих структур, а не истинную активность коры. Р. Huttenlocher (1966) отводил спонтанные и вызванные вспышки возбуждения от белого вещества коры больших полушарий при адекватной стимуляции зрительных рецепторов у котят в первые дни жизни. Оказалось, что при этом аналогичные потенциалы отводятся и от вышележащего серого вещества коры. Кроме пассивного проведения биотоков, происхождение регистрируемых в коре



потенциалов на первых стадиях ее онтогенеза может быть связано и с формированием синаптических токов, которые хотя еще и не достаточны для возникновения импульсной активности нейронов, но могут участвовать в формировании определенных электрических колебаний в коре больших полушарий. L. Deza и E. Eidemberg (1967) показали, что небольшие колебания мембранного потенциала нервных клеток коры происходят у крыс уже с момента рождения, тогда как их разряды типа пиков могут быть обнаружены с 4-го дня от рождения.

Возможность распространения биотоков от подкорковых образований, видимо, необходимо учитывать при анализе и трактовке ЭЭГ, отводимой от поверхности мозга у новорожденных животных. Поскольку подкорковые электрические паводки не могут быть подвергнуты строгому количественному учету, представляется трудным по показателям ЭЭГ следить за развитием функций коры в постнатальном периоде. Очевидно, более достоверные сведения о возникновении и эволюции деятельности коры в онтогенезе должны давать исследования нейрональной активности с применением микроэлектродов.

### **Развитие электрической активности нейронов коры больших полушарий в онтогенезе**

Исследований, посвященных изучению активности нейронов развивающегося мозга, значительно меньше по сравнению с большим количеством работ, касающихся формирования суммарной электрической активности в ходе онтогенеза. При этом большинство таких исследований имеет отношение не к общим закономерностям становления нейрональной активности коры больших полушарий, а лишь к отдельным, частным вопросам. Так, D. Hubel и T. Wiesel (1963), P. Huttenlocher (1967), изучая вызванные ответы клеток коры затылочной области у котят на зрительные стимулы, не дают количественной оценки фоновой активности коры мозга этих животных. K. Bergstrom (1968) обращал внимание лишь на временную организацию «спонтанных» микроритмов у различных животных в онтогенезе. Первые попытки представить функциональную характеристику фоновой и вызванной активности клеток коры новорожденного кролика были сделаны в работах Д. А. Фарбер (1966), Н. Н. Василевского и И. П. Цветковой (1967), Д. А. Фарбер и Е. С. Волковой (1970). Методические трудности регистрации нейрональной активности при отсутствии анестезии у новорожденных животных (кошек, собак), по-видимому, являются причиной весьма ограниченного числа таких работ.

В нашей лаборатории были осуществлены эксперименты по изучению становления нейрональной активности у котят в возрасте от нескольких часов до 60 дней постнатальной жизни. Для сравнения полученных результатов в контрольных опытах





Рис. 42. Области изучения становления нейрональной активности коры в онтогенезе кошки (показано точками).

в аналогичных условиях проводили регистрацию нейрональной активности у взрослых животных.

Опыты на новорожденных котят потребовали разработки особо тонкой техники эксперимента. Для этого была изготовлена специальная приставка к стереотактическому аппарату. Туловище котенка помещали на специальном столике, под которым по системе трубок пропускали подогретую воду; температуру воды регулировали автоматически, поддерживая

температуру тела котенка на постоянном уровне. С целью обезболивания производили инфильтрацию мягких тканей и надкостницы новокаином. Предварительную подготовку животного к эксперименту проводили под легким эфирным наркозом. Над участком мозга, подлежащим исследованию, в черепе делали отверстие диаметром 1—2 мм. Для перевода на искусственное дыхание предварительно осуществляли трахеотомию. Эксперимент начинали спустя 1½—2 ч после выхода из наркоза; тогда животному вводили миорелаксант (листенон) и подключали принудительное дыхание.

Для внеклеточного отведения импульсных потенциалов использовали стеклянные и вольфрамовые микроэлектроды с диаметром кончика 1—2 мкм. На трассе следования микроэлектрода, проходящего через все слои коры, изучению подвергали все клетки, проявлявшие фоновую активность. Кроме того, через каждые 20—25 мкм прохождения электрода делали остановку на 3 мин с целью выявления молчащих нейронов и клеток с редкой фоновой активностью. Импульсные электрические проявления нейронов исследовали в затылочной, сенсомоторной и ассоциативной (теменной) областях коры больших полушарий (рис. 42).

**Онтогенез нейрональной активности затылочной коры.** Результаты регистрации нейрональной активности затылочной зоны коры (Беленков Н. Ю. и др., 1970; Добролюбов В. Ю., 1970, 1974; Суворова Н. Н., 1973) позволили распределить 565 обследованных первичных клеток у 133 котят и 9 взрослых кошек по возрастным группам животных.

Исследования показали, что фоновая активность клеток коры затылочной (зрительной) зоны в первые 2—3 дня жизни практически отсутствует. Так же как и мы, Р. Huttenlocher (1967) наблюдал спонтанно возникающие и вызываемые фото-



стимуляцией разряды в белом веществе на данном этапе онтогенеза, когда кора еще «нема». Это дает основание считать, что отсутствие активности нейронов новой коры в самом раннем возрасте животных не может быть связано с дефицитом афферентной импульсации в коре больших полушарий, а отражает структурно-функциональную незрелость самих корковых элементов.

У 3—7-дневных котят основной ритм биопотенциалов нейронов характеризовался нерегулярностью с весьма низкой частотой импульсации ( $0,37 \pm 0,04$  имп/с), не превышающей 1 Гц. Межимпульсные интервалы значительно варьировали — от 60 мс до  $2\frac{1}{2}$  мин. Многие нейроны при прохождении трека обнаруживали себя только при проколе микроэлектродом. В некоторых опытах не обнаруживали ни одной электрически активной клетки. Известное количество (11%) составляли молчащие клетки, не имевшие фоновой активности, но отвечавшие на применение зрительного стимула (вспышка, засвет).

У 8—10-дневных котят фоновый ритм обладал большим постоянством, а его средний уровень значительно превышал средний уровень фонового ритма у котят предшествующей младшей группы и составлял  $0,83 \pm 0,10$  имп/с.

У котят в возрасте от 11 до 14 дней повышение среднего уровня фоновой активности ( $0,87 \pm 0,16$  имп/с) не проявлялось. Эти животные по сравнению с предыдущими (8—10-дневными) обнаруживали увеличение числа нейронов с высокочастотной фоновой импульсацией. При этом одновременно возрастало и количество клеток с частотой спонтанных импульсов ниже 1 Гц, что указывало на процесс созревания и включения в деятельность новых нейронов. С возрастом средний уровень фоновой активности клеток повышался, и у котят второго месяца жизни он приближался к уровню фоновой активности у взрослых животных (рис. 43).

Отсутствие импульсной активности в самой ранней возрастной группе и крайне низкий уровень основного ритма клеток у котят 3—7-дневного возраста свидетельствуют о том, что в этом периоде преобладающее количество клеток коры затылочной зоны еще не созрело для продуцирования импульсных потенциалов. Существенный подъем среднего уровня фоновой актив-

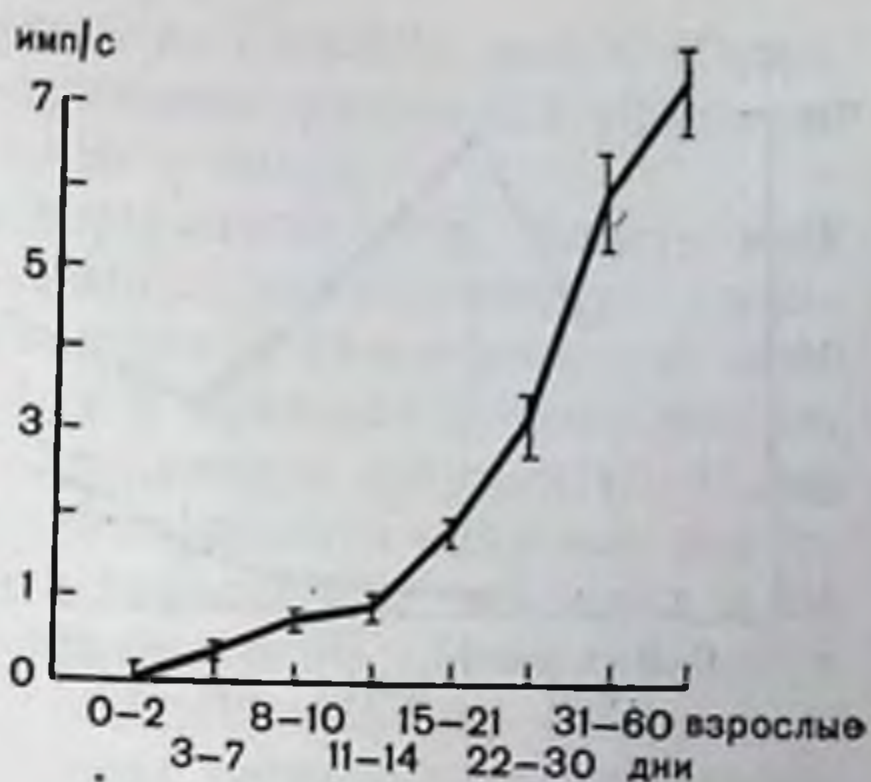


Рис. 43. Возрастные изменения среднего уровня фоновой импульсации нейронов затылочной зоны коры.

По оси ординат — частота импульсации, по оси абсцисс — возраст животного.



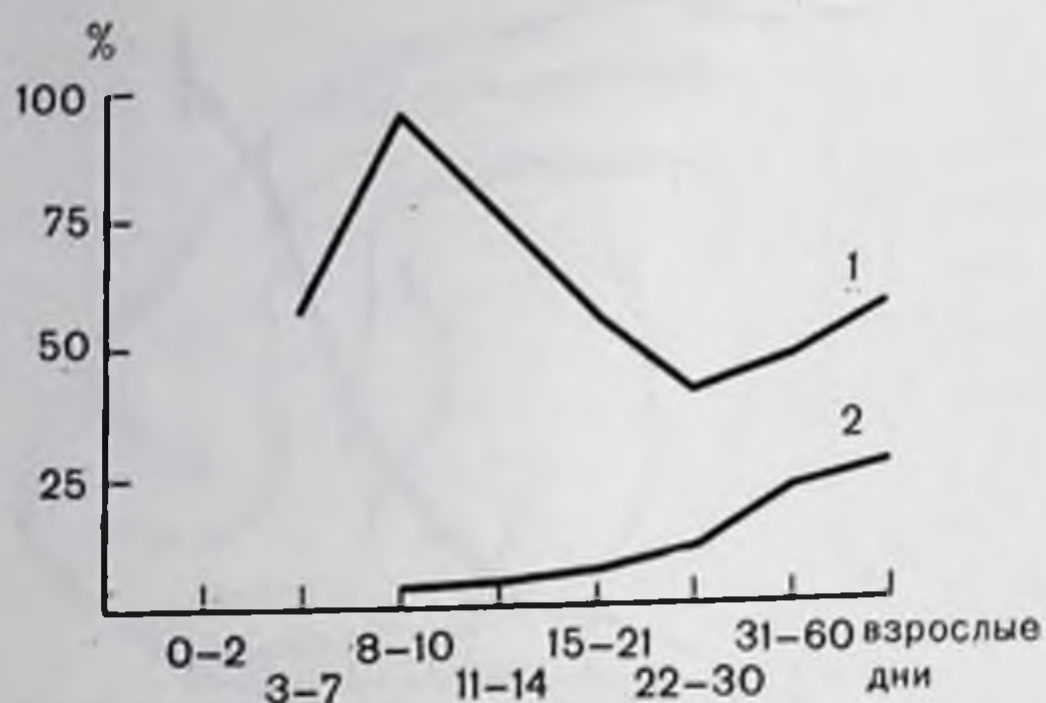


Рис. 44. Возрастные изменения количества нейронов, отвечающих на свет (1) и звук (2), в процентах.

По оси ординат — количество нейронов, по оси абсцисс — возраст животных.

ности в период прозревания котят (8—10 дней после рождения), по-видимому, указывает на преобразования активности тех клеток, которые уже ранее достигли своего электрогенного порога. Отсутствие еще большего подъема среднего уровня фоновой активности по мере достижения котятами следующего возраста (11—14 дней), очевидно, следует трактовать как результат широкого вовлечения в деятельность исходно не деятельных нейронов, уже завершившегося на предыдущем этапе созревания. Увеличение среднего уровня фоновой активности клеток у животных последующих возрастных групп свидетельствует о приобретении нейронами с низким уровнем спонтанной импульсации способности разряжаться с более высокой частотой.

Реакции нейронов на свет обнаруживались с 3—4-го дня жизни животного. Сначала число таких нейронов было небольшим, но с возрастом оно значительно увеличивалось. К моменту прозревания котят на свет реагировали уже 94% регистрируемых, т. е. практически все нейроны, включающиеся в активность в этом периоде (рис. 44).

Значительный подъем (почти в 2 раза) частоты фоновых разрядов, отмеченный в зрительной зоне коры котят 8—10-дневного возраста, т. е. в период прозревания, связан с ускоренным морфологическим и функциональным созреванием нейронов коры зрительной области в этом возрастном периоде. Такой «скачок» в уровне электрической активности мозга в период прозревания наблюдали также А. А. Волохов и Н. Н. Давыдова (1954), Н. С. Козодой и Д. А. Фарбер (1965). Поскольку подъем частоты следования импульсных потенциалов был наибольшим у котят в возрасте 8—10 дней, можно предполагать, что увеличение потока зрительной импульсации оказывает существенное влияние на созревание нейронов затылочной области. Однако связанное с прозреванием увеличение потока зрительной афферентации касается клеток коры не только зрительной, но и сомоторной области. Если в возрасте 3—7 дней средняя частота разрядов клеток в этой области была  $0,59 \pm 0,07$  имп/с, то в воз-



расте 8—10 дней она увеличивалась до  $82 \pm 0,12$  имп/с (Суворова Н. Н., 1971). Очевидно, поступление зрительной афферентации активирует деятельность коры в целом.

Следует полагать, что клетки коры затылочной области уже в первые 10 дней жизни котят, несмотря на выраженную функциональную недостаточность, относятся к специфической зрительной системе, которая находится в процессе формирования. В пользу этого можно привести следующие аргументы: 1) на 4—10-м днях жизни подавляющее большинство нейронов реагирует только на свет; 2) спонтанно работающих нейронов и не отвечающих на свет почти не наблюдается; 3) преобладание в этом периоде молчащих клеток, которые принято относить к специфическим; 4) вызванные ответы регистрируемых клеток имеют фазный характер, чем они резко выделяются на низкочастотном фоне; 5) изменения частоты фоновой импульсации нейронов на незрительные (звуковые) стимулы впервые отмечаются у котят 10-дневного возраста (см. рис. 43), а наиболее крутой подъем количества бисенсорных нейронов имеет место на втором месяце жизни животного.

Наши исследования дают основания считать, что только после прозревания котят начинает вступать в деятельность другая («неспецифическая») категория нейронов. Именно этим следует объяснить, почему в конце второй недели жизни количество нейронов, отвечающих на свет, постепенно снижается (см. рис. 43). При этом увеличивается число бисенсорных клеток. Нейроны, остающиеся ареактивными относительно зрительных раздражений, по-видимому, участвуют в формировании стабилизирующей системы по Юнгу (клетки типа А). С ними связывают функцию поддержания определенного уровня возбуждения. Полисинаптическая структура ответов бисенсорных клеток свидетельствует о том, что они относятся к промежуточным, или ассоциативным нейронам, а не к специфическим нейронам, первично воспринимающим восходящую афферентацию.

Таким образом, из результатов проведенных опытов следует, что специфические афферентные клетки коры затылочной зоны развиваются раньше неспецифических и начинают функционировать уже на начальных этапах онтогенезе животного. В то же время так называемые неспецифические, промежуточные нейроны, деятельностью которых определяются высшие, более сложные функции, претерпевают значительный период развития (не менее 2 мес), пока достигают достаточной функциональной зрелости.

**Онтогенез нейронов сенсомоторной коры.** Н. Н. Суворова (1971, 1973) изучила 629 нейронов заднего участка сигмовидной извилины (см. рис. 42) и 92 котят в возрасте от нескольких часов до 2 мес. Для сравнения результатов проведено также 17 опытов на взрослых кошках. Некоторые результаты опытов на животных разных возрастных групп представлены в табл. 2.



Таблица 2

СРЕДНЕЕ КОЛИЧЕСТВО НЕЙРОНОВ, ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫХ  
В ОДНОМ ПРОЙДЕННОМ ТРЕКЕ У КОТЯТ РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП  
И ВЗРОСЛЫХ КОШЕК

Группа котят (дни)	Количество животных	Количество нейронов	Количество пройденных трек	Количество нейронов (в среднем) в одном треке
0—2	10	45	19	2,37
3—7	13	77	30	2,57
8—10	7	42	13	3,23
11—14	6	38	11	3,45
15—21	10	92	24	3,83
22—30	11	103	27	3,81
31—45	18	101	26	3,99
46—60	17	131	32	4,09
Всего	92	629		
Взрослые кошки	17	75	17	4,41

В отличие от клеток коры затылочной зоны нейроны сенсомоторной области проявляют фоновую активность сразу после рождения. Только в самом раннем возрасте таких клеток регистрируется мало, и их разряды характеризуются крайне низкой средней частотой: в возрасте до 3 сут —  $0,43 \pm 0,03$  имп/с, в возрасте от 3 до 7 сут —  $0,59 \pm 0,07$  имп/с. В последующие возрастные периоды средняя частота фоновых импульсов постепенно возрастает, однако даже у 60-дневных котят она бывает обычно более низкой, чем у взрослых кошек.

Наибольшая часть клеток (98%) с самого раннего периода жизни реагировала возбуждением на раздражение кожи передней конечности электрическим током. Но ответы сначала часто состояли всего лишь из 1—2 спайков. Величина латентных периодов была значительной и составляла в среднем  $350 \pm 55$  мс. Однако при повторных раздражениях ответы могли изменяться даже у одного и того же нейрона. В 3—7-дневном возрасте начинали обнаруживаться клетки, отвечающие и на световой стимул. В возрасте 8—10 дней впервые были зарегистрированы нейроны, импульсная активность которых тормозилась в ответ на раздражение.

На 15—21-й день жизни резко уменьшалось число клеток, реагирующих на раздражение кожи передней лапы. В возрасте 22—30 дней фоновая активность составляла  $1,77 \pm 0,14$  имп/с. При этом сохранялась ее тенденция к росту. Этот возраст характеризовался максимальным содержанием нервных клеток, не реагирующих ни на один из применяемых стимулов (57,3%), а также минимальным количеством клеток, отвечающих только



на электрокожную стимуляцию передней конечности (14,6%). Средняя величина скрытого периода уменьшалась до  $213 \pm 35$  мс. Число полисенсорных клеток продолжало увеличиваться (15,5).

Для второго месяца жизни котят характерен дальнейший подъем средней частоты фоновой активности. Наблюдалось укорочение скрытых периодов ответных реакций, снижение числа ареактивных нейронов и повышение процентного содержания клеток, реагирующих на электрокожное раздражение передних конечностей. Однако даже у взрослых кошек относительное количество таких нейронов было меньше, чем у котят первых дней жизни. Вместе с тем увеличивалось число полисенсорных нейронов: 16,8% у котят 31—45-дневного возраста, 19,8% — у котят 46—60-дневного. У взрослых кошек таких клеток было 30,7%.

Общая картина соотношения специфических и неспецифических нейронов коры сенсомоторной зоны на отдельных этапах развития котят такова, что к 2-месячному возрасту эти соотношения только еще приближаются к таковому во взрослом состоянии.

Развитие нейрональной активности в ассоциативной области коры. Приведенные выше данные о более раннем включении в деятельность специфических нейронов, имеющих врожденно организованные входы зрительной и соматической афферентации, и более позднем включении нейронов неспецифического или ассоциативного типа побудили исследовать в аналогичных экспериментальных условиях онтогенез клеточной активности в неспецифической (ассоциативной) области. С этой целью для изучения был избран участок теменной области, расположенный в средней супрасильвиевой извилине (см. рис. 42). В проведенных В. Ю. Добролюбовым (1976) экспериментах на 52 котятках в возрасте от нескольких часов до 60 дней было исследовано 380 нейронов.

Результаты опытов показали, что в первый день жизни у котенка трудно обнаружить спонтанную активность нейронов в теменной зоне. Так, из 8 опытов, проведенных на однодневных котятках, только в 3 опытах удалось зарегистрировать активность 7 нервных клеток. Средняя частота импульсации этих клеток была крайне низкой ( $0,11 \pm 0,05$  имп/с). Интенсивное нарастание среднего уровня активности клеток, в отличие от коры зрительной и сенсомоторной зон, в этой области обнаруживалось только с 3-й недели жизни животного, что указывало на более позднее их созревание (рис. 45) по сравнению с элементами проекционных областей.

Об этом свидетельствуют также наблюдения за вызванной активностью. Вызванная сенсорной стимуляцией активность нейронов теменной области у кошек начинает проявляться лишь с конца первой и начала второй недели онтогенеза. Невозможность получения клеточных ответов в ассоциативной обла-



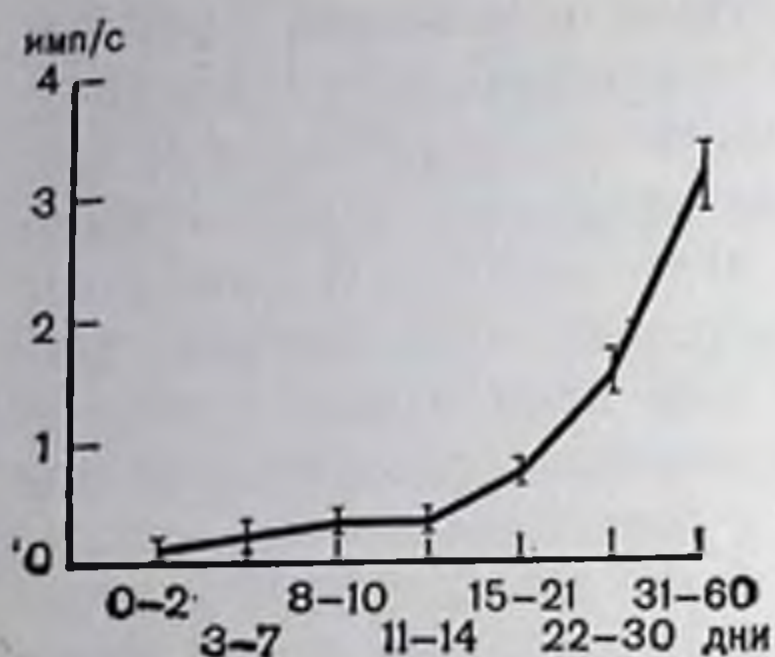


Рис. 45. Возрастные изменения среднего уровня фоновой импульсации нейронов коры ассоциативной зоны. По оси ординат — частота импульсации, по оси абсцисс — возраст животных.

ла синапсов на пути следования возбуждения, а разброс латентных периодов реакций разных клеток определяется местоположением каждой из них в общей нейронной цепи, то феномен увеличения средней продолжительности латентного периода нейронных реакций у котят этого возраста следует связывать с асинхронностью включения в ответные реакции корковых нейронов.

Из сделанных наблюдений следует, что в процессе онтогенеза зрительные входы на нейронах коры ассоциативной (теменной) зоны начинают функционировать несколько раньше, и их доминирование над слуховыми прослеживается далее в течение всей последующей жизни животных. Наиболее значительное увеличение количества нейронов, реагирующих на фотостимуляцию, наблюдается на второй неделе жизни котят, а число нейронов, отвечающих на звук, достигает максимума лишь на 7—8-й неделе жизни. Если сопоставить эти данные с динамикой возрастного изменения процентного соотношения моно- и бисенсорных нейронов (рис. 47), то можно видеть, что большинство бисенсорных нейронов в ходе онтогенеза, по-видимому, предварительно проходят стадию зрительной моносенсорности. После 14-го дня жизни существенных изменений числа и соотношения между всеми реактивными нейронами уже не происходит. Некоторое опережение включения зрительных входов обнаружено В. Ю. Добролюбовым (1974) у котят и на бисенсорных клетках коры затылочной зоны.

Общее и частное в постнатальном развитии активности нейронов отдельных областей коры больших полушарий. Проведенные нами исследования показали, что нейроны, проявляющие фоновую активность в первые дни после рождения, или не обнаруживаются совсем, или регистрируются крайне редко. Это

сти котят первого периода жизни связана с незрелостью корковых клеток. В опытах с анодной поляризацией ассоциативной зоны коры выявлена способность нейронов этой области реагировать на зрительные и слуховые импульсы в более ранние сроки.

Заслуживает внимания факт увеличения среднего значения латентности ответов на зрительные и слуховые стимулы у котят второй недели жизни (рис. 46). Если исходить из положения о том, что продолжительность латентного периода нейронных ответов зависит от чис-



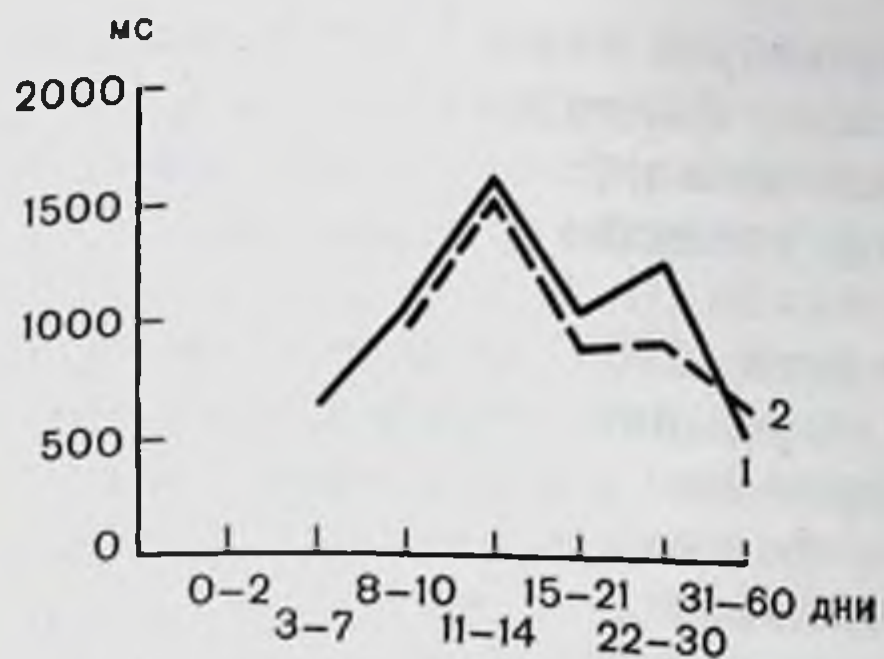


Рис. 46. Возрастные изменения средней продолжительности латентного периода нейрональных ответов на свет (1) и звук (2).

По оси ординат — продолжительность латентного периода, по оси абсцисс — возраст животных.

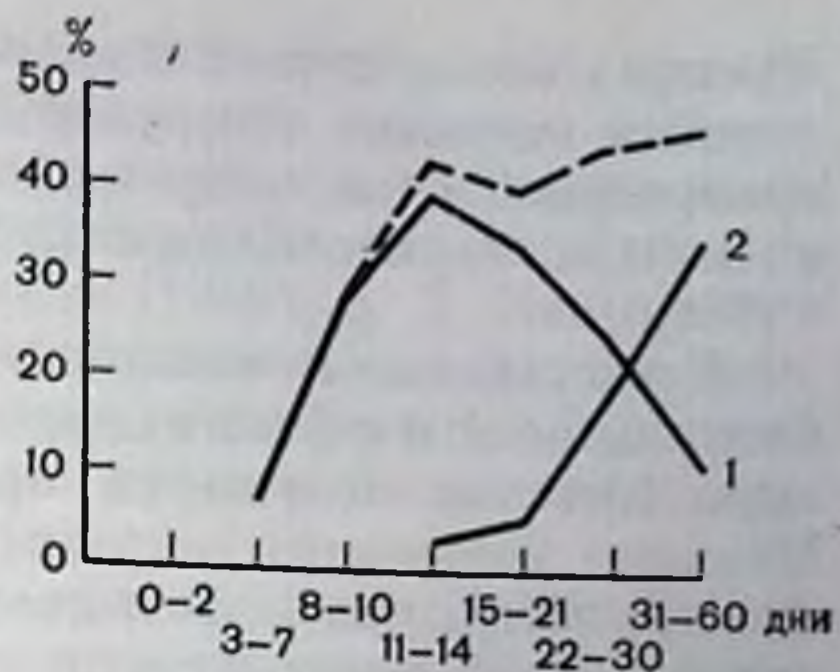


Рис. 47. Возрастные изменения количества моносенсорных (1) и биссенсорных (2) нейронов.

Кривая, продолженная пунктиром, возрастные изменения общего количества реагирующих нейронов. По оси ординат — количество реагирующих нейронов, по оси абсцисс — возраст животных.

относится к нейронам зрительной, сенсомоторной и ассоциативной областей коры. Такое положение дает основание полагать, что кора больших полушарий на первом этапе жизни котят не функционирует, по крайней мере, как функционально интегрированная структура. Представляется очевидным, что вся нейрональная организация коры в этот период еще весьма далека от зрелого состояния.

Микроскопические исследования подтверждают представление об отсутствии функции коры, во всяком случае, у животных, рождающихся незрелыми. Н. Н. Боголюбов и Н. И. Яковлева (1971) продемонстрировали лишь наличие «прообраза» синаптической организации в коре у новорожденной крысы. При изучении ультраструктуры синапсов на ранних стадиях развития обнаружено отсутствие различий между пре- и постсинаптическими мембранами. Имеется лишь небольшое количество синаптических пузырьков в пресинапсе, к тому же распределенных в аксоплазме диффузно. В ходе развития раньше всего обнаруживаются аксодендритические синапсы на основном стволе и больших ветвях дендритов. К концу первой недели появляются синапсы на поверхности наиболее дифференцированных клеток. Далее идет образование аксосоматических контактов и только к концу второй недели жизни у крысы начинают развиваться синапсы на концевых ветвях и шипиках дендритов. Вместе с этим выявлена существенная разница в ультраструктуре других элементов нейрона развивающегося мозга крысы по сравнению с взрослым мозгом. Это касается особенно формирования микротрубочек и образования глыбок базофильного вещества. В первых клетках новорожденной крысы обнаруживаются лишь небольшие, одиночные цистерны.



Только к концу первой и началу второй недели постнатального периода начинает обнаруживаться формирование из цистерн гранулярной сети, микротрубочек или канальцев и появление в клетках глыбок базофильного вещества (Яковлева Н. И., 1973).

Представляется очевидным также, что постнатальное функциональное и морфологическое созревание отдельных областей коры больших полушарий происходит различными темпами. Меньшее количество нейронов с фоновой активностью, низкая частота импульсации, большое число «молчащих» клеток, появление в более поздние сроки вызванной активности в затылочной зоне коры по сравнению с сенсомоторной — все это свидетельствует об опережающем эмбриональном и постнатальном развитии сенсомоторной области коры по сравнению с другими областями.

Более раннее появление импульсной активности в сенсомоторной зоне коры коррелирует с ее большой морфологической зрелостью. Изучение структур сенсомоторной и других областей коры не только у кошек и собак, но и у кроликов и крыс свидетельствует о том, что к моменту рождения клетки коры сенсомоторной области, их аксоны, апикальные дендриты, а также синаптические образования более дифференцированы, чем других областей (Энтин Т. И., 1956; Иваницкий А. М., 1976; Чернышевская И. А., 1968; Яковлева Н. И., 1973). Однако как эксперименты с применением микроэлектродов, так и морфологические данные показывают, что гетерохрония развития относится не только к отдельным зонам коры, но и к становлению функции различных категорий нейронов в пределах данной области. Результаты гистологических исследований свидетельствуют о том, что относящиеся к одному и тому же цитоархитектоническому полю клетки коры созревают в различные сроки (Иваницкий А. М., 1976). Отмечается более позднее развитие в онтогенезе звездчатых клеток, число дендритов у поворожденных животных невелико, ветвление незначительно, синаптические образования отсутствуют (Калипина Е. И., 1959; Ата-Муратова Ф. А., Чернышевская И. А., 1966). Все эти данные соответствуют результатам наших исследований посредством микроэлектродов, которые показали более позднее включение вставочных нейронов в деятельность мозга.

Вместе с тем отсутствие активности у преобладающего числа нейронов коры в мозге поворожденных животных или наличие разряжающихся клеток с крайне низкой частотой может быть обусловлено и особенностями обмена незрелых корковых нейронов. S. Berg и D. Rigriga (1963) экспериментально показали зависимость импульсной активности от уровня обменных процессов в клетках коры поворожденных котят. Их характеризовала чрезвычайно малая концентрация глутаминовой и  $\gamma$ -аминомасляной кислот. Только к месячному возрасту концен-



трация этих веществ существенно повышается. На прямую корреляцию сроков развития интенсивности дыхания, активности окислительных ферментов и, в частности, холинэстеразы, с уровнем фоновой активности клеток указывают исследования З. Д. Пигаревой и Н. Н. Шилягиной (1959), З. Д. Пигаревой и Г. А. Образцовой (1967). Многочисленные исследователи показали низкое содержание целого ряда аминокислот и ферментов в мозге животных раннего возраста и значительное повышение их содержания в процессе развития.

По-видимому, из-за дефицита синаптических и метаболических факторов в большинстве клеток коры новорожденного животного деполяризация клеточной мембраны не может достигать критической величины (Verley R., Garma L., 1964; Deza L., Eidemberg E., 1967). Эта точка зрения подтверждается опытами В. Ю. Добролюбова (1976) с анодной поляризацией ассоциативной зоны коры у котят первых дней жизни. При этом обнаруживались реакции нейронов как на зрительную, так и на звуковую стимуляцию в более ранние сроки. Вместе с этим уменьшалось количество ареактивных нейронов. Отсюда следует, что невозможность получения клеточных ответов у котят первых дней жизни связана не столько с незрелостью путей, по которым возбуждение поступает в кору, сколько с незрелостью самих корковых клеток.

Как отмечено выше, вызванные реакции корковых нейронов у котят самого раннего возраста или совсем не проявляются, или характеризуются небольшим числом импульсов (иногда одним). Это можно связать с малым количеством функционирующих синапсов и их незрелостью вообще. Недоразвитием синаптического аппарата можно объяснить быстрое ослабление ответов нейронов, выражавшееся в уменьшении амплитуд следующих друг за другом пиковых потенциалов, вызываемых периферическими раздражениями.

Подавляющее большинство нейронов коры котят раннего возраста реагирует длиннолатентными реакциями, обусловленными, по-видимому, активностью аксодендритических синапсов, которые у новорожденных котят более или менее выражены. Возможность аксодендритической передачи специфического возбуждения у новорожденных животных показана Д. Ригрига (1967). Недостаточное развитие аксосоматических контактов, как известно, обуславливает пониженный уровень процессов торможения. Поскольку нейроны, реагирующие на стимул торможения, появляются после второй недели жизни, то, по-видимому, с этого возраста и начинается включение в деятельность клеток, осуществляющих тормозную функцию.

Произведенный нами анализ развития фоновой и вызванной активности нейронов у котят показал, что как в сенсомоторной, так и в зрительной области коры могут быть выделены две последовательно включающиеся в деятельность группы клеток.



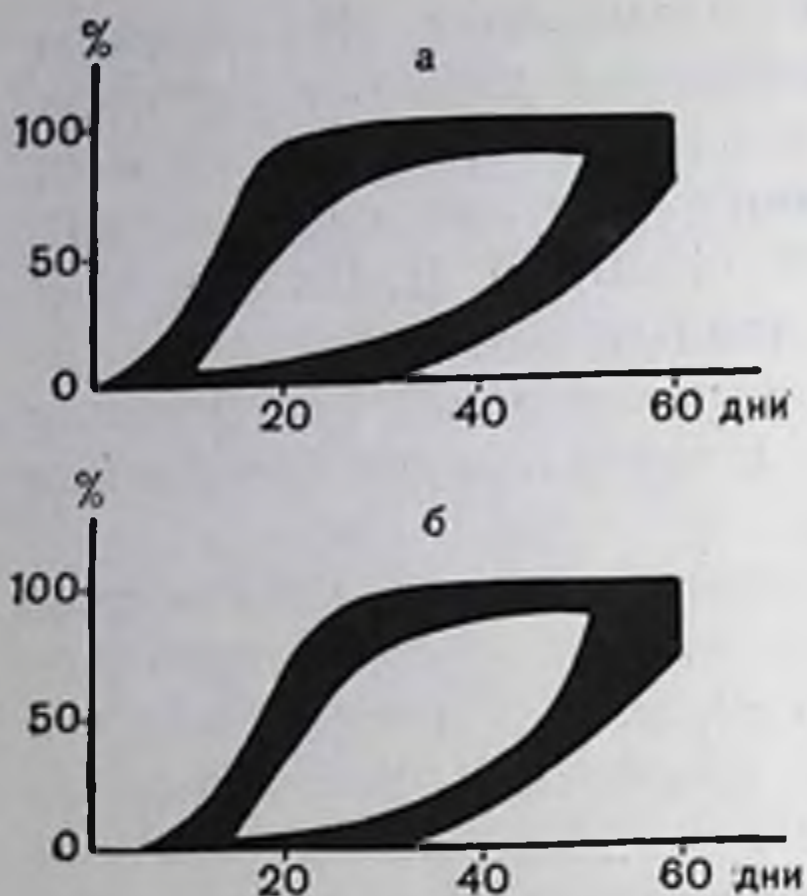


Рис. 48. Схематическое изображение процесса развития входных (верхняя полоса) и вставочных (нижняя полоса) нейронов сенсорной (а) и затылочной (б) областей коры больших полушарий котенка.

По оси ординат — степень зрелости нейропальной активности. По оси абсцисс — возраст животного.

в затылочной зоне коры кривая сдвигов в фоновой активности имеет два подъема, разделенных отсутствием частотного парастания, то в теменной области до двухнедельного возраста этого явления не обнаруживается. Это указывает на последовательность включения нейронов в импульсный электрогенез в этой зоне. В отличие от зрительной и сенсорной зон коры, в которых возрастание изменения количества реагирующих нейронов носит сложный характер, свидетельствующий о неодновременном приобретении свойства реактивности двумя группами нейронов, в теменной области число реактивных нейронов неуклонно увеличивается. Менее сложный ход имеет в первые 14 дней и кривая изменения латентных периодов реакций. Все это указывает на отсутствие в этой области асинхронного включения в электрогенез различных нейропальных групп, столь ярко выраженного в первичных областях коры. Очевидно, сенсорноспецифические нейроны, которые наиболее рано начинают проявлять себя в зрительной, сенсорной и, по-видимому, височной зонах коры, в теменной ее области находятся в относительно небольшом количестве.

Обращает на себя внимание факт более раннего включения в деятельность нейронов, отвечающих на зрительные стимулы, по сравнению с клетками, реагирующими на звуки. Оказалось, что наибольшее увеличение количества нейронов, реагирующих на стимуляцию светом, происходит на второй неделе жизни ко-

Первую из них составляют нейроны, рано вступающие в деятельность, развитие которых идет по пути приобретения способности отвечать на специфический стимул коротколатентной фазической реакцией. Вторую группу, более поздно созревающую, составляют клетки полисинаптического характера, реагирующие длиннолатентными тоническими реакциями. Это неспецифические нейроны, которые претерпевают весьма длительный процесс развития, не завершающийся полностью даже ко второму месяцу жизни (рис. 48).

При изучении динамики развития импульсной активности клеток ассоциативной области коры выявлены определенные ее отличия от зрительной и сенсорной областей. Так, если



тят, тогда как на звуковую стимуляцию наибольший процент ответов обнаруживается на 4—8-й неделе жизни. Отмечено, что бисенсорные клетки, реагирующие на свет и звук в процессе онтогенеза, прежде всего проходят стадию зрительной моносенсорности.

Все эти данные указывают на большее значение в постнатальном развитии кошек поступления зрительной информации по сравнению со слуховой. Этот факт может быть объяснен с позиции теории системогенеза П. К. Апохина (1968).

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что приобретение свойства реактивности нейронами коры ассоциативной зоны происходит тогда, когда в первичных проекционных областях заканчивается включение в деятельность сенсорноспецифических нейронов и начинается включение полисенсорных вставочных. Такая последовательность соответствует представлению о более раннем вступлении в функционирование тех корковых клеток, которые первично связаны с восприятием афферентной импульсации. Включение в деятельность вставочных нейронов с их ассоциативными функциями, как в проекционных, так и непроекционных (ассоциативных) областях коры происходит в более поздние сроки и протекает одновременно. Очевидно, морфологические и нейрохимические процессы, обуславливающие формирование их активности, во всех зонах коры более или менее идентичны.

Существует точка зрения, согласно которой сенсорные импульсы у взрослых животных первоначально воспринимаются вставочными нейронами и только затем поступают к специализированным клеткам. В отличие от этого у новорожденного животного сенсорная афферентация минует вставочные нейроны и поступает прямо к специализированным клеткам. Этим объясняется определенная стабильность ответов на стимулы и, вместе с тем, недифференцированность восприятия (Супин А. Я., 1974; Valverde F., Ruiz-Marcos A., 1969). С созреванием ассоциативных (вставочных) нейронов афферентные структуры приобретают пластические свойства.

**Онтогенез корковых нейронов и высшая нервная деятельность.** Крайне низкая активность нейронов коры больших полушарий на первых этапах жизни животных дает еще одно основание отрицать какое-либо существенное значение этого высшего отдела мозга в организации поведения в самый ранний период онтогенеза. И не только потому, что в этот период спонтанно разряжающихся и отвечающих на сенсорные стимулы клеток в коре крайне мало, но и потому, что эти клетки относятся к специфическим, т. е. входным в данную проекционную область элементам. Организация же поведения требует наличия вставочных нейронов, обрабатывающих, оценивающих поступающую информацию и объединяющих все нервные клетки в единое целое.



Изучение становления фоловой и вызванной активности клеток коры больших полушарий в онтогенезе у котят показало, что специфические нейроны начинают функционировать и реагировать на раздражение рецепторов раньше неспецифических или ассоциативных, которые характеризуются более длительными латентными периодами ответов на периферическую стимуляцию, тоническим характером реакций и полимодальностью. Они развиваются позднее и не достигают полного созревания ко второму и даже к третьему месяцу жизни животных.

По-видимому, неспецифические нейроны относятся к качественно иной, особой категории клеток. С морфологической точки зрения, большинство нейронов, относимых к «неспецифическим» или «ассоциативным», принадлежит к короткоаксонным звездчатым клеткам. Эти нейроны являются промежуточными между входами и выходами из коры; с их функцией, согласно существующим данным, и связано осуществление наиболее сложных проявлений мозговой деятельности. В онтогенезе звездчатые нейроны формируются по сравнению с другими клетками наиболее поздно, что и является наиболее существенным фактором прогрессивного развития функций коры. Гистологическими исследованиями установлено, что звездчатые клетки коры у новорожденных животных и людей развиты весьма слабо, число их дендритных отростков незначительно, они не ветвятся и лишены синаптических образований (Г. И. Поляков, 1965; Noback С., Purpura D., 1961, и др.).

Тот факт, что простейшие условные рефлексy могут образовываться вскоре после рождения организма, не свидетельствует еще о том, что в выработке таких рефлексов участвуют нейроны коры. В это время новая кора еще не включена в несложившуюся интеграцию функционирующих структур мозга новорожденного организма, и образующиеся условные рефлексy, вероятнее всего, имеют подкорковое происхождение. Существуют данные, показывающие, что сроки появления условных рефлексов у высокоорганизованных животных (кошка, собака, обезьяна) более отдалены от момента рождения по сравнению с низкоорганизованными позвоночными (крыса, кролик). Появление, например, оборонительного (отряхивательного) условного рефлексa на звук отмечается у собак на 26—34-й день после рождения, у кошек — на 22—28-й, а у кроликов — на 12—13-й день (Волохов А. А., 1968). Позднее всего в ходе онтогенеза возникают связи на основе сочетания индифферентных раздражителей. Так, по данным Б. Ф. Сергеева (1959), М. С. Колесникова (1964), ассоциативные временные связи образуются у щенков только с 6-месячного возраста.

Поскольку в нашей лаборатории (Сметанкин Г. Н., 1970) было показано становление ассоциативной временной связи при сочетании двух индифферентных раздражений (звук — свет) по показателю уровня активности отдельного нейрона затылоч-



ной коры у взрослых кошек, представлялось интересным исследовать возможность выработки связи по такому параметру у животных в раннем периоде постнатального развития. С этой целью в таких же условиях эксперимента (обездвиживание диплацином) были поставлены опыты на котятах в возрасте от 14 до 60 дней. У них было исследовано 53 нейрона (Суворова Н. Н., 1973). При сочетании звукового и светового стимулов ответ данного нейрона затылочной области на «подкрепляющий» световой раздражитель регистрировался регулярно. Однако «условных» реакций нейрона на сигнальный звук у котят в возрасте до 2 мес обнаружить не удалось даже после 120 сочетаний. Наличие у котят первого и второго месяца жизни конвергентных нейронов в коре, к которым поступает и зрительная, и слуховая импульсация, свидетельствует об уже имеющихся в этом возрасте связях между анализаторами. Тем не менее опосредуемых ими взаимодействий еще, очевидно, не достаточно, чтобы обеспечить образование ассоциативного условного рефлекса.

### **Влияние окружающей среды и обучения на постнатальное развитие мозговой деятельности**

Очевидно, что формирование функций развивающегося мозга происходит не только по линиям генетически predetermined программ. Существенным фактором этого развития оказывается и образование новых морфофункциональных систем связей под влиянием воздействий внешней среды и обучения. Накапливается все больше фактов, показывающих зависимость развития поведения животного от сферы его обитания, характера внешних воздействий, жизни в сообществе, т. е. от специфики его индивидуального опыта, начиная от обучения восприятию стимулов до образования сложных двигательных навыков. Генетически predetermined морфологические характеристики мозга содержат в себе только потенциальные возможности той или иной формы организации нервного субстрата для осуществления будущих функций. Реализация же этих возможностей происходит в процессе взаимодействия, обмена информацией организма с внешней средой.

Как было уже показано, зрительное восприятие практически отсутствует у животных, выращенных в темноте. Прежде чем оно проявится, животные, подвергшиеся световой депривации, должны пройти период перцептуального обучения на свету. Опыты показывают, что для того, чтобы у новорожденных животных проявились специфические ответы нейронов коры на форму объекта и направление его движения, необходима практика зрительного восприятия, в процессе которой происходит обучение опознанию стимулов. С. Blackmore и G. Cooper (1970) ежедневно помещали одну группу котят, выращенных в тем-



ноте, в цилиндрическую камеру, на стенках которой были нанесены вертикальные линии. Другую группу котят, также выращенных в темноте, они помещали в камеру, на стенках которой были нанесены горизонтальные полосы. Исследования с применением микроэлектродов, проведенные на обеих группах котят, показали, что у животных первой группы нейроны коры зрительной области реагировали избирательно только на предъявление вертикальных линий, а у животных второй группы только на предъявление горизонтальных.

Таким образом, можно прийти к заключению, что нейроны коры к моменту рождения животного еще не приспособлены к восприятию определенных паттернов зрительных стимулов. Специализация их происходит только в постнатальном периоде, являясь функцией раздражений, поступающих из внешней среды. Интерференция при осуществлении разных функций в единых нейрональных полях привела в процессе эволюции к тому, что зрительная функция сконцентрировалась в основном в затылочной области коры, которую и называют поэтому «зрительной». Однако эксперименты показывают, что если затылочную зону коры удалить у котят или щенят в раннем возрасте, то в отличие от эффекта удаления этой же области у взрослых животных никакого дефицита зрительной функции не отмечается. Не имея «зрительной» области мозга, животные тем не менее обладают нормальным зрением. Следовательно, зрительные функции нейронов затылочной зоны коры в отсутствие этих нейронов могут осуществляться нейронами других областей. Не прав ли был G. Walter (1966), когда писал о том, что повреждение или заболевание некоторых частей мозга связано с определенными симптомами, имеющими диагностическую ценность. Но исключений из этого правила так много, как указывал этот автор, что существует взгляд, согласно которому локализация функции скорее вероятность, чем действительность. «Анатомические корреляты функций мозга столь изменчивы, что чувствительные воспринимающие области или отделы мозга скорее «арендуются» теми или иными чувствами, чем принадлежат им «по праву собственности» (с. 79).

Предполагается, что опыт животного может приводить к усилению эффективности контактов, которые существовали ранее. Но следует считать, что не только высокая функциональная пластичность нейронов молодого организма обеспечивает их вариативную деятельность. Под влиянием воздействий внешней среды, очевидно, могут формироваться новые пути и связи между нейронами. В свое время S. Ramón y Cajal (1917) писал, что каждое разветвление дендритов или аксонов в процессе роста проходит через хаотический период, в течение которого они направляются «наобум», и большинство из них предназначено к исчезновению. Однако, на вопрос о том, какие «таинственные» силы направляют их рост, ветвление и установление «про-



топлазматических поцелуев» между клетками, ученый не мог ответить.

Механизм, благодаря которому между клетками устанавливаются определенные связи, остается и до сих пор во многом еще не ясным. Очевидно, однако, что окружающая среда и взаимоотношение с ней организма играют важную роль в этих процессах.

Морфологические исследования показывают, что внешняя среда действительно влияет на развитие нейронов и определяет, в частности, образование новых контактов между ними. R. Coleman и A. Riesen (1968) показали, что у котят, содержащихся в темноте, масса дендритов в некоторых нейронных популяциях на 20% меньше, чем у котят, которых содержали при нормальном освещении. Как и эти авторы, E. Fifková (1970) отметила увеличение размеров синапсов в затылочной зоне коры крыс при экспозиции их на свету. J. Altman (1970) показал возможность формирования из недифференцированных клеток коры больших полушарий дифференцированных короткоаксонных вставочных нейронов в процессе постнатального развития животных в зависимости от характера поступающей в мозг сенсорной импульсации. Он считает, что эти клетки не являются генетически закодированными, функция их определяется внешними воздействиями на ранних стадиях онтогенеза.

W. Greenough (1975) исследовал поведение крыс, из которых одни в раннем возрасте (3 нед) содержались в сложном и разнообразном окружении, а другие были изолированы от своих сверстников и содержались в клетке, через отверстие в которой могли видеть только комнату. И ту и другую группу животных тренировали находить правильный путь в лабиринте. Оказалось, что животные, содержащиеся в сложной внешней обстановке, делали значительно меньше ошибок и обучались быстрее, чем те, которые жили в изоляции. В результате микроскопических исследований морфологических эффектов опыта животных в сложной внешней обстановке и в условиях депривации W. Greenough показал, что во всех случаях нейроны крыс, содержащиеся в сложной внешней обстановке, имели больше дендритных ветвей высшего порядка, чем нейроны крыс, содержащиеся в изоляции. Полученные данные свидетельствуют, что у крыс, содержащихся в сложной окружающей обстановке, образуется большее число синапсов, и говорят, следовательно, о повышении количества связей между клетками. Автор указывает на увеличение в некоторых слоях коры животных с таким опытом толщины постсинаптической мембраны нейрона, протяженности пре- и постсинаптической областей, увеличение диаметра синаптической бляшки.

Окружающая среда и опыт молодого организма, по-видимому, должны отражаться не только на развитии синаптических структур и мембраны клетки, но и на внутренней ее организа-



нии, которая, согласно представлению П. К. Анохина (1974), играет существенную роль в интегративной деятельности нейрона.

Существует представление о критическом периоде развития мозга в онтогенезе: если в определенный период времени организм не получит раздражений, на которые рассчитана генетически его морфофункциональная организация, то в течение дальнейшей жизни развитие данного организма будет происходить ненормально, и запоздавшее действие соответствующих внешних факторов в более поздние периоды уже не окажет необходимого эффекта в формировании его поведения. Если, например, кошка зрительно депривирована в течение начального периода роста, ее зрительные способности значительно страдают. В последующий период пребывания в нормальных световых условиях такое ранее депривированное животное значительно восстанавливает свое зрение, но дефицит его все же остается (Baxter B., 1966; Riesen A., 1966). F. Valverde (1971) отметил существенное увеличение количества шипиков на дендритах первичных клеток мышей в том случае, если в раннем возрасте они пользовались зрением. Если животные в этом же возрасте содержатся в темноте, то образование шипиков у них происходит гораздо менее интенсивно. Если содержащиеся в темноте мыши перемещались на свет в более поздний период жизни, то новые шипики образовывались, но число их не достигало того, которое отмечалось у выращенных на свету животных.

Определенный критический период существует, очевидно, и по отношению к способности мозга восстанавливать свою деятельность после повреждения. Выше уже были приведены факты, свидетельствующие об отсутствии каких-либо нарушений в поведении животных, если деструкция мозга происходила в раннем возрасте, в отличие от случаев повреждений его во взрослом состоянии.

Приведенные в этом разделе книги экспериментальные нейрофизиологические и морфологические данные находятся в соответствии с наблюдениями К. Lorenz (1937), который описал значение критического периода в жизни организма. Он отметил, что в молодом возрасте животные чрезвычайно легко воспринимают специфические раздражители. Если же эти раздражители отсутствуют, то это уже не может быть возмещено в последующее время жизни животных. По-видимому, нельзя также недоучитывать значение возрастного критического периода в развитии поведения и интеллекта у человека.



## МОТИВАЦИИ И ЭМОЦИИ КАК ФАКТОРЫ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ЦЕЛОСТНОСТЬ МОЗГА

Каждый поведенческий акт организуется и проявляется на основе определенной мотивации, вызываемой внутренними или внешними раздражителями, или их дефицитом, вызванным депривацией. Мотивацию определяет потребность, которая в процессе опыта приобретает параметры конкретной «цели». Процесс ее возникновения, достижения и непосредственного удовлетворения протекает одновременно с соответствующими субъективными положительными или отрицательными состояниями — эмоциями, которые в свою очередь проявляются в сдвигах целого ряда физиологических показателей (кровенного давления, сердечной деятельности, дыхания и т. д.). В функциональном отношении феномены мотиваций и эмоций разграничить чрезвычайно трудно. Тем более трудно найти в мозге отдельные структуры, с которыми связано проявление или эмоций, или мотиваций.

В аналитической физиологии конца прошлого столетия были заложены корни «периферической» теории эмоций Джеймса — Ланге, представления которой до сих пор еще сохраняются среди сторонников, так сказать, чистого физиологического мышления, «охраняющих» физиологический эксперимент от влияния психологии. Однако современная нейрофизиология, с ее ориентацией на системный уровень организации функций, не может примириться с такой теорией эмоций, суть которой состоит в упразднении самой проблемы эмоций, в отрицании самого существования механизма эмоций как особого фактора в организации высшей нервной деятельности. Известно, что периферическая теория сводит понятие эмоции до ощущения периферических висцеральных сдвигов, таких, как учащение или урежение сердцебиения, повышение или понижение кровяного давления и т. п., включенных в эффекторное проявление стереотипов поведения с высокой мышечной нагрузкой (бегство, нападение, атака и т. п.). Следуя представлению о функциональной системе, согласно которому основу побуждения к дей-



ствию составляют афферентные параметры его будущего результата, мы не можем не столкнуться с очевидным парадоксом: в простом перцептивном образе среды, который отражает непосредственное воздействие раздражителей на множество рецепторов, все элементы среды представлены равнозначно; в то же время эффективные свойства стимулов — их «привлекающая» способность вызывать на себя реакцию, различна и зависит от текущих потребностей организма и его прошлого индивидуального опыта. Откуда же берется эта «предвзятость» в оценке стимулов на входе центральной нервной системы? Реакция на стимул проявляет себя не как прямая функция наличия этого стимула во внешней среде, а зависит от степени потребности в этом стимуле организма как целого. Стимул, таким образом, нельзя определить как абсолютную детерминанту ответа. Моторное действие не есть нечто, автоматически запускаемое только постольку, поскольку действует стимул.

Поведение генерируется направляющими характеристиками — «целями», по отношению к которым («от» или «к») строится эффекторный паттерн поведения. Индивидуальный мозг реагирует на данную ситуацию так, как он один ее воспринял. Реакция проявляется только как средство исправления «неудовлетворяющих» афферентаций на «удовлетворяющие». Ситуация должна требовать переделки — только это меняет течение поведения.

Представляется очевидным, что мозг должен располагать специальным механизмом, создающим неравенство восприятия стимулов, исходно равнозначно воспринятых рецепторами. В генерации этого избирательного отношения к входным стимулам и состоит, по-видимому, главная функция аппарата эмоций. Он, таким образом, выступает как первый фактор афферентного синтеза. Без вовлечения аппарата эмоций невозможно вычленение параметров результата действия.

Сам по себе факт текущего восприятия среды с оценкой ее компонентов по значимости свидетельствует о постоянном вовлечении аппарата эмоций в реализацию любого целенаправленного поведения. Допустив существование в мозге специальных механизмов, генерирующих неравенство восприятия стимулов, в зависимости от их общебиологической и индивидуальной значимости для организма при данном его состоянии, можно перейти к структурно-функциональным основам этих процессов.

По-видимому, не без основания делаются попытки спроецировать «центры» эмоций и мотиваций в подбугорной области, эффектором которой во многих отношениях является нейро-секреторная деятельность гипофиза. После разрушения заднего отдела подбугорной области животные теряют преимущества организации поведения, связанные с механизмами эмоций и мотиваций. Электростимуляция подбугорной области вызывает эффекторные стереотипы эмоционального поведения, или по-



буждает животных овладевать теми или иными объектами внешней среды.

Структурную основу эмоций и мотиваций современные исследователи продолжают искать в образованиях лимбической системы, объединяющей ряд структур древней коры. Согласно теории J. Perez (1937), именно с этими звеньями, промежуточными между корой и подкоркой, связано проявление эмоций и мотиваций. Возникнув в гиппокампе, полагал J. Perez, эмоциональные возбуждения через свод проецируются на сосковидные тела подбугорной области. Оттуда они распространяются на передние ядра зрительного бугра и, далее, в извилину пояса коры больших полушарий. С последней эмоциональные возбуждения генерализуются на другие области коры больших полушарий. Все это и создает эмоциональную окраску «психических процессов».

P. Mac Lean (1958) назвал лимбическую систему «висцеральным мозгом», что, впрочем, соответствует трактовке эмоций как периферических ощущений рефлексивно возникающих висцеральных сдвигов.

Однако поставленная выше проблема о ведущей роли эмоций и мотиваций в интегративных процессах организации действия ставит под сомнение реализацию их только в пределах образований подкорки, а также старых и древних структур коры. Новая кора не может, по-видимому, не вовлекаться в реализацию процессов, генерирующих эмоции и побуждения. Трудно представить, что все многофакторные проявления мотиваций и эмоций могут исчерпываться деятельностью «критических» структур, расположенных в гипоталамо-лимбических образованиях. Все это выдвигает проблему о роли новой коры в механизмах эмоциональных состояний.

### **Значение новой коры в проявлении мотиваций и эмоций**

После удаления коры больших полушарий проявления эмоций у животных не исчезают. Более того, первые наблюдения показали, что в результате декортикации эффекторные стереотипы эмоционального поведения резко усиливаются. Ручные прежде животные превращаются в «подобие диких». Еще F. Goltz (1892) описал декортицированную собаку, которая при малейших раздражениях лаяла, рычала и делала попытки кусаться. Позже аналогичные наблюдения были описаны и другими авторами. Сначала Ph. Bard (1939) полагал, что легкость вызывания ярости у декортицированных животных связана с высвобождением подбугорной области из-под тормозных влияний коры. Но затем оказалось, что наблюдаемая склонность к ярости у декортицированных животных проявляется только в случаях повреждения у них структур старой коры (Bard Ph., Mountcastle V., 1948). Наши данные также показывают, что в



случае удаления только новой коры кошки остаются спокойными и ручными. Признаки ярости обнаруживаются у них только при сильных болевых раздражениях (Беленков Н. Ю., 1957, 1965).

Обсуждая вопрос об облегчении проявления поведения ярости у животных, подвергшихся удалению коры больших полушарий, W. Cannon и S. Britton (1925) квалифицировали это явление как «минимум ярости», полагая, что выявляемые реакции составляют лишь внешний эффект эмоциональной реакции, не сопровождаемый самим эмоциональным переживанием. Для этого заключения имеются некоторые основания. У декортицированных кошек, как показали наши опыты, реакция ярости, вызываемая болевым раздражением, мгновенно обрывается тотчас по его прекращении. В отличие от оперированных у нормальных животных в аналогичных условиях выраженное эмоциональное возбуждение продолжается значительное время по прекращении болевого стимула.

Ощущения и переживания животных, в том числе лишенных новой коры, принципиально не доступны прямому наблюдению. Но их наличие как необходимых факторов в организации поведения можно допустить из необходимости их функции, поскольку животные проявляют мотивированные формы поведения, а значит эмоциональную дифференциацию входных сигналов. По истечении определенного послеоперационного периода у декортицированных собак и кошек в значительной мере восстанавливается пищевое поведение, реакции ярости и страха, половые реакции (Беленков Н. Ю., 1965, и др.).

Использование разработанного нами метода холодового функционального выключения новой коры позволило показать значительно большую ее роль в осуществлении мотивационных и эмоциональных проявлений, чем это до сих пор выявлялось в опытах с хирургически декортицированными животными. В экспериментах с функциональными (холодовыми) выключениями из деятельности большей части новой коры проявление мотиваций и эмоций практически исключалось. У животных снижались или полностью прекращались положительные реакции на пищу. На сильное болевое раздражение кожи кошки проявляли лишь общее двигательное возбуждение (оскаливание, урчание) без тенденции к целенаправленному избеганию. У кошек исчезали характерные реакции на мышь и собаку, которые ярко проявлялись у них до и после функциональной декортикации. Животные были индифферентны ко всем изменениям во внешней среде; проявление как положительных, так и отрицательных эмоций отсутствовало.

При повторении опытов с функциональным выключением новой коры у одной и той же кошки спустя 6—10 сеансов описанные выше эффекты выключения постепенно сглаживались. Поведение животных приближалось к характерному для хирур-



гически декортицированных кошек в отдаленные сроки после операции. По мере повторных выключений новой коры происходила перестройка мозговой деятельности и проявление первоначально утрачиваемых функций в определенных рамках восстанавливалось. Отсюда следует заключить, что мотивации и эмоции, наблюдаемые у хирургически декортицированных животных, не являются показателем невовлеченности новой коры в организацию этих процессов в условиях нормы. Они обеспечиваются в значительной мере реорганизацией мозговой деятельности. Очевидно, в нормальной жизнедеятельности организма новая кора вовлекается в генерацию состояний, относящихся к мотивациям и эмоциям. Этот вывод подкрепляется и другими нашими данными, полученными в опытах с функциональными выключениями отдельных областей новой коры.

Двухстороннее выключение фронтальных областей коры у кошек, которое охватывало обе сенсомоторные области, приводило к резким сдвигам эмоциональных проявлений поведения животных. Прежде всего отмечалась повышенная возбудимость и гиперфагия. Животные, накормленные досыта, в состоянии выключения фронтальных областей вновь начинали жадно поглощать пищу, а если таковая отсутствовала в поле зрения, они захватывали ртом (но обычно не проглатывали) различные несъедобные предметы. Электрокожные раздражения в состоянии выключения фронтального отдела новой коры приводили к резко выраженным реакциям ярости даже на такие слабые токи, которые в нормальных условиях никаких реакций не вызывали. Реакции ярости и агрессии в состоянии выключения фронтальных областей могли быть легко спровоцированы дистантно действующими стимулами. Кошки, приученные слабо реагировать на приближение к ним в экспериментальной комнате собаки, в условиях функционального выключения передних отделов коры больших полушарий проявляли бурную защитно-агрессивную реакцию на собаку. Все эти сдвиги в поведении животных, наступающие после выключения фронтальных зон коры, происходили при повышении общего уровня активности животных.

В опытах М. П. Ломарева (1978) было показано, что функциональное (голодовое) двухстороннее выключение сенсомоторных областей коры у кошек существенно влияет на эффекты, вызываемые электростимуляцией подбугорной области. Характер аффективных реакций (ярости, страха) при этом не изменяется, но значительно снижаются пороги реакций, вызываемых этими раздражениями. Функциональные выключения затылочных областей коры таких сдвигов не вызывают. Наоборот, в последнем случае наблюдается даже противоположная тенденция — повышение центральных порогов проявления реакций. При повторных выключениях сенсомоторной зоны коры, как и в других опытах с функциональными выключениями ко-



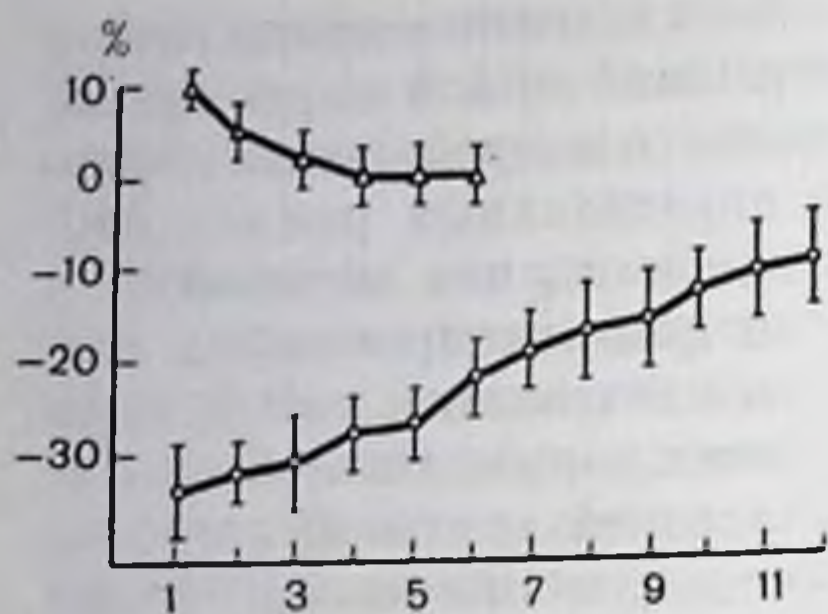


Рис. 49. Изменение порогов эмоционально-поведенческих реакций, вызываемых стимуляцией подбугорной области при функциональных выключениях коры сенсомоторной (кружки) и затылочной (треугольники) областей и их восстановление при повторных выключениях.

По оси ординат — отношение изменения средних величин пороговой силы тока при выключениях в процентах к исходному уровню, по оси абсцисс — порядковые номера холодовых выключений. Средние данные.

При выключении же сенсомоторной зоны коры точно такое же дразнение внешним стимулом не снижало пороги раздражения этой области при вызывании реакции ярости или снижало их в значительно меньшей степени. Полученные данные указывают на то, что эмоциональные реакции, вызываемые стимуляцией подбугорной области, осуществляются при участии фронтально-го отдела новой коры. Эта область играет существенную роль в системной организации адекватной оценки биологической значимости раздражителей, провоцирующих ярость. О том же свидетельствует и наблюдаемая нами при функциональных выключениях сенсомоторных отделов новой коры гиперфагия с захватом несъедобных предметов.

При функциональных (холодовых) выключениях височных отделов коры даже длительно лишенные пищи кошки не проявляют мотивации на пищу, что позволяет говорить о существенном значении этих областей в формировании мотиваций. У всех подопытных животных в состоянии выключения височной коры происходило выпадение также реакций защитного характера: на введенную в экспериментальную камеру собаку они не реагировали даже на самом близком расстоянии. В то же время как до, так и после опыта с охлаждением этой области коры кошки проявляли резко выраженное агрессивно-защитное поведение: выгибание спины, поднятие шерсти, шипение. Агрессивная реакция на белую мышь, хорошо проявляв-

ры, происходит постепенное восстановление пороговых величин раздражающего тока до исходных значений, что свидетельствует о компенсаторных перестройках внутрицентральных взаимоотношений, обеспечивающих восстановление функциональной целостности мозга (рис. 49). Однако выключение из функции сенсомоторной области коры проявлялось не только в снятии общетормозных влияний. Животные утрачивали также и способность дифференцированно оценивать текущие раздражения по их биологической значимости. Дразнение кошки прикосновением или быстрым приближением руки или какого-либо предмета к морде обычно снижало центральные пороги раздражения подбугорной области, провоцирующего ярость.



шаяся в норме, после выключения височной зоны коры исчезала (Беленков Н. Ю., Щербаков В. И., 1970).

Оценивая полученные данные, следует подчеркнуть, что если деятельность животных определяется в основном такими биологическими потребностями, как питание, самосохранение, продолжение вида, исследовательский рефлекс, то для удовлетворения этих потребностей в филогенезе и онтогенезе формируются соответствующие механизмы, которые проецируются на различные уровни мозга. Эксперименты с обратимыми декорткациями наглядно продемонстрировали, что в отсутствие функций коры подкорковые образования не могут обеспечить проявление полноценного мотивированного поведения.

Пищевая потребность возникает под влиянием химических сдвигов во внутренней среде организма. Гуморальные факторы при этом прежде всего, очевидно, действуют на гипоталамо-лимбическую систему. Однако при выключениях как всей новой коры, так и отдельных ее областей животные или прекращают принимать пищу, или, наоборот, проявляют генерализованную неадекватную гиперфагию. Следовательно, пищевая потребность не преобразуется в специализированную мотивацию в виде эфферентных параметров «результата», адекватных конкретной ситуации.

N. Karli (1977) отмечает, что в «социально-аффективном» поведении мотивации определяются не только внутренним состоянием, но и внешними условиями и, следовательно, моделируют будущие события. Следует полагать, что и в этой категории мотивационного поведения необходимо участие новой коры.

Ясно, что преобразование потребности в мотивацию в соответствии с индивидуальным опытом и связанными с ее реализацией эмоциями в значительной степени зависят от коркового уровня интеграции. Отрицательные эмоции чаще возникают на факторы окружающего внешнего мира. Но их провоцирует также и дефицит информации об адекватном способе реагирования. Поэтому кора, в наибольшей мере обеспечивающая оценку значения обстановки для животного с позиции его прошлого опыта, оказывается особо значимой при проявлении реакций агрессии, страха и т. п.

**Биоэлектрические корковые проявления мотиваций.** О сложной интегрированной деятельности мозговых структур, обеспечивающей мотивации, свидетельствуют не только поведенческие, но и электрофизиологические сдвиги. Они выявляют специфические особенности включения структур мозга в реализацию этих явлений. В лаборатории, руководимой П. К. Анохиным, К. В. Судаков (1971) обнаружил, что у кошек, длительно депривированных пищей, в состоянии уретанового наркоза активируется ЭЭГ преимущественно в передних отделах коры больших полушарий. Одновременно с этим активация деятельности мозга, по показаниям ЭЭГ, отмечается и в латеральном отделе



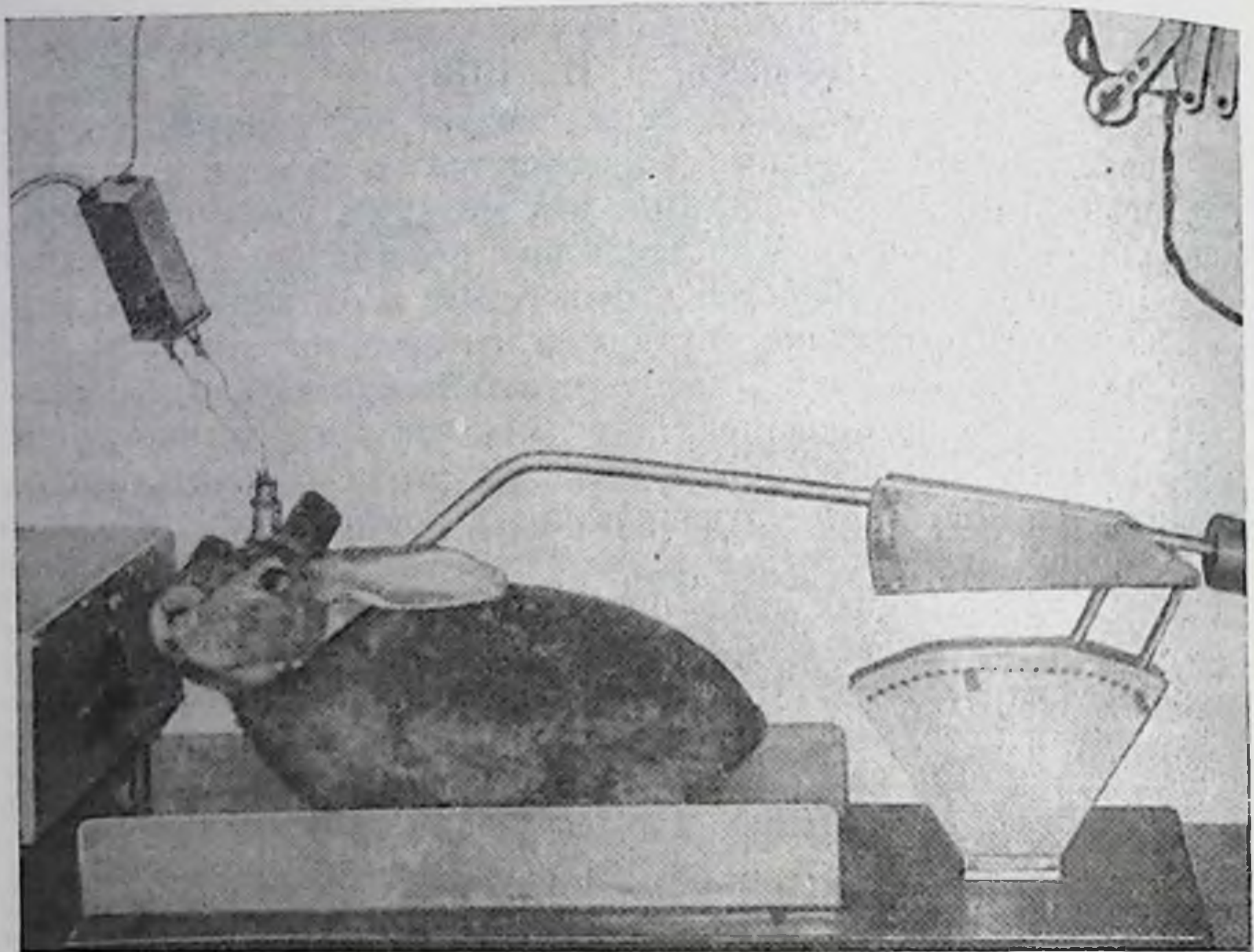


Рис. 50. Устройство для изучения нейрональной активности у бодрствующего кролика.

подбугорной области, медиальных ядрах зрительного бугра, сетчатом образовании. Имеются некоторые сведения и об электрической активности отдельных нейронов коры больших полушарий. Ю. А. Фадеев (1968) отметил учащение разрядов большинства исследованных им нейронов в коре сенсомоторной области голодной кошки после введения в кровь глюкозы. К. В. Судаков и соавт. (1973) продемонстрировали наличие в сенсомоторной и орбитальной зонах коры кролика нейронов, реагирующих на раздражение рецепторов ротовой полости и желудка жидкой пищей. Аналогичные ответы нейронов коры были обнаружены и при стимуляции латерального отдела подбугорной области.

Г. Е. Воробьев (1974) в нашей лаборатории исследовал влияние голода, насыщения и пищевых раздражителей на нейрональную активность коры больших полушарий у бодрствующих кроликов, находящихся в условиях, близких к свободному поведению. С помощью специально сконструированного устройства кролику обеспечивали состояние относительного комфорта, он мог совершать в определенном объеме движения и свободно захватывать пищу (рис. 50).

Полученные результаты показали, что независимо от области отведения (сенсомоторная, затылочная, височная зоны ко-



ры) у кроликов регистрируются нейроны с низким, средним и высоким уровнем фоновой импульсации. В состоянии голода по сравнению с состоянием пищевого насыщения животных фоновая активность нейронов изменяется во всех трех, условно выделенных, категориях нейронов. Характерно, что у кролика, находящегося в состоянии голода, возрастает число клеток со средним и высоким уровнем и уменьшается число нейронов с низким уровнем фоновой импульсации по сравнению с накормленными животными (табл. 3). Наличие подобных сдвигов в фоновой активности отмечалось во всех областях коры больших полушарий, что не расходится и с данными электроэнцефалографии. К. В. Судаковым (1971) показано, что, в отличие от наркотизированных животных, у бодрствующих уже после суточного голодания наблюдается генерализованная активация во всей коре больших полушарий.

Таблица 3

ФОНОВАЯ АКТИВНОСТЬ КОРКОВЫХ НЕЙРОНОВ (ИМП/С) У КРОЛИКОВ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПИЩЕВОГО НАСЫЩЕНИЯ

Уровень активности	Области коры								
	фронтальная			затылочная			височная		
	голодные	сытые	p	голодные	сытые	p	голодные	сытые	p
Низкий	2,39 ±0,18	1,52 ±0,20	0,01	1,83 ±0,24	1,01 ±0,21	0,05	2,11 ±0,19	1,38 ±0,27	0,02
Средний	6,17 ±0,33	5,05 ±0,29	0,03	5,29 ±0,36	4,07 ±0,47	0,04	5,82 ±0,31	4,87 ±0,42	0,05
Высокий	11,64 ±1,24	9,98 ±1,04	0,05	9,96 ±1,17	9,19 ±1,32	0,05	10,37 ±1,44	9,23 ±1,18	0,05

Г. Е. Воробьевым (1974) установлено, что мотивационное состояние у голодного животного находит отражение не только в сдвиге фоновой импульсации, но и в вызванной активности корковых клеток. Это выразилось в увеличении количества нейронов, реагирующих на действие индифферентных (звук, свет) стимулов. Одновременно с этим возрастало число нейронов, отвечающих на стимулы различной сенсорной модальности (табл. 4). Можно полагать, что наблюдаемое повышение фоновой активности и увеличение количества реагирующих на внешние стимулы нейронов во всех областях коры больших полушарий у голодных животных обусловлено генерализованным влиянием, исходящим от активирующей системы мозга. Однако при наличии генерализации следует отметить, что у голодных животных сдвиг фоновой и вызванной активности более значительны в нейронах, относящихся к передним сенсомоторным отделам новой коры.



Таблица 4

**СООТНОШЕНИЕ НЕЙРОНОВ КОРЫ ВИСОЧНОЙ ОБЛАСТИ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ, РЕАГИРУЮЩИХ НА РАЗЛИЧНЫЕ ВИДЫ СТИМУЛЯЦИИ У ГОЛОДНЫХ И СЫТЫХ КРОЛИКОВ**

Раздражитель	Количество реагирующих нейронов к общему числу зарегистрированных, %	
	голодные	сытые
Звук . . . . .	21	25
Свет . . . . .	13	9
Звук, свет . . . . .	27	23

В связи с этим интересно отметить, что W. Nauta (1964) высказал положение о том, что передняя фронтальная часть является продолжением лимбической системы в новой коре и выполняет вследствие этого какие-то особые функции в организации видоспецифического мотивированного поведения.

### **Роль подбугорной области и лимбических структур в организации мотивационных и эмоциональных состояний**

В поисках структур, с которыми связано управление мотивациями и эмоциями, особое внимание сосредоточивают на подбугорной области и структурах лимбической системы. Действительно, характер эффектов разрушения и электростимуляции этих структур демонстрирует их особое отношение к физиологическим механизмам мотиваций и эмоций. Однако извлечь из полученных многочисленных экспериментальных данных какие-либо бесспорные доказательства локализации этих функций именно в этих структурах не представляется возможным. Поскольку изложение всех известных данных заняло бы слишком много места, ограничимся лишь несколькими примерами.

Ряд исследователей (Spiegel E. et al., 1940; Bard Ph., Mountcastle V., 1948) заключили, что разрушение миндалевидных тел приводит животных к состоянию, благоприятствующему возникновению реакции ярости. Согласно данным других авторов (Schreiner V., Kling A., 1953; Fonberg E., 1965), повреждение миндалевидных тел делает животных ручными и послушными. М. Kennard (1945) отмечала, что в случаях удаления орбитальной зоны коры кошки проявляют ярость и становятся злыми. Однако R. Livingston и соавт. (1948) описали противоположный эффект — после аналогичной операции животные становились более ручными.

Не трудно заметить, что идентичные сдвиги в мотивационно-эмоциональной сфере наблюдались после разрушений различных структур мозга. Так, гиперфагия возникала у животных после повреждений и подбугорной области (Anand B., Bro-



beck G., 1952) и миндалевидных тел (Morgan P., Kosman A., 1957) и, как было показано в работах нашей лаборатории, после экстирпации или функционального выключения сенсомоторных отделов коры больших полушарий. Т. А. Меринг и Е. И. Мухин (1971) после разрушений гиппокампа у одних собак отмечали гиперфагию, а у других — гипофагию.

Большие противоречия встречаются и при ознакомлении с данными, полученными в опытах с электрической стимуляцией структур мозга. Результаты одних исследователей весьма часто не находят подтверждений в опытах других. Нельзя не отметить и того, что при стимуляции различных образований мозга у животных часто возникают весьма сходные реакции. Так, например, реакция ярости наблюдалась различными авторами при раздражении следующих структур: переднего и заднего отделов подбугорной области, латерального и заднеVENTРального отделов зрительного бугра, миндалевидного тела, заднего отдела гиппокампа, извилины пояса, или поясной извилины. Можно было бы полагать, что раздражение каждого из этих образований, относящихся к лимбической системе мозга, включает в активность весь «круг Пейпеза». Но оказывается, что и стимуляция не принадлежащих к нему структур может приводить животных в состояние ярости. Так, активно-оборонительные реакции вызывались раздражением серого вещества среднего мозга, области, окружающей спявнев водопровод, верхних и нижних бугров четверохолмия.

Кроме того, стимуляция одних и тех же структур часто приводит к различным мотивационно-эмоциональным состояниям. Например, раздражение миндалевидных тел вызывает не только агрессивные и защитные реакции, но и настораживание, приноживание и др. J. Green и соавт. (1957) описали 18 различных симптомов, возникающих при раздражениях электрическим током миндалин и 11 симптомов при их разрушениях. Установить же отдельные анатомические структуры миндалевидного тела и приурочить их к определенным формам поведения до сих пор не удалось.

Для получения какого-либо определенного эффекта весьма существенное значение имеет характер раздражения, т. е. параметры тока. На основании экспериментов со стимуляцией структур лимбической области В. Anand и S. Dua (1955) сделали вывод, что решающее значение для получения той или иной периферической реакции имеет интенсивность и продолжительность раздражения и, в меньшей степени, локализация микроэлектродов. На основании произведенных экспериментов J. Flynn (1977) заключил, что поведение нападения на крысу у кошек можно вызвать электростимуляцией многих структур ствола мозга вплоть до нижних олив. При повышении интенсивности стимуляции, начиная с пороговой величины, вначале возникают движения, не связанные с внешней обстановкой, за-



тем они становятся направленными на внешние объекты, и, наконец, эти реакции превращаются в поведение нападения. Можно попытаться объяснить такую последовательность развития поведенческих эффектов удаленностью области, ответственной за реакцию нападения, от места стимуляции, т. е. временем распространения электрического тока. Однако при регистрации активности нейронов на различных расстояниях от пункта стимуляции это предположение не подтвердилось. На основании этих наблюдений сделан вывод, что различная интенсивность электростимуляции вовлекает одни и те же популяции пейронов в различные формы деятельности.

Бесспорно, подбугорная область играет значительную роль в формировании мотиваций и эмоций, но является ли она критической, исключительно необходимой структурой для их проявления? Используя разработанную методику полной хирургической изоляции подбугорной области у кошек, G. Ellison и J. Flynn (1968) установили, что после подобной операции у животных, за редким исключением, воспроизводится весь комплекс защитных реакций, реакций на мышь и принятие пищи (табл. 5). Эти факты показывают, что если подбугорная область

Таблица 5  
ТИПЫ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ, НАБЛЮДАЕМЫЕ У КОШЕК  
С ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОДБУГОРНОЙ ОБЛАСТЬЮ (ELLISON G., FLYNN J., 1968)

Животные	Защитные реакции							Реакции на мышь							Пищевые реакции		
	прижатие ушей	расширение зрачка	пилоэрекция	втягивание третьего века	выпускание когтей	рычание	шипение	зрительно-направленное нападение	использование когтей в нападении	удары лапой в нападении	спонтанное нападение	нападение уда-рами лапы в шейную область	различие в поведе-нии по срав-нению с пежи-вым объектом	питье молока	отказ от фальсифици-рованного молока	еда рыбы	
1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	×	0	×	
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	×	0	×	
3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
8	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	×	0	×	

Примечание. + реакция сохранена; — реакция отсутствует; 0 — испытание не проводилось; × — нет произвольного принятия пищи, но пища и молоко проглатываются после введения в рот.

и является неким «центром» мотиваций и эмоций, то не единственным. Ее нельзя рассматривать как структуру, без которой не могут проявляться ни защитные, ни агрессивные, ни пищевые формы поведения. Авторы обращают внимание на то, что если у животных с изолированной подбугорной областью обна-



руживается хорошо координированное агрессивное поведение, то у декортицированных животных подобные реакции отсутствуют. На этом основании ими высказано мнение, что любое агрессивное поведение в большей степени зависит от влияний высших структур мозга, чем от специфических образований подбугорной области. Этот вывод подкрепляет приведенное выше заключение, сделанное нами на основании функциональных выключений новой коры, что оборонительные мотивации и соответствующие им эмоции не могут возникать без участия новой коры, так как для этого необходима адекватная перцепция, т. е. афферентный синтез всех факторов внешней среды.

В связи с этим возникает вопрос: вызывает ли электростимуляция подкорковых и лимбических структур, в том числе и подбугорной области, истинные эмоциональные состояния с соответствующими «переживаниями» животных, со стремлением к определенным параметрам «результата», аналогичные тем, которые возникают в естественных условиях? Многочисленные факты позволяют сомневаться в этом. Можно полагать, что структуры промежуточного и среднего мозга хотя и осуществляют выразительные моторные реакции, не являются основой эмоциональных переживаний. Одним из приводимых в пользу этого аргументов был известный в клинике факт, что плач и смех, возникающие при заболеваниях ствола мозга, не сопровождаются эмоциональными переживаниями.

Во многих работах показано, что между эмоциональным состоянием и комплексом ответного эмоционального выразительного поведения нет прямой связи. Используя психотропные средства (аминазин, амизил и др.), М. М. Козловская (1971) подавляла эмоциональные состояния у животных; раздражение же глубоких структур продолжало при этом вызывать полноценное внешнее проявление эмоций. В пользу этого указывают наблюдения, сделанные в экспериментах с самостимуляцией «положительных» зон мозга. Так, кошки, раздражая эти зоны подбугорной области посредством нажатия на рычаг, могут доводить частоту нажатий до 1500 в час. Однако при этом животные, как пишет R. Doty (1969), по внешним признакам находятся «на грани ужаса»; у них наблюдаются расширение зрачков, пилоэрекция, мочеиспускание.

W. Wygwicka (1978) показала, что во время стимуляции электрическим током точек подбугорной области, вызывающей секрецию кислого желудочного сока, кошки не проявляют пищевого поведения; они отказываются от еды, проявляя при этом беспокойство, мяукают и делают попытки убежать. У других кошек, у которых стимуляция подбугорной области вызывает движение к пище и еду, секреторный эффект отсутствует. Таким образом, эти наблюдения свидетельствуют о том, что эффекты электростимуляции подбугорной области не идентичны натуральным поведенческим актам, для которых характерно



объединение в целое многообразных проявлений деятельности организма.

Очевидно, стимуляция данного пункта мозга ведет к возбуждению сложного комплекса структур, расположенных как на подкорковом уровне, так и в коре полушарий. Если и возможно возникновение полноценных эмоциональных состояний при раздражении мозга, то это зависит от того, насколько полно охватываются возбуждением целостные системы, обуславливающие и собственно переживания, и их внешнее соматовегетативное выражение. Кроме этого, следует принимать во внимание, что стимуляция мозга у животных при отсутствии адекватного объекта для вызываемой реакции в окружающей обстановке не приводит к целенаправленным действиям. Поэтому наблюдаемые в ответ на раздражение мозга мотивированные поведенческие акты нельзя рассматривать исключительно как следствие одной стимуляции, так как они могут возникать только в том случае, если эффект раздражения будет взаимодействовать с процессами, происходящими в мозге в результате перцепции окружающей среды.

Разнообразие и противоречивость получаемых результатов можно объяснить неидентичностью разрушений и раздражений мозговых образований, различием в условиях экспериментов, использованием различных видов животных и т. п. Однако основная причина вариабельности данных заключается, по-видимому, в том, что как мотивации, так и эмоции имеют весьма сложную нейроанатомическую организацию. От взаимодействия составляющих ее элементов, их функционального состояния в данный момент зависят и эффекты как разрушений, так и центральных стимуляций.

**Функциональная пластичность структур подбугорной области.** Результаты экспериментов последнего времени дают все больше оснований для пересмотра принятого распределения функций между отдельными зонами подбугорной области. Е. Valenstein и соавт. (1968) получили факты, не согласующиеся с устоявшейся точкой зрения на роль подбугорной области в контроле специфически мотивированных форм поведения. В опытах на крысах имп было установлено, что при наличии в клетке еды, питья и кусочков дерева раздражением латерального отдела подбугорной области электрическим током можно вызвать какое-либо одно из трех видов целенаправленного поведения: побегку к еде, воде или кусочкам дерева, чтобы грызть. Но если из клетки убирали объект, к которому животное первично совершало побегки, то спустя некоторое время стимуляция того же пункта подбугорной области током идентичных параметров вызывала побегку в другом направлении, к другому объекту.

Из вышесказанного следует, что подтвержденная морфологическим контролем локализация кончика электрода, с которо-

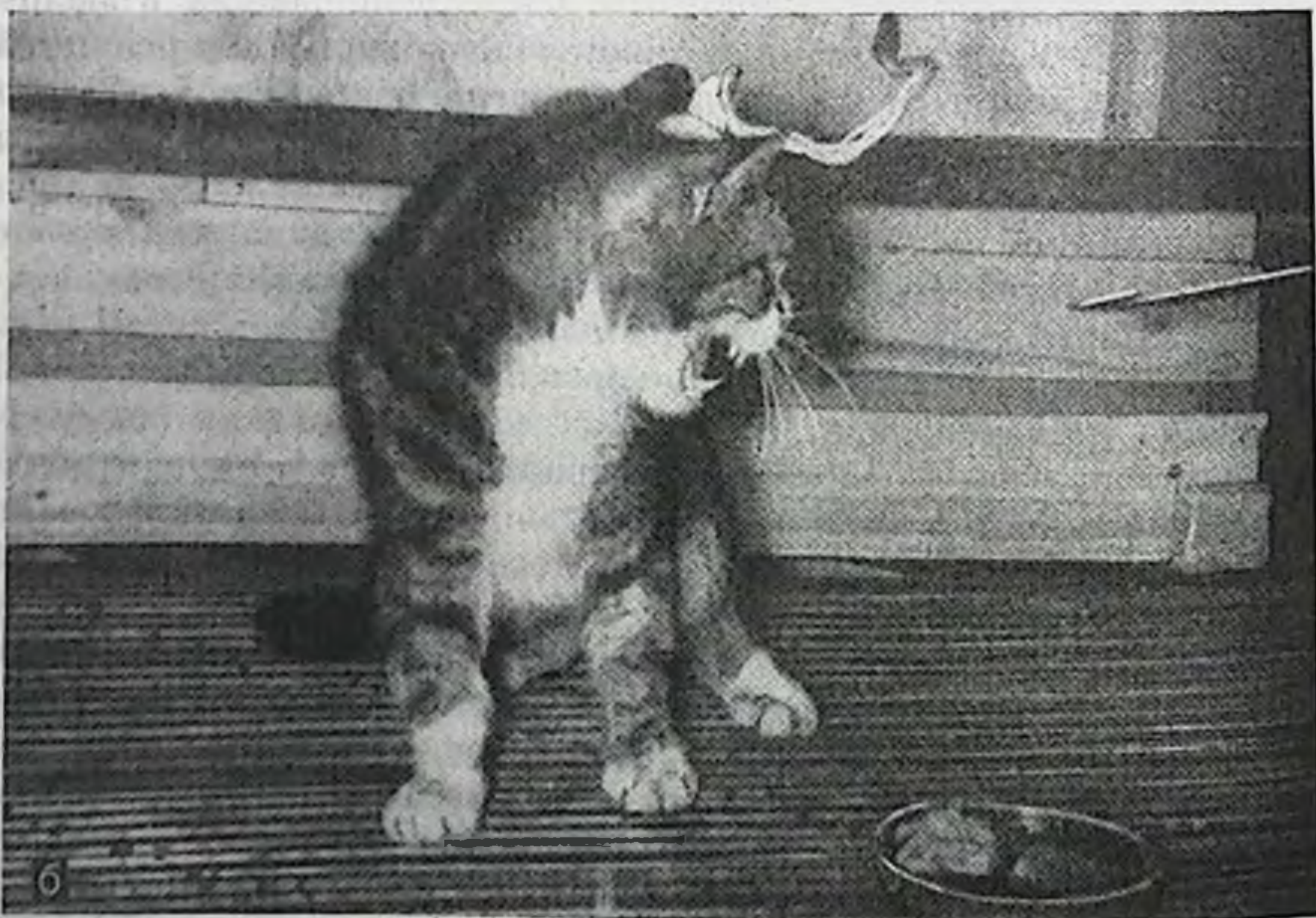


го запускается поведенческая реакция, не исчерпывает «локализацию» всего объема субстрата мозга, вовлеченного в реализацию данной реакции. Мобилизация структур мозга в тот или иной паттерн функциональной целостности, специфичный для определенного вида деятельности, происходит, очевидно, при участии мотивации и обстановочной афферентации. Поэтому те же самые проявления пищевого поведения наблюдаются не только при электростимуляции латерального отдела подбугорной области, но и при раздражении сосковидных тел, латеральной части подбугорной области, некоторых ядер зрительного бугра, ядер моста и миндалевидных тел, хвостатого ядра (Лаконкин А. И., Мягков И. Ф., 1975).

Принято считать, что с функцией латерального отдела подбугорной области связано проявление потребности в пище. Однако ряд исследователей отметили, что поглощение пищи при стимуляции этой структуры возникает лишь у половины подопытных животных (Coons E., 1964; Delgado J., 1949). Согласно R. Wise (1971), во время стимуляции латерального отдела подбугорной области пищу принимают только те крысы, которые многократно получали ее в одной и той же обстановке. Е. И. Попова и О. Г. Павлова (1975) также показали, что прием пищи в ответ на стимуляцию латерального отдела подбугорной области у собак зависит от сигнального значения раздражителей обстановки. У животных, впервые попавших в эксперимент, с выраженной пассивно-оборонительной реакцией (страх), стимуляция латерального отдела подбугорной области не вызывала ориентации на пищу; наблюдался отказ от еды даже после длительной пищевой депривации. Однако после преобразования оборонительного значения обстановки в пищевое стимуляция этой структуры стала активировать пищевой инструментальный рефлекс поднятия лапы и акт еды.

Нами (Беленков Н. Ю., Шалковская Л. Н., 1978) было показано, что пищевое поведение кошек, вызываемое как стимуляцией латерального отдела подбугорной области, так и отдельных пунктов миндалевидного тела, может быть преобразовано в оборонительное поведение. Для этого требовалось в другой экспериментальной обстановке наносить этому животному болевые электрокожные раздражения. После нескольких таких раздражений стимуляция того же пункта мозга теми же параметрами тока стала вызывать не пищевое, а типичное оборонительное поведение с рычанием и реакцией избегания в виде прыжка на «полку безопасности» (рис. 51). При этом у животных сохранялась пищевая реакция на ту же стимуляцию в камере, в которой они получали пищу. Следовательно, эффекты стимуляции подвержены изменениям и за ними не закреплена и тот же эффекторный выход. Понять наблюдаемые явления можно таким образом: животное попадало в обстановку, в которой у него формировалась определенная функциональная





**Рис. 51.** Изменение пищевой поведенческой реакции, вызываемой стимуляцией головного мозга при условно-мотивированном состоянии страха.

а — исходная реакция при стимуляции пункта латерального отдела подбугорной области, б — реакция агрессивного характера при стимуляции той же точки мозга после нанесения в этой камере болевых раздражений электрическим током.



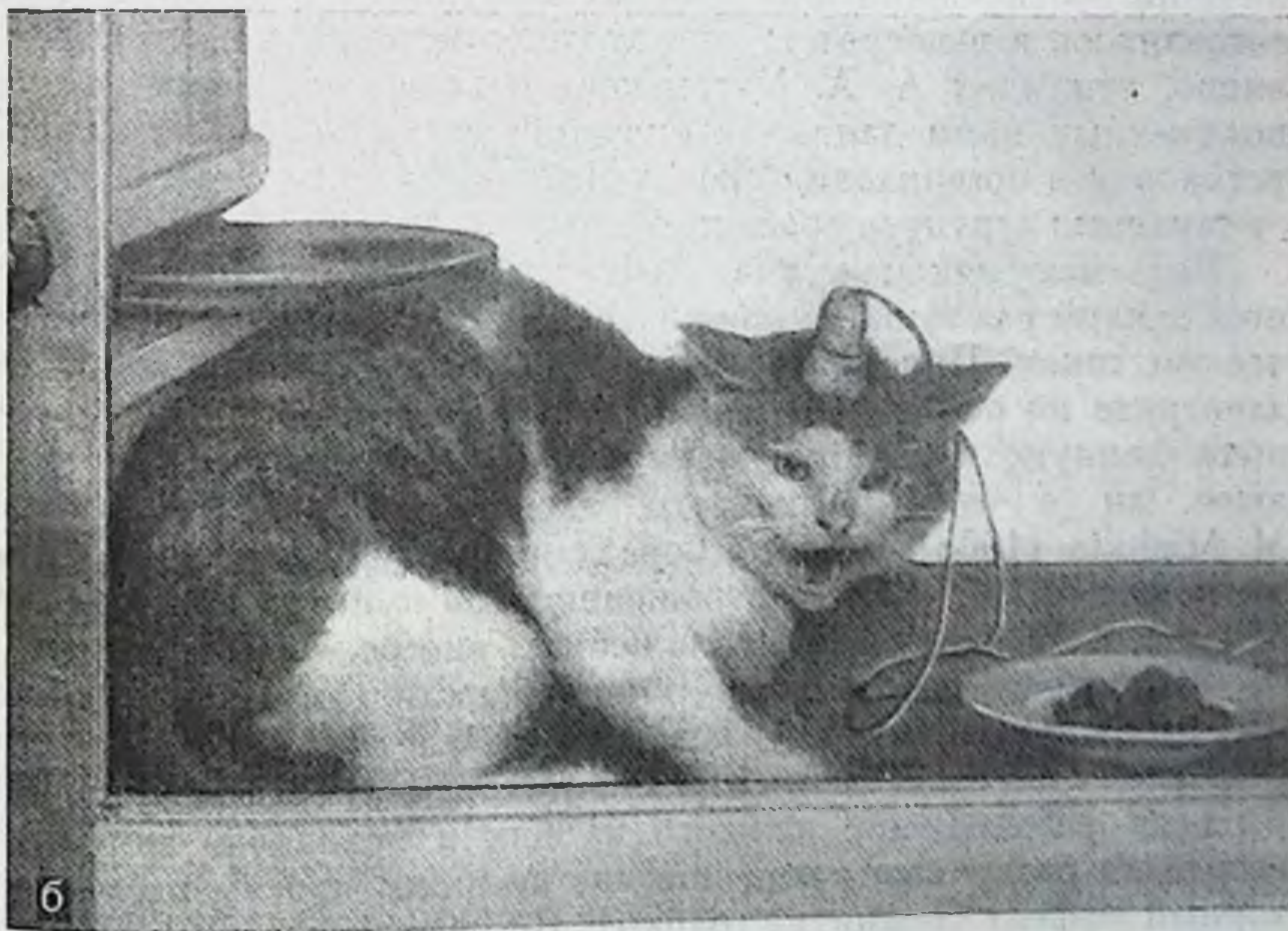
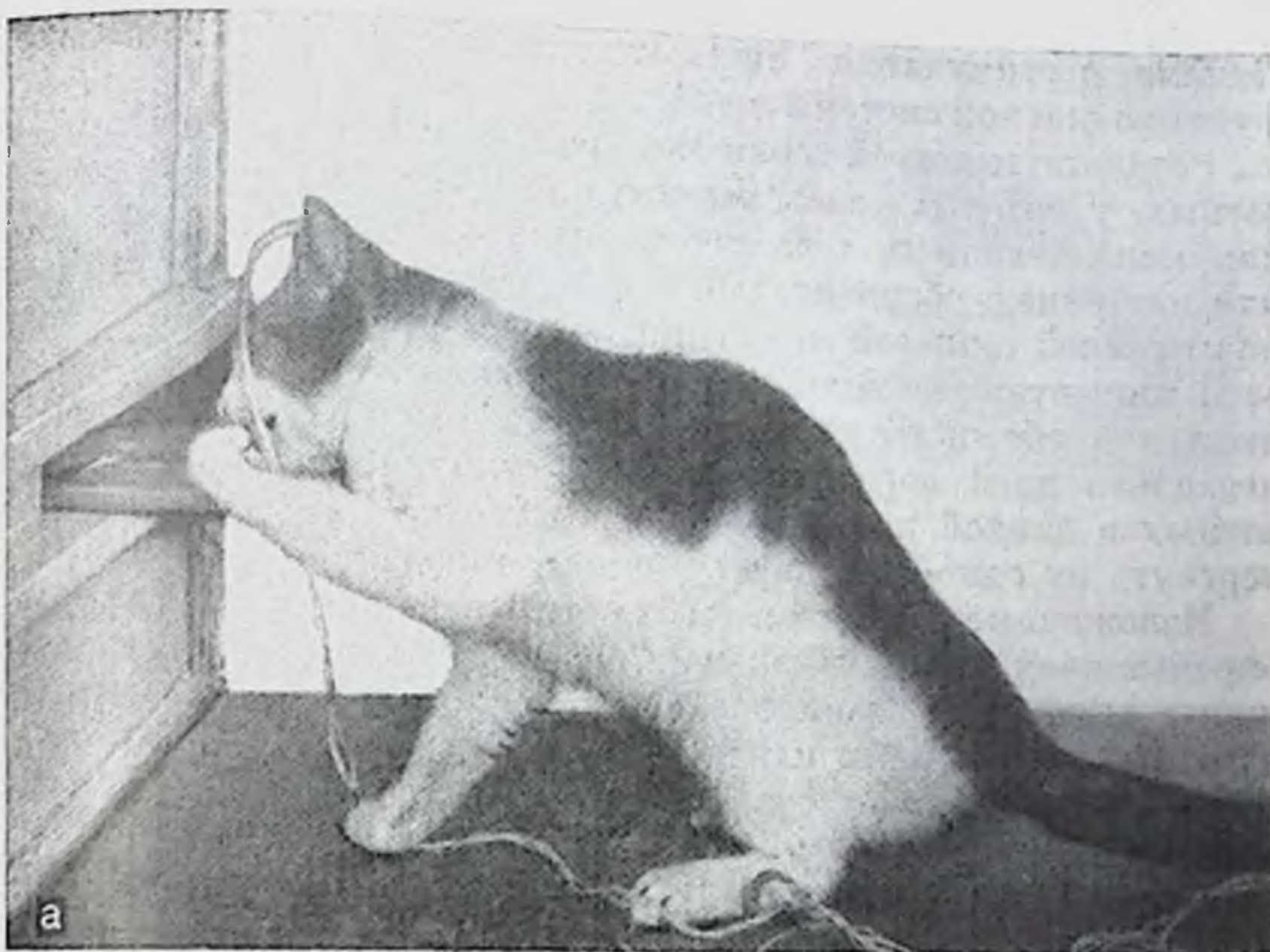


Рис. 52. Изменение агрессивной поведенческой реакции, вызываемой стимуляцией подбугорной области, на фоне усиленной пищевой мотивации. Реакция ярости при стимуляции околожелудочкового (паравентрикулярного) ядра подбугорной области (б), пищевая реакция при стимуляции той же точки после голодания в течение 24 ч (а).



система, и стимуляция лишь программировала включение этой функциональной системы в действие.

Результаты другой серии экспериментов показали, что у животных, у которых электростимуляция подбугорной области или миндалевидного тела первоначально вызывала активные или пассивные оборонительные формы поведения, в состоянии повышенной пищевой мотивации такое же раздражение вызывало пищевую реакцию. Для превращения первоначально наблюдаемой оборонительной реакции в пищевую требовалось за несколько дней перед контрольной стимуляцией кормить животных в данной клетке и непосредственно перед пробой подвергнуть их одно- или двухсуточному голоданию (рис. 52).

Изложенные выше факты дают основание заключить, что определенная функциональная перестройка мозга, происходящая в результате возникновения той или иной мотивации, под влиянием внутренних и внешних факторов, а также приобретенного опыта, может существенным образом изменить эффекты электростимуляций мозга.

Ранее А. А. Ухтомский (1927) определил центральную первичную систему как «царство относительности». Он писал, что «история системы» детерминирует каждое ее состояние. В одной из трактовок доминанты он рассматривает ее как выявление наличного соотношения центральных возбуждений, которое «подготавливалось в непосредственно предшествующий момент». Очевидно, эти идеи А. А. Ухтомского находят подтверждение в полученных нами данных о значении ситуационно вызванной установки в организации конечного поведенческого эффекта стимуляции структур головного мозга.

Весь мозг как целостная «объединенная система» вовлекается всякий раз также и при раздражении его структур электрическим током. При этом локализация кончика раздражающего электрода не определяет границ вещества мозга, обеспечивающего данную, вызванную стимуляцией, реакцию. Не согласуются ли с этим результаты экспериментов В. Robinson и М. Mishkin (1968), которые показали, что прием пищи у обезьян может быть вызван раздражением 139 пунктов подбугорной области и 99 пунктов, расположенных вне ее.

То, что весь мозг вовлекается в осуществление мотивированных форм поведения, показывают и другие наши наблюдения. У кошки с введенными в различные три пункта мозга электродами раздражение каждого из них в исходном состоянии вызывало различные поведенческие реакции: ярость, страх, моторный эффект (поднятие головы). Но после того, как в данной обстановке у животного была выработана поведенческая реакция достижения пищи, та же самая стимуляция всех этих пунктов у голодного животного приводила к идентичному ответу — подходу к кормушке и извлечению из нее кусочков мяса (рис. 53).



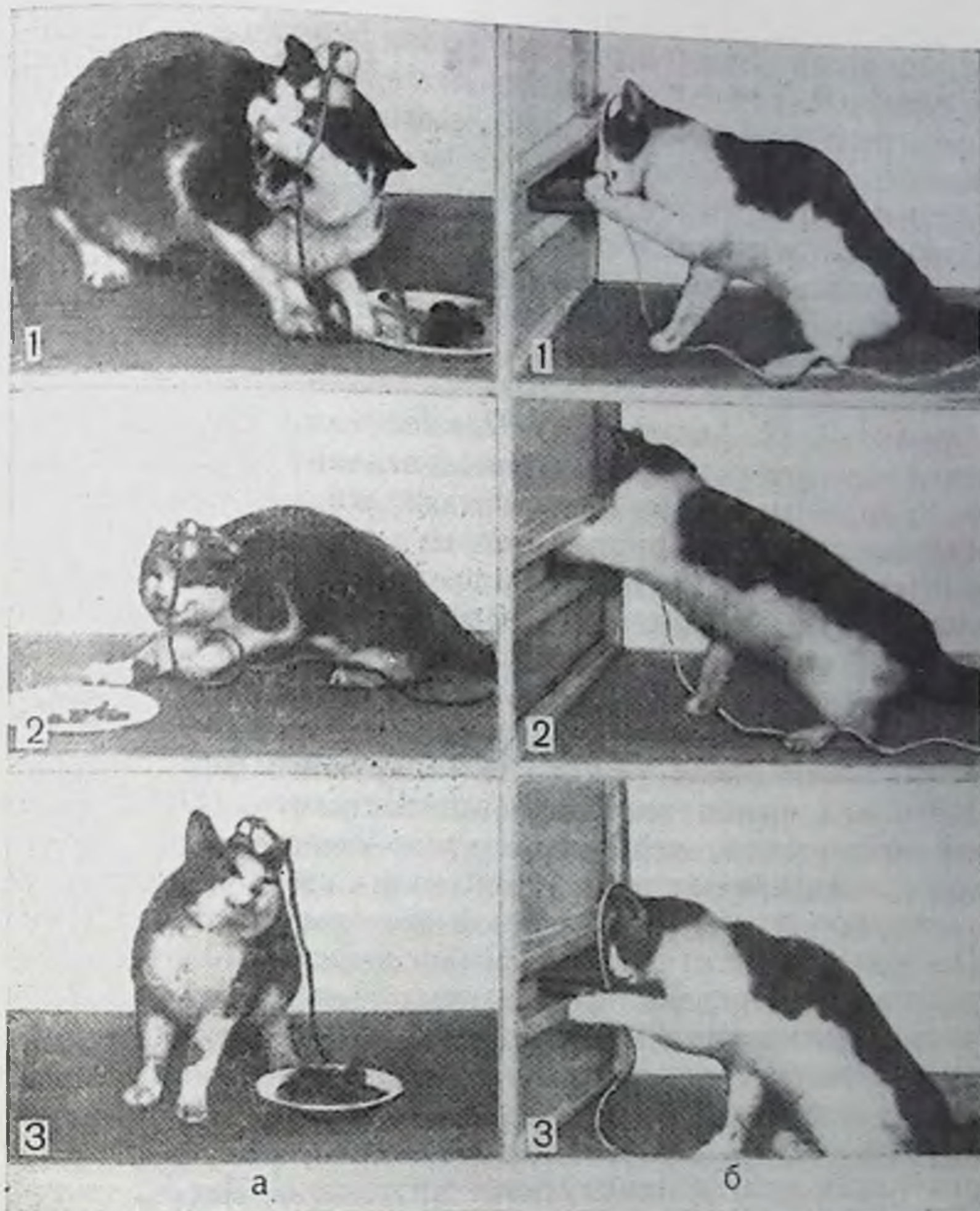


Рис. 53. Изменение эффектов стимуляции подбугорной области, вызывавших на а ярость (1), страх (2), движение головы (3); 1. 2. 3 на б демонстрируют проявление только одного выработанного пищевого рефлекса в состоянии голода на стимуляцию в тех же точках.

Возникает вопрос о физиологических механизмах изменчивости внешних проявлений стимуляции одних и тех же структур мозга при практически одинаковых параметрах тока. Как показывают результаты проведенных исследований, доминирующая мотивация и сигнальное значение обстановочных раздражителей, в зависимости от предшествующего опыта животного, определяют характер ответа на стимуляцию мозга. Активируются ли в данных условиях различные нейроны за счет избирательного повышения их возбудимости или те же факторы изменяют специфику реактивности одной и той же клетки? Представляется вероятным, что в пределах одних и тех же



анатомических областей располагаются функционально различные единицы. Это подтверждают исследования с применением микроэлектродной техники. Э. А. Асратян (1971) распространил идею И. П. Павлова о «перекрытии» специализированных элементов коры на структурно-функциональную организацию подбугорной области и образования лимбической системы. С этой позиции можно объяснить, почему электростимуляция любого пункта мозга способна вовлечь в реакцию разные элементы в зависимости от порога их возбудимости и параметров тока.

Однако П. К. Анохиным (1974) было сделано другое допущение, что при различных функциональных состояниях одни и те же нервные клетки могут включаться в различные формы деятельности. Факты конвергенции на одни и те же нейроны множества импульсов, несущих разномодалую сенсорную и биологическую информацию, позволяют предполагать возможность интегративной функции самой нервной клетки. Все элементы мозга в определенной степени полифункциональны, и характер их реакции в данный момент зависит от специфичности нейрохимического режима доминирующей мотивации.

Объясняя факты разнонаправленности ответов при одинаковой локализации центрально приложенного электрического стимула, нельзя, по-видимому, исключить сосуществование обоих вышеупомянутых механизмов в деятельности мозга.

Поскольку естественно вызванные поведенческие акты осуществляются на основе запускаемых внешними стимулами функциональных систем, сформировавшихся в прошлом опыте, интересно рассмотреть в этом аспекте поведенческие ответы на прямую стимуляцию подбугорной области. Для этого стимуляции производили в нейтральной обстановке, в которой отсутствовала какая-либо доминирующая мотивация. Исследовали вопрос — содержатся ли параметры «полезного результата» в паттерне возбуждений, на базе которых возникает поведенческий эффект прямой стимуляции мозга. Предстояло объяснить, фиксируется ли вообще в памяти животного «результат» двигательного поведения, навязываемого ему стимуляцией мозга? Результаты опытов с электростимуляциями мозговых структур показывают, что эта стимуляция часто порождает реакции с «открытым контуром», в котором не определена конечная цель поведения. Следует согласиться с J. Delgado (1971), который полагает, что раздражения мозга в отсутствии объекта для реакции вызывают лишь бессмысленные наборы движений. Но следует обратить внимание на одну весьма существенную особенность центрально вызванных реакций — они очень легко объективизируются, как бы «притягиваются» к элементам внешней среды. Достаточно какому-либо объекту оказаться в поле зрения животного в момент нанесения ему стимуляции, как вызванный «изнутри» эффект оказывается направленным на этот объект.



В наших опытах в клетку с кошкой, у которой был вживлен электрод для стимуляции подбугорной области, подсаживали белую мышь. До начала стимуляции данная кошка не проявляла никаких агрессивных действий по отношению к появившейся мышь. Мышь также не проявляла признаков реакции страха перед кошкой. Наоборот, кошка даже привлекала к себе мышь, которая ходила между ее лапами, лежала под брюхом, залезала на тело. Но стоило только произвести раздражение подбугорной области, как мышь мгновенно превращалась в объект нападения кошки. Она немедленно схватывала мышь и терзала ее, пока действовала эта стимуляция. Если ток выключали, атака на мышь сразу же прекращалась. Подобное поведение можно было воспроизводить много раз, если препятствовать кошке окончательно загрызть мышь. Весьма примечательным было то, что мышь после такой искусственно вызванной атаки кошки не вырабатывала на нее реакции страха, а продолжала, как и до этого, подходить к ней и проявлять признаки дружелюбного контакта. Можно полагать, что поведение кошки, вызванное прямой стимуляцией мозга, не носило всех компонентов натуральной агрессии, чтобы спровоцировать защитную реакцию страха у мышь.

Приведенные результаты опытов показывают, что стимуляция мозга в отсутствие адекватного объекта во внешней среде не провоцирует каких-либо параметров результата. Соответственно, вызванное возбуждение не реализуется в целенаправленном действии. Поэтому наблюдаемые в ответ на центральные раздражения эмоциональные состояния и соответствующие поведенческие акты нельзя рассматривать как следствия одной стимуляции мозга, так как они могут возникнуть только в том случае, если эффект раздражения будет взаимодействовать с процессами, уже протекающими в мозге в результате восприятия окружающей среды.

Итак, если объект имеется, то он становится «целью» поведения, вызываемого стимуляцией подбугорной области. Но соответствует ли эта «цель» истинной текущей потребности животного? На этот вопрос скорее всего следует ответить отрицательно. На самом деле, разве пужна накормленному животному пища, когда стимуляция мозга у него вызывает уже заторможенное насыщением пищевое поведение. Разве полезно провоцируемое стимуляцией нападение на другое животное, если со стороны последнего нет никаких признаков угрозы. Интрацеребральное раздражение не мобилизует прошлого опыта, не извлекает из памяти ни энграммы какого-либо «полезного результата», ни программы какого-либо поведения. Соответственно «результат» реакции, например, схватывания объекта, не является обратной связью в функциональной системе. Таким образом, реакции, возникающие на стимуляцию мозговых структур, не являются замкнутыми. Следовательно, они не организованы по принципу функциональной системы. Полученные данные



свидетельствуют также о пластичности внутрицентральных связей подбугорной области, что позволяет ему включаться в реализацию эффекторного звена различных функциональных систем.

Обладают ли подкрепляющим свойством эффекты стимуляции подбугорной области и других подкорковых структур мозга? Вопрос, поставленный в данном разделе, вытекает из развиваемого в этой книге представления о том, что любой естественным образом выработанный условный рефлекс реализуется на основе сформировавшейся функциональной системы, эффекторным звеном которой является извлеченный из памяти посредством условного сигнала «результат» рефлекторного действия. Затем избирательно актуализируется его непосредственная моторная программа. Поэтому важно было выяснить особенности функциональной структуры поведенческих актов, вызываемых прямой стимуляцией мозга. Фиксируется ли в памяти животного сам факт их реализации, моторный рисунок проявившегося движения, его «результат» (овладение каким-либо объектом среды)?

Данные литературы, касающиеся выработки условных рефлексов на более прямую стимуляцию мозга, весьма противоречивы. Характерно, что R. Doty (1969) разбирает эту проблему в связи с возможностью выработки условных рефлексов без мотивации.

В нашей лаборатории (Ломарев В. П., 1978; Шалковская Л. Н., 1978) делались различные попытки выработать условные рефлексy у кошек на различные дистантные сигналы (звук, свет) путем сочетания их с реакциями «ярости», поиска, захвата пищи, нападения и т. п., вызываемыми прямой стимуляцией подбугорной области. Нам не удалось условнорефлекторно воспроизвести характерное по форме поведение ярости, нападения, поиска и т. п. при действии дистантного раздражителя.

Из этого следует, что центральные процессы, посредством которых организуются поведенческие акты при стимуляции мозга, не несут в себе модели (образцы) будущих полезных результатов и лишены отражения посредством обратных связей результатов, достигнутых вызванными двигательными актами. Поэтому эти процессы нельзя рассматривать с позиции функциональной системы. Осуществления поведенческих актов при стимуляции мозга происходят, по-видимому, без мобилизации индивидуального опыта организма, в отрыве от его памяти. Животные, по всей вероятности, не фиксируют в памяти насильственно вызванные движения. Таким образом, отсутствие памятных следов как «результата», так и моторной программы может быть причиной того, почему центрально вызываемые поведенческие эффекты не воспроизводятся условным раздражителем.

Различие последствий сочетания звукового стимула с естественными — периферическими стимулами и центральным раздра-



жением мозга, было выявлено в нашей лаборатории на специально разработанной модели «двойного эксперимента».

В клетке находились одновременно две кошки. У одной из них электроды были вживлены в зоны «ярости» подбугорной области. Стимуляция мозга в соответствующей точке током около 0,6 мА вызывала у нее всякий раз реакцию атаки на другую кошку. В присутствии обоих «партнеров» в опыт вводили звуковой сигнал. У одной кошки — с электродами в точке «ярости» подбугорной области — звуковой сигнал сочетался со стимуляцией мозга, вызывавшей атаку на другую кошку. Соответственно, с некоторой задержкой относительно начала действия того же самого звука вторая кошка подвергалась атаке со стороны стимулируемой током кошки. Но уже после 3 сочетаний звонка с искусственно вызванной атакой кошка-жертва стала проявлять условнорефлекторное поведение в виде пассивной защиты, которая возникала в ответ на звуковой условный раздражитель. Эта условная защитная реакция наблюдалась на всем протяжении изолированного действия сигнального звука. Другая кошка с электродами в подбугорной области, у которой тот же самый «коллективный» звуковой раздражитель многократно подкрепляли стимуляцией мозга, никаких признаков воспроизведения реакции атаки в период изолированного действия сигнального звука, до начала действия стимуляции мозга, не обнаруживала, даже спустя 50 сочетаний (рис. 54). Кошка-жертва, подвергавшаяся многократно атаке второй кошки, искусственно навязываемой электростимуляцией подбугорной области вслед за звуковым сигналом, вскоре воспользовалась отсутствием условного рефлекса у подкрепляемой стимуляцией мозга кошки. Поскольку эта кошка во время действия сигнального звука не проявляла никаких признаков условнорефлекторного поведения, кошка-жертва успевала напасть на нее раньше, чем начиналась атака, навязываемая стимуляцией мозга. По этой причине отношения между кошками изменились. Кошка, раньше подвергавшаяся нападению со стороны стимулируемой кошки, по звуковому сигналу стала нападать на эту кошку в момент изолированного действия сигнального раздражителя. На этой основе в ответ на звук у стимулируемой кошки выработалась естественная условная защитная реакция. При этом стимуляция подбугорной области током тех же параметров стала вызывать реакцию, все менее и менее походившую на ярость и атаку. В конце концов стимуляция стала вызывать четко выраженную реакцию пассивной защиты, адекватную значению обстановочной сигнализации (угроза со стороны второй кошки). Во время стимуляции кошка стала прижиматься к полу.

«Двойной» эксперимент четко продемонстрировал качественные различия естественного (периферического) и центрального раздражения при использовании их в роли подкрепления. Имеются основания полагать, что факт атаки, навязываемой стиму-





**Рис. 54.** Изолированное действие «коллективного» условного раздражителя (тон). Отсутствие условной реакции атаки при подкреплении стимуляцией подбугорной области (а, справа), проявление условной реакции страха, выработанной на подкреплении атакой второй кошки (а, слева). Момент подкрепления центральной стимуляцией подбугорной области, вызывающей реакцию атаки (б).



ляцией мозга, не фиксируется в памяти животного. То же самое можно предположить относительно параметров «результата» искусственно вызванного нападения. Совершенно очевидно, что по прекращении стимуляции подбугорной области кошка-жертва мгновенно утрачивала свойство объекта атаки.

Опыты продемонстрировали также пластичность эффекта стимуляции точки мозга, с которой исходно вызывался эффект ярости. Характер этой реакции изменялся, как только у стимулируемой кошки в экспериментальной обстановке выработался пассивно-оборонительный условный рефлекс, в котором подкрепляющим раздражением было нападение на нее другой кошки, «предвидевшей» ее атаку (вызываемую искусственным путем). Очевидно, что в памяти стимулируемого животного не фиксировался ни сам факт реализации им поведения атаки на другое животное, ни объект этой атаки. Вне стимуляции эта кошка не проявляла никаких признаков «злобы» к находящейся с ней рядом кошке. Соответственно, условный звук не мог извлекать из памяти параметры афферентации, соответствующие объекту атаки. Типичная программа движений также не воспроизводилась звуковым сигналом, так как она не была зафиксирована в виде моторного памятного следа. В силу этого условный рефлекс на звук в виде атаки и не образовывался, несмотря на его регулярное стереотипное проявление при каждой стимуляции подбугорной области.

По мере многократных повторений сочетания звука со стимуляцией мозга у некоторых животных вырабатывалось некоторое подобие условнорефлекторной реакции на звук. Важно, однако, подчеркнуть, что никогда эта реакция, вызываемая сигнальным звуком, не воспроизводила форму реакции, провоцируемой стимуляцией мозга. Поведенческое проявление на действие условного сигнала всегда было однотипным. Текущая двигательная активность животного прерывалась, кошка прижималась к полу, фиксируя взгляд на источнике звука. Наблюдалась пилоэрекция. Животное отказывалось от еды. Вся его поза выражала настороженное внимание, близкое к состоянию страха, а не реакцию активного поиска или нападения.

Условные реакции описанного выше типа вырабатывались не у всех животных, а только у тех, у которых стимуляция подбугорной области сопровождалась длительным эффектом эмоционально окрашенного последствия (10—20 с). Можно было предположить, что подкрепляющей основой для выработки неспецифической реакции страха на звук было то самое состояние страха, которое проявлялось в последствии от стимуляции некоторых точек подбугорной области. Наличие этого эффекта последствия, внешне сходного с поведением в состоянии страха, не зависело от поведенческих эффектов стимуляции раздражаемой точки. Поскольку реакция страха в последствии от стимуляции вызывалась не со всех исследованных точек подбу-



горной области, то, соответственно, не всегда проявлялась способность к ее обусловливанию. С этими фактами согласуются данные Т. Н. Оннани (1975), который показал, что при сочетании звукового сигнала с раздражениями латеральной области подбугорной области или дорсальной части миндалевидного тела, вызывающими активацию пищевого или питьевого поведения, условный рефлекс того же типа образовать не удастся. Точно также рефлекс, выработанный на подкреплении стимуляцией вентромедиальной области подбугорной области, вызывающей агрессивное поведение, этот эффект не воспроизводит. Т. Н. Оннани показал, что только в том случае, если по прекращении стимуляции отмечается следовое проявление страха, после нескольких сочетаний удастся вызвать этот страх условным сигналом.

В связи со сказанным интересно отметить ряд других данных литературы. Так, В. М. Смирнов (1975) указывает на ощущение людьми чужеродности эмоциональных состояний, навязываемых им электростимуляцией подбугорной области. П. В. Симонов (1975) предполагает, что при стимуляции лимбических структур состояние страха на внутренний стимул возникает в ответ на тот искаженный образ окружающей среды, который вызывает этот стимул.

Можно думать, таким образом, что наблюдаемые реакции страха, на основе которых выработались условные рефлекс у кошек, проявились на состояние, вызванное стимуляцией. Только эта эмоционально-негативная реакция последствия стимуляции могла служить подкреплением для выработки условного рефлекса. С подобным явлением мы встречаемся, по-видимому, в тех случаях, когда имеем дело с феноменом самостимуляции. Как известно, электростимуляция многих подкорковых структур вызывает состояния, воспроизведение которых становится целью поведения животного. Поэтому у него вырабатывается двигательный инструментальный рефлекс самостимуляции, который позволяет ему достигать этого «результата». Очевидно, и здесь подкрепляющей основой является не сама стимуляция, а ее последствие. Животное нажимает на педаль, чтобы избежать последствия, и при этом самостимулируется, достигая «результата». По мере достижения цели нажатия прекращаются, стимуляция прерывается, и начинается состояние последствия. Последнее обладает качеством, вызывающим избегание; соответственно животное снова нажимает на педаль и т. д.

Эмоции и мотивации, вызванные условнорефлекторным путем. Анализ условий возникновения эмоциональных состояний дает основание для заключения о том, что эмоции служат своего рода посредниками между потребностью, обусловленной дефицитом обмена или внешней угрозой выживанию, и деятельностью по ее удовлетворению. Именно эмоции определяют индивидуально специфические побуждения организма к определенным сти-



мулам или к их избеганию. До тех пор пока потребность «не определена» в виде определенной мотивации, построенной на предшествующем опыте, она может вызвать лишь общее беспокойство, побуждающее к обследованию среды. В процессе опытной реакции. Характерно, что обусловливание эмоций очень часто происходит с одного сочетания. Возможность выработки условных связей на основе эмоциональных состояний демонстрируют модели самораздражения мозга, где подкреплением является «чистая» эмоция.

Успех или неуспех по ходу реализации действия порождает производные эмоции. Они вырабатываются в течение жизни и служат в качестве подсобного механизма процесса регуляции действия, корректируют его протекание на основе опыта фактических достижений результата. Неуспехи деятельности в норме должны ослаблять тенденцию к возобновлению прерванных действий. Наоборот, многократные успехи при выполнении одних действий облегчают выработку других. Возможно, что именно эмоции успеха облегчают проявление феномена моторного переноса. Функциональная система может быть сформирована именно на основе этих эмоций «успеха — неуспеха». Они возникают вследствие сличения обратной афферентации с параметрами запланированного результата. По мнению П. К. Апохица (1969), эмоциональные переживания «успеха — неуспеха» являются своеобразным пеленгом, который или прекращает поиски, или возобновляет их.

Условнорефлекторное воспроизведение первичных форм эмоций и мотиваций, а также воспитание на основе индивидуального опыта новых форм мотиваций и эмоций представляют собой одну из центральных проблем психологии и системной нейрофизиологии. С решением именно этой проблемы связаны вопросы афферентного синтеза, механизма выбора, принятия решения, индивидуальных особенностей поведения.

На моделях выработки условных эмоциональных состояний многие исследователи пытаются раскрыть структурно-функциональную основу эмоций. Основная тенденция, которая вызывает возражение, состоит в стремлении вывести эмоции и мотивации из-под контроля коры больших полушарий.

Н. Hunt и J. Brady (1951) предварительно образовывали у обезьян двигательный навык (нажим на рычаг), который подкреплялся пищей. Затем начинали вырабатывать условную эмоциональную реакцию «страха». Звуковые щелчки сочетались для этого с коротким болевым раздражением лапы электрическим током, которое прекращалось одновременно с окончанием щелкания. После нескольких сочетаний одни лишь звуковые щелчки воспроизводили состояние страха, на фоне которого почти полностью прекращались пищедобывательные нажатия на рычаг, появлялась piloэрекция, локомоторное возбуждение,



мочепускание и дефекация. Морфофизиологическую структуру подобной условной реакции страха у крыс J. Brady (1958) изучал путем повреждений различных структур мозга. На основании полученных данных, показавших лишь незначительное влияние удаления новой коры на выработку и закрепление данной эмоциональной реакции, он пришел к выводу, что условные эмоциональные реакции осуществляются старой корой. Однако дать объективную оценку полученным фактам и сделать какие-либо определенные заключения об участии новой коры в механизмах условных эмоциональных реакций, опираясь на результаты ее удаления, невозможно. После хирургических повреждений в мозге сразу же начинаются функциональные перестройки и, как следствие этого, происходят большие и меньшие компенсации, затрудняющие решение вопроса о том, какие из симптомов удаления структуры являются следствием вычитания функции поврежденной области из всей мозговой деятельности, а какие являются следствием происходящих восстановительных (компенсаторных) процессов.

Когда компенсаторные явления исключаются, например, при экстренном выключении у кошек всей новой коры, выпадают любые условные рефлексy, в том числе и те, которые эффекторно воспроизводят эмоциональные реакции. Проведенные в нашей лаборатории опыты М. П. Ломарева (1978) показали, что при холодном выключении сенсомоторной зоны коры у кошек блокируется проявление эмоциональных условных реакций, выработанных как на основе эмоционально-негативного последствия от прямого раздражения электрическим током подбугорной области, так и на базе периферического болевого раздражения. Полученные данные продемонстрировали обязательное вовлечение новой коры в системную организацию эмоциональных реакций.

Как было показано выше, при подкреплении условного раздражителя стимуляцией пунктов подбугорной области, с которых вызываются те или иные поведенческие эффекты, истинные условные рефлексy, воспроизводящие паттерн эффекта стимуляции, не вырабатываются. Однако стимуляция подбугорной области может быть преобразована в условный сигнал, и тогда проявление эффекта стимуляции начинает полностью зависеть от специфики подкрепляющего рефлекса.

Нами были проведены следующие опыты. К стимуляции подбугорной области, исходно вызывавшей реакцию нападения на другую кошку, присоединяли действие условного сигнала пищевого инструментального рефлекса: животных предварительно обучали повороту кормушки лапой в ответ на сигнал. Соответственно, всякий раз на условный раздражитель, присоединяемый к стимуляции подбугорной области, животное осуществляло выработанное инструментальное движение. После некоторого числа сочетаний раздражение подбугорной области



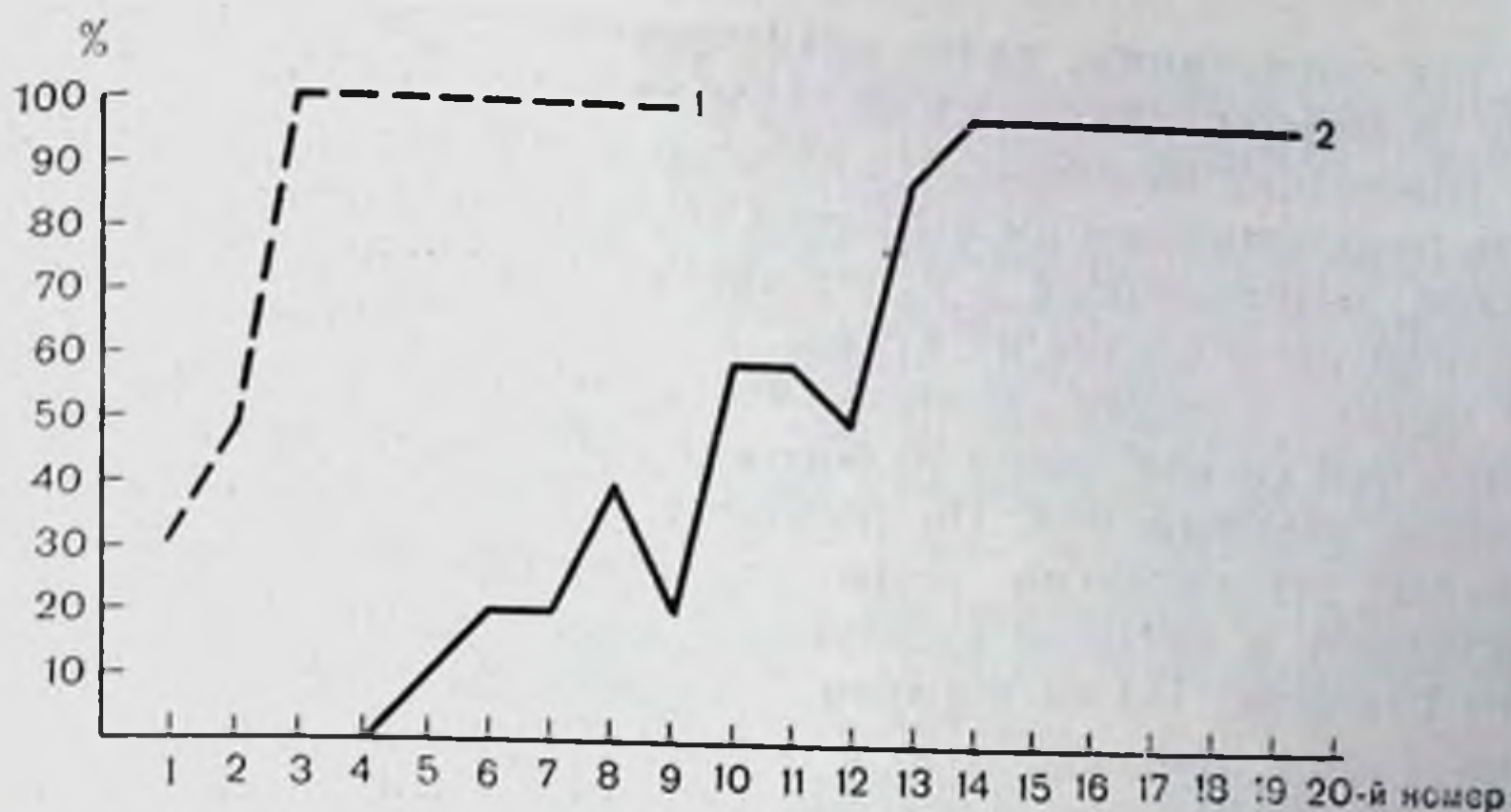


Рис. 55. Скорость выработки пищевого инструментального рефлекса на периферический сигнал — звук (1) и на центральную стимуляцию подбугорной области (2), собственный эффект которой ранее проявлялся в эмоционально-негативной реакции ярости.

По оси ординат — количество правильных ответов (в процентах), по оси абсцисс — порядковый номер блока из 10 сочетаний (один опыт).

в той же самой точке током тех же параметров стало вызывать не реакцию нападения, как прежде, а пищевую инструментальную реакцию поворота лапой кормушки. Однако динамика выработки такого рефлекса характеризовалась существенными особенностями. Как следует из рис. 55, на периферический условный раздражитель такой пищевой инструментальный рефлекс вырабатывается довольно быстро (20—30 сочетаний). Но если в качестве условного стимула, сигнализирующего пищевое подкрепление, выступает электростимуляция мозга, связанная с проявлением эмоционально-негативной реакции ярости, то выработка пищевого условного рефлекса затягивается до 140—150 сочетаний. В других опытах, проведенных Л. Н. Шалковской, у кошек предварительно вырабатывали дифференцирование двух звуковых сигналов. На положительный сигнал животное совершало побегку к месту пищевого подкрепления, а на дифференцировочный оставалось на месте. После этого положительные условные сигналы, сопровождаемые пищевым подкреплением, стали применять на фоне стимуляции вентромедального отдела подбугорной области, собственный эффект которой состоял в отказе от пищи. Через несколько таких сочетаний двух стимулов с разнонаправленными эффектами стимуляция подбугорной области преобразовывалась в сигнал пищевого инструментального рефлекса. Она, таким образом, приобрела способность не подавлять, как раньше, а вызывать побегку к кормушке и провоцировать акт еды. В тех же случаях, когда стимуляция подбугорной области первоначально активировала акт еды, сочетание такой стимуляции с тормозным эффектом дифференцировочного раздражителя превраща-



ло эту стимуляцию, ранее активировавшую пищевое побуждение, в дифференцировочный тормозной пищевой сигнал.

Поскольку очевидно, что электрический ток не может навязать раздражаемым им нейронам такой высокоинтегрированный выход, кодированный в пространстве и времени, который они генерируют в случае их активации по естественному сенсорному каналу, следует полагать, что исходно неадекватный электрический сигнал каким-то образом трансформируется в эффективный нервный код. По-видимому, системы нейронов, афферентные относительно этого трансформирующего механизма, выступают в качестве субстрата, реализующего эффект пускового стимула. Таким образом, раздражение мозга электрическим током превращается в условный раздражитель, сходный по своей значимости с другими условными сенсорными раздражителями, хотя оно и не действует на периферические рецепторные аппараты.

Как уже было отмечено выше, согласно нашим представлениям, положительные эмоции «успеха» появляются в том случае, когда энграмма будущего полезного результата, извлеченная из памяти на стадии афферентного синтеза, совпадает с действительным результатом совершенного поведенческого акта. Наоборот, несовпадение обратной афферентации с периферии с этой энграммой ведет к отрицательным эмоциональным состояниям («неуспеха»). В свою очередь кажется очевидным, что нервный субстрат, необходимый для возникновения и проявления эмоций, должен быть достаточно сложным и пластичным. Он должен обеспечить как афферентный синтез внешних и внутренних раздражений, на базе которого формируются афферентные параметры будущего полезного «результата» действия, так и сравнение этой модели с реально полученным результатом. Приурочить эти функции к каким-либо строго ограниченным структурам мозга оказывается невозможным. Они осуществляются целостной морфофизиологической организацией, являющейся вместе с тем и субстратом эмоций. Мозг организован таким образом, что одни и те же нейроны, обладая множеством связей, могут включаться в различно направленные системы. В зависимости от функционального режима, в котором мозг пребывает в момент стимуляции, и какую долю опыта она извлекает, в ответ на эту стимуляцию проявляется то или иное поведение.

### **Значение мотиваций и эмоций в механизме условного рефлекса**

Накопившиеся материалы относительно принципов мозговой организации поведения животных и человека все труднее уложить в рамки классических понятий условного рефлекса. Прогресс в нейрофизиологических знаниях по крайней мере за два



последних десятилетия ставит нас перед необходимостью внести определенные изменения в устоявшиеся представления о механизмах условнорефлекторной деятельности.

Некоторые понятия, не получив серьезного экспериментального подтверждения, тем не менее стали уже стереотипными и до сих пор преобладают среди ученых, интерпретирующих механизмы условных рефлексов. Это относится прежде всего к представлению, согласно которому условный рефлекс является следствием замыкания временной связи между центральной проекцией налично действующего раздражителя и определенными сенсомоторными единицами (кинестетическими или эффекторными) центральной нервной системы.

В одной из последних своих публикаций J. Konorsky (1974) писал, что в классических условных рефлексах связь устанавливается между центральными представительствами условного и безусловного стимулов, а в инструментальном рефлексе — между представительством условного стимула и кинестетическим представительством инструментального ответа. Существует и такая точка зрения, что условный сигнал подкрепляется не самим подкрепляющим стимулом, а вызываемым им «подкрепляющим рефлексом» (Асратян Э. А., 1971). Необходимость введения подобной интерпретации возникла, по-видимому, в связи с действительно существующей нестабильностью подкрепляющих свойств безусловного раздражителя, зависящих от мотивации. Но при принятии за подкрепление безусловного рефлекса, а не стимула удастся опустить не укладывающуюся в рамки классической условнорефлекторной теории зависимость проявления условного рефлекса от мотивации. Сходную позицию занимал ранее Е. Guthrie (1936), согласно которому основным принципом образования навыка является ассоциация по смежности. Совпадение во времени стимула с каким-либо действием — условие, не только необходимое, но и достаточное для установления связи. Не важно, полагал Е. Guthrie (1942) и другие бихевиористы, по какому поводу осуществлялась та или иная реакция вслед за стимулом, важно только, чтобы эта реакция вообще осуществлялась и произошло сочетание. С таким взглядом едва ли можно согласиться. Вероятно, он несправедлив даже по отношению к вегетативным условным рефлексам. Г. П. Конради и В. В. Орлов (1975), например, пришли к заключению, что не всякие висцеральные эффекты обуславливаются на базе сочетаний фактора, их вызывающего, с дистантным раздражителем. Согласно данным этих авторов, обуславлианию подвержены только те висцеральные эффекты, которые входят в качестве компонентов в целостные поведенческие акты, которые реализуются на основе сильных мотиваций и при вовлечении эмоций. R. Doty (1969) полагает, что условный рефлекс, вырабатывающийся путем прямой электростимуляции двух пунктов мозга — в сенсорной и моторной зонах коры, так-



же имеет в своей основе мотивацию. Он считает, что эта мотивация состоит в том, чтобы избежать падения при внезапном нарушении равновесия в момент вызванного раздражением коры сгибания лапы. Соответственно, условный рефлекс на стимуляцию одного из пунктов коры проявляется в припадении животным устойчивой позы.

Следует заметить, что И. П. Павлов (1936) под подкреплением понимал раздражение, не безразличное, а биологически значимое для животного. Предшествующее в сочетании раздражение потому и становится условным сигналом, что оно связывается со значимым подкреплением. Но хотя в лаборатории И. П. Павлова и принимали во внимание, что условный раздражитель только тогда проявляет свою аффективность, когда подкрепляющее воздействие (пища) адекватно состоянию голода, этот факт так и не нашел отражения в основных положениях классической условнорефлекторной теории.

Из сказанного выше не следует, что афферентация при самом осуществлении рефлекса вообще не наделена подкрепляющими свойствами. По-видимому, она играет весьма существенную роль в поддержании уже выработанной формы поведения, например, в случаях проявления автоматизированных движений, или когда они не завершаются подкреплением. Как известно, подкрепляющим свойствам совместительного раздражения И. П. Павлов придавал существенное значение. Он считал, что многократное воспроизведение движения подкрепляется афферентацией, порождаемой самой реализацией движения.

Необходимо принимать во внимание еще и то обстоятельство, что самоподкрепляющим свойством обладают движения, становление которых происходит при игровой ситуации в раннем возрасте. Игровое поведение имеет чрезвычайно существенное значение в образовании новых двигательных комбинаций на том этапе онтогенеза, когда основные потребности детенышей удовлетворяются еще за счет усилий родителей, а не за счет собственных двигательных актов. Мотивационные факторы, контролирующие игровое поведение, представляются не совсем ясными, но, несомненно, они имеют и четко определяют необходимое развитие мозговой деятельности. Игровое, как и всякое другое поведение, должно иметь свою мотивационную основу. В данном случае ею является, по-видимому, потребность в самом движении.

На современном этапе развития физиологии высшей нервной деятельности мотивации придается большое значение как фактору, определяющему специфику поведения. Едва ли теперь допустимо не учитывать, что реализация любого двигательного акта, направленного на достижение какого-либо полезного результата, обусловлена в значительной мере доминирующей в данный момент мотивацией. Из этого следует, что получение пищи может являться подкреплением только для голодного жи-



вотного, воды — в случае жажды, и т. п. Даже световой раздражитель может стать подкреплением для животных, длительное время содержащихся в темноте.

В некоторых моделях поведения (Н. Miller, 1962; Pribyam K., 1961; Mowrer O., 1961) фактор мотивации находит себе место в разных вариантах. В отечественной физиологии это направление нашло отражение в трудах П. К. Анохина (1968) и К. В. Судакова (1971) в связи с теорией функциональной системы.

Существенный интерес представляет трактовка П. В. Симоновым (1975) необходимости существования двух типов эмоций: положительных и отрицательных. Он разбирает этот вопрос на примере организации пищевого поведения. Тенденции самосохранения реализуются, согласно его представлению, главным образом с помощью отрицательных эмоций. Для поддержания жизнедеятельности достаточно одной лишь отрицательной эмоции. Стремясь ее уменьшить, животное ищет любое вещество, оцениваемое им как съедобное. Оно захватывает все, что может избавить его от голода. Тенденция развития организма требует участия положительных эмоциональных состояний. Они играют совершенно особую роль, побуждают живые существа разнообразить свою пищу и продолжать поиск в состоянии относительной сытости.

\*       \*

\*

Мотивации и эмоции представлены в этой главе как механизмы, предназначенные для организации целостной реакции мозга на стимулы внешней среды. Понимание их функции непосредственно вытекает из вероятностного характера ответов — этой очевидной закономерности интегрированной деятельности мозга. Эффективные свойства стимулов не выводятся из одних только их объективных характеристик, а определяются структурно-функциональной целостностью центральной нервной системы.



## ПАМЯТЬ В СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

Как эмоции и мотивации, в классической условнорефлекторной теории память не фигурировала в качестве функционально очерченного звена в последовательности основных нервных процессов. Понятие «след раздражения», которым оперировали в ранних работах школы И. П. Павлова, не только не было адекватно, а скорее противопоставлялось понятию памяти. Оно подразумевало непосредственную связь процесса возбуждения с текущими стимулами. Рассматривая поведение как результат перехода, переброса динамического процесса с афферентного провода на эфферентный, условнорефлекторная теория, по существу, исходила из представления о «пустом мозге» в момент, когда на него не действуют внешние раздражители.

Однако современная нейрофизиология не может не учитывать того факта, что реакция определяется не только объективными характеристиками стимула. Вариативность ответа зависит от того, что именно извлекает из памяти сигнальный раздражитель, текущая мотивация и эмоциональное состояние.

В предыдущей главе были проанализированы влияния мотиваций и эмоций, как и их производных, на реальную эффективность раздражителя. Основная идея, которую подтверждают материалы этой главы, состоит в том, что память как особая форма мозговой деятельности является базой неограниченного расширения пластичности поведения. Посредством памяти мозг содержит в себе опыт перцептуального и моторного обучения, программы различных действий, параметры достигнутых с их помощью результатов. Память, таким образом, является основой активного поведения. Благодаря памяти организм принимает решение относительно поведения в будущем на основании решений, уже принятых в прошлом.

В аспекте функциональной системы как теоретической основы организации целенаправленного поведения организм не проявляет себя как пассивный объект воздействия внешнего мира. Активные силы, формирующие поведение, оказываются не только на стороне воспринимаемого — внешней среды, но и вос-



принимающего — организма. Именно в этом, как следует полагать, и состоит прогресс представлений об организации процессов высшей нервной деятельности. Эффектогенной основой «воспринимающего» является его память — память действий и результатов. О роли памяти в проявлении действий П. К. Анохин (1970) писал: «... все мы живем, действуем, говорим и читаем, практически непрерывно и извлекая из памяти сегодня то, что было в ней зафиксировано вчера и на протяжении всей жизни» (с. 3).

Можно, таким образом, предположить, что любому произвольному действию предшествует извлечение соответствующей энграммы его результата. По-видимому, разработка этой проблемы составит одно из основных направлений развития теории функциональной системы в ближайшие годы.

### Структурные основы памяти

Изучая механизмы условнорефлекторной деятельности, мы неизбежно затрагиваем функцию памяти. Исчезновение или ослабление проявлений условных рефлексов при повреждении мозга, их усиление при его стимуляциях выражают собой прежде всего нарушение или активацию памяти. Отсюда, естественно, возникает вопрос о субстрате, на основе которого осуществляется функция памяти.

Результаты исследований показывают, что после локальных разрушений у животных как коры больших полушарий, так и подкорковых образований ранее выработанные условные рефлексy в большинстве случаев довольно быстро восстанавливаются. Однако если эти же рефлексy у оперированных животных вырабатываются заново, то становление их происходит замедленно по сравнению с образованием аналогичных рефлексов у интактных животных. Причина такого расхождения до сих пор не получила объяснения. Ее можно понять только исходя из представления о целостности деятельности мозга, что непосредственно связано со структурными основами функции памяти (Беленков Н. Ю., 1973, 1976).

В нашей лаборатории накопилось много данных, которые демонстрируют существенное замедление выработки новых условных рефлексов у кошек с повреждением коры и подкорковых образований. Оценочным тестом служила побежка животного к месту пищевого подкрепления. Сначала эта реакция вырабатывалась на звук поворачивающейся кормушки, а затем на звуковой сигнал (тон). Межсигнальные побежки, соответственно, угашались. В большинстве случаев повреждений мозга кошки могли поступать в опыты не раньше, чем спустя 2—3 недели после операции; при разрушениях сенсомоторной зоны коры и ручек нижних бугров четверохолмия состояние кошек восстанавливалось быстрее (они поступали в опыт через 3—8 дней).



Во всех случаях к моменту тестирования условных рефлексов первоначальные последствия операционных вмешательств сглаживались, и животные в значительной мере восстанавливали свое поведение.

Результаты этих опытов представлены в табл. 6, из которой следует, что скорость образования побетки на стук кормушки, а затем на тон существенно снижается при повреждениях у животных любой структуры головного мозга по сравнению с интактными кошками. Особенно резко эффект хирургических вмешательств сказывается на способности выработки первого из рефлексов — побетки на стук поворачивающейся кормушки.

Таблица 6

СКОРОСТЬ ОБРАЗОВАНИЯ ДВИГАТЕЛЬНОГО ПИЩЕВОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА У НОРМАЛЬНЫХ И ОПЕРИРОВАННЫХ КОШЕК

Область повреждения	Количество животных	Подход на звук поворота кормушки	Подход на тон	Укрепление рефлекса на тон
Интактный мозг . . . . .	55	8 (1)	9(1)	17 (2—3)
Новая кора . . . . .	4	—	30 (5—8)	50 (10—14)
Височная область . . . . .	6	30(8—10)	11 (1—2)	17 (2—3)
Внутреннее коленчатое тело . . . . .	12	—	13 (2—3)	18 (3—4)
Нижнее двухолмие . . . . .	8	30(5—6)	40 (4—6)	70 (8—10)
Ручки нижнего двухолмия . . . . .	15	110(7—30)	55(14—60)	60 (15—90)
Верхнеоливариный комплекс . . . . .	7	69(6—7)	12(1—2)	34 (4—5)
Теменная область . . . . .	2	60(4—5)	9 (1—2)	29 (3—4)
Сетчатое образование зрительного бугра . . . . .	4	—	30 (2—5)	—
Гиппокамп . . . . .	3	—	45 (5—7)	65 (7—9)

Примечание. Цифрами обозначено среднее количество сочетаний, в скобках — сроки восстановления рефлексов после операции (сутки).

Скорость выработки этой реакции у оперированных кошек замедляется в несколько раз по сравнению с нормой. Так, если у интактных кошек этот рефлекс вырабатывался после 7—10 сочетаний, то при повреждениях различной локализации он образуется через 30—110 сочетаний. Для становления последующего рефлекса на тон интактным животным требовалось 8—10 сочетаний, а оперированным — до 55. Период стабилизации условных рефлексов, как это следует из табл. 6, у оперированных животных также заметно возрастает. Вместе с этим представленные данные говорят в пользу отсутствия каких-то критических образований, обязательных и необходимых для процессов обу-



чения, по крайней мере в пределах той сложности навыка, которую мы задавали в описанных выше экспериментах.

Ускорение выработки условного двигательного рефлекса на тон после предварительной выработки рефлекса на стук кормушки — характерный факт. Очевидно, уже имеющийся моторный навык легче связывается с другим условным сигналом. При этом происходит вовлечение в связь другого памятного следа.

Обратимся теперь к тем материалам, которые демонстрируют процесс восстановления таких же рефлексов (побежки на звук поворота кормушки и на тон), выработанных до повреждений мозга. Результаты этих наблюдений представлены в табл. 7, из которой следует, что навык, если он был выработан до операции, в послеоперационном периоде быстро восстанавливается. Эта закономерность наблюдается при повреждении любых структур мозга.

Таблица 7

СКОРОСТЬ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ДВИГАТЕЛЬНОГО ПИЩЕВОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА ПОСЛЕ ПОВРЕЖДЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ МОЗГОВЫХ СТРУКТУР У КОШЕК

Область повреждения	Количество животных	Подход на звук поворота кормушки	Подход на тон
Височные области коры . . . . .	6	—	4 (2—3)
Сенсомоторные области коры . . . . .	12	—	3 (1)
Теменные (ассоциативные) области коры . . . . .	2	1 (1)	1 (1)
Гиппокамп . . . . .	3	1 (1)	2 (1)
Внутренние коленчатые тела . . . . .	12	—	7 (2—3)
Нижнее двухолмие . . . . .	8	1 (1)	3 (2—3)
Ручки нижнего двухолмия . . . . .	15	4 (3)	6 (4)
Верхнеоливариный комплекс . . . . .	7	1 (1)	1 (1)

Примечание. Цифрами обозначено среднее количество сочетаний, в скобках — сроки восстановления рефлексов после операции (сутки).

Таким образом, если повреждения мозга значительно замедляют образование новых рефлексов, то выработанные до операции рефлексы восстанавливаются весьма быстро и даже спонтанно, при первых же испытаниях действия условных сигналов. Этот факт указывает на то, что субстрат мозга, оставшийся сохранным после операции, не утрачивает опыта обучения, какую бы структуру мы не разрушали. Вслед за кратковременным нарушением функции в начале послеоперационного периода (стадия дезорганизации) происходит такая реорганизация деятельности мозга, которая обеспечивает возможность использования животным его старого опыта, зафиксированного до операции. Аналогичный феномен приспособления к выпадению из функ-



дни части нервного субстрата наблюдался нами и в случаях обратимых холодовых выключений различных образований коры. Конечно, все это объясняется тем, что центральное представительство условного рефлекса не локально, а диффузно, и включает в себя если не все, то многие структуры мозга. Поэтому сохранившийся после повреждений субстрат мозга и оказывается способным к извлечению из памяти и использованию предыдущего опыта организма.

Если признать, что память является необходимым фактором условнорефлекторной деятельности, то оказывается, что структурная целостность мозга имеет особо важное значение для осуществления некоторых аспектов функций памяти. Становится очевидным, что наличие структурной целостности принципиально необходимо в случаях приобретения новых навыков, которое подразумевает консолидацию памятных следов при становлении временных связей.

Быстрое, а иногда и проявляющееся без дополнительных тренировок, восстановление ранее выработанных условных рефлексов свидетельствует о способности мозгового вещества к функциональным перестройкам и использованию после повреждений мозга сохранившихся энграмм опыта. Очевидно, для извлечения из памяти ранее фиксированных памятных следов структурная целостность и масса мозга имеет меньшее значение, чем для фиксации новых энграмм.

Голографический принцип и «распределенная» память. Приведенные выше факты указывают на целостную организацию функции памяти и вместе с тем на распределение ее в различных структурах мозга. Последнее обстоятельство дает повод обратиться к принципам оптической голографии. Голограмма не похожа на объект, но содержит всю информацию, необходимую для восстановления его изображения.

В экспериментах с разрушением коры мозга показано, что ухудшение обучаемости находится в прямой зависимости от массы разрушенного мозга, и не существует критического места повреждения, исключающего вообще способность к обучению и воспоминанию.

Голограмма отражает обе эти закономерности. Экспериментами Е. Leith (1965) было показано, что чем меньший участок голограммы используется для восстановления исходного изображения, тем больше ухудшается воспроизведение восстанавливаемого изображения (отношение сигнала к шуму уменьшается) и что любой пункт объекта соответствует всей поверхности голограммы, с каждого участка которой (если он превышает некоторую минимальную величину) можно восстановить полное исходное изображение.

Выводы, сделанные на основании разрушений коры больших полушарий, справедливы и по отношению к подкорковым структурам. Так, например, Н. Lejeune (1972), разрушая структуры



медиального отдела зрительного бугра у крыс, пришел к выводу, что изменение условных реакций животных на время пропорционально величине разрушений. В опытах Н. И. Ваколюк (1974) у собак производили различные по объему односторонние и двухсторонние разрушения бледного шара. После этого наблюдались нарушения осуществления условных рефлексов вплоть до полного их выпадения. Безусловные рефлексy ослабли. При этом было установлено, что глубина расстройств пропорциональна объему разрушений.

В настоящее время нельзя уже упрощенно интерпретировать принцип эквипотенциальности. Едва ли этот принцип в равной мере следует распространять на все области коры больших полушарий и не только на крыс (на основании опытов с которыми сделал свои заключения К. Lashley), но и на высших представителей животного мира. Ведь у последних дифференциация коры на ассоциативные и специфические поля выражена более отчетливо, чем у низших млекопитающих. Нельзя не учитывать и того, что у высших животных и человека неспецифические (ассоциативные) области коры занимают наибольшую массу мозга. И именно они обладают наиболее выраженными качествами эквипотенциальности.

Вместе с тем нельзя отрицать того, что в пределах более специализированных структур также отмечаются признаки функциональной равнозначности. Так, К. Pribram (1969) указывал на то, что на раздражение одного участка сетчатки глаза у обезьян отвечают многие клетки в пределах поля 17. О том же говорят и факты, полученные R. Galambos (1969), показавшим, что перерезка зрительного тракта у кошек до 95,5% не приводит к исчезновению предметного зрения. И все же необходимо принимать во внимание, что когда речь идет об эквипотенциальных свойствах мозга, то это имеет отношение к осуществлению ассоциативных процессов, качественная же специфика сочетаемых афферентаций представлена более или менее очерченными проекционными зонами.

Н. Ю. Беленков и В. А. Сосенков (1972) наблюдали, что чем большая площадь сенсомоторной зоны коры подвергалась функциональным (холодовым) выключениям, тем более значительно отклонялась от нормы скорость выработки пищевого условного рефлекса. Одновременно нарушалась его моторная реализация. Однако далеко не аналогичные нарушения возникают у тех же животных при выключении равных по площади затылочных областей коры. Д. И. Алиев (1970) в нашей лаборатории также установил, что чем больше масса удаленных теменных зон у кошек, тем в большей степени нарушается условнорефлекторная деятельность. Вместе с тем им же было показано, что аналогичное по объему удаление височной области новой коры вызывает более существенные изменения условнорефлекторной функции.



В одной из своих публикаций F. Westlake (1972) предложил модель функционирующего мозга, основанную на аналогии с оптическими голографическими процессами. Им высказана и обоснована гипотеза о возможности изоморфизма между оптическими и нейроголографическими явлениями. Голографические принципы распространены им и на ассоциативную память. Раздражение А в сочетании с раздражением Б приводит к выработке комбинированного следа. В таком сочетании, когда этот комбинированный след возбуждается импульсом в виде воспоминания Б или А, реакция представляется в виде их воспоминания. На одну и ту же оптическую голограмму так же, как мы полагаем, и на один и тот же нервный субстрат могут быть наложены и зафиксированы различные информации. Таким образом, имеются основания считать, что голографическая «ассоциативная» память также имеет распределенный характер, что допускает аналогию с нейрофизиологическими фактами, свидетельствующими об отсутствии локализации ассоциативных процессов в центральной нервной системе. Следует заметить, что И. П. Павлов не приурочивал ассоциативные процессы к каким-либо конкретным областям коры больших полушарий.

Оптическая голограмма, зафиксированная на фотопластинке, в каждом участке содержит полный набор полученной информации. Если пластинку разбить, то с каждого осколка можно получить изображение объекта, хотя и в ослабленном виде. Нечто подобное наблюдается и в случаях повреждения различных участков мозга, когда мы отмечаем признаки его эквипотенциальности. Однако сразу после повреждений мозга или экстренных функциональных выключений отдельных частей мозга целостная его деятельность нарушается и, как следует из многочисленных наблюдений, наступает временное расстройство памяти. Следовательно, нейроголограмма, в отличие от оптической голограммы, должна представлять собой комплекс зависимых друг от друга интегрированных элементов. Поэтому, несмотря на наличие существенных аналогий между оптической голографией и принципами нейрональной организации, оптическая голография, очевидно, не отражает всех закономерностей деятельности мозга и прежде всего принцип его целостного функционирования.

**Извлечение энграмм электростимуляцией мозговых структур.** В экспериментальных условиях извлечение из памяти определенных энграмм может быть достигнуто стимуляцией мозга электрическим током. Правда, точечные раздражения отдельных структур далеко не всегда вызывают воспроизведение поведенческих актов, выработанных у животных в нормальных условиях. Одной из причин этого является то обстоятельство, что как бы ни варьировали параметры раздражающего электрического тока, они были далеки от воспроизведения тех паттернов естественной импульсации, которые способны извлечь



энграммы из объема памяти. Высокоинтегрированные эффекты, возникающие при раздражениях электрическим током, как полагает R. Doty (1969), могут возникать только потому, что нейрональные системы, воспринимая неадекватное раздражение, способны трансформировать его в эффективный нервный код.

Как известно, электростимуляцией мозга можно вызвать у животных определенные поведенческие реакции: пищевые, половые, защитные, агрессивные и т. д. Конечно, на этом основании еще нельзя делать вывод, что при этом из памяти извлекаются соответствующие данным формам поведения энграммы. Однако W. Wigwiska и соавт. (1959) показали, что стимуляцией латерального отдела подбугорной области у накормленной козы можно вызвать не только акты еды, но также выполнение инструментального пищевого рефлекса, который был образован до стимуляции. Разумеется, если бы организм не обладал этим предшествующим опытом и соответствующим запасом памяти, стимуляцией мозга воспроизвести этот эффект оказалось бы невозможно. Ссылаясь на свои наблюдения, R. Doty (1969) писал, что у обезьян (макаки) ему удавалось вызывать условную реакцию (нажим на рычаг) при приложении стимулирующих импульсов к задней центральной извилине коры больших полушарий.

Чем выше на эволюционной лестнице стоит животное, тем больше уверенности в том, что стимуляция мозга может вызвать у него извлечение из памяти прежнего опыта. Наглядной иллюстрацией этого служат наблюдения, сделанные на обезьянах. R. Doty (1969) отметил, что при раздражении у макак поля 18 коры их глаза конвергируют, и взгляд фиксируется на какой-либо точке в пространстве, достижимой для руки. В случаях, когда опыт проводят на животных с расщепленным мозгом, обезьяны могут совершать быстрые хватательные движения одной рукой. Эти движения выглядят точно так же, как это бывает у макак, когда они охотятся за насекомыми. При этом обезьяны внимательно следуют руке, оценивая результат «охоты», или подносят руку ко рту, как бы пытаясь проглотить «насекомое». Отсутствие этой галлюцинации у животных с нерасщепленным мозгом автор объясняет наличием информации, поступающей из интактного полушария, которая противоречит эффекту стимуляции и корректирует поведение животного.

Заключение о природе ощущений обезьяны, вызываемых электростимуляцией поля 18 коры, можно сделать по аналогии с ощущением людей. O. Foerster (1936) наблюдал, что при раздражении электрическим током этого поля у ненаркотизированных людей, страдающих эпилепсией, возникают хватательные движения руками, как и у обезьян в экспериментах R. Doty. Один пациент даже соскочил с операционного стола и начал что-то ловить. Когда его спросили, что он ловит, последовал ответ: «Бабочку».



R. Doty и L. Rutledge (1959) показали, что у кошек радикальная экстирпация любой части коры, стимуляцией которой ранее использовали в качестве пункта условного раздражения, не изменяла способности других полей коры вызывать тот же самый условный ответ. W. Penfield и P. Perot (1963) отмечали, что удаление области коры, при стимуляции которой у людей вызывалось специфическое воспоминание, не отражается на возможности воспроизведения того же самого воспоминания стимуляцией другого пункта. Не являются ли эти факты подтверждением распределенности в мозге памятных следов?

Клиническая нейрофизиология располагает фактами, показывающими, что при стимуляции глубоких структур мозга, например, зрительного бугра, можно вызвать у человека активацию памятных следов (Schaltenbrand G., 1965), что проявляется в произнесении целых фраз. Но существует еще больше данных о возможности такой активации при стимуляции коры больших полушарий. Накопленный W. Penfield (1959, 1964) материал, полученный при использовании раздражений коры больших полушарий электрическим током у людей, имеет значение не только для клинической практики, но и содержит важные сведения для решения фундаментальных проблем мозговой деятельности. Тестирование эффекта таких стимуляций во время операций под местной анестезией показало, что раздражением проекционных областей коры (соматосенсорной, зрительной, слуховой) можно вызвать лишь относительно элементарные ощущения, такие как прикосновение, звон, шум, гудение, мерцающий свет и т. д. Воспроизведение психических реакций, связанных с интерпретацией прошлого опыта, отмечено W. Penfield (1959) при раздражении височных долей.

Раздражение током височных областей коры может вызвать у людей истинное извлечение из памяти накопленных в процессе жизни энграмм. Так, например, молодой человек, приехавший из Южной Африки, во время раздражения восклицал: «Да, доктор! Да, доктор! Вот я слышу смех людей — моих друзей — в Южной Африке». Больная Г. Ф. могла при раздражении коры электрическим током слышать своего маленького сына Фрэнка, говорящего на расстоянии одного ярда от кухни, где она находилась. Т. С. при стимуляции слышал музыку и ему казалось, что он находится в театре, где он когда-то ее слышал, и т. п. W. Penfield отмечает, что «вспышки пережитого» всегда динамичны и имеют зрительные и слуховые компоненты. Они развиваются в виде зрительных и слуховых ощущений, а иногда в виде ощущений положения тела.

На основании данных с извлечением памятных следов у человека посредством электростимуляций коры больших полушарий W. Penfield писал: «Нить времени остается у нас в виде последовательного ряда постоянных облегчений. Эта нить проходит по ганглиозным клеткам и соединениям. Она движется



в часы бодрствования каждого человека, начиная с детства и до могилы. На нити времени нанизаны, подобно жемчугу, в нескончаемом ряду полные значения узоров, которые могут воспроизвести ушедшее содержание прежнего сознания» (с. 58). Хотя наука еще только приближается к познанию того, как на «нить времени» нанизываются эти узоры и еще меньше может сказать, как происходит их извлечение, тем не менее память как феномен должна учитываться в ходе развития представлений о механизмах условнорефлекторной деятельности. Очевидно, что память вовлечена в становление и осуществление условных рефлексов. Необходимо лишь решить вопрос о том, каким образом и на каких этапах организации их поведенческих проявлений она включается.

### Роль памяти в механизме условного рефлекса

В теории функциональной системы П. К. Анохина (1968), которую нельзя рассматривать иначе как последующий этап развития павловского учения об условных рефлексах, память уже представлена в виде некоторого элемента афферентного синтеза. Однако роль памяти в этой теории не расшифрована столь обстоятельно и конкретно, как это сделано по отношению к значению мотивации и обстановочной афферентации. А между тем в плане развития теории функциональной системы представляется важным определить, на каких звеньях организации и реализации системы мобилизуется память, происходит ли это на стадии афферентного синтеза или также на последующих этапах развития системы.

**Значение перцепции.** В качестве дополнения в схему функциональной системы необходимо внести операцию опознания пускового сигнала. Важно учитывать то обстоятельство, что прежде чем условное раздражение включится в афферентный синтез и, следовательно, проявит свои специфические сигнальные свойства, должно произойти перцептуальное обучение животного опознанию этого стимула.

**Энграммы** — фиксированные в мозге знаки восприятия объектов и явлений внешнего мира, представляют собой не прямые «отпечатки» отдельных признаков раздражителей, действующих на специфические рецепторные аппараты, а являются уже следствием их интеграции. Исследования показывают, что отдельные нейроны затылочной зоны коры, да и не только ее, а также, например, и нижневисочной, реагируют на определенные признаки и объекты, такие как углы, линии, широкие и узкие полосы, светлые и темные полосы и т. д. Однако ни люди, ни животные не осознают вычленения этих компонентов раздражения, а всегда воспринимают предмет в целом. Это относится не только к зрительным восприятиям, но и к «слуховым, кинестетическим и другим. Действительно, мозг «мыслит» на языке



целых воспринимаемых объектов, а не их элементов (Konorski J., 1970).

Процесс интеграции восприятия раздражений получил название перцепции. Фактические данные, полученные с помощью микроэлектродной техники, дают основания считать, что в мозге имеются специальные нейроны, осуществляющие интеграцию отдельных признаков раздражителя. Допускается, что нервные клетки, участвующие в этом процессе, являются, по существу, вставочными нейронами и именуются перцепторными, гностическими, интерпретационными и т. п. У высших животных и человека эти перцепторные элементы располагаются преимущественно не в первичных проекционных зонах, а главным образом за их пределами, в так называемых вторичных или ассоциативных областях.

Чем богаче опыт организма, тем большее количество и тем более сложные паттерны раздражения, полученные в результате перцепции, хранятся в памяти. Всякий раз, когда в мозг поступает какая-либо информация, она извлекает, актуализирует соответствующие энграммы, которые служат эталоном для опознавания образа. Опознавание — не врожденная способность мозга; она приобретается в течение жизни. Разумеется, существует и определенная генетическая предуготованность центральной нервной системы и определенных ее структур к восприятию тех или иных сенсорно-специфических раздражений. Однако очевидно, что как у человека, так и у животных в длительный период постнатальной жизни происходит обучение восприятию сложных раздражений. Об этом можно судить, базируясь не только на фактах развития перцепции у ребенка, но и на клинических данных.

M. Senden (1960) показал, что после удаления врожденной катаракты у людей, у которых до операции зрение полностью отсутствовало, первоначальные зрительные ощущения никакой значимости в управлении движениями не имеют. Эти ощущения никак не соотносились у них с тем пространственным миром, который был построен у них на основании тактильной и проприоцептивной рецепции. Проходило много недель и даже месяцев, прежде чем у этих людей устанавливалась способность к зрительной перцепции, на основании которой они уверенно передвигались. Аналогичные результаты были получены ранее A. Riesen (1947) в опытах на шимпанзе, выращенных и воспитанных в темноте.

Можно было полагать, что избирательная реакция нейронов коры затылочной области на относительно простые зрительные раздражители (углы, полосы, линии и др.) является их врожденным свойством. Однако R. Held и A. Hein (1963), а затем S. Blakemore и G. Cooper (1970) установили, что ранний зрительный опыт животного определяет реакции нейронов коры зрительной зоны.



Чтобы выявить, в какой степени реактивность на будущий условный раздражитель зависит от предшествующего знакомства с его физическими свойствами, в нашей лаборатории были проведены специальные эксперименты (Яптарева Л. И., 1977; Беленков Н. Ю., Яптарева Л. И., 1978).

У всех подопытных белых крыс, разделенных на три группы, на тон 1000 Гц вырабатывали инструментальный рефлекс (выход через дверцу стартового бокса — пробежка к кормушке — нажатие на педаль), подкрепляемый пищей. У первой группы животных (15 крыс) обучение начинали сразу, у второй (15) — через 24 ч после предварительного знакомства с будущим условным сигналом (40 предъявлений тона в течение 50 мин вне экспериментальной обстановки),

у третьей (12) — через 24 ч после точно такого же перцептуального обучения, но с той разницей, что памятный след его сразу же стирался до момента консолидации электроконвульсивным шоком, наносимым транскорнеально. Критерием выработки условного рефлекса считали 5-кратное последовательное проявление результативных реакций на каждое 10-секундное действие звукового сигнала.

Результаты опытов показали, что образование временной связи у второй группы животных (ознакомленных с данным звуком) происходит быстрее, чем у первой и третьей. Об этом свидетельствует число сочетаний, необходимое для достижения критерия выработки. Если во второй группе потребовалось  $16 \pm 1,5$  сочетаний, то в первой (не обученной) и третьей (забывшей) группах соответственно  $38 \pm 1,8$  и  $32 \pm 1,0$  (рис. 56). По мере упрочения рефлекса результативность реакции — отношение выходов из бокса и нажатий на педаль к числу предъявляемых условных сигналов, во всех группах подопытных животных постепенно повышалось, что свидетельствовало о вычленении сигнального значения исходно индифферентного раздражителя. Но уже в первом опыте у перцептуально обученных крыс это отношение было выше (80% выходов и 61% нажатие на педаль), чем у первой группы (соответственно 74 и 44%) и третьей (66 и 38%).

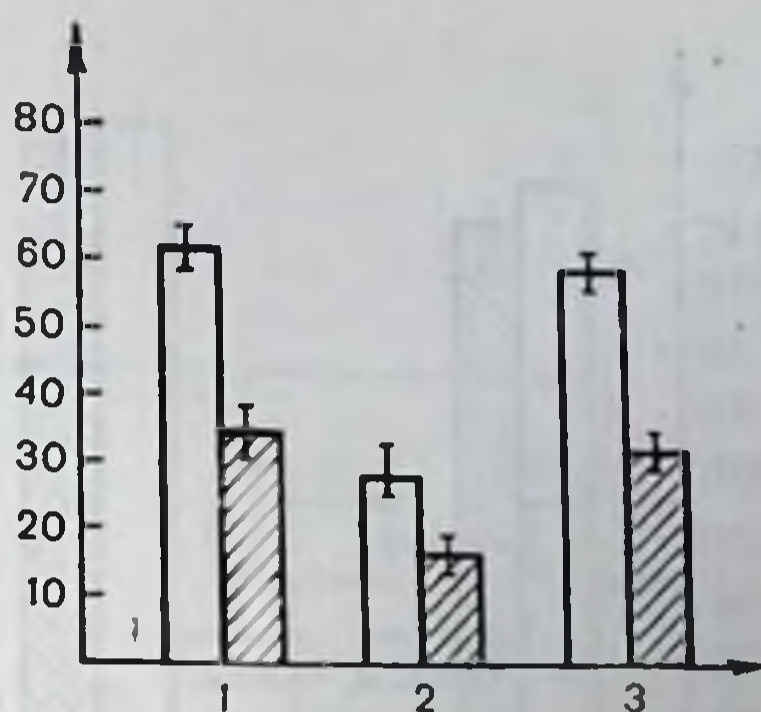


Рис. 56. Предварительное перцептуальное обучение опознанию звука как фактор, ускоряющий его преобразование в условный раздражитель пищевого инструментального рефлекса.

Выработка рефлекса на незнакомый звук (1), на перцептуально опознанный (2), на памятный, след которого «стерт» электрошоком (3). Белые столбцы — число предъявлений звукового раздражителя, достаточное для достижения критерия выработки рефлекса; заштрихованные столбцы — число сочетаний раздражителя с реакцией нажатия на педаль, завершающихся подкреплением.



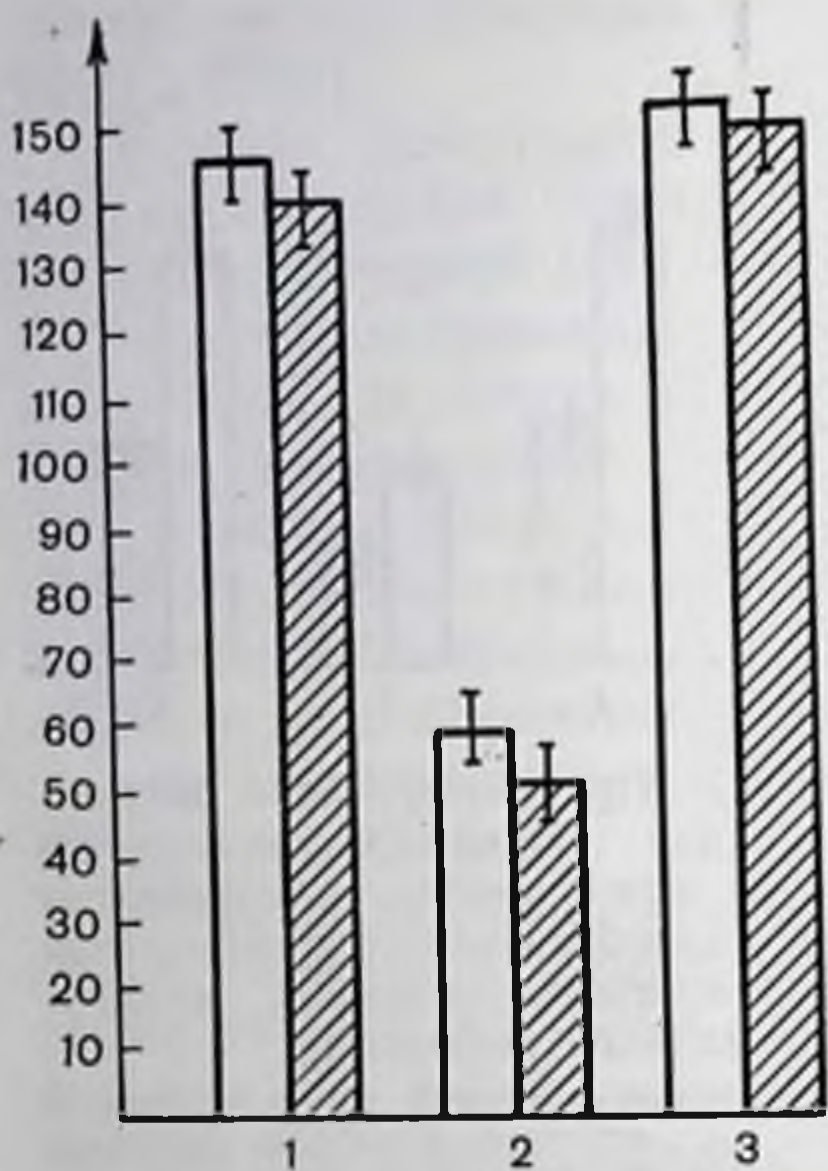


Рис. 57. Предварительное перцептуальное обучение опознаванию звукового раздражителя как фактор, ускоряющий его преобразование в сигнал условного инструментального рефлекса избегания. Обозначения те же, что и на рис. 56.

сто воздействие на рецепторные аппараты, а опознавание объектов раздражения.

В других экспериментах (с электрооборонительной методикой) болевое раздражение мотивировало животных на достижение иного «полезного результата» — на избегание боли. Для этого на 6-й секунде действия звукового сигнала пропускали электрический ток через решетку пола камеры, на которую ступали крысы. Высокий уровень мотивации на избегание тока, характерный для эффекта болевых стимулов, обеспечивал в данных опытах максимальную скорость побежки из стартового бокса в рабочий, а затем к педали, нажатием на которую выключался ток. Поэтому из общего числа проб звукового раздражителя 97—98% совпадали с побегом в ответ на действие тока и с нажатием на педаль. По мере сочетаний звукового сигнала с реакцией избавления животные обучались избеганию от электрокожного раздражения. Если в ответ на звуковой сигнал они выбегали в рабочий бокс в пределах 5 с и успевали нажать на педаль, они вообще избегали болевого раздражения. Ускорение выработки реакции избегания у перцептуально обученных животных демонстрирует рис. 57. Из представленных данных следует, что отношение числа предъявлений сигнала к числу его совпаде-

Проведенные эксперименты показали, что предварительное обучение опознаванию физических свойств будущего условного сигнала ускоряет включение его в афферентный синтез и функциональную систему. Нанесение электрошока после предварительного перцептуального обучения стирает памятные следы физических свойств будущего условного раздражителя, вследствие чего он не опознается, и скорость образования двигательного навыка на условный сигнал не отличается от скорости выработки его у животных, не получавших заранее опыта этого восприятия.

Наши экспериментальные данные согласуются с результатами работ других авторов (Sluckin W., 1962; Thorpe W., 1963).

Таким образом, для восприятия внешнего мира и реагирования на него необходимо не про-



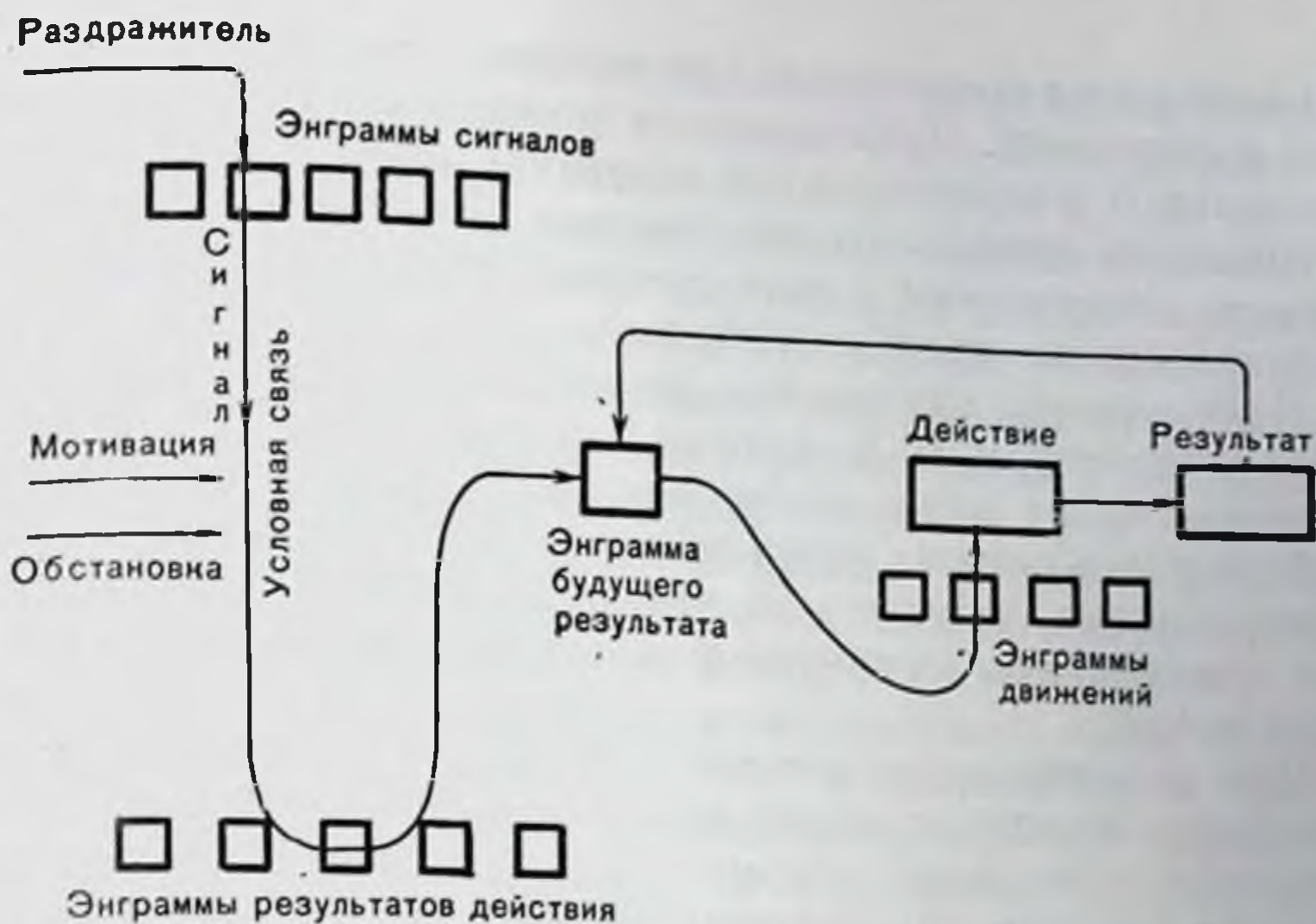


Рис. 58. Схематическое изображение предполагаемого течения процессов в мозге, обуславливающих осуществление условного рефлекса.

ний с завершением реакции избавления практически одинаково во всех трех ситуациях опытов и приближается к 100%. Однако для достижения критерия выработки рефлекса избегания на звуковой сигнал меньше всего потребовалось как его предъявлений, так и его совпадений с реакцией избавления после предварительного перцептуального обучения опознанию физических свойств сигнала. У животных, не обученных опознанию звукового раздражителя, а также «забывших» перцептуальный навык вследствие электрошока, критерий выработки рефлекса достигался значительно позднее. Отсюда следует, что всякий условный раздражитель, действуя на соответствующие рецепторы, проходит стадию перцепции, прежде чем вызовет реакцию. Его сигнальное значение идентифицируется только после опознания (стадия перцепции) и, следовательно, извлечения соответствующей энграммы. Таким образом, реактивность по отношению к раздражителю зависит от предшествующего знакомства с его физическими параметрами, независимо от его связи с каким бы то ни было подкреплением.

Схематическое изображение включения пусковой афферентации в афферентный синтез показано на рис. 58, который демонстрирует положение, что лишь через посредство перцепции эта афферентация приобретает эффектогенные свойства сигнала. Следовательно, не сам условный раздражитель как таковой оказывается эффективным началом условного рефлекса, а его памятный след, актуализированный данным внешним стимулом.

Энграмма будущего результата как фактор, формирующий поведение. Разработанная П. К. Анохиным (1949, 1968) теория функциональной системы представляется наиболее адекватной



для понимания организации целенаправленного поведения человека и животных. Применение ее значительно расширяет представления о функциональной структуре рефлексов и выявляет центральные механизмы, вовлекаемые в активность, начиная с момента поступления в мозг пусковой афферентации и кончая формированием ответных действий.

Подчеркивая, что именно результат является системообразующим фактором, П. К. Анохин в своей схеме функциональной системы тем не менее вынес «модель результата» за пределы афферентного синтеза вслед за стадией принятия решения. Логичнее, однако, допустить то, что предвидение будущего результата предшествует принятию решения относительно способа его достижения.

При наличии определенной потребности в соответствующей обстановке возникает мотивация, на основе которой из памяти извлекается энграмма афферентных параметров будущего результата (см. рис. 58). Именно эта энграмма становится эффективным началом системной реализации последующего поведения. Процессом извлечения из памяти энграммы будущего результата завершается стадия афферентного синтеза, после чего уже наступает стадия принятия решения относительно программы действия.

Понятие, данное П. К. Анохиным (1949), об «опережающем возбуждении», очевидно, соответствует стадии извлечения из памяти параметров предстоящего подкрепления условного сигнала. На нейрональном уровне это отражается в изменении паттернов разрядов клеток коры еще до начала поведенческих условных реакций и в определенном сходстве этих паттернов с таковыми во время получения результата (Швырков В. Б., 1969, 1977; Воробьев Е. Г., 1974).

**Временные связи между памятным следами как основа формирования и проявления условного рефлекса.** Рассматривая роль приобретенного опыта в формировании вариативного поведения, следует полагать, что временная связь объединяет при этом памятный след от условного раздражителя с памятным следом от какого-либо прошлого «результата». Естественно, эта связь реализуется только при определенных внешних и внутренних условиях. На основании эффективных свойств актуализированного памятного следа «результата» животные часто совершают побежки к месту пищевого подкрепления в интервалах между действиями условного раздражителя. Из рис. 58 следует, что условный рефлекс имеет в своей основе связь энграммы сигнала с энграммой будущего результата действия. Последняя извлекается из памяти в итоге афферентного синтеза. Что же касается непосредственно самого поведения, завершаемого подкреплением, то очевидно, что оно провоцируется исключительно эффектогенными свойствами энграммы результата. Реализации моторной программы всегда предшествует операция выбороч-



ного извлечения из памяти тех движений, посредством которых в прошлом данное животное достигало параметров афферентаций, соответствующих извлеченному памятного следу результата. Поэтому надо полагать, достижение полезного результата через поведение должно быть опосредовано связью между энграммой результата и адекватной программой моторного акта. Полученные параметры результата завершившегося действия оцениваются мозгом посредством обратной связи к выделенной им в процессе афферентного синтеза модели (см. рис. 58). Именно так следует понимать механизм условного рефлекса (Беленков Н. Ю., 1976). Он состоит всякий раз в динамическом проецировании прошлого опыта (памяти) на настоящее.

Условный рефлекс, таким образом, выражает собой не связь между действующим раздражителем и движением, а прежде всего связь между перцептуальным восприятием сигнала (его энграммой) с энграммой будущего результата. Имеются по крайней мере два фактических обоснования в пользу этого. Первое из них состоит в том, что при отсутствии или подавлении соответствующей мотивации как пусковой условный раздражитель, так и обстановочный фактор, как правило, оказываются не эффективными: условный рефлекс не проявляется. Накормленное животное, например, не реагирует ни на пищевой условный сигнал, ни на пищевую обстановку. Если бы условная связь состояла в «замыкании» восприятия условного раздражителя прямо на сенсомоторные структуры, это обстоятельство не имело бы значения. Известно также, что условный раздражитель, предъявляемый животному не в той обстановке, в которой рефлекс был выработан, также оказывается неэффективным.

Другое обоснование опосредованности действия «результатом» заключается в возможности экстренной реорганизации моторного акта при неизменном конечном результате условного рефлекса, т. е. его адекватном подкреплении. Можно привести многочисленные факты, показывающие, что специфические активизирующие свойства условного сигнала не исчезают при исключении тех звеньев эффекторного аппарата, которые участвовали при выработке данного условного рефлекса. После его становления животные, используя память, могут достигать одного и того же «полезного результата» посредством разных моторных комбинаций.

Еще К. Lashley (1938) наблюдал, что крысы, усвоившие лабиринтный навык, после повреждений у них мозга, вызывающих двигательные расстройства, продолжали правильно проходить по лабиринту, хотя способ поступательного движения у них совершенно менялся: они или тащились при помощи передних лап, или двигались вперед толчками, или перекатывались, но в тушик не попадали, передвигаясь к получению пищи заученным путем. В другом случае он показал, что когда у обезьян паралич одной руки исключались вследствие церебрального парали-



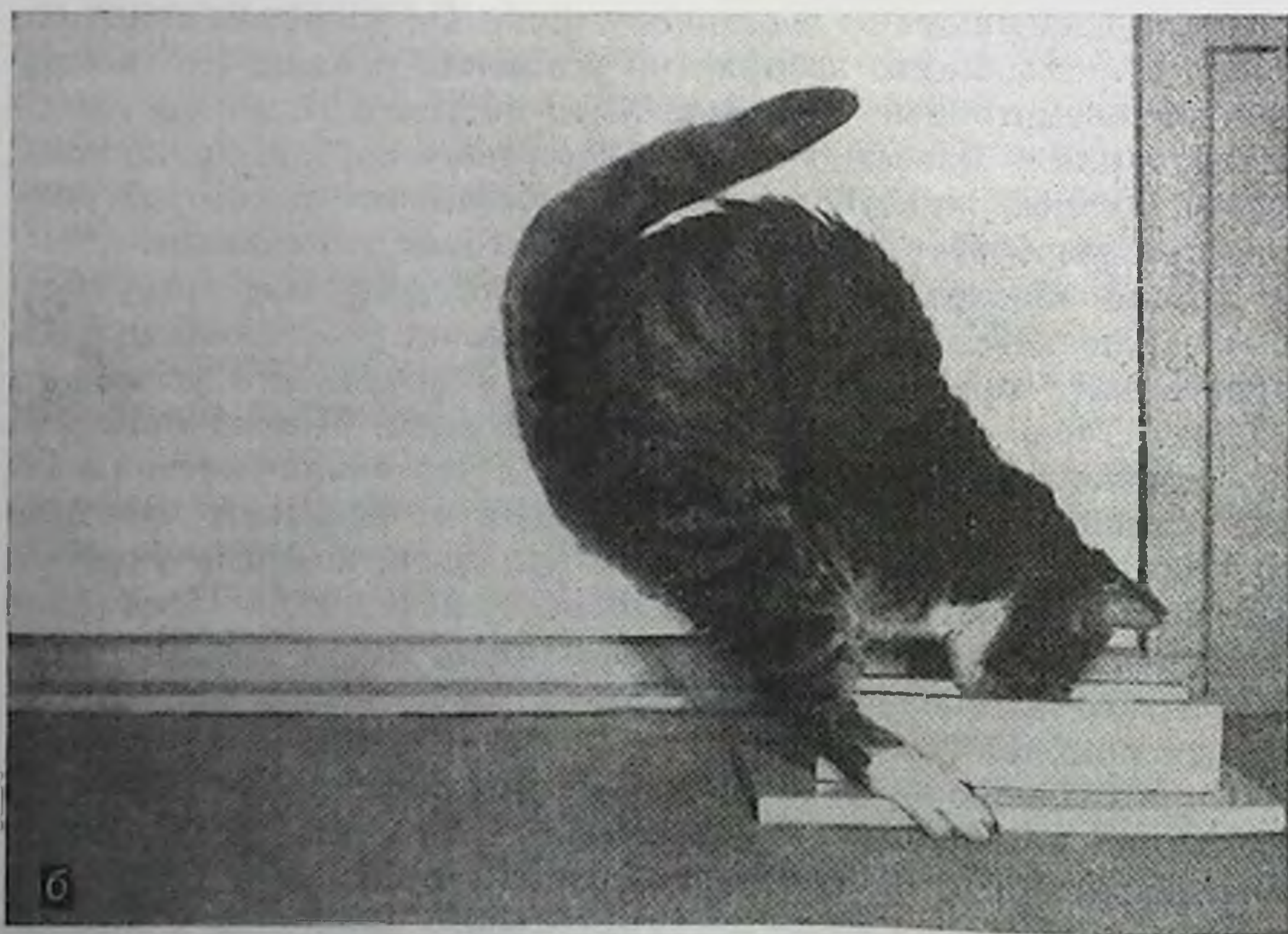
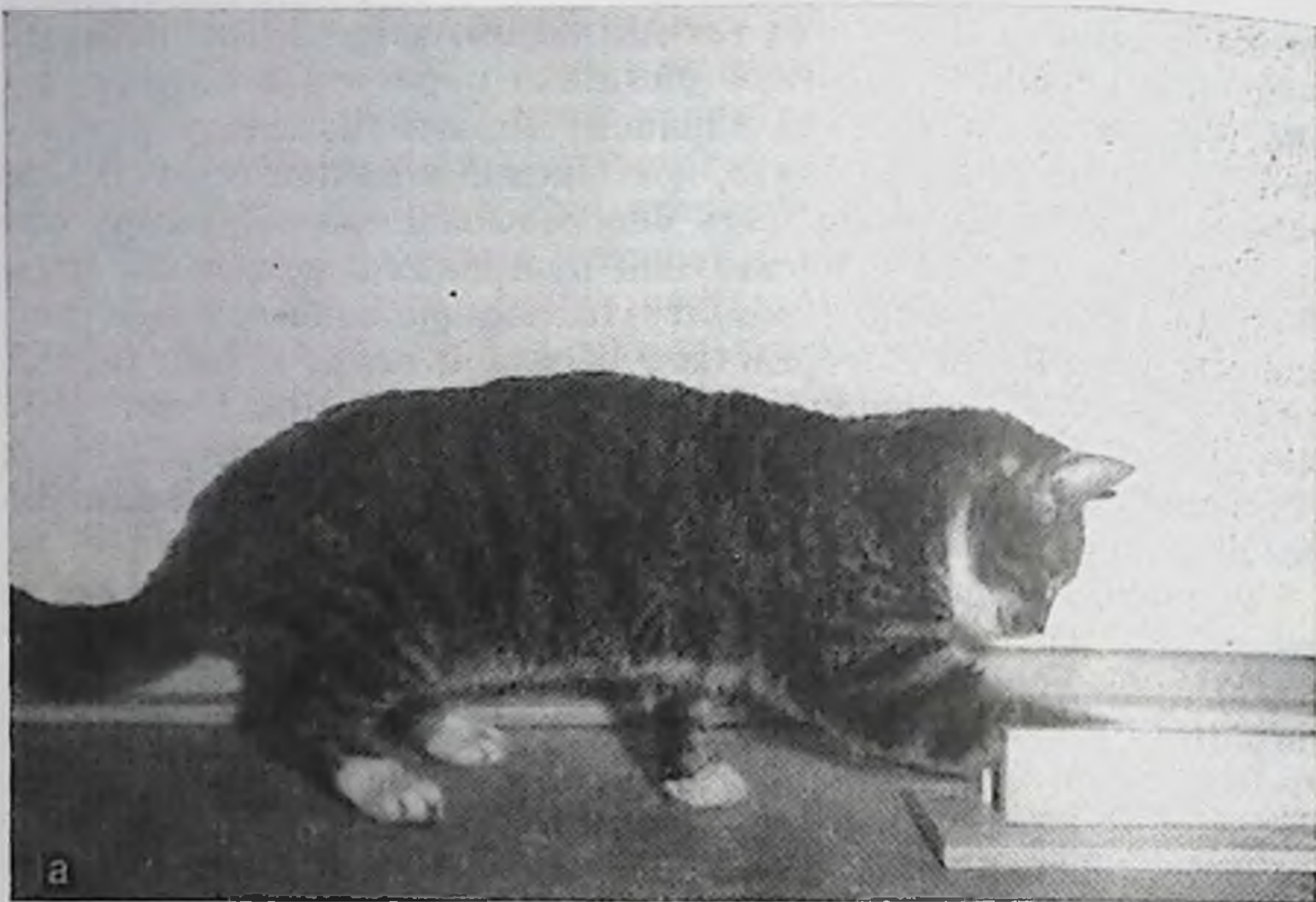


Рис. 59. Различные двигательные акты кошки, направленные на достижение одного и того же результата (получение кусочка мяса) до удаления коры сенсомоторных областей больших полушарий (а) и после ее удаления (б).



ча этой конечности, животные сразу же совершали аналогичный поворот рычага другой рукой.

В опытах А. Т. Абакарова (1971) кошки после двухстороннего удаления сенсомоторных зон уже спустя 3—8 дней в ответ на первые же действия условного сигнала направлялись к месту пищевого подкрепления. Вследствие глубоких двигательных нарушений животные следовали к этому месту ползком или шагающей походкой, падали на каждом шагу, но тем не менее упорно приближались к цели. При этом кошки не могли осуществить ранее приобретенный навык нажатия лапой на рычаг, необходимый для открытия кормушки с пищей. Но, достигнув кормушки, они все же стремились, и небезуспешно, добыть пищу, вытаскивая из кормушки кусочки мяса языком и зубами или царапающими движениями передних конечностей. Таким образом, условный раздражитель провоцировал движения, с которыми он никогда не сочетался.

В другой серии опытов А. Т. Абакарова до удаления сенсомоторных областей кошки обучались пищедобывательному навыку извлечения кусочка мяса из «корытца». При предъявлении этого «корытца» животные точным движением одной лапы извлекали этот кусочек и подносили его ко рту. После операции кошки уже не могли столь совершенно извлекать кусочек мяса из «корытца»: прежнее пищедобывательное движение отсутствовало. Но при этом они пытались извлекать мясо зубами и нередко достигали положительного результата (рис. 59).

Перестройка моторных актов с целью достижения одного и того же результата происходит и у интактных животных. Е. И. Попова (1973) показала, что после того, как у собак выработан пищедобывательный рефлекс сгибания передней конечности, прикрепленной к рычагу, после фиксации этого же рычага к задней лапе, не участвовавшей в выработанном рефлексе, животное, чтобы получить пищу, начинает сгибать эту конечность без какой-либо предварительной тренировки.

Мобилизация памятных следов различных двигательных программ при осуществлении пищедобывательного рефлекса была показана в нашей лаборатории опытами Л. И. Янтаревой. В I опыте животным (крысы) навязывали на пути к кормушке преодоление барьера, а во II опыте — преодоление лесенки. Животные последовательно обучались соответствующим навыкам. У части из них навык преодоления лесенки стирали электрошоком. Обучение другой части животных ограничивали только выработкой единственного навыка — преодоления барьера. В III опыте производили тесты на актуализацию моторной памяти в трех ситуациях на животных с тремя вариантами моторного опыта. Первая группа животных хранила памятные следы двух навыков, вторая и третья располагали только единственным навыком преодоления барьера. Предыстория животных второй и третьей групп, однако, отличалась. У животных второй



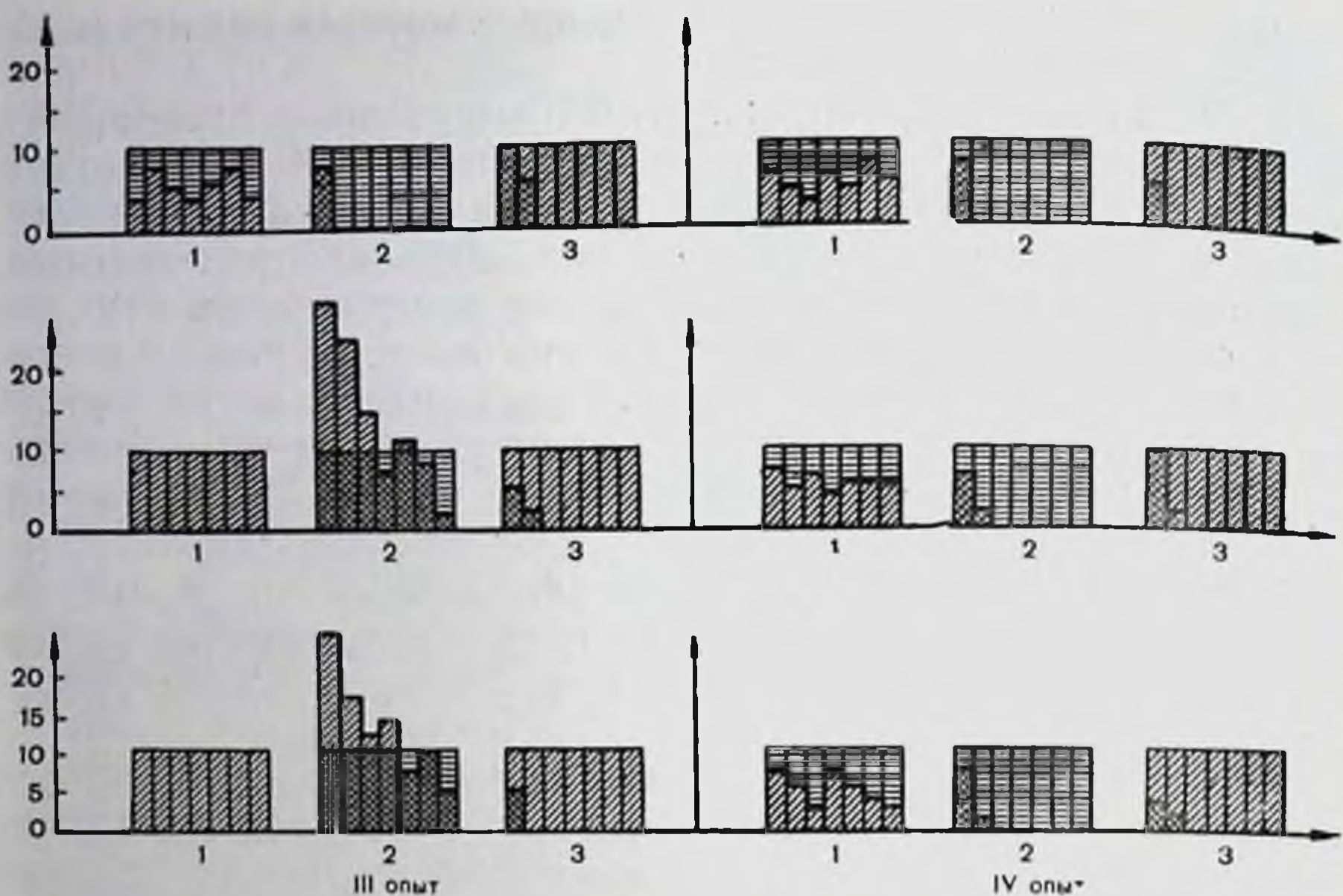


Рис. 60. Использование крысами двигательного навыка преодоления барьера или лесенки в поведении, направленном на получение пищи.

Пробы в каждой из 3 ситуаций: 1 — открыт доступ к преодолению и барьера и лесенки, 2 — перекрыт барьер и открыт доступ к лесенке, 3 — перекрыта лесенка, открыт доступ к барьеру. По оси ординат — среднее число предпочтений барьера (косая штриховка), лесенки (горизонтальная штриховка) и перекрытого барьера (перекрестная штриховка). По оси абсцисс — последовательность проб. Верхний ряд — животные обладают двумя навыками; средний ряд — стерта память преодоления лесенки; нижний ряд — животные, не обученные преодолению лесенки.

группы навык преодоления лесенки вырабатывался, но затем стирался электрошоком, а у животных третьей группы навык преодоления лесенки не вырабатывался вообще. Предполагалось, что, несмотря на указанное различие в характере прошлого опыта, животные второй и третьей групп проявят сходство в организации поведения.

В III и IV опытах (рис. 60) все три группы животных, различающиеся содержанием двигательного опыта, подвергались тестированию в трех ситуациях (1, 2, 3). Поведение первой группы демонстрирует на рисунке верхний ряд, поведение второй — средний ряд, поведение третьей группы — нижний ряд.

Первая тестовая ситуация состояла в одновременном предъявлении животным двух объектов преодоления — и барьера, и лесенки. На рисунке видно, что «хранители» двух навыков проявили в этой ситуации равновероятное предпочтение то барьера, то лесенки. «Хранители» только одного навыка преодоления барьера (животные второй и третьей групп) предпочли из двух предъявляемых им препятствий только один барьер.

Вторая тестовая ситуация состояла в перекрытии пути через барьер. Крысы, хранящие два моторных памятных следа, с легкостью переключились в этой ситуации на преодоление лесенки,



в то время как животные, опыт которых ограничивался только памятным следом преодоления одного барьера, упорно предвидно на рисунке, только в последней пробе III опыта они стали совершать попытки преодоления лесенки. Из рисунка следует, что животные второй и третьей групп обучились преодолевать лесенку только в IV опыте. Таким образом, в IV опыте, как это демонстрирует рис. 60, объем моторной памяти всех трех групп животных стал одинаковым, т. е. все крысы одинаково владели обоими навыками.

Третью тестовую ситуацию, предоставляющую крысам возможность достигать кормушки только путем преодоления барьера, животные всех трех групп решили одинаково успешно. Это сходство поведенческих проявлений находится в полном соответствии с предысторией их тренировки, поскольку все они располагали опытом преодоления барьера.

Животные, а еще в большей степени человек располагают целым арсеналом двигательных комбинаций, накопленных в памяти, которые могут быть выбраны и использованы в различных вариантах при реакции на один и тот же условный раздражитель. Существенное место в этом занимают двигательные акты, которые, как было указано выше, приобретены организмом в раннем возрасте в игровых ситуациях.

У высших млекопитающих игру молодых животных обычно начинает взрослое животное. R. Schenkel (1966) описывал, как львица, помахивая хвостом, побуждает львят играть с ней. Самки шимпанзе щекочут детенышей, переворачивают их, кусают «понарошку», чтобы спровоцировать игру (Lawick-Goodall V., 1967). Мне неоднократно приходилось наблюдать за кошкой, которая упорно вызывала у котят игру и побуждала их в процессе игры к совершению прыжков, напоминающих те, которые она производила при ловле полевых мышей.

R. Hinde (1970) также отмечает, что движения, входящие в игровое поведение, обычно не отличаются от тех, которые часто встречаются у данного вида в ситуациях с иным функциональным содержанием, например, при охоте, избегании опасностей и др. Таким образом, движения, осуществляемые в раннем онтогенезе, значительно расширяют диапазон моторных программ, хранящихся в долговременной памяти. Эти программы наряду с программами, приобретенными взрослыми животными на основе подкрепления основных влечений (голода, жажды, половое подкрепление основных влечений (голода, жажды, половое влечение и т. д.), могут служить базисом для экстренного установления связи с энграммой результата и извлечения из памяти различных комбинаций движений, если животное не может реализовать достижение цели стереотипным моторным актом.

Итак, на основании всего вышесказанного мы имеем достаточно аргументов против того положения, что сам эффекторный



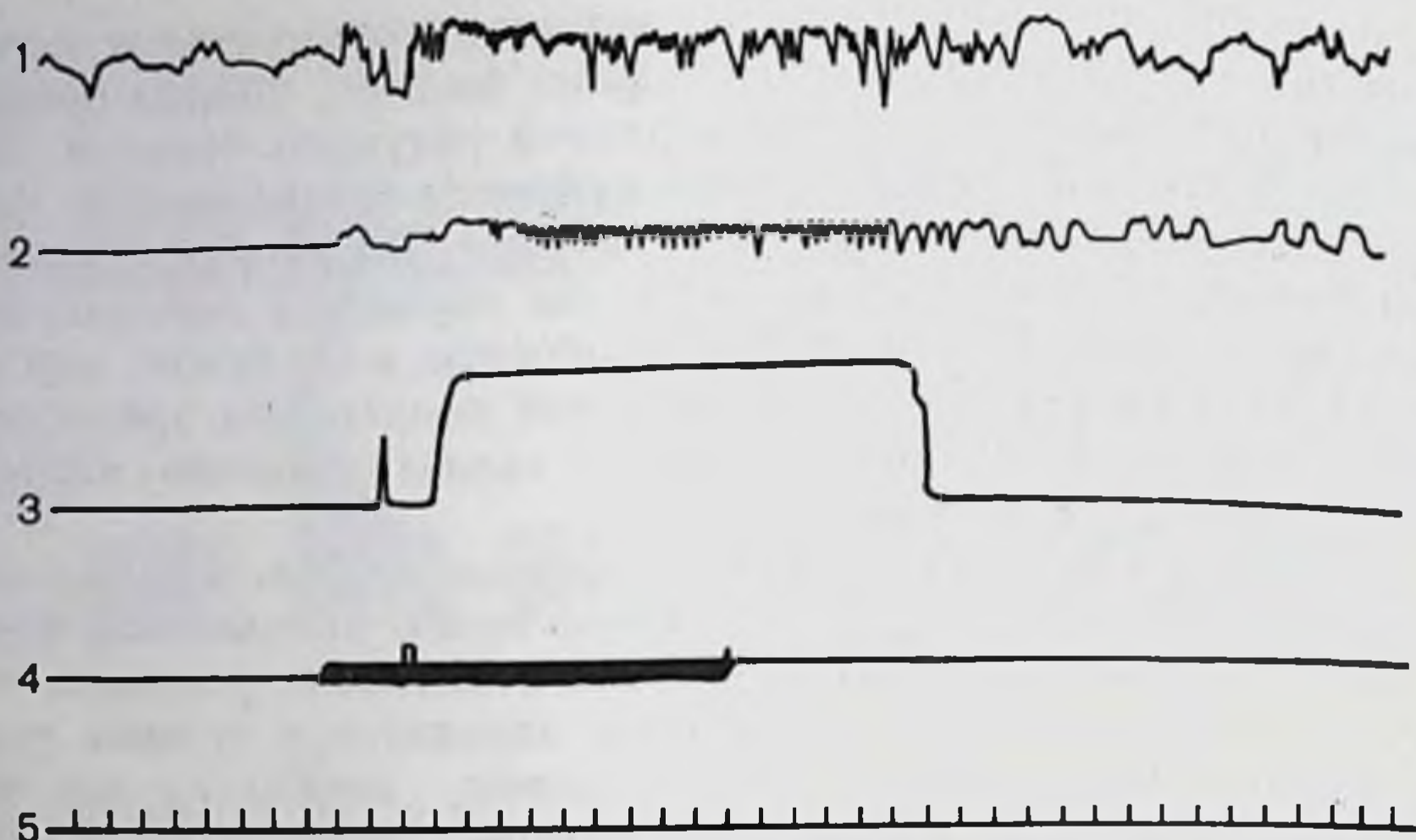


Рис. 61. Проявление инструментальной пищевой реакции собаки (поднятие передней конечности). Появление глотательных движений и сдвигов в дыхании свидетельствуют об актуализации энграммы будущего результата действия.

1 — дыхание, 2 — глотательные движения, 3 — механограмма передней конечности, 4 — отметка условного (звукового) раздражителя (штрих кверху на черной линии означает подачу кормушки), 5 — отметка времени (1 с).

(моторный) акт включается как обязательный элемент во временную условнорефлекторную связь. Все приведенные факты свидетельствуют о том, что при образовании условных рефлексов временные связи устанавливаются между извлеченными памятными следами условных раздражителей и результатов действия. Условная связь, таким образом, объединяет не возбуждения, вызываемые наличными стимулами, а их памятные следы (энграммы) — условных стимулов и подкрепления.

Теперь мы можем сопоставить в общих чертах последовательность процессов, протекающих в мозге при становлении условного рефлекса, и в том случае, если он уже выработан. При этом нельзя не увидеть некоторых различий. В первом случае, т. е. при выработке, имеет место такая последовательность: действие раздражителей — фиксация их в памяти — движение — результат движения — фиксация результата движения в памяти. В случае уже выработанного рефлекса условные раздражители извлекают из памяти собственные энграммы (опознавание раздражителей), затем, при соответствующей мотивации и обстановке, происходит извлечение энграммы результата будущего действия; после этого следует само действие, завершаемое подкреплением и обратной афферентацией к параметрам модели результата.

В опытах Е. И. Поповой с регистрацией двигательного пищевого инструментального рефлекса (поднятие конечности) одновременно регистрировали глотательные и дыхательные дви-



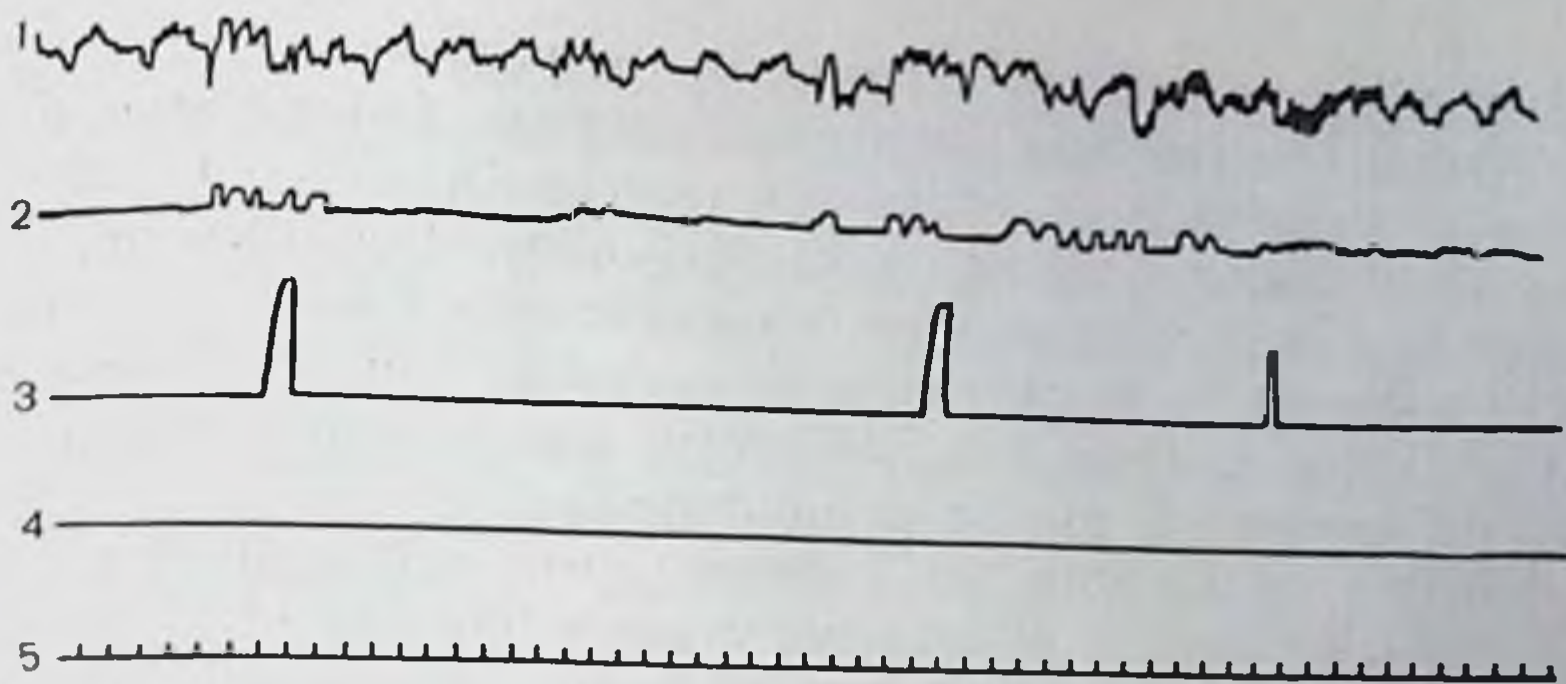


Рис. 62. Межсигнальные инструментальные двигательные реакции (поднятие передней конечности) и предшествующие им серии глотательных и дыхательных движений у собаки с выработанным пищевым двигательным рефлексом (пояснения в тексте). Обозначения те же, что и на рис. 61.

жения собаки. При этом оказалось, что в ответ на условный звуковой сигнал реакция всегда начиналась с глотательно-облизывательных движений и активации дыхания. Только вслед за этими движениями начинала проявляться условная моторная реакция (рис. 61). Основываясь на этом, можно полагать, что глотательные движения выражают собой актуализацию энграммы результата будущего действия, а проявление специфической моторной реакции — актуализацию моторной энграммы. Последовательность извлечения из памяти сначала энграммы результата действия, а затем кинестетической энграммы, на основе которой осуществляется движение, можно было видеть и в проявлении межсигнальных инструментальных движений. Необходимо подчеркнуть, что межсигнальным движениям лапы животного всегда предшествовала серия глотательных движений (рис. 62). Эти наблюдения вместе с тем подтверждают и другую мысль, а именно то, что любые межсигнальные реакции, наблюдаемые при изучении условных рефлексов, представляют собой результат извлечения соответствующих памятных следов и являются, таким образом, эффекторным выражением актуализации этих памятных следов.

Воспроизведение следов условного и безусловного раздражителей продемонстрировано и на нейрональном уровне в лаборатории, руководимой М. Я. Рабвиновичем (1975). Условные рефлексy на время вырабатывали у бодрствующих кроликов на подкреплении раздражением кожи электрическим током. За условные реакции (модель следовых процессов) принимали активность нейрона коры больших полушарий, несколько опережающую (до 1 с) его ответы на сочетаемые стимулы, или активность, возникающую при пропусках сочетаний в заданных интервалах времени. Наиболее эффективным оказался прием последовательного пропуска ряда сочетаний, который выявил



воспроизведение следов условного и безусловного компонентов сочетаний. Эта следовая активность нейрона, как правило, была, более совершенной по структуре разряда, чем при первичном воспроизведении следа или даже при ответах на реально действующий стимул. Отсроченное воспроизведение следовой активности в форме более интенсивных и совершенных реакций рассматривается автором как клеточный аналог известного в психологии памяти феномена реминесценции.

Касаясь положения, что условная связь объединяет не возбуждение, вызванное наличными стимулами, а памятные следы условных раздражителей и подкрепления, нельзя не заметить тенденцию к подобной трактовке в публикациях некоторых других исследователей. Так, R. Rescorla (1973) выдвигает гипотезу о запечатлении следов стимулов на основе простого их предъявления. Формирование условного рефлекса рассматривается им, соответственно, как образование ассоциативных связей между следами стимулов. Внешний, налично действующий стимул, актуализирует адекватный себе след, который в свою очередь актуализирует след второго — безусловного стимула. Активным началом при реализации условного рефлекса является, таким образом, не внешний, непосредственно действующий раздражитель, а актуализируемый им след подкрепляющего стимула. Именно активация этого следа (образа подкрепления) провоцирует условный рефлекс. Автор критически относится к схеме J. Konorsky (1948), согласно которой реально действующий раздражитель вызывает непосредственно возбуждение центра безусловного рефлекса. Последний же, по R. Rescorla, может активироваться только двумя путями — или самим наличным безусловным стимулом, или его актуализированным следом. Для подтверждения своего представления он обращается к фактам, показывающим, что паттерн условного рефлекса не повторяет паттерн безусловного.

**Значение силы условного сигнала.** При обсуждении эффектогенных свойств памятных следов в случае осуществления на их основе поведенческих реакций возникает необходимость остановиться на отношении интенсивности и длительности действия условного раздражителя к величине ответной реакции. На первом этапе учения об условных рефлексах постулировали прямую зависимость эффекта раздражения от его силы, получившую название «закона силы» (Павлов И. П., 1906). Однако вскоре Л. А. Орбели (1908) отметил, что величина и характер условной секреции сохраняется при сокращении времени действия раздражителя с 30 до 5 с. Много позднее в лаборатории, руководимой П. С. Купаловым (Купалов П. С., Луков Б. Н., 1933; Купалов П. С., 1947, 1962), было показано, что время действия условного раздражителя может быть сокращено до сотых долей секунды, а величина и динамика условной секреции при этом остается такой же, как и при применении условного сигнала в



течение 30 с. В ходе изучения двигательных реакций собак по методу ситуационных условных рефлексов было также обнаружено, что при сокращении времени изолированного действия звука от обычных 30 с до 0,5—0,05 с (и даже 0,004 с) полностью воспроизводится вся цепь двигательных реакций. Таким образом, имеется полное основание считать, что возбуждение, вызванное укороченным действием условного раздражителя, достаточно, чтобы запустить тот же самый нервный процесс, который ранее вызывался продолжительным действием условного раздражителя.

Объясняя эти факты, П. С. Купалов (1947) полагал, что в процессе образования условного рефлекса формируется механизм, который даже после короткого условного «толчка» не только поддерживает деятельность нервных центров на определенном функциональном уровне, но и воспроизводит ход уже выработанного нервного процесса. Предполагается, что в коре мозга при этом протекает аналогичный длительно текущий нервный процесс, которым объясняется системная деятельность в условиях образования стереотипов и ритмико-мозаичных условных рефлексов (Муравьева Н. П., 1976).

Явления, при которых кратковременное действие условных раздражителей вызывает такой же эффект, как и при длительном его действии, П. С. Купалов (1947) объяснял на основании морфологических данных, свидетельствующих о возможности циркуляции нервных процессов в коре больших полушарий по замкнутым (кольцевым) путям. М. Н. Ливанов (1975) также высказал предположение, что длительное удержание межнейрональных связей обеспечивается, по-видимому, за счет импульсации, постоянно присутствующей в коре и являющейся результатом последствий различных раздражений, а также возникающей спонтанно, по механизму реверберации или каким-либо иным путем.

Вместе с тем мы не можем игнорировать факты, показывающие, что реверберации не столь постоянны и длительны, чтобы ими можно было объяснить не только многодневное, но и многолетнее хранение памятных следов сформировавшихся функциональных систем. Известно, что возникающие реверберации ликвидируются различными экстремальными воздействиями, такими, как электрошок, гипоксия, гипотермия, а также наркотическими веществами. Однако нельзя исключить и того, что реверберации возникают также и в тех случаях, когда под влиянием условных и обстановочных раздражителей на основе текущей мотивации происходит извлечение памятных следов «результата», которые, в соответствии с выдвигаемой в этой книге концепцией, являются главной эффективной основой проявления условного рефлекса.

В соответствии с этим представляется возможным объяснить идентичность поведенческих актов, вызываемых раздражителя-



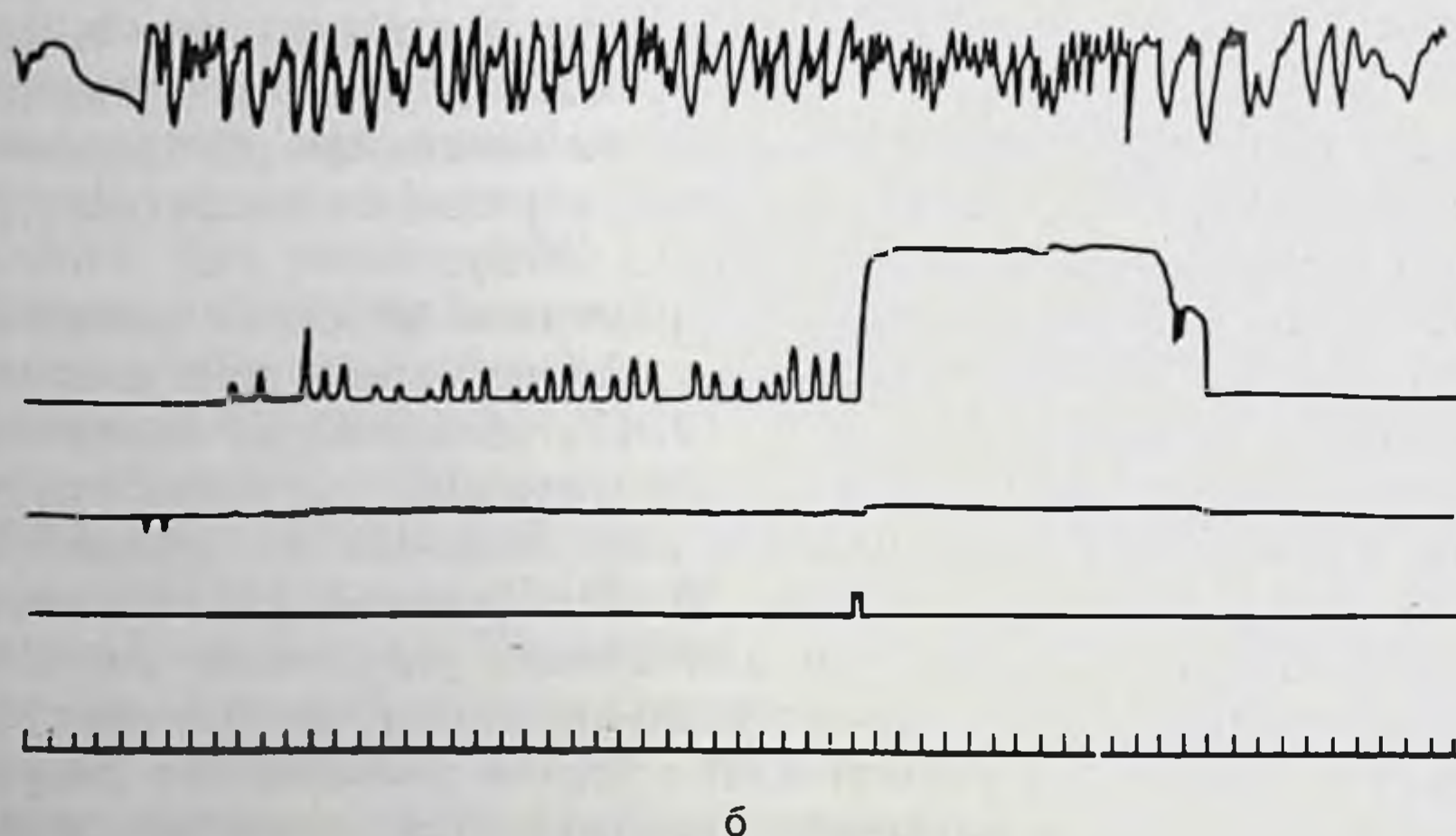
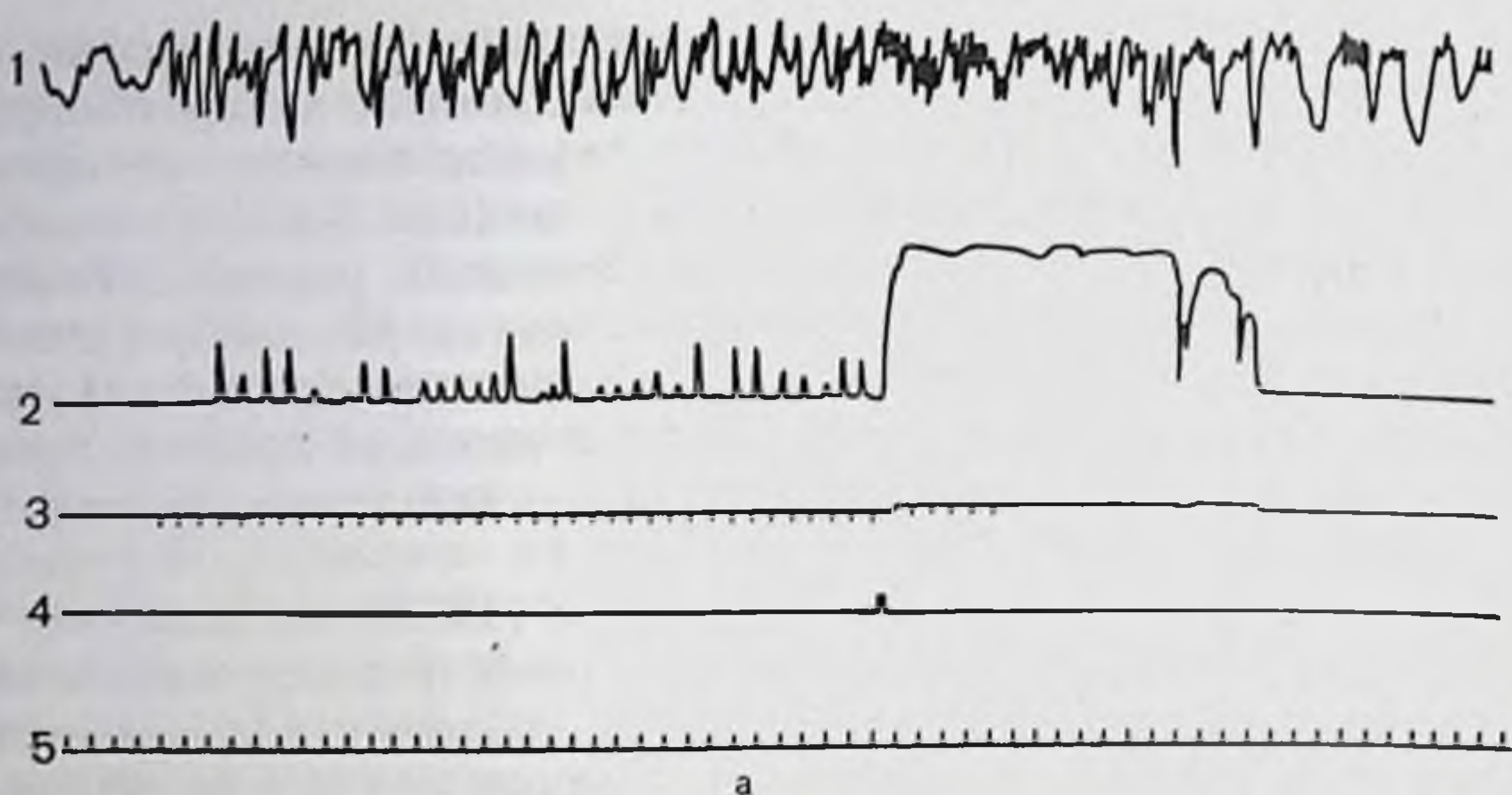


Рис. 63. Идентичность по силе и продолжительности условной двигательной реакции (последовательное сгибание и разгибание передней конечности) и сдвигов в дыхании у собаки при сокращении действия условного раздражителя с 38 (а) до 2 звуковых щелчков (б).

1 — дыхание, 2 — механограмма передней конечности, 3 — отметка условного раздражения (звуковые щелчки), 4 — отметка подачи кормушки, 5 — отметка времени (1 с).

ми как различной длительности, так и различной интенсивности, идентичностью извлекаемой из памяти эграммы будущего результата действия организма. В самом деле, памятный след может быть извлечен в такой короткий период времени, который не всегда поддается измерению. Поэтому разница в длительности действия условного сигнала не оказывает существенного влияния на характер и величину условнорефлекторного ответа. Трудно возражать и против того, что даже самый слабый по интенсивности сигнал, но значимый в определенных условиях, может вызвать необычайно сильную реакцию. Сила ответ-



ной реакции определяется, таким образом, не столько физической силой и длительностью условного сигнала, сколько эффективностью извлекаемой энграммы будущего результата.

В качестве иллюстрации приведу весьма демонстративные результаты экспериментов Е. И. Поповой, показывающие проса после значительного укорочения действия сигнального раздражителя. В этих экспериментах специальным приемом обучали собак совершать длинную последовательность физических сгибаний передней конечности в течение 30 с действия прерывистого звукового условного раздражителя (щелчки с периодичностью 1 в 1 с). Когда эта форма инструментальной условной реакции была выработана, действие прерывистого условного сигнала укорачивали до двух щелчков (2 с); тем не менее животные продолжали сгибания конечности в течение обычных 30 с, предшествовавших пищевому подкреплению (рис. 63). Эти опыты, таким образом, продемонстрировали эффективные свойства памятного следа, актуализированного укороченным сигнальным раздражителем.

Следует, однако, заметить, что в период выработки условных рефлексов сила и длительность условного раздражения могут оказывать известное влияние на скорость извлечения из памяти энграмм будущих результатов.

### Произвольные действия и условный рефлекс

**Инструментальный рефлекс.** Проблема приложения понятия об условном рефлексе к трактовке произвольных действий остается одной из актуальных проблем современной теории поведения. В экспериментальной психологии уже давно стоит вопрос о специфике механизма так называемого оперантного, или, как его еще называют, инструментального рефлекса, который проявляется в отсутствие наличных пусковых условных сигналов. Одной из разновидностей этого рефлекса является и так называемое скиннеровское обусловливание. В этом варианте экспериментатор не использует каких-либо контролируемых им условных и безусловных раздражителей. В определенной обстановке и при наличии мотивации животное само обучается нажимать на рычаг или осуществлять то или иное движение с целью получения пищи. Высказывается положение, что осуществление подобных реакций строится на «законе эффекта», т. е. на ином, чем классические условные рефлексы, принципе нервной деятельности (Skinner B., 1938; Mowter O., 1961; Kornorski J., 1970).

В литературе целенаправленные действия, экспериментальной моделью которых являются инструментальные рефлексы, часто трактуются как явления спонтанные, управляемые «изнутри», принципиально ареактивные. Они противопоставляются



реактивному феномену — условному рефлексу, как производному от воздействия сигнала. Поскольку оперантные реакции могут возникать как бы спонтанно, вне пусковых сигналов, применяемых в эксперименте, многие авторы считают, что условный рефлекс исчерпывается принципом «стимул — реакция» и что к инструментальным движениям само понятие «рефлекс» не применимо.

Очевидно, инструментальные рефлексy в отсутствие внешнего пускового сигнала выражают собой модель, близкую к произвольным актам. Тем не менее возникает вопрос, действительно ли велико их отличие от условного рефлекса, вызываемого наличным сигналом. Ведь в конечном счете обе формы рефлексов опосредуются энграммой будущего полезного результата действия. Поскольку эта обширная категория инструментальных поведенческих актов, возникающих в отсутствие видимых пусковых сигналов, актуализируется на базе «результата», извлеченного из памяти раздражителями обстановки, ее можно проанализировать на основе условнорефлекторного механизма.

Конечно, так называемые произвольные двигательные акты, возникающие в отсутствие действующих извне, контролируемых пусковых сигналов, представляют собой явление более высокого порядка, чем, например, слюнный условный рефлекс; в организацию инструментального двигательного рефлекса вовлекаются более сложные познавательные процессы, осуществляющие свойство индивидуального «интеллекта». Животные обучаются такой схеме поведения, которая может служить им средством решения конкретной задачи для удовлетворения определенной потребности. Однако только крайнее сужение рамок понятия условного рефлекса может привести к допущению нерефлекторных основ этих инструментальных форм поведения.

Очевидно также, что когда в определенной обстановке и при наличии мотивации животное само выучивается нажимать на рычаг или осуществлять какое-либо другое движение с целью получения пищи, приобретенные им формы поведения возникают от памятных следов прошлых «результатов», которые, в свою очередь, выступая уже в роли афферентных параметров результатов будущих действий, приводят к извлечению адекватных кинестетических энграмм, воспроизводящих программу соответствующих будущих движений.

В этом аспекте интересно рассмотреть оригинальные опыты П. С. Купалова (1962). Собаку, стоящую в станке, обливали водой, что вызывало рефлекс отряхивания. Если вслед за отряхиванием собаку подкармливали, то через некоторое время она начинала самостоятельно, «произвольно» отряхиваться без видимой объективной причины. П. С. Купалов назвал подобную реакцию укороченным рефлексом без «обычного начала» и объяснил ее «внутренними процессами коры больших полушарий». Но сейчас мы можем более определенно сказать, что суть



этих «внутренних процессов» состоит в том, что сохранившийся в памяти след от результата, связанный с кинестетической энграммой отряхивания, воспроизводит последнюю, что и приводит животное к данной цели (пищевому подкреплению).

Таким образом, как в случае отсутствия реально действующего на рецепторные аппараты пускового сигнала, так и при действии является энграмма будущего результата. В обоих случаях она извлекается на базе мотивации и обстановочной афферентации.

Знаменательно, что к подобному толкованию механизма произвольных двигательных актов подошел еще И. М. Сеченов (1863). Он писал: «У человека под влиянием известных внешних и внутренних условий является средний член психического рефлекса., к которому в форме же мысли присоединяется и представление о конце рефлекса»<sup>1</sup>. Здесь «внешние и внутренние условия» соответствуют обстановочной афферентации и мотивации, а «представление о конце рефлекса» — не что иное, как энграмма будущего результата действия. Таким образом, И. М. Сеченов предвидел основные элементы построения произвольных актов, которые в настоящее время составляют основу функциональной системы.

Считая главнейшим проявлением высшей нервной деятельности животного функции его скелетно-мышечной системы, И. П. Павлов называл проблему механизма произвольных движений «важнейшей физиологической темой». Полагая, что в основе этого механизма лежит все тот же ассоциативный принцип, он вместе с тем обращал внимание на его специфику. Если осуществление какого-либо моторного поведения завершается полезным для организма эффектом, то, согласно И. П. Павлову (1936), в дальнейшем при появлении «аппетита» будет происходить активация кинестетических элементов, хранящих в себе аналог совершавшегося действия, что в свою очередь и вызовет воспроизведение полезного для организма двигательного акта.

Занимаясь исследованием относительно простых форм условных рефлексов, И. П. Павлов (1936) лишь в конце жизни подошел к рассмотрению более сложных проявлений высшей нервной деятельности. Действительно, в отношении физиологии произвольных актов мы знаем лишь отдельные и к тому же весьма краткие его высказывания. Однако это не дает повода ограничивать теорию условных рефлексов интерпретациями реакций, возникающих лишь на наличные пусковые раздражители.

Американский психолог О. Мовгер (1961) в монографии «Теория обучения и поведение» приводит большую цитату из

---

<sup>1</sup> Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. — М.: Изд-во АМН СССР, 1952, с. 174.



статьи И. П. Павлова «Ответ физиолога психологам», где обсуждается поведение, носящее по существу инструментальный характер. Он выделяет мысль И. П. Павлова о роли кинестетической афферентации от двигательного аппарата в этом виде поведения и замечает, что эти идеи в свое время не были оценены по достоинству американскими психологами. Ценность их, пишет автор книги, неоспорима, поскольку они представляют попытку И. П. Павлова описать обучение методом проб и ошибок в терминах его условнорефлекторной теории.

Учение об условных рефлексах является важнейшей ступенью в накоплении знаний о механизмах поведения. Тем не менее оно, как и все в науке, развивается, а потому определенные ее положения требуют пересмотра и дополнений.

**Условный раздражитель как сигнал результативности произвольного действия.** Рассматривая механизмы инструментальных реакций в качестве модели произвольных актов, важно определить, насколько принципиально они отличаются от условных рефлексов на раздражители внешней среды. Конечно, если исходить из того, что реакцию способен вызвать только стимул, действующий извне, то это приведет к отрицанию рефлекторной природы «произвольного» поведения, афферентным началом которого являются внутренние стимулы — энграммы. Однако природа двигательных актов и в этом случае, по существу, остается рефлекторной, поскольку энграммы извлекаются раздражителями обстановки на базе текущих мотиваций и эмоций.

Такой подход соответствует основному принципу рефлекторной теории — детерминизму. Как и любая приобретенная в индивидуальной жизни форма поведения, произвольное движение вызывается не непосредственной «бомбардировкой» раздражениями рецепторных аппаратов и проекционных зон, а извлекаемыми из памяти энграммами результатов.

Если механизмы извлечения опыта из объема памяти нарушаются, с чем приходится встречаться в клинической практике, то способность к активной реализации памяти утрачивается. Если же по тем или иным причинам выпадают только рецепторные функции организма, способность к произвольному воспроизведению памятных следов сохраняется. Потерявший слух Людвиг ван Бетховен, комбинируя накопленные ранее слуховые энграммы, сумел создать Девятую симфонию.

Для понимания механизма двигательных реакций животных типа побежки к месту пищевого подкрепления в ответ на условный раздражитель необходимо определить эффективную основу действия условного сигнала. Характерной особенностью процесса выработки подобного рефлекса является наличие в фоне множества межсигнальных побегов к кормушке и стремления получить пищу. Эти межсигнальные действия с полным основанием следует относить к рефлекторным, поскольку они возникают не спонтанно, а в результате восприятия животным



обстановки, в которой оно находится. Только неэффективность этих побегов вследствие их неподкрепления и, наоборот, подкрепление их на фоне действий условного раздражителя приводит к исчезновению межсигнальных реакций.

Следовательно, условные раздражители действительно являются пусковыми сигналами для действия, активируемого энграммой «результата». Паузы между ними являются тормозными факторами, блокирующими совершение этих действий на базе энграммы результата. Условный сигнал, таким образом, не является эффектогенной основой для организации поведенческого акта. Он сигнализирует о вероятности, с которой может быть реализована энграмма будущего результата, извлеченная из памяти под влиянием мотивации и данной внешней обстановки. Иными словами, условное раздражение применяется не для того, чтобы построить поведение, а для того, чтобы приурочить его к вероятности подкрепления, существующей в данных условиях.

Это представление соответствует результатам исследований М. И. Розина (1972) межсигнальных реакций. Этим автором было показано, что периодически применяемый условный раздражитель является сигналом вероятности появления подкрепляющего фактора. Обстановочная же афферентация относится к той категории раздражителей, которые извлекают памятные следы полезных результатов будущих действий.

С этой же точки зрения целесообразно подходить и к трактовке сущности действий тормозных или дифференцировочных сигналов. По мере выработки дифференцировок положительные реакции на отрицательный раздражитель проявляются все реже и реже и, наконец, отрицательный раздражитель остается без видимого поведенческого эффекта. Следовательно, этот раздражитель сигнализирует животному об отсутствии вероятности получения полезного результата и возможности удовлетворения потребности организма. В случаях выработки у животных побегов к разным кормушкам на соответствующие сигналы выступает тот же механизм — данный условный раздражитель указывает на вероятное достижение полезного результата только при данном, а не другом сигнале.

Следует обратить внимание еще на одно важное свойство условнорефлекторного механизма — его индифферентность к случайным совпадениям, т. е. к тем, которые не отражают действительной связи между событиями во внешней среде. Получены данные (Попова Е. И., 1970; Розин М. И., 1972; Rescorla R., 1973), показывающие, что если при выработке условного рефлекса не исключена вероятность появления безусловного раздражителя вне сочетания его с безусловным раздражителем, то прочного условного рефлекса в такой ситуации не вырабатывается. Известно также, что прочный условный рефлекс нарушается, если в процедуру опыта вводят изолированную подачу



безусловного раздражителя в промежутках между сочетанными предъявлениями сигнального раздражителя с безусловным.

Этот факт является также аргументом против представления о том, что условный рефлекс выражает собой связь между центральным представительством условного и безусловного раздражителей. Если бы это было так, то применение безусловного раздражителя при отсутствии условного не только не влияло бы на проявление условного ответа, а, наоборот, усиливало бы его вследствие активации представительства безусловного раздражителя.

В обоих вариантах опытов существует значительная вероятность совпадения действия сигнального раздражителя с реализацией безусловного рефлекса, однако, несмотря на это, условный рефлекс в первом варианте опытов практически не закрепляется, а во втором угасает. Это показывает, что условно-рефлекторный механизм, по существу, есть механизм для определения вероятностей организации внешней среды как целого. Он служит, следовательно, для того, чтобы различать и запоминать схему ситуаций и соответственно реагировать на нее.

В этом аспекте легко представить себе известный феномен динамического стереотипа. Наличие его показывает, что организм реагирует на ситуацию в целом, выделяя на ее фоне раздражители, адекватные доминирующей в данный момент мотивации. Исходя из сказанного, можно согласиться с N. Winer (1958), который на основании кибернетических представлений считал, что нервная система и автоматические устройства подобны друг другу в том отношении, что содержат аппараты принятия решения относительно поведения в будущем на основании «решений», принятых уже в прошлом. Вводимая информация потому и может вызывать большое число комбинаций поведения, что число этих комбинаций определяется памятью системы.

На основании приведенных данных можно заключить, что «произвольные» двигательные акты, проявляющиеся, как может казаться, в отсутствие пусковых условных раздражителей, в действительности запускаются также наличными стимулами. Ими являются обстановочные раздражители, которые при данной потребности актуализируют памятные следы будущего результата, приводящие организм к целенаправленному действию. Из этого следует, что и этот вид поведения является следствием обучения, становления связи между энграммой условного обстановочного раздражителя и энграммой будущего результата действия.

Современная физиология головного мозга, с ее ориентацией на системный уровень организации функций, не может не учитывать значение мотиваций, обстановочных афферентаций и памяти в организации поведенческих актов. И хотя еще сравнительно недавно, как заметили G. Miller, E. Galanter и K. Pribram



(1960), «подвергать сомнению существование рефлекторной дуги могло бы означать то же самое, что отрицать наличие тонких кишок или пасмехаться над продолговатым мозгом» (с. 36), на данном этапе наших знаний об условном рефлексе мы не можем удовлетвориться элементами классической рефлекторной дуги. При этом мы не отходим, однако, от рефлекторного принципа при интерпретации произвольных форм поведения. И в этом нам помогает допущение фактора памяти как эффектогенного начала условных реакций. Как полагал в свое время И. М. Сеченов, «первоначальная причина всякого поступка лежит всегда во внешнем чувственном возбуждении»<sup>1</sup>. Памятные следы этих возбуждений — энграммы, и представляют собой те внутренние «невидимые» раздражители, которые, будучи извлеченными из памяти, превращаются в активное начало, провоцируя моторные действия и достижение результата.

---

<sup>1</sup> Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. — М.: Изд-во АМН СССР, 1952, с. 173.



## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ИНТЕГРАЦИИ

Эволюция представлений аналитической нейрофизиологии в сторону системного подхода, переключившего внимание исследователей от статических состояний на динамику мозговой деятельности, проявилась в построении концептуальной модели функциональной системы. В отличие от систем, выделяемых на основе органо-анатомического принципа (системы органов кровообращения, дыхания, пищеварения и т. д.), функциональная система, как следует из ее названия, имеет в своей основе именно функциональный аппарат — афферентные параметры результата действия. П. К. Анохин определил его как системообразующий фактор.

Выделение результата непосредственно влияет на текущую организацию перцепции; через него опосредована первичная классификация стимулов на значимые и не значимые для организма. Стараясь подчеркнуть динамическое, функциональное качество аппарата результата действия, П. К. Анохин указывал, что по отношению к нему не применимо понятие какой-либо жесткой локализации. Континуум поведенческих «целей» с их параметрами «будущих результатов» он представлял себе как континуум широко распространенных нейрохимических преобразований в различных состояниях мозга. Функция такого динамического аппарата, реализующаяся или различным субстратом, или одними и теми же нейронными популяциями, но в различных нейрохимических режимах, нейрофизиологически проявляется в эфферентном контроле входа, т. е. в центральном влиянии на перцепцию.

Теоретическое обобщение в виде понятия «рефлекторная дуга», постулирующее простое соответствие между стимулами (входом) и ответами (выходом), противоречит системному подходу в нейрофизиологическом анализе поведения. Это касается также и представления об условнорефлекторной дуге. Поэтому функциональную систему следует рассматривать как логически необходимую ступень развития условнорефлекторной теории И. П. Павлова.



В соответствии с принципом рефлекторной дуги все афференты являются сенсорными, берущими начало от внешних и внутренних рецепторов, а все эфференты связаны с деятельностью каких-либо эффекторов. В предыдущей главе этой книги действие берет начало от актуализированной памяти. Параметры результата будущего действия как «эфференты» влияют на афферентный вход. Благодаря этому последний как бы выбирает из внешней среды адекватный пусковой импульс, преобразуя его в действие. Таким образом, вопреки привычным представлениям, нами выдвинут тезис об «экстрасенсорной» перцепции. А именно, в нашей модели в качестве эффектогенного начала условного рефлекса выступает не внешний импульс, а память.

С помощью современных методов исследования удастся продемонстрировать факт, что эфферентные пути проводят импульсы не только к эффекторам, но и регулируют свойства рецепторных аппаратов, а следовательно, влияют на сенсорные функции, от состояния которых в данный момент зависит направленность поведения.

Параметры результата действия по существу являются механизмом, управляющим в данный момент перцепцией. Нейрофизиологические данные свидетельствуют о том, что перцептивный механизм есть нечто большее, чем детектор, что избирательность перцепции строится посредством обучения. Перцепция организуется на основе влияний от выделенных параметров будущего результата действия и является одним из ведущих факторов организации целостности в интегративной деятельности мозга.

Сенсорные импульсы могут не оставлять памятного следа, если в процесс восприятия не вовлекаются сложные влияния, модулирующие входные сигналы и уровень бодрствования. Такое положение наблюдается, например, на фоне паркоза, когда сенсорные раздражения, вызывая в мозге четкие первичные потенциалы, в памяти не фиксируются. Из этого следует, что механизмы, регулирующие уровень бодрствования, могут быть в известной степени противопоставлены пассивному поступлению информации.

Для понимания того, как функционируют механизмы, организующие целостность, важно учитывать, что только малый процент сенсорной информации используется для формирования и извлечения следов памяти. От функционального состояния и извлечения следов памяти. От функционального состояния мозга, его текущей перцепции зависят и качество, и объем запоминаемого. Громадное количество поступающей в мозг информации не вовлекается в сферу перцепции, относительно которой формируется поведение. Целостный мозг непрерывно «теряет» множество деталей окружающей среды, причем объем и качество этих потерь различны не только у разных субъектов,



но и у одного и того же субъекта от момента к моменту, в зависимости от его состояния. Если памятный след — энграмма — все же образовался, в интересах все того же целостного функционирования мозга он подвергается маскировке за счет развития различных форм торможения. Энграмма может актуализироваться только на фоне адекватной мотивации и эмоционального возбуждения. Тогда она делается эквивалентом пускового сигнала и провоцирует целенаправленное поведение. Следует, таким образом, еще раз подчеркнуть, что одним из важнейших последствий образования функциональной системы является контроль мозга над своей собственной рецепторной функцией.

### Доминанта как «функциональный орган» целостности в деятельности мозга

Рассматривая достижения современной нейрофизиологии и психофизиологии с характерным для них широким диапазоном методов и объектов исследования, исключительно плодотворно в концептуальном отношении обратиться к теоретическому наследию А. А. Ухтомского, давшего определение доминанты как «функционального органа» целостности. Прослушанный мною в студенческие годы курс лекций А. А. Ухтомского и удовольствие воспоминаний о личном с ним общении оказали весьма определенное влияние на формирование взглядов о функциональном значении целостности мозга в организации поведения, развиваемых в этой книге. Полагаю, что не мало случайного и преходящего из наследия А. А. Ухтомского, волею его официальных интерпретаторов, вследствие упрощения, оказалось возведенным в категорию стереотипных правил, что не способствовало сколько-нибудь тесному контакту теории доминанты с условнорефлекторной теорией как наукой о поведении. Особую опасность упрощения несут в себе традиционные определения так называемых основных черт доминанты. Не случайно по поводу таких формулировок сам А. А. Ухтомский (1923) писал: «Под именем „доминанты“ у моих сотрудников понимается более или менее устойчивый очаг повышенной возбудимости» (с. 165). Но следует согласиться с тем, что даже и теперь не так легко охватить всю многостороннюю диалектику его теоретических построений. Как к центральному понятию физиологии высшей нервной деятельности к теории доминанты привлёк внимание П. К. Анохин (1968) в связи с анализом феномена доминирующей мотивации как составляющей афферентного синтеза.

В аспекте современных данных, касающихся афферентного контроля за рецепцией, представляются заслуживающими более глубокого анализа идеи А. А. Ухтомского (1927) о роли доминанты в рецепции. Наши доминанты, полагал он, стоят между нами и реальностью. «Каждую минуту нашей деятельности огромные области живой и неповторимой реальности проскакива-



ют мимо нас только потому, что доминанты наши направлены в другую сторону» (с. 310). Среда, физически одинаковая, по мнению А. А. Ухтомского, физиологически различна для обитающих в ней организмов в зависимости от организации их рецепции. Согласно его представлению, доминанта вылавливает группу рецепций, для нее особо биологически интересную.

Особое внимание привлекают мысли А. А. Ухтомского, высказанные им в связи с вопросом о взаимоотношении организма как целого с его элементами. С одной стороны, организм характеризуется единством действия, с другой, скрывает в себе множество разнообразных органов и механизмов. Рассматривая этот вопрос с позиции теории доминанты, он указывал на необходимость учитывать историю вида какого-либо данного организма, чтобы избежать противоречия целого и частей. Конкретно единство действия, полагал он, осуществляется для каждого отдельного момента. Однозначно действующим механизмом мозг становится благодаря доминирующей в данный момент работе, когда все приборы, соответственно сгармонизировав ритмы действия, так или иначе содействуют главенствующей работе.

На память А. А. Ухтомский смотрел как на мощное орудие ориентировки в среде, полагая, что в виде памятных следов откладываются интегрированные результаты действий в связи с породившими их прошлыми влечениями. Он подчеркивал, что память хранит интегральные образы, и поэтому на нее организм может опираться при построении своих текущих проектов поведения.

А. А. Ухтомского постоянно занимала мысль о взаимодействии понятия доминанты и эмоций. Эмоции он относил к проявлению высших интеграций, далеких по своему происхождению от непосредственного контакта со средой. Эмоцию как функциональную единицу он проецировал «в сфере проектов, предощущений». Эмоция как механизм включалась им в сферу избирательности восприятия, от которого в свою очередь зависит организация действий.

Поведение, по А. А. Ухтомскому, не поддерживает равновесия со средой с помощью рефлексов, а по существу предопределяет способ восприятия организмом среды. В свою очередь, объектом рецепции среды определяет видоспецифическое поведение. Эта взаимозависимость, утверждал А. А. Ухтомский (1938), перестанет быть загадочным кругом, как только она развернется для нас во времени в последовательный ряд звеньев. Благодаря этому поведение животных оказывается еще более специфическим и дифференцированным по видам, подвидам и разновидностям, чем морфология их мозга. Реципируемая среда, писал он, изменяется качественно в зависимости от образа поведения животных.

Анализируя проблему единства структуры и функции центральной нервной системы в процессе эволюции, А. А. Ухтом-



ский пришел к весьма существенному заключению, что дифференцировка структуры происходит ради интеграции функции. Однако интеграция опирается на непрерывную внутрицентральную динамику возбуждения, а не на раз и навсегда определенную функциональную статику различных «фокусов», как носителей отдельных функций.

### **Интерференция функций «обученных» и «необученных» структур мозга при одновременном их функционировании**

Ранее мы показали, что если из «обученного» мозга как целого «вычитается» путем охлаждения функция одной из структур, его составляющих, то способность к обучению животного или исчезает, или заметно снижается. Этот вывод, по-видимому, имеет существенное значение для понимания принципов организации мозговой деятельности. Далее было обнаружено, что при многократных подобных выключениях происходит восстановление способности мозга к «обучению», что следует расценивать как восстановление его функциональной целостности, т. е. его реинтеграцию. В отличие от этих экспериментов, описанных в предшествующих главах, в которых из «обученного» мозга вычитали одну из его составляющих, в ниже описываемых исследованиях, наоборот, изучали эффект экстренного вторжения в деятельность мозга той доли его субстрата, которая вследствие функционального выключения не была вовлечена в данный процесс обучения.

Таким образом, в противоположность опытам, поставленным по принципу «минус» функционирующий субстрат, в данных опытах условные рефлексывырабатывали на фоне охлаждения структур коры, а затем действие условных раздражителей испытывали на фоне интактного состояния мозга, не подверженного охлаждению.

На первый взгляд полученные результаты могут показаться парадоксальными: подопытные животные с не охлажденным, а полностью функционирующим мозгом проявляли глубокий дефицит в организации поведения. Они утрачивали способность опознавать значение условных раздражителей и не могли осуществить моторный навык, приобретенный ими на фоне функционального выключения той или иной области коры больших полушарий. Но достаточно было вновь подвергнуть этих животных подобному частичному выключению соответствующих областей новой коры, как эффективность условного раздражителя у них полностью восстанавливалась.

В одном из вариантов этих опытов В. И. Щербаков (1972) вживлял кошкам охлаждающие капсулы над височными областями коры с двух сторон. Затем многократно выключали функцию височной области с одной стороны, и в этих условиях вырабатывался рефлекс побегки к месту кормушки на тон и на свет.



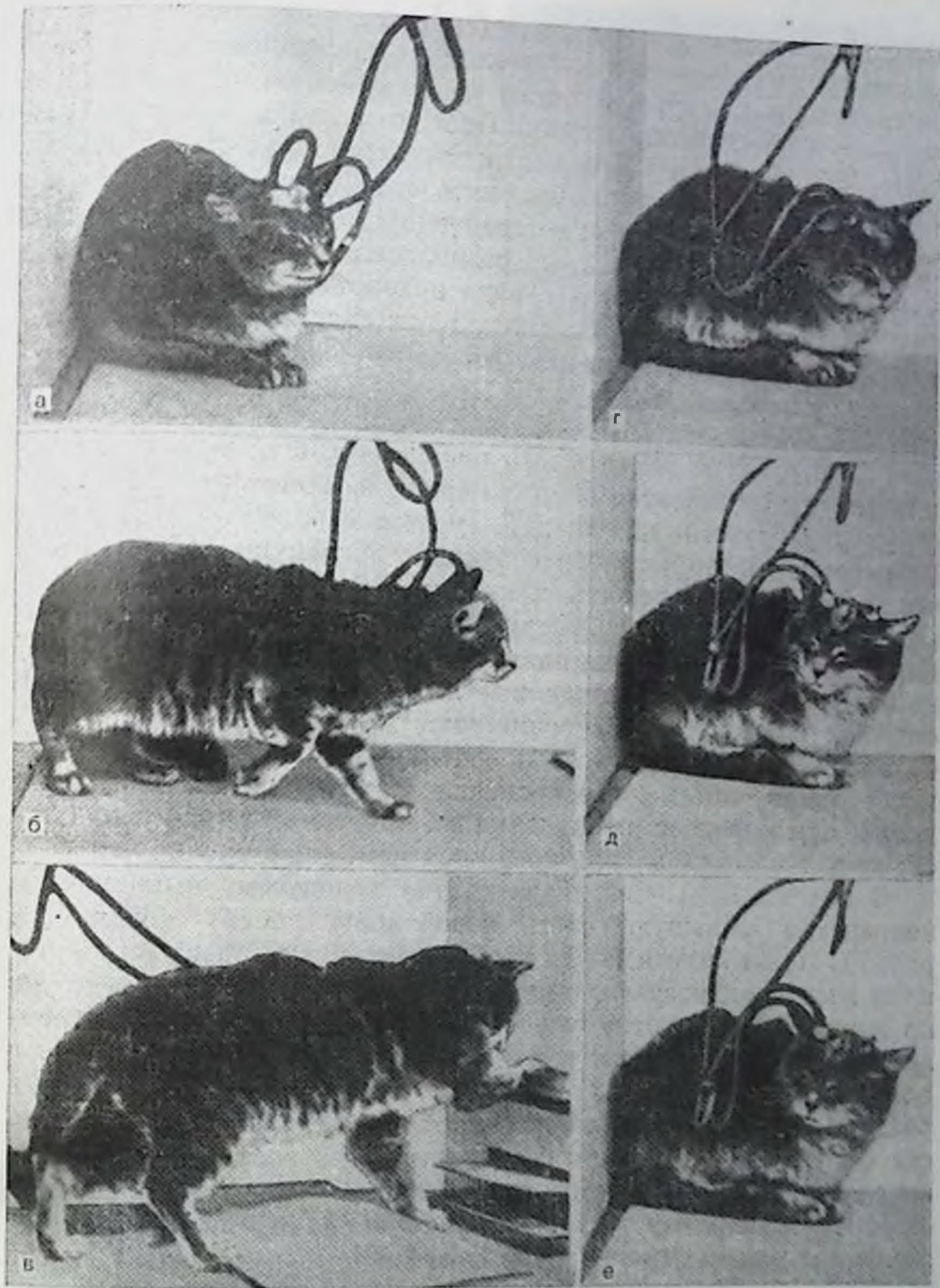


Рис. 64. Исчезновение двигательного пищевого условного рефлекса, выработанного во время функционального (холодового) выключения коры левой височной области, при переносе холодового выключения на правую область. Последовательное проявление пищевого условного инструментального рефлекса на топ 500 Гц на фоне выключения коры левой височной области (а, б, в); отсутствие проявления рефлекса после переноса холодового выключения на правую височную область (г, д, е).



После упрочения этого навыка (спустя 20—40 сочетаний) холодовому выключению подвергали височную область противоположного полушария, а ранее выключаемую область коры оставляли функционирующей. Опыты показали, что условный рефлекс, выработанный при выключении височной зоны коры одного полушария, не проявляется, если эта область коры не подвергается охлаждению, а охлаждение переносится на другую сторону. При этом условные раздражители вызывали только ориентировочную реакцию в виде поворота головы. Животные не опознавали ранее значимых для них сигналов (рис. 64). Потребовались новые сочетания, чтобы эти сигналы вновь стали результативными.

Результаты этих опытов позволяют сделать несколько выводов: 1) структура коры одного полушария, выключаемая в период обучения животного, не может заменить аналогичную структуру другого полушария, участвовавшую в обучении; 2) перенос информации из «обученного» полушария в «необученное» не происходит пассивно, без тренировки мозга; 3) корковые и подкорковые структуры, не входящие в зону охлаждения в период образования навыка, после переноса функционального выключения (охлаждения) на височную область другой стороны не могут сразу возместить функцию этой стороны; 4) возникшая вследствие выключения одного полушария компенсаторная система, обеспечивающая условное пищевое поведение, при переносе охлаждения на другую сторону распадается; для ее восстановления требуется повторная тренировка.

В опытах В. А. Сосенкова (1974) холодовому выключению подвергали большую часть новой коры с обеих сторон (см. рис. 7). Когда спустя 7—8 сеансов охлаждения поведение начинало восстанавливаться, при выключенной новой коре у кошек производили выработку условного рефлекса на тон, подкрепляемого раздражением кожи электрическим током. Рефлекс появлялся через 20—28 сочетаний и выражался в поднятии раздражаемой током конечности. При испытании эффективности сигнала в нормальном состоянии, когда новую кору не подвергали функциональному выключению, выработанный в состоянии охлаждения условный рефлекс не проявлялся. Ранее же, в состоянии выключенной новой коры, этот сигнал всегда вызывал оборонительную реакцию. На фоне охлаждения коры сигнал утрачивал свое значение, животные «не узнавали» его и реагировали на него всего лишь ориентировочной реакцией (рис. 65).

В следующей серии опытов, проведенных В. А. Сосенковым, систематическим двухсторонним выключением у кошек подвергали сенсомоторную зону коры. Когда в этом состоянии у животных была выработана побегка к месту пищевого подкрепления при действии звука, эффективность сигнала испытывали без выключения этих областей. Результат был таков: если сен-





Рис. 65. Двигательный оборотительный условный рефлекс на звук, выработанный при холодовом выключении новой коры (а), отсутствие проявления рефлекса без холодового выключения новой коры (б).

сомоторная зона коры возвращалась к деятельности, способность условного раздражителя вызывать реакцию пропадала. Из рис. 66 следует, что подход к кормушке, легко осуществляемый животным в условиях функционального выключения сомоторной зоны коры, исчезал спустя 13 мин после прекращения охлаждения, т. е. в тот период, когда эта область коры снова начинала функционировать. Повторное выключение этой области опять приводило к проявлению выработанного в данных условиях навыка: через 10 мин после начала охлаждения он проявлялся еще медленно (животное подошло к кормушке только через 22 с), но спустя 12—14 мин, как видно из рисунка, кошка вновь стала совершать быстрые побежки. Прекращение выключения снова приводило к исчезновению условной реакции.

Другой вариант описываемых опытов был выполнен В. А. Плехановым (1976). В этой серии экспериментов рефлекс побежки к месту кормушки вырабатывали у кошек с выключенной новой корой, кроме ее височных областей (см. рис. 14). Когда у подопытных животных эта двигательная реакция была в достаточной степени укреплена, производили наблюдение за их поведением при действии условного сигнала (звук, свет) в отсутствие выключения новой коры. Во всех случаях условно-рефлекторная побежка исчезала. Повторные выключения приводили к возобновлению проявления выработанного в этом состоянии навыка.



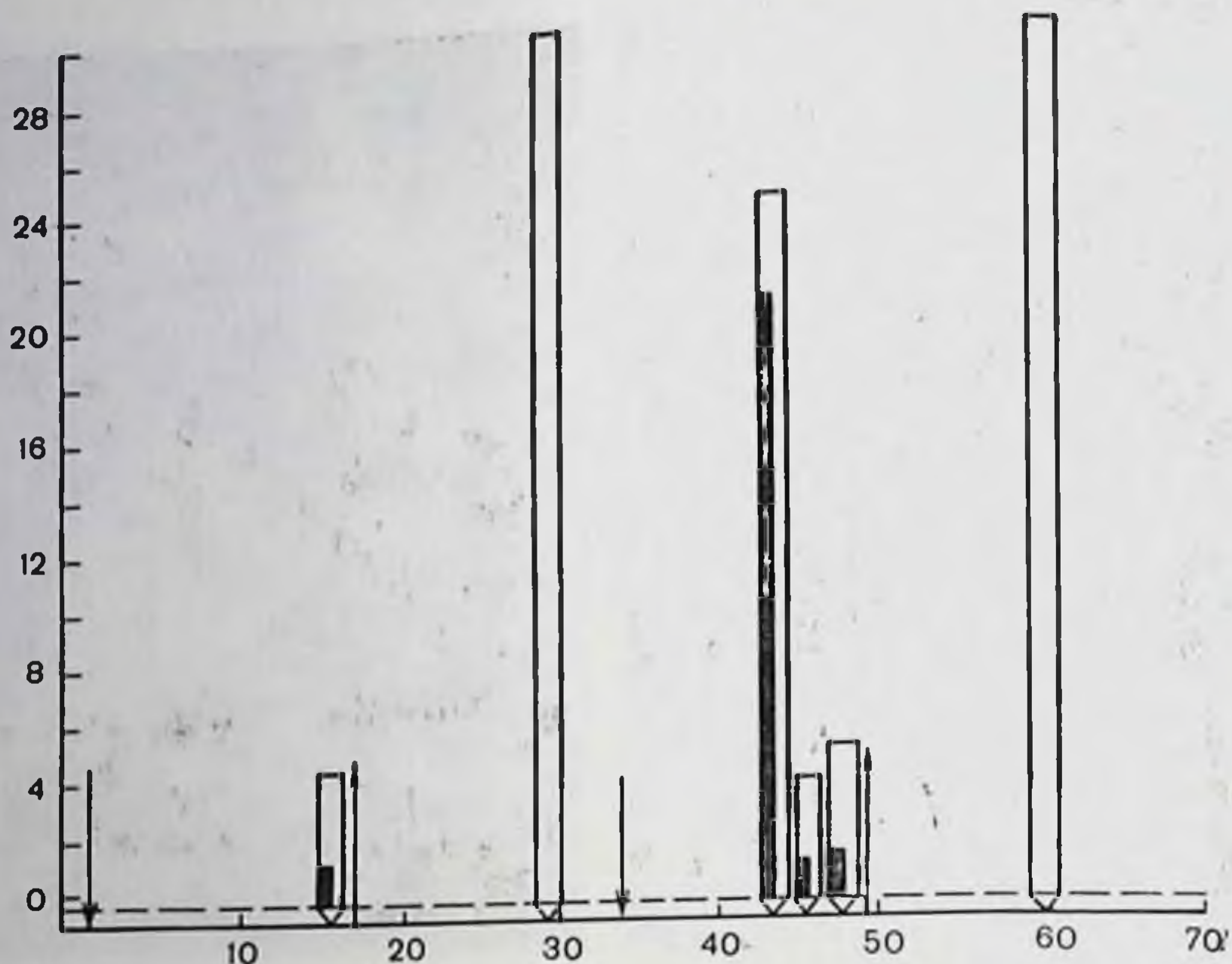


Рис. 66. Исчезновение условной пищевой побежки, выработанной у кошки во время двухсторонних холодовых выключений сепсомоторных областей, при прекращении их выключений и восстановление побежки при повторном выключении.

Время (в секундах) подхода к кормушке (черные столбики) и время (в секундах) действия звукового условного сигнала (белые столбики). Прерывистая линия — нулевой уровень. Стрелка вниз — начало холодового выключения, стрелка вверх — его прекращение. Продолжительность опыта выражена в минутах.

Эффект интерференции «обученных» и «необученных» полушарий весьма демонстративно проявился и в экспериментах R. Nakamura и M. Gazzaniga (1978), проведенных на обезьянах с расщепленным мозгом. Разобщение полушарий осуществляли комиссуротомией, включая зрительный перекрест. Оперированных животных обучали производить движения в ответ на зрительные стимулы при участии одного глаза и одного полушария. Когда у этих животных включали в деятельность другой глаз и другое полушарие, не принимавшие участия в данном обучении, проявление приобретенных навыков значительно ухудшалось. В противоположность этому обезьяны с удаленным полушарием (включая базальные ганглии) обучались и выполняли аналогичные задачи, как и нормальные животные. На основании этих фактов авторы заключили, что «одно полушарие может быть лучше двух».

Таким образом, решающее значение функциональной целостности мозга в осуществлении высших нервных функций обнаруживается не только в тех случаях, когда из деятельности его выключаются отдельные структуры, но и в тех, когда в функциональные системы, сформировавшиеся в условиях структур-



ного дефицита, включаются образования мозга, не принимавшие участия в данном процессе обучения. Вследствие интерференции «обученных» и «необученных» структур функциональная целостность нарушается, и процесс извлечения из памяти индивидуального опыта затрудняется или становится невозможным.

Из результатов описанных экспериментов следует, что чем больше был объем субстрата нервной ткани, не участвовавшего в обучении, тем большую дезорганизацию вносило его включение в целостную мозговую деятельность, сложившуюся в условиях холодового выключения. Так, при возвращении к деятельности значительной части «необученной» новой коры животные прекращают реагировать не только на условный сигнал (тон), но и на звук поворота кормушки, т. е. на более сильный пищевой раздражитель. При включении же в деятельность меньшей по объему массы «необученной» сенсомоторной зоны коры реакция на звук поворачивающейся кормушки сохраняется, но тон исчезает или проявляется с большей задержкой. И здесь, таким образом, выступает зависимость эффекта от массы нервной ткани.

### Нейрональная организация мозга и проблема его функциональной целостности

В нейрофизиологии до сих пор еще сохранились редукционистские представления о мозге как агрегате деятельности составляющих его структур и нейронов. Поведение часто трактуется как прямой результат суммирования детерминированных свойств отдельных элементов мозга. Вопреки явному противоречию множества экспериментальных фактов, такой взгляд довольно устойчив. Действительно, не так легко понять, каким образом функция элемента системы с определенным диапазоном степеней свободы совместима с организацией высшего уровня, которую мы определили понятием «объединенная мозговая система».

Как совместить наличие в центральной нервной системе многих миллионов нейронов с ее целостным функционированием? Можно ли считать, что нейронов избыточно много, что «емкость памяти» на каждый данный момент располагает каким-то числом еще не занятых элементов, которые с возрастом иссякают? Или следует удивляться, каким образом мозгу удастся, оперируя конечным числом элементов, обеспечивать явно бесконечную вариативность функций? Тогда следует предположить, и в настоящее время к этому склоняются большинство исследователей, что один и тот же нейрон может вовлекаться в осуществление разных форм активности. Известно, в частности, что вызванная активность элементов мозга составляет лишь небольшой процент от ее спонтанной эндогенной активности. Можно полагать, что все нейроны одновременно активны (возбуждены



или заторможены), что не существует специально клеток, зарезервированных под хранение специфических памятных следов. В. Burns (1968) писал: «...теперь мы вынуждены считать, что большая часть центральных нейронов, если не все они, непрерывно находятся в состоянии активности» (с. 218). Он считал при этом, что спонтанная активность нейронов не простая «болтовня» клеток, а выражение их определенной направленной активности. К. Lashley (1939) на крысах, а затем К. Chow и J. Blum (1951) на обезьянах установили, что отношение количества клеток коры зрительной зоны к количеству волокон, идущих от коленчатых тел к зрительной области коры, составляет у первых 19 : 1, а у вторых — 140 : 1. Эти данные показывают, что, по-видимому, каждая клетка этой области возбуждается при световой стимуляции и что фактически нет резерва клеток для каких-либо других процессов. Таким образом, мы располагаем целым рядом морфологических и нейрофизиологических данных в пользу допущения, что клетки мозга постоянно активны и вовлечены в различные формы деятельности. Однако при этом возникает весьма трудноразрешимый вопрос: каким образом одни и те же единицы мозга могут включаться в различные функции?

Исследования функции отдельных нервных клеток с помощью микроэлектродной техники побуждают к пересмотру существующих представлений о функциональных значениях отдельных областей коры больших полушарий. В каждой области коры, помимо специфических нейронов, отвечающих на какую-либо определенную модальность, находятся, причем даже в большем числе, нервные клетки, реагирующие на другие сенсорные модальности (полимодальные нейроны). Так, например, как отмечает В. С. Русинов (1969), в сенсомоторной области коры у кошек только 25% нейронов отвечает на адекватные раздражители. На основании этого очевидно, что нервные пути, связывающие между собой отдельные структуры мозга, нельзя представлять себе как гомогенные коммуникации, несущие в своих волокнах более или менее идентичную информацию. Если анатомически очерченные структуры содержат в себе элементы разного функционального значения, то очевидно, что в деятельности целого мозга существенны не связи между макроструктурами, а связи между нейронами. Поэтому сейчас нейроморфологи и нейрофизиологи все больше внимания уделяют изучению характера связей между клетками в функционирующих нейронных сетях.

В наблюдениях с раздражением электрическим током моторной зоны коры больших полушарий у животных, а также передней центральной извилины у человека показано, что если раздражение одной точки коры ведет к сгибанию пальцев, то эта реакция может быть вызвана также и раздражением отдаленной точки, стимуляция которой вызывала ранее противоположный



аффе́кт (разгибание). Более того, сгибание пальцев при этом вызывали раздражением всех промежуточных пунктов между этими точками (Penfield W., Rasmussen T., 1950). Так как рядом исследований (Doty R., 1969) установлено, что экстирпация первоначально стимулированной зоны не исключает воспроизведения установившихся на ее основе ответов с других пунктов, следует полагать, что в этих наблюдениях определенное возбуждение, вызванное раздражением одной группы клеток, настраивало на идентичную функцию другие группы клеток моторной зоны коры.

Г. Е. Воробьев (1972, 1974) изучал в нашей лаборатории нейрональную активность при организации пищевого поведения у кролика. На предъявление и схватывание кусочков моркови или свеклы в его опытах было зарегистрировано изменение импульсной нейронной активности в сенсомоторной, затылочной и височной областях новой коры. Независимо от области отведения изменение импульсации в сторону ее усиления или снижения соответствовало во времени моменту касания пищи, схватыванию ее и началу акта еды. Затем, несмотря на продолжающееся поедание пищи, активность большинства нейронов восстанавливалась до фонового уровня. Повторные предъявления натурального пищевого раздражителя всякий раз сопровождались сходными по временной динамике изменениями нейрональной активности. Они соответствовали во времени моменту опознания раздражителя, фазе опробования и оценки по результату. Затем уровень нейрональной активности всякий раз восстанавливался. Непищевые объекты подобных сдвигов нейрональной активности не вызывали. Затем кролика приучали брать пищу в момент действия звукового сигнала. Введение сигнала проявлялось в большем многообразии рисунка условных нейрональных ответов по сравнению с реакциями на натуральный условный и безусловный пищевые раздражители. Удалось выявить несколько групп клеток, различающихся по типу реакций на последовательно применяемые раздражители. Одна группа нейронов реагировала преимущественно на условный раздражитель, другая — в момент касания пищи, схватывания ее и акта еды. Третья группа нейронов характеризовалась ответами и на условные раздражители, и на афферентацию в момент осуществления пищевого безусловного рефлекса.

Можно предположить, что соответствующие группы нейронов по-разному вовлекались в процессы обработки информации. Одни непосредственно отражали оценку по результату, а другие, возможно, — актуализацию памятных следов подкрепления.

По мере преобразования различных раздражителей (тон, свет, стук механизма подачи пищи) в сигналы пищевого подкрепления количество нейронов, вовлекаемых в реакцию, возрастало. Так, у животных, у которых стук механизма подачи пищи



был индифферентным раздражителем, на его предъявление реагировало 34% нейронов коры сенсомоторной зоны, 24% — затылочной и 30% — височной зон. В качестве условного тот же самый раздражитель вызывал реакцию у 46% обследованных нейронов коры сенсомоторной зоны, 30% затылочной и 40% височной зон. Характер ответов на условный раздражитель приобретал сходство с ответами нейронов на непосредственный прием пищи, что можно принять за нейрональное выражение временной связи. Хотя наиболее существенные изменения при имитации условным раздражителем эффекта подкрепления были обнаружены при отведениях от сенсомоторной и височной областей коры, условнорефлекторные перестройки характера нейрональной импульсации были зарегистрированы и в других областях новой коры. По данным многочисленных исследователей, в условные реакции вовлекаются также и нейроны различных подкорковых структур. Поэтому следует признать, что в осуществление условного рефлекса вовлекаются нейроны всего мозга.

Как следует из представленных экспериментальных данных, на разных стадиях реализации уже сформированной функциональной системы наблюдается дифференцированное включение нейронов. Одни нейроны реагируют в момент действия условного раздражителя, другие вступают в действие только в момент захвата пищи. Обнаружено также, что в континуум реализации фаз пищевого поведения может по-разному включаться один и тот же нейрон. Он проявляет один характер активности на дистантное предъявление пищевых раздражителей и иной характер — во время овладения пищей.

Другим нашим сотрудником Е. Б. Королевым (1978) в хронических опытах на кошках проведено сравнение паттернов ответов одних и тех же нейронов орбитальной коры на дистантные предъявления пищи в виде молока, мяса, а также живой мыши, и при схватывании пищи и ее поедании. Предполагалось, что в первом случае стимулы являются «целью» для одной функциональной подсистемы, а во втором — другой. Функциональная система пищевого поведения рассматривается в этом исследовании с точки зрения последовательного осуществления нескольких подсистем, каждая из которых строится на основе своего «результата». Известно, что при хорошо упроченных двигательных условных рефлексах животные в состоянии сытости нередко проявляют двигательные ответы при действии сигнала, чтобы получить пищу, однако при этом они ее не едят. Многие животные, обученные добывать пищу с помощью инструментального движения, предпочитают совершать его и в том случае, если пища доступна им и без этого движения. Для количественной оценки реакции нейронов в опытах Е. Б. Королева вычисляли среднюю частоту разрядов, стандартное отклонение и моду гистограмм межимпульсных интервалов, аппроксимированных



логарифмически нормальными кривыми по методу Бёрпса и Вебба (Burns B., Webb A., 1976). Из 28 исследованных нейронов 16 достоверно изменяли среднюю частоту разрядов при дистантном восприятии пищевых раздражителей и 24 нейрона при овладении пищей. Анализ статистических свойств межимпульсных интервалов в момент действия пищи на расстоянии и в момент ее схватывания выявил для всех исследованных нейронов изменение модального интервала и стандартного отклонения. Эти изменения для каждой из форм реагирования на дистантную и контактную рецепцию пищи были противоположными. Вид пищевого объекта, побуждающий животное к действиям по овладению им, увеличивал стандартное отклонение по сравнению с фоном. Непосредственный контакт, наоборот, сопровождался уменьшением стандартного отклонения. Полученные данные свидетельствуют о том, что нейроны коры орбитальной области по-разному вовлекаются в последовательную реализацию двух различных систем пищевого поведения, одна из которых нацелена на овладение животным дистантно предъявляемым объектом, а другая на его поедание. Сдвиг активности проявляется как в возбуждении, так и в торможении нейрональной активности. Используемый прием обработки фактического материала позволил, таким образом, выявить включение одного и того же нейрона в различные системные механизмы, что подтверждает положение о вовлечении каждого элемента мозга как «объединенной системы» в осуществление каждого фрагмента целостного поведения.

В соответствии с концепцией П. К. Анохина (1968) об интегративной деятельности нейрона, основанной на конвергенции разнородных возбуждений на первичную клетку, Б. Ф. Швырков (1975), И. В. Орлов и соавт. (1975) в экспериментах с подведениями к отдельному нейрону посредством ионофореза различных биологически активных веществ (ацетилхолин, атропин,норадреналин, ГАМК и др.) показали нейрохимическую природу механизмов, определяющих функциональную изменчивость элементов мозга.

### **Проблема целостности в аспекте пространственно-временной синхронизации биопотенциалов мозга**

Отмечая небольшие успехи и разочарования на поприще изучения изменений ЭЭГ при установлении временных связей, М. Н. Ливанов (1972) писал: «Результатом этого явилось то, что мы отвергли путь дальнейших эмпирических поисков каких-либо изменений биопотенциалов коры при выработке условных рефлексов и прочих интересующих нас состояний и решили пойти к цели более длинным, но в то же время более последовательным путем» (с. 7). Как известно, он и его сотрудники



пошли по пути выяснения факторов, определяющих распространение возбуждения в коре головного мозга по показаниям электрической активности с тем, чтобы подойти к пониманию принципов организации процессов, лежащих в основе условного рефлекса. За основу был принят феномен дистантной синхронизации, т. е. сходства протекания суммарных биопотенциалов в различных пространственно отдаленных точках коры больших полушарий, выявляемого методом оценки их корреляций.

Подобный подход к изучению мозговой деятельности позволил получить факты, принципиально изменившие и расширившие наши знания о механизмах высшей нервной деятельности и, в частности, о значении функциональных связей структур мозга, участвующих в ее осуществлении. Эти факты свидетельствуют о существенной роли синхронизации ритмов головного мозга при различных его состояниях. Полученные результаты представляются весьма важными для обоснования целостной деятельности мозга.

При исследовании сопряженности в протекании биопотенциалов разноотдаленных друг от друга точек мозга обнаружено, что наблюдаемая синхронность «перешагивает» через границы цитоархитектонических полей. Такое отсутствие видимых корреляций между границами «дышащего пятна синхронизации» со структурной дифференциацией коры больших полушарий заставляет задуматься над тем, имеет ли видимая структурная дифференциация мозга какое-либо прямое функциональное значение. Ответ на этот вопрос далеко не столь очевиден, как кажется.

Подход М. Н. Ливанова к изучению электрических проявлений мозговой деятельности позволил в ином свете увидеть интегративную функцию головного мозга. Установленная им и сотрудниками синхронизация биопотенциалов и в фоновой ритмике, и в ответах на раздражители не только у кролика, но и у человека дает повод для заключений о целостном функционировании головного мозга.

Сопоставление проявления оборонительного двигательного условного рефлекса, выработанного у кролика на световой стимул, с коэффициентами корреляций биотоков между моторным пунктом коры и другими точками, расположенными в разных ее областях, показало повышение этого коэффициента относительно многих зон коры, охватывающих большую площадь, чем до выработки рефлекса. Оказалось, что чем значительнее площадь, работающая синхронно и синфазно, тем более стабильно проявляется условный рефлекс.

Подобное обстоятельство согласуется с нашими экспериментальными данными, свидетельствующими о том, что чем больший объем коры обратимо выключается или экстирпируется, тем в большей степени нарушается изучаемая условнорефлекторная деятельность животных. Наши данные указывают на



значение массы функционирующей коры в интегративной деятельности головного мозга, что справедливо по отношению к таким его свойствам, как память, способность к установлению временных связей и т. д.

Для рассматриваемой проблемы представляют интерес также и работы Е. John (1973), в которых показано сходство динамики вызванных потенциалов в различных областях головного мозга при выработке у кошек оборонительного условного рефлекса. Если на животных действовал индифферентный раздражитель, то вызванные ответы регистрировались лишь в некоторых участках головного мозга и были различной формы. Сходство ритмов ЭЭГ и конфигурации вызванных ответов, регистрируемых в коре и подкорковых образованиях, интерпретируются автором как отражение общего типа активности, устанавливаемого путем обучения в системе, охватывающей многие структуры.

Таким образом, другие исследователи иными методическими путями (изучением сходства динамики вызванных электрических ответов, анализом пространственной синхронизации биопотенциалов) пришли к выводу, сходному с нашим, что при выработке условного рефлекса в головном мозге устанавливается чрезвычайно широко распространенная система связей. Реализация рефлекса обеспечивается вовлечением обширных нейронных популяций.

Извлеченный в результате афферентного синтеза памятный след — энграмма будущего результата — представляется нам тем фактором, на котором строится любое поведение организма. Межсигнальные реакции, например, в виде движений конечности в случаях опытов с инструментальными условными рефлексами или выделения слюны в случаях секреторных рефлексов представляют собой деятельность, возбуждаемую памятными следами. Такому представлению о нейрофизиологическом механизме межсигнальных реакций соответствует и изменение пространственной синхронизации в коре больших полушарий: при упроченном условном рефлексе в межсигнальные периоды уже имеется подготовленный предыдущими сочетаниями высокий уровень дистантной синхронизации во всех участках новой коры. Поскольку изменения пространственной синхронизации и когерентности биопотенциалов отмечаются не только при действии условного раздражителя, но и в межсигнальные периоды, можно предполагать, что они отражают следовые процессы, связанные с обучением, иначе говоря, процессы памяти.

Очевидно, что синхронность биопотенциалов различных пунктов коры больших полушарий представляет собой не прямое выражение «связи» между ними, а скорее условия, делающие возможным взаимодействие. Мы полагаем, что этим условием может быть деятельность, препятствующая интерференции различных функциональных систем. Она возникает как



следствие несовместимости различных интегративных механизмов во времени, т. е. организует доминирование какого-нибудь одного из них. Возможно, в этом противодействии интерференции и состоит вообще смысл динамической церебральной локализации.

Интересно сопоставить предложенное М. Н. Ливановым (1972) толкование механизма «воспоминания», т. е. актуализации памятного следа, с феноменом, полученным нами и описанным выше, когда навык, выработанный в условиях охлаждения корковых зон, не проявляется, если мозг находится в интактном состоянии. Почему же память нарушается, если необученная или, по выражению К. Pribram (1975), «некомпетентная», структура экстренно вторгается в функционирующую массу специфически обученного мозга? Мы объяснили это интерференцией активности «обученных» и «необученных» структур. Представления М. Н. Ливанова позволяют расширить и конкретизировать механизм данного явления. Он считает, что для того чтобы воспоминание осуществилось, необходимо восстановление синхронизма, когерентности процессов в соответствующих многочисленных пунктах коры головного мозга. Повидимому, имеется достаточно оснований для заключения о том, что структура, не вовлеченная в функцию в момент обучения животного определенному навыку, не проявляет соответствия своего функционального состояния системе синхронных процессов, организовавших вне ее участия. Другими словами, при восстановлении деятельности такой структуры меняется топография связей, сложившихся при ее выключении.

### **Концептуальные противоречия в проблеме целостности.**

#### **Мозг как объединенная система**

Достижения современной нейрофизиологии вступают во все большие противоречия с ортодоксальными аналитическими подходами, предполагающими интегративную деятельность мозга только как целостность суммативного типа, основанную лишь на внешнем единстве анатомически и функционально дифференцированных частей. Многие исследователи все еще продолжают поиски «седалища», «центра» той или иной сложной функции, предполагая при этом, что в эти «центры» поступает вся соответствующая сигнализация, а от них отходят все «команды» к исполнительным аппаратам. Часто «центрам» приписывается решение всех ключевых задач обеспечения функции, генерации всех видов влияний. Нередко делаются попытки совместить такую методологическую позицию с принятием принципа интеграции в деятельности мозга, понимая интеграцию как сумму активностей практически независимых элементов, будь то отдельные образования или отдельные ней-



роны мозга. Признавая отсутствие строгой локализации сложных психических функций, нейропсихологи нередко полагают, что в коре мозга «размещены» структуры, с которыми связано осуществление отдельных фрагментов психических функций (Лурия А. Р., 1962, 1973). Подобный подход к структурно-функциональной архитектуре сложных нервных функций, поиск размещения их составляющих указывают, как это ни парадоксально, на сохранение тенденций к поиску определенной локализации в мозге высших функций.

Однако, чтобы достигнуть истинного понимания принципов организации целостности мозга, следует освободиться от исторически сложившихся традиций пользоваться в познании мозга чисто аналитическими методами и теориями. Аналитическая позиция в свое время была источником прогресса в нейрофизиологии. Теперь, однако, становится очевидным, что экспериментальное расчленение мозга на части нарушает не только качество целостности, но и сами составляющие целое части. Возникает вопрос, могут ли вообще представления, построенные на данных, выведенных в аналитическом эксперименте, адекватно отражать истинную структурно-функциональную организацию центральной нервной системы? Ведь нередко мы упускаем из вида, что многие устоявшиеся в физиологии постулаты стали уже не более как удобными фикциями, например, идея образования временной связи между двумя пунктами коры больших полушарий.

Незаметно для нас эти когда-то рабочие гипотезы перешли в категорию догм и многие принимают их за истинные образцы в деятельности мозга.

При изучении функционального значения отдельных образований мозга выводы часто делаются в отношении единичных показателей. В одних экспериментах эффект разрушения какой-либо структуры оценивают по изменению ориентировочных рефлексов, в других — по зрительной функции, в третьих — по слуховым функциям, в четвертых — по изменениям мотиваций и эмоций и т. д. Даже собрав все эти данные вместе, исследователь едва ли получит действительное представление о деятельности мозга в ее динамике, поскольку она не может быть выражена суммой экспериментально вычлененных компонентов.

Как и в какой степени могут изменяться структурные связи мозга в процессе приобретения им нового опыта — вопрос, который, по-видимому, приближается в настоящее время к некоторому своему разрешению. Имеются морфологические исследования, подтверждающие наличие существенных сдвигов в структуре синапсов не только при различных сенсорных депривациях и разрушениях мозга, но и в результате обучения. Четко показано влияние функций на развитие дендритных контактов. Что же касается функциональных связей, то они, безусловно,



подвергаются перестройкам в процессе обучения. Эти перестройки, вероятно, имеют решающее значение в организации целостности мозга.

Введенное нами понятие о мозге как объединенной системе выражает вполне естественную потребность вербально выразить структурно-функциональное единство как специфический фактор в организации целостного мозга. Этим термином мы попытались обозначить свойство, неизбежно утрачиваемое мозгом, если он (все равно каким образом — физически или мысленно) расчленяется на части. Иными словами этот термин определяет то, что пришлось бы внести в разрозненные элементы расчлененной системы при стремлении хотя бы логически реконструировать ее целостность из отдельных фрагментов. Это положение схематически можно выразить следующим образом: если буквой Д обозначить деятельность объединенной мозговой системы, а буквами А, Б, В — функцию ее отдельных составляющих, то  $A + B + B \neq D$ , так как  $D - A \neq B + B$ .

Опираясь на представление о мозге как объединенной системе, можно понять, почему любые функционально обратимые включения структур коры приводят к большему или меньшему нарушению всех врожденных и приобретенных форм поведения. Следует полагать, что в каждом случае, будь то выключение височных, лобных, темечных или затылочных областей, дефицит поведения связан с выпадением звена из целостной системы. Все полученные факты указывают на то, что мозг функционирует полноценно только в том случае, если составляющие его структуры работают в единстве для осуществления какой-либо одной, наиболее потребной в данный момент цели.

Решение проблемы структурно-функциональной организации мозга в аспекте его целостности во многом затрудняется отождествлением локализации симптомов ограниченных повреждений мозга с концепциями локализации функций в мозге. Как правило, это наблюдается в условиях клинической патологии, а также при экспериментальных экстирпациях и стимуляциях определенных корковых и подкорковых структур. Этот вопрос затрагивает методологические стороны нейрофизиологического эксперимента. С диалектических позиций, любая структурно-функциональная единица мозга в том виде, в каком она выступает в каждом данном методическом варианте исследования, представляет собой фрагмент, аспект, лишь какую-либо одну сторону существования целого; ее можно рассматривать как продукт интеграции структур и связей мозга. Например, положение о том, что функция моторной речи «локализуется» в нижней лобной извилине левого полушария, основано на последствии повреждения этой структуры. В то же время электростимуляция этого же центра речи никогда не вызывает акта речевой артикуляции. Оказывается, однако, что произнесение целых фраз можно вызвать стимуляцией переднего отдела зри-



тельного бугра, посылающего афференты в левое полушарие. Фраза, вызванная такой стимуляцией, произносится вне всякой связи с произвольной речью и не адекватна ситуации. Этот высоко интегрированный эффект стимуляции свидетельствует о том, что восходящие афферентные импульсы трансформируются в нейронный код, эффективный для такого высшего координационного механизма, который управляет моторной речью. Точно так же сложно координированные движения, проявляющиеся как бы в ответ на раздражение моторной зоны коры, на самом деле организуются не теми структурами, которые непосредственно подвергаются раздражению. Это могут быть и соседние элементы, и спинальные, и экстрапирамидные образования, возбуждаемые по нисходящим путям. Еще Ch. Sherrington (1906) предпочел избежать функциональной интерпретации возникновения координированных движений при раздражении моторной области коры. Он ограничился лишь утверждением, что данная область коры, раздражение которой вызывает сокращение мышечных групп, особо intimately связана со спинным мозгом.

С позиции проблемы целостности, особый интерес представляет свойство латерализации или асимметрии, которое мозг в процессе эволюции приобрел на уровне человека. Каждое полушарие мозга человека действительно специализировано относительно определенных функций. У большинства людей левое полушарие «оккупировано» функцией речи и контроля за действием правой руки. Правое полушарие специализировано для восприятия формы и пространства, в большей степени относится к проявлениям эмоциональной сферы. И хотя функциональная дифференциация полушария не абсолютна, тем не менее обширные повреждения именно левой височной доли сопровождаются, как правило, сенсорными и моторными нарушениями речи.

Возможно, что в основе латерализации лежат врожденные механизмы, однако потенциальные способности правого полушария могут проявиться и в организации функции речи как последствия повреждения левого полушария у новорожденных. Имеются основания рассматривать латерализацию как адаптивный механизм, развившийся *post factum*, как следствие усложнения функции головного мозга на высшем этапе его развития. Возможно, латерализация является решением проблемы интерференции различных интегративных механизмов в пределах одного и того же интервала времени. Латерализация облегчает принятие решения о цели и способе действия, препятствует несовместимости различных функциональных систем. На примере развития латерализации в процессе эволюции можно видеть, как сама целостность мозга становится предпосылкой дифференциальных свойств своих собственных элементов, наделяет их функциональной спецификой. Следовательно, функциональное



значение каждой отдельной структуры мозга в той или иной деятельности невозможно оценивать в отрыве от динамики целостного функционирования.

\*        \*  
\*

Завершая книгу, следует подчеркнуть, что в ней обоснован системный характер структурно-функциональной целостности головного мозга — ее непрерывная организация и реорганизация на основе достижения полезного «результата». Качественная определенность функционирования мозга, в частности, при образовании и проявлении условных рефлексов, достигается избирательной мобилизацией отдельных сторон деятельности полифункциональных структур мозга при организации их в динамическое единство. Этот процесс рассмотрен в зависимости от текущего состояния мозга, детерминированного мотивациями, эмоциями и актуализированной памятью.

Обосновано положение о развитии классической условно-рефлекторной теории в направлении функциональной системы. Данное обстоятельство явилось поводом для пересмотра трактовки самого феномена временной связи. Ее физиологическая роль представлена в книге в диалектическом аспекте как проекция прошлого опыта на настоящее и будущее. Временная связь выступает при этом как следствие целостного состояния мозга, поскольку она зависит от текущей мотивации и памяти, и как его предпосылка, исходный элемент построения поведения целостной системы.

Представленные в книге экспериментальные материалы существенно изменили нашу стратегию в ходе изучения высшей нервной деятельности. Они не могут не повлиять также и на принципы постановки проблем в будущем.



---

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ<sup>1</sup>

- Абакаров А. Т. Наблюдение восстановления двигательных уловных рефлексов после удаления сенсомоторной зоны коры больших полушарий у кошек. — В кн.: Электрофизиологические и условнорефлекторные аспекты корково-подкорковых взаимоотношений./Матер. науч.-объединен. конф. — М.: 1971, с. 9—11.
- Абакаров А. Т. О роли сенсомоторной и теменной областей неокортекса в осуществлении пищевого инструментального поведения. — В кн.: Тезисы и рефераты докладов 23-го совещания по проблемам высшей нервной деятельности. Т. 1. — Горький, 1972, с. 39—40.
- Абакаров А. Т. К механизму восстановления двигательных функций при поражениях сенсомоторных областей коры больших полушарий. Дис. канд. — Горький, 1973. — 255 с.
- Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. — М.: Медицина, 1976. — 280 с.
- Алиев Д. М. Влияние удаления ассоциативных и слуховых областей на проявление ранее выработанных условных рефлексов на сложные раздражители. — Журн. высш. нервн. деят., 1970 а, т. 20, с. 194—196.
- Алиев Д. М. Роль ассоциативных (теменных) зон коры полушарий в формировании и осуществлении условных рефлексов у кошек. Дис. канд. — Горький, 1970 б. — 238 с.
- Альтман Я. А. Локализация звука. — Л.: Наука, 1972. — 214 с.
- Анохин П. К. Проблемы центра и периферии в современной физиологии нервной деятельности. — В кн.: П. К. Анохин. Очерки по физиологии функциональных систем. — М.: Медицина, 1975, с. 63—107.
- Анохин П. К. Узловые вопросы в изучении высшей нервной деятельности. — В кн.: П. К. Анохин. Очерки по физиологии функциональных систем. — М.: Медицина, 1975, с. 102—226.
- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. — М.: Медицина, 1968. — 578 с.
- Анохин П. К. Предисловие: В кн.: Судакова К. В. Биологические мотивации. — М.: Медицина, 1971, с. 3—6.
- Анохин П. К. Системный анализ условного рефлекса. — Журн. высш. нервн. деят., 1973, т. 23, с. 229—247.
- Анохин П. К. Системный анализ интегративной деятельности нейрона. — Успехи физиол. наук, 1974, т. 5, с. 5—92.
- Антакова Н. В. Эпилептический статус после разрушения каудального отдела медиальных колленчатых тел у кошек. — В кн.: Тез. докл. V Поволжской конференции физиологов, биохимиков и фармакологов. — Ярославль, 1969, с. 8.
- Арутюнов В. С., Полякова А. Г. К происхождению раннего компонента

---

<sup>1</sup> Отсутствующая в списке цитированная литература может быть найдена в приводимых здесь публикациях.



- ответа ассоциативной области коры больших полушарий головного мозга кошки. — Физиол. журн. СССР, 1969, т. 55, с. 1059—1065.
- Асратян Э. А. К физиологии подкрепления условного рефлекса. — Журн. высш. нерв. деят., 1971, т. 21, с. 3—13.
- Бакурадзе А. И., Нанейшвили Т. Л. Роль некоторых стволовых и двигательных рефлексов у хронически премезэнцефалических кошек. — Физиол. журн. СССР, 1976, т. 62, с. 22—27.
- Батыев А. С. Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга. — Л.: Медицина, 1973. — 127 с.
- Батыев А. С., Васильева Л. А., Таиров О. Т. Функции таламо-париеальной ассоциативной системы мозга млекопитающих. — В кн.: Эволюция функций теменных долей мозга. — Л.: Наука, 1973, с. 44—117.
- Беленков Н. Ю. Условный рефлекс и подкорковые образования мозга. — М.: Медицина, 1965. — 302 с.
- Беленков Н. Ю. Структурно-физиологические основы организации эмоций. — В кн.: Экспериментальная нейрофизиология эмоций. — Л.: Наука, 1972, с. 27—62.
- Беленков Н. Ю. Новые аспекты структурно-функциональной организации мозга. — Журн. высш. нерв. деят., 1973, т. 23, с. 248—261.
- Беленков Н. Ю. Принцип целостности в структурной организации высшей нервной деятельности. — В кн.: Механизмы формирования и торможения условных рефлексов. — М.: Наука, 1973, с. 115—131.
- Беленков Н. Ю. Энграмма как эквивалент пусковой афферентации. — Успехи физиол. наук, 1973, т. 4, с. 53—64.
- Беленков Н. Ю. Фактор структурной интеграции в деятельности мозга. — Успехи физиол. наук, 1975, т. 6, с. 3—18.
- Беленков Н. Ю. Память как эффектогенное начало в механизме условного рефлекса. — Успехи физиол. наук, 1976, т. 7, с. 120—133.
- Беленков Н. Ю., Абакаров А. Т. Электрофизиологические показатели реорганизации моторного контроля после удаления сенсомоторной коры. — В кн.: Конвергенция и синапсы. Тез. докл. — М.: 1973, с. 32—35.
- Беленков Н. Ю., Белоусова Ж. А. О распространении вызванных потенциалов на световые раздражения в коре больших полушарий. — Нейрофизиология, 1970, т. 2, с. 482—487.
- Беленков Н. Ю., Сидоров В. И. О генерализованных изменениях биоэлектрической активности мозга в процессе образования условного рефлекса. — Журн. нерв. деят., 1968, т. 18, с. 142—146.
- Беленков Н. Ю., Сосенков В. А., Сапожников В. И., Щербаков В. И. Метод обратимого холодового выключения неокортекса в хроническом эксперименте. — Бюлл. эксп. биол., 1969, вып. 8, с. 121—125.
- Беленков Н. Ю., Сосенков В. А. Безусловные и условные рефлексы при обратимом (холодовом) выключении неокортекса у кошек. — Журн. высш. нерв. деят., 1970, т. 20, с. 512—518.
- Беленков Н. Ю., Сосенков В. А. О роли фронтальных областей коры полушарий в поведении кошек. — В кн.: Физиология лобных долей. Матер. симпоз. — Сухуми, 1972, с. 90—93.
- Беленков Н. Ю., Федотова Л. А. О влиянии холодового выключения височных областей неокортекса на электрическую активность мозга кошки. — Физиол. журн. СССР, 1972, т. 58, с. 158—166.
- Беленков Н. Ю., Федотова Л. А. Значение височного неокортекса в происхождении судорожной активности. — Журн. высш. нерв. деят., 1976, т. 26, с. 171—179.
- Беленков Н. Ю., Чирков В. Д. К механизму синхронизации нейронной активности. — Журн. высш. нерв. деят., 1965, т. 15, с. 129—139.
- Беленков Н. Ю., Шалковская Л. И. Значение доминирующей мотивации в проявлении эффектов электрической стимуляции гипоталамо-лимбических структур. — Журн. высш. нерв. деят., 1978, т. 28, с. 62—68.
- Беленков Н. Ю., Щербаков В. И. О роли височных областей неокортекса в интеграции мозговой деятельности. — Журн. высш. нерв. деят., 1970, т. 20, с. 317—326.



- Беленков Н. Ю., Горева О. А., Калинина Т. Е. Исследование роли заднего двухолмия в анализе звуковых раздражений. — В кн.: Зрительный и звуковой анализаторы. — М.: Медицина, 1969, с. 12—18.
- Беленков Н. Ю., Добролюбов В. Ю., Суворова Н. Н. О развитии электрической активности нейронов зрительной коры у котят. — В кн.: Электрофизиологические исследования центральной нервной системы у позвоночных. — Л.: Наука, 1970, с. 78—83.
- Беленков Н. Ю., Горева О. А., Сосенков В. А., Щербаков В. И. Значение ассоциативных (теменных) областей коры больших полушарий в компенсации нарушенных мозговых функций. — Журн. высш. нерв. деят., 1973, т. 23, с. 1149—1157.
- Белоусова Ж. А. К вопросу о локализации вызванных потенциалов на световые раздражения в коре больших полушарий. — Журн. высш. нерв. деят., 1969, т. 19, с. 707—713.
- Бехтерев В. М. Основы учения о функциях мозга. — Спб.: Брокгауз и Ефрон, 1907, вып. 7, с. 1235—1527.
- Боголюбов Н. И., Яковлева Н. И. Сравнительная характеристика ультраструктуры синапсов зрительной коры больших полушарий при изменении функции в раннем послеоперационном периоде. — Журн. невропатол. и психиатр., 1971, т. 71, с. 428—437.
- Буреш Я. Кортикальные и подкорковые компоненты условного рефлекса. — Журн. высш. нерв. деят., 1974, т. 24, с. 479—484.
- Ваколюк И. И. Изменение условных и безусловных рефлексов у собак при различных объемах разрушений бледного шара. — Журн. высш. нерв. деят., 1974, т. 24, с. 931—941.
- Виноградова О. С., Линдсли А. Ф. Угашение реакций на сенсорные раздражители в одиночных нейронах коры зрительной области неанестезированного кролика. — Журн. высш. нерв. деят., 1963, т. 13, с. 207—213.
- Волохов А. А. Очерки по физиологии нервной системы в раннем онтогенезе. — Л.: Медицина, 1968. — 312 с.
- Воробьев Г. Е. Импульсная активность нейронов коры полушарий во время пищевой поведенческой реакции. — В кн.: 23-е всесоюзное совещание по проблемам высшей нервной деятельности./Матер. докл. — Горький, 1972, с. 212—214.
- Воробьев Г. Е. Влияние голода, насыщения и пищевых раздражителей на нейрональную активность коры больших полушарий. — Дис. канд. — Горький, 1974. — 179 с.
- Гамбарян Л. С., Казарян А. А., Гарибян А. А. Условные двигательные пищевые рефлексy у кошек при повреждении путамена. — В кн.: Физиологические механизмы движений. — Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1978, с. 218—236.
- Гершуни Г. В. Афферентный поток и процесс различения внешнего сигнала. — В кн.: Рефлексы головного мозга. — М.: Наука, 1965, с. 202—217.
- Горева О. А. Условнорефлекторная деятельность кошек после перерезки ручек нижнего двухолмия. — Журн. высш. нерв. деят., 1971, т. 21, с. 937—942.
- Денисов П. К., Купалов П. С. Величина условных рефлексов собаки в освещенной и затемненной камерах. — Арх. биол. наук, 1933, т. 33, № 5—6, с. 689—696.
- Добролюбов В. Ю. Функциональная организация нейронов зрительной коры у кошек в онтогенезе. — Журн. высш. нерв. деят., 1974, т. 24, с. 392—399.
- Добролюбов В. Ю. Формирование нейрональной активности ассоциативной области коры у кошек в онтогенезе. — Журн. нерв. деят., 1976, т. 26, с. 1050—1057.
- Дурина Р. А. Кортикальный контроль специфических систем мозга. — М.: Медицина, 1975. — 203 с.



- Дурина Р. А., Полякова А. Г. Характер вызванных биоэлектрических реакций ассоциативной коры при их послойной регистрации. — Физиол. журн. СССР, 1967, т. 53, с. 865—871.
- Жукова Г. Г., Леонтович Т. А. Особенности нейронной структуры и топография ретикулярной формации. — Журн. высш. нерв. деят., 1964, т. 14, с. 122—147.
- Захаров В. Ф. Активность пейронов сенсомоторной коры бодрствующего кролика при анодной поляризации височной области. — Журн. высш. нерв. деят., 1974, т. 24, с. 386—390.
- Зеленый Г. П. Результаты удаления мозговых полушарий. — Мед.-биол. журн., 1930, вып. 1—2, с. 3—18.
- Иваницкий А. М. Мозговые механизмы оценки сигналов. — М.: Медицина, 1976. — 264 с.
- Иоффе М. Е., Самойлов М. И. О взаимодействии пирамидных путей и красного ядра в регуляции двигательных актов. — В кн.: Механизмы нисходящего контроля активности спинного мозга. — Л.: Наука, 1971, с. 140—142.
- Казакова П. Б. Морфологические изменения нейронов спинного мозга животных при уменьшении интенсивности супраспинальных влияний. — В кн.: Механизмы нисходящего контроля активности спинного мозга. — Л.: Наука, 1971, с. 19—20.
- Калинина Т. Е. Об участии различных отделов звукового анализа в осуществлении условных рефлексов. — В кн.: Тез. науч. сообщений 10-го съезда Всесоюзного общества физиологов. — М. — Л.: Наука, 1964, т. 2, с. 358—364.
- Калинина Т. Е. Влияние повреждений бульбарных слуховых структур на условно-рефлекторный анализ звуковых раздражений. — В кн.: 22-е совещание по проблемам физиологии высшей нервной деятельности. Матер. симпозиумов. — Л.: Наука, 1969, с. 109—111.
- Коган А. Б. Вероятно-статистический принцип нейронной организации функциональных систем мозга. Докл. АН СССР, 1964, т. 154, с. 1231—1240.
- Кок Е. П. Зрительные агнозии. — Л.: Медицина, 1967. — 224 с.
- Кок Е. П., Федоров С. Н. Нарушение высших зрительных функций при сдавлении нижневисочной области больших полушарий у человека. — Журн. высш. нерв. деят., 1969, т. 19, с. 602—607.
- Коновалов В. И. Электрофизиологическая характеристика рубро-кортикальных и кортико-рубро-церебеллярных взаимосвязей. Автореф. дис. канд. — М., 1971. — 33 с.
- Конради Г. П., Орлов В. В. Об иерархии механизмов регуляции кровообращения. — В кн.: Нервный контроль висцеральных функций. — Л.: Наука, 1975, с. 77—99.
- Костюк П. Г. Двухнейронная рефлекторная дуга. — М.: Медгиз, 1959, — 256 с.
- Костюк П. Г. Пре- и постсинаптические функциональные изменения при дегенерации центральных синапсов. — Физиол. журн. СССР, 1962, т. 48, с. 1316—1324.
- Косюга Ю. И. Влияние функционального холодового исключения височных областей неокортекса на пейрональную активность ретикулярной формации среднего мозга. — В кн.: Структурно-функциональные механизмы корковой интеграции. Труды симпозиума 23—25 июня 1976 г. — Горький, 1976, с. 114—116.
- Кратин Ю. Г. Внутреннее торможение как основа биологического анализа сигналов мозга. — В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности и нейрофизиологии. — Л.: Наука, 1975, с. 43—70.
- Куватов Г. Г., Харитонов С. А., Ющенко А. А. Временное исключение на коре больших полушарий. — Физиол. журн. СССР, 1934, т. 17, с. 639—645.
- Купалов Л. С. Учение о рефлексе и рефлекторной деятельности и перспективы его развития. — Вопр. психол., 1962, № 4, с. 9—35



- Лакомкин А. И., Мягков И. Ф.* Голод и жажда (в физиол. аспекте). — М.: Медицина, 1975. — 216 с.
- Лебединская С. И., Розенталь И. С.* Влияние на условные рефлексы последовательного удаления коры больших полушарий собаки. — Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 1938, т. 8, с. 463—482.
- Леонтович Т. А.* О представительстве нейронов ретикулярной формации и ее место в системе анализаторов. — В кн.: Структура и функция ретикулярной формации. — М.: Медгиз, 1959, с. 91—126.
- Ливанов М. И.* Пространственная организация процессов головного мозга. — М.: Наука, 1972. — 182 с.
- Ломарев М. И.* Роль фронтальной коры в организации эмоционально-поведенческих реакций, вызываемых стимуляцией гипоталамуса и натуральными раздражителями. — Журн. высш. нерв. деят., 1978, т. 28, с. 792—796.
- Лурия А. Р.* Основы нейропсихологии. — М.: Изд-во МГУ, 1973, — 375 с.
- Любимов И. И.* Электрические изменения в структурах коры и гипоталамуса в процессе становления пищевого условного рефлекса. — Журн. высш. нерв. деят., 1958, т. 8, с. 560—566.
- Меринг Т. А.* Особенности замыкания условнорефлекторной связи. Слуховой анализатор. — М.: Медицина, 1967. — 156 с.
- Муравьева И. П.* Условно-рефлекторные стереотипы в норме и патологии. — М.: Медицина, 1976. — 200 с.
- Наумова Т. С.* Физиология ретикулярной формации. — М.: Медгиз, 1963. — 195 с.
- Олешко И. И.* Торможение условно-рефлекторных реакций и передне-мозговая синхронизирующая система. — В кн.: 25-е совещание по проблемам высшей нервной деятельности. Мат. симпоз. и Секц. докл. — Л.: Наука, 1977, вып. 1. — с. 162.
- Ониани Т. Н.* О возможности выработки условных рефлексов на базе эмоциональных реакций, вызванных электрическим раздражением лимбических структур. — Журн. высш. нерв. деят., 1975, т. 25, с. 230—238.
- Павлов И. П.* Физиологический механизм так называемых произвольных движений. — В кн.: Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нерв. деят. — М. — Л.: Биомедгиз, 1938, с. 701—705.
- Павлов И. П.* Лекция о работе больших полушарий головного мозга. Полн. собр. трудов. т. 4. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1947. — 351 с.
- Пигарева З. Д., Образцова Г. А.* О корреляции функций и химизма мозга в разные периоды онтогенеза. — В кн.: Труды VII научной конференции по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. — М.: Просвещение, 1967, с. 111—121.
- Плеханов В. А.* К изучению височных областей неокортекса в организации поведения животных. Дис. канд. — Горький, 1976 а. — 170 с.
- Плеханов В. А.* Эффект холодового выключения неокортекса при сохранении функционирования его височных областей. — Журн. высш. нерв. деят., 1976 б, т. 26, с. 81—86.
- Подачин В. П.* Пластические свойства афферентных систем. — М.: Наука, 1974. — 220 с.
- Полякова А. Г.* Функциональная организация ассоциативной коры головного мозга. — М.: Наука, 1977. — 166 с.
- Поляков Г. И.* О принципах нейронной организации мозга. — М.: Изд-во МГУ, 1965. — 166 с.
- Попова Е. И.* Инструментальные двигательные рефлексy в аспекте условно-рефлекторной теории. Дис. докт. — М.: 1973. — 299 с.
- Попова Е. И.* Перенос навыка в системах инструментальных реакций с одномодальным и разномодальным подкреплением. — Журн. высш. нерв. деят., 1973, т. 23, с. 338—348.
- Попова Е. И., Павлова О. Г.* Эффект прямой стимуляции латерального гипоталамуса у собак при преобразовании пассивно-оборонительного



- ситуационного рефлекса в пищевой. — Журн. высш. нерв. деят., 1975, т. 25, с. 477—485.
- Преображенская Н. С., Поликанина Р. И. Морфофизиологические особенности зрительного анализатора в процессе развития. — В кн.: Зрительный и слуховой анализаторы./Матер. симпоз. — М.: 1967, с. 67—69.
- Рабинович М. Я. Замыкательная функция мозга. — М.: Медицина, 1975. — 248 с.
- Розин М. И. Межсигнальные реакции и механизм условного рефлекса. — Минск: Наука и техника, 1972. — 230 с.
- Русинов В. С. Доминанта (электрофизиол, исследования). — М.: Медицина, 1969. — 232 с.
- Сергеев Б. Ф. Эволюция ассоциативных временных связей. Филогенез замыкательной деятельности хордовых. — Л.: Наука, 1967. — 250 с.
- Сидоров В. И. Электроэнцефалографические показатели вырабатываемого и стабилизированного условного оборонительного рефлекса у кошек. — Дис. канд. — Горький, 1973. — 220 с.
- Симонов П. В. Высшая нервная деятельность человека. Мотивационно-эмоциональные аспекты. — М.: Наука, 1975. — 150 с.
- Скребицкий В. Г., Воронин Л. Л. Торможение вызванной активности нейронов зрительной коры во время действия звукового стимула. — Докл. АН СССР, 1965, т. 160, с. 972—975.
- Скребицкий В. Г., Школьник-Яррос Е. Г. О представительстве зрительного анализатора в коре больших полушарий. — Журн. высш. нерв. деят., 1964, т. 14, с. 277—284.
- Сметанкин Г. И. Включение во временную связь нейронов зрительной и ассоциативной области коры полушарий кошек. — Журн. высш. нерв. деят., 1970, т. 20, с. 563—570.
- Смирнов В. М. Стереотаксическая неврология. — Л.: Медицина, 1976. — 264 с.
- Сосенков В. А. О значении зрительной коры в поведении кошек. — В кн.: Функционально-структурные основы системной деятельности и механизмы пластичности мозга. — М.: Ин-т мозга АМН СССР, 1973, вып. 2, с. 34—35.
- Сосенков В. А. Исследование поведения кошек при функциональных (холодовых) выключениях неокортекса и его отделов. Дис. докт. — Горький, 1974. — 293 с.
- Сосенков В. А., Чирков В. Д. Исследование электрической активности нейронов коры полушарий у кошек при ее охлаждении. — Нейрофизиология, 1970, т. 1, с. 59—63.
- Старков П. М., Перов Ю. М. Температурные границы функционирования корковых центров двигательного условного рефлекса. — В кн.: 22-е совещание по проблемам высшей нервной деятельности./Тез. и рефераты докл. — Рязань, 1969, с. 225—226.
- Суворова Н. Н. Ответные реакции нейронов сенсомоторной коры на раздражение кожи в раннем онтогенезе у кошек. — В кн.: Материалы VI Всесоюзной конференции по электрофизиологии центральной нервной системы. — Л.: Наука, 1971, с. 247—250.
- Судаков К. В. Биологические мотивации. — М.: Медицина, 1971. — 304 с.
- Супин А. Я. Нейронный механизм зрительного анализа. — М.: Наука, 1974. — 192 с.
- Ухтомский А. А. Очерк физиологии нервной системы. /Собр. соч., т. IV. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1945. — 222 с.
- Ухтомский А. А. Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — В кн.: Ухтомский А. А. Собр. соч., Т. 1. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1950, с. 163—172.
- Ухтомский А. А. Доминанта как фактор поведения. — В кн.: Ухтомский А. А. Собр. соч., т. 1. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1950, с. 293—315.
- Фадеев Ю. А. Фоновая активность нейронов как отражение специфического биологического состояния животного. — Докл. АН СССР, 1968, с. 248—251.



- Фарбер Д. А. Формирование функциональной организации нейронов зрительной коры в онтогенезе. — В кн.: Электрофизиология центральной нервной системы. — Тбилиси: Медиереба, 1966, с. 304—310.
- Фарбер Д. А., Волкова Е. О. Полисенсорные свойства нейронов сенсомоторной коры большого мозга кроликов в раннем онтогенезе. — Журн. высш. нерв. деят., 1970, т. 20, с. 628—635.
- Филимонов И. И. Эволюция коры больших полушарий и учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. — Журн. высш. нерв. деят., 1951, т. 1, с. 506—520.
- Фомин Б. А. Реакции стимуляции латерального гипоталамуса кошек при разных параметрах тока. — Журн. высш. нерв. деят., 1975, т. 25, с. 873—875.
- Хананашвили М. М. Экспериментальное исследование центральных механизмов зрительной функции. — Л.: Медгиз, 1962. — 180 с.
- Хананашвили М. М. Нейронально-изолированная кора. — Л.: Медицина, 1971. — 120 с.
- Хананашвили М. М. Механизмы нормальной и патологической условно-рефлекторной деятельности. — Л.: Медицина, 1972. — 225 с.
- Хомская Е. Д. Мозг и активация. — М.: 1972, изд-во МГУ. — 384 с.
- Хоревин В. И. Реакции нейронов крупноклеточной части медлального коленичатого тела на звуковые и соматосенсорные раздражения. — Нейрофизиология, 1978, т. 19, с. 133—141.
- Швырков В. Б. Электрофизиологические корреляты системных процессов поведенческого акта. В кн.: Функциональное значение электрических процессов головного мозга. — М.: Наука, 1977, с. 95—102.
- Школьник-Яррос Е. Г. Нейроны и межнейронные связи. (Зрительный анализатор.) — Л.: Медицина, 1965. — 227 с.
- Штарк М. Б. Некоторые особенности деятельности головного мозга в условиях низких температур. — В кн.: Головной мозг и регуляция функций. — Киев: Изд-во АН УССР, 1963, с. 137—142.
- Шумилина А. И. Функциональное значение лобных областей коры головного мозга в условно-рефлекторной деятельности собаки. — В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. — М.: Изд-во АМН СССР, 1949, с. 561—627.
- Шустин Н. А. Физиология лобных долей головного мозга. — Л.: Медгиз, 1955. — 224 с.
- Щербаков В. И. О роли височных областей неокортекса в интегративной деятельности мозга. Дис. канд. — Горький, 1971. — 194 с.
- Щербаков В. И., Косюга Ю. И. К механизму пространственного анализа звука. — В кн.: Структурно-функциональные механизмы корковой интеграции. — Горький, 1976, с. 174—177.
- Яковлева Н. И. Ультраструктура зрительной коры в постнатальном онтогенезе. — Журн. невропатол. и психиатр., 1970, т. 70, с. 1191—1197.

- Adametz J. Rate of recovery of functioning in cats with rostral reticular lesions. — J. Neurosurg., 1959, v. 16, p. 85—97.
- Alder S., Meikle T. Visual discrimination of flux-equated figures by cats with brain lesions. — Brain Res., 1975, v. 90, p. 23—43.
- Allman J. Postnatal neurogenesis and problem of neural plasticity. — In: Developmental neurobiology. — Springfield: Thomas, 1970, p. 197—202.
- Austin G., Sato M. Repetitive firing of single dorsal root ganglion cells and motoneurons. — In: Basic research in paraplegia. — Springfield: Thomas, 1962, p. 107—120.
- Baden I., Urbainis I., Meikle T. Effects of serial bilateral neocortical ablations on a visual discrimination by cats. — Exp. Neurol., 1965, v. 13, p. 233—251.
- Bental E., Dafny N., Feldman S. Convergence of auditory and visual stimuli on single cells in primary visual cortex of unanesthetized untrained cats. — Exp. Neurol., 1968, v. 20, p. 341—450.



- Bignall K., Schramm U.* Behavior of chronically decerebrated kittens. — *Exp. Neurol.*, 1974, v. 42, p. 519—531.
- (*Bishop G.*) Бишоп Г. Роль коры в ретикулярной формации. — В кн.: Ретикулярная формация./Пер. с англ. — М.: Медгиз, 1962, с. 366—373.
- Blakemore C., Cooper G.* Development of the brain depends on the visual environment. — *Nature*, 1970, v. 228, p. 477—478.
- Blindley G., Gautier-Smith P., Lewin W.* Cortical blindness and functions of the nongeniculate fibres of the optic tracts. — *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 1969, v. 32, p. 259—264.
- (*Brady G.*) Брейди Дж. Палеокортекс и мотивация поведения. — В кн.: Механизмы целого мозга./Пер. с англ. — М.: Изд-во иностр. лит. — 1963, с. 138—181.
- (*M. Brazier*) Брейзье М. Электрическая активность нервной системы./Пер. с англ. — М.: изд-во иностр. лит., 1955. — 216 с.
- Brooks B., Stoney S.* Motor mechanisms: the role of the pyramidal system in motor control. — *Ann. Rev. Physiol.*, 1971, v. 33, p. 337—392.
- (*Bureš J., Burešova O.*) Буреш Я., Бурешова О. Распространяющаяся депрессия и кортико-субкортикальные взаимоотношения в механизме условных рефлексов. — В кн.: Рефлексы головного мозга. — М.: Наука, 1965, с. 55—63.
- (*Burns B.*) Бернс Б. Неопределенность в нервной системе./Пер. с англ. — М.: Мир, 1969. — 252 с.
- (*Burns B., Webb A.*) Бернс Б., Уэбб Э. Модные концепции и функция корковых нейронов. — В кн.: Функциональное значение электрических процессов головного мозга./Пер. с англ. — М.: Наука, 1977, с. 120—129.
- (*Brutkowski S.*) Брутковский С. О функциональных особенностях так называемых «немых» зон лобных долей животных. — В кн.: Лобные доли и регуляция психических процессов. — М.: изд-во МГУ, 1966, с. 100—108.
- Buser P., Asher P., Bruner Y. et al.* Aspects of sensorimotor reverberation to acoustic and visual stimuli areas. — In: *Brain mechanisms*. — Amsterdam, Elsevier: 1963, p. 294—320.
- Chalupa L., Battersby W., Frumkes T.* Some subcortical determinant of visual cortical excitability in the cat. — *Int. J. Neurosci.*, 1973, v. 5, p. 1—13.
- Chow K.* Further studies on selective ablation of associative cortex in relation to visually mediated behavior. — *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1952, v. 45, p. 109—118.
- Chow K.* Visual discrimination after extensive ablation of optic tract and visual cortex in cats. — *Brain Res.*, 1968, v. 9, p. 363—366.
- Chung S.* Ineffective nerve terminals. — *Nature*, 1976, v. 261, p. 190—191.
- Cytaru J.* Recovery of emotional behaviour after lesions of the septal area. — *Acta Neurobiol. Exp.*, 1972, v. 34, p. 161—170.
- Colaviata F.* Auditory cortical lesions and visual pattern discrimination in cat. — *Brain Res.*, 1972, v. 39, p. 437—447.
- Deza U., Eidelberg E.* Development of cortical electrical activity in rat. — *Exp. Neurol.*, 1967, v. 17, p. 225—238.
- (*Delgado J.*) Дельгадо Х. Мозг и сознание./Пер. с англ. — М.: Мир, 1971. — 264 с.
- Doty R.* Electrical stimulation of the brain. — *Ann. Rev. Psychol.*, 1969, v. 20, p. 289—320.
- Ellison G., Flynn J.* Organized aggressive behavior in cats after surgical isolation of the hypothalamus. — *Arch. Ital. Biol.*, 1968, v. 106, p. 1—20.
- Evarts E.* Pyramidal tract activity associated with a conditioned hand movement in the monkey. — *J. Neurophysiol.*, 1966, v. 29, p. 1011—1027.
- Filkova E.* Changes of axosomatic synapses in the visual cortex of monocularly deprived rats. — *J. Neurobiol.*, 1970, v. 2, p. 61—71.
- Finger S., Walbran B., Stein D.* Brain damage and behavioral recovery: serial lesion phenomena. — *Brain Res.*, 1973, v. 63, p. 1—18.



- French G.* Hyperactivity and impairment of delayed reaction in monkeys after lesion of the frontal lobes. — В кн.: Материалы симпозиумов XVIII Международного психологического конгресса./Симпоз. 10. — М.: Наука, 1966, с. 50—55.
- French G., Magoun H.* Effects of chronic lesions in central cephalic brain stem of monkeys. — Arch. Neurol. Psychiat., 1952, v. 68, p. 591—604.
- French G., Hernandez-Peon R., Livingston R.* Projections from cortex to cephalic brain stem (reticular formation) in monkey. — J. Neurophysiol., 1955, v. 18, p. 74—95.
- Fuster J., Aleksander G.* Delayed response deficit by cryogenic depression of frontal cortex. — Brain Res., 1970, v. 20, p. 85—88.
- (Galambos R.) Галамбос Р.* Поведенческие и электрофизиологические сопоставления у кошек с большими повреждениями зрительного и слухового анализаторов. — В кн.: Зрительный и слуховой анализаторы. — М.: Медицина, 1969, с. 36—41.
- (Gaze R.) Гейз Р.* Образование нервных связей./Пер. с англ. — М.: Мир, 1972—300 с.
- Gless P., Cole J.* Recovery of skilled motor functions after small repeated lesions in motor cortex in macaque. — J. Neurophysiol., 1950, v. 13, p. 137—148.
- Green J., Clemente C., De Groot J.* Rhinencephalic lesion and behavior in cats. — J. Comp. Neurol., 1957, v. 107, p. 505—545.
- Greenough W. T.* Experimental modification of the developing brain. — Amer. Sci., 1975, v. 63, p. 37—46.
- Gross C., Rocha-Miranda C., Bender D.* Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. — J. Neurophysiol., 1972, v. 35, p. 96—111.
- Halton D.* The child with minimal cerebral dysfunction. — Developm. Med. Child. Neurol., 1966, v. 8, p. 71—78.
- (Hinde R.) Хайнд Р.* Поведение животных./Пер. с англ. — М.: Мир, 1975. — 856 с.
- Hubel D., Wiesel T.* Visual area of the lateral supasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. — J. Physiol. (Gr. Brit.), 1969, v. 202, p. 251—260.
- Huttenlocher P.* Development of cortical neuronal activity in the neonatal cat. — Exp. Neurol., 1967, v. 17, p. 247—262.
- Jane J., Yashon D., De Meyer N., Bucy P. C.* The contribution of the precentral gyrus to the pyramidal tract of man. — J. Neurosurg., 1967, v. 26, p. 244—248.
- Jasper H., Shacter D., Montrilaise J.* The effect of local cooling upon spontaneous and evoked electrical activity of cerebral cortex. — Can. J. Physiol. Pharmacol., 1970, v. 48, p. 640—650.
- Jehle H.* Intermolecular forces and biological specificity. — Proc. N. Y. Acad. Sci. (USA), 1963, v. 50, p. 516—523.
- (John E.) Джон Е.* Статистическая теория обучения и память. — В кн.: Механизмы формирования и торможения условных рефлексов./Пер. с англ. — М.: Наука, 1973, с. 183—212.
- Illis L.* Spinal cord synapses in the cat: reaction of the boutons terminaux at the motoneurone surface to experimental denervation. — Brain, 1964, v. 87, p. 555—572.
- Imbert M., Bignall K., Buser P.* Neocortical interconnections in the cat. — J. Neurophysiol., 1966, v. 29, p. 383—391.
- Kennedy D., Eyo W., Hanawalt J.* Release of coordinated behaviour in crayfish by single central neurons. — Science, 1966, v. 154, p. 917—919.
- (Konorski J.) Конорский Ю.* Интегративная деятельность мозга./Пер. с англ. — М.: Мир, 1970. — 412 с.
- Konorsky J.* Classical and instrumental conditioning: general laws connections between "centers". — Acta neurol. exptl., 1974, v. 34, p. 5—15.
- Kuypers H.* The descending pathways to the spinal cord, their anatomy and function. — Progress in Brain Res., 1964, v. 11, p. 176—198.



- Landgren S., Phillips C., Porter K.* Minimal synaptic actions of pyramidal impulses on some alpha motoneurons of the baboon hand and forearm. — *J. Physiol. (Engl.)*, 1962, v. 161, p. 91—100.
- Lashley K. S.* Temporal variation in the function of the gyrus precentralis in primates. — *Am. J. Physiol.*, 1923, v. 65, p. 585—602.
- (*Lashley K. S.*) *Лешли К. С.* Мозг и интеллект. — М. — Л.: Соц. — эконом. изд-во, 1933. — 222 с.
- Lashley K. S.* Factors limiting recovery after central nervous lesions. — *J. nerv. ment. Dis.*, 1938, v. 88, p. 733—755.
- Lawrence D., Kuypers H.* The functional organization of the motor system in the monkey. I. The effects of bilateral pyramidal lesions. — *Brain*, 1968, v. 91, p. 1—15.
- Lilly J.* Distribution of "motor" functions in the cerebral cortex in the conscious intact monkey. — *Science*, 1956, v. 124, p. 937—939.
- Lindsley D., Schreiner L., Knowles W., Magoun H.* Behavioral and EEG changes following chronic brain stem lesions in the cat. — *EEG clin. Neurophysiol.*, 1950, v. 1, p. 483—498.
- Markowitsch H., Pritzel M.* Single unit activity in cat prefrontal and posterior association cortex during performance of spatial reversal tasks. — *Brain Res.*, 1978, v. 149, p. 53—76.
- Masterton R., Berkley M.* Brain function: changing ideas on the role of sensory, motor, and association cortex in behavior. — *Annu. Rev. Psychol.*, 1974, v. 25, p. 277—312.
- (*Magoun H.*) *Месун Г.* Бодрствующий мозг./Пер. с англ. — М.: изд-во иностр. лит., 1965. — 301 с.
- (*Miller G., Galanter E., Pribram K.*) *Миллер Д., Галлантер Е., Прибрам К.* Планы и структура поведения./Пер. с англ. — М.: Прогресс, 1965. — 237 с.
- (*Miller N.*) *Миллер Н.* Исследование физиологических механизмов мотивации. — *Вопр. психол.*, 1962, № 4, с. 9—35.
- (*Milner P.*) *Мильнер П.* Физиологическая психология./Пер. с англ. — М.: Мир, 1973. — 648 с.
- Monakow C.* Die Lokalisation im Grosshirn und der Abbau der Funktionen durch Kortikal Herde. — Wiesbaden: Bergmann, 1914. — 1033 S.
- Mowrer O.* Learning theory and behaviour. — New York, 1961. — 402 p.
- Murphy E., Mize R., Schechter P.* Visual discrimination following infant and adult ablation of cortical areas 17, 18 and 19 in the cat. — *Exp. Neurol.*, 1975, v. 49, p. 386—405.
- Mysliviček J.* Subcortical visual relays and specific cortical responses in developing animals. — In: *Ontogenesis of the brain*. — Praha, 1968, p. 359—366.
- Nakamura R., Gazzaniga M.* Hemispherectomy vs commissurotomy in the monkey. One hemisphere can be better than two. — *Exp. Neurol.* 1978, v. 59, p. 202—208.
- Nauta W.* Some efferent connections of prefrontal cortex in the monkey. — In: *The frontal granular cortex and behavior*. — New York: McGraw-Hill, 1964, p. 397—409.
- Niimi K., Sprague J.* Thalamocortical organization of the visual system in the cat. — *J. Comp. Neurol.*, 1970, v. 138, p. 219—250.
- (*Ochs S.*) *Окс С.* Основы нейрофизиологии./Пер. с англ. — М.: Мир, 1969. — 448 с.
- Papez J.* A proposed mechanism of emotion. — *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1937, v. 38, p. 725—743.
- (*Peiper A.*) *Пейпер А.* Особенности деятельности мозга ребенка./Пер. с нем. — Л.: Медгиз, 1962. — 519 с.
- (*Penfield W., Jasper H.*) *Пенфильд В., Джаспер Г.* Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга человека./Пер. с англ. — М.: изд-во иностр. лит., 1958. — 482 с.
- (*Penfield W., Roberts L.*) *Пенфильд В., Робертс Л.* Речь и мозговые механизмы./Пер. с англ. — Л.: Медицина, 1964. — 264 с.



- Peters A., Feldmann M. L., Saldanka J.* The projection of the lateral geniculate nucleus to area 17 of the rat cerebral cortex. — *J. Neurocytol.*, 1976, v. 5, p. 63—107.
- Powell T. P.* The somatic sensory cortex. *Brit. Med. Bull.*, 1977, v. 33, p. 10—20.
- (Pribram K.) Прибрам К.* К теории физиологической психологии. — *Вопр. психол.*, 1961, № 2, с. 133—156.
- Pribram K.* The neurophysiology of remembering. — *Sci. Amer.*, 1969, v. 220, p. 73—86.
- (Rescorla R.) Рескорла Р.* Модель формирования условного рефлекса по И. П. Павлову. — В кн.: *Механизмы формирования и торможения условных рефлексов*. /Пер. с англ. — М.: Наука, 1973, с. 203—208.
- Robinson B., Mishkin M.* Alimentary responses to forebrain stimulation in monkeys. — *Exp. Brain. Res.*, 1968, v. 4, p. 330—366.
- Rosner B.* Brain Functions. — *Ann. Rev. psychol.*, 1970, v. 21, p. 555—595.
- Schaltenbrand G.* The effects of stereotactic electrical-stimulation in the depth of the brain. — *Brain*, 1965, v. 88, p. 835—840.
- Scharlock D., Tucker T., Strominger N.* Auditory discrimination by the cat after neonatal ablation of temporal cortex. — *Science*, 1963, v. 141, p. 1197—1198.
- Schiller P., Stryker M., Cynader M., Berman N.* Response characteristics of single cells in the monkey superior colliculus following ablation or cooling of visual cortex. — *J. Neurophysiol.*, 1974, v. 37, p. 181—194.
- Segundo J., Naquet K., Arank K.* Subcortical connections from temporal cortex of monkey. — *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1955, v. 73, p. 515—524.
- Segundo J., Naquet K., Buser P.* Effect of cortical stimulation on electrocortical activity in monkeys. — *J. Neurophysiol.*, 1955, v. 18, p. 236—245.
- Senden M.* Space and sight. — London, 1960. — 404 p.
- (Sherrington Ch.) Шеррингтон Ч.* Интегративная деятельность нервной системы. /Пер. с англ. — Л.: Наука, 1969. — 392 с.
- Sigel A., Sasso L., Tassoni J.* Fiber connection of the temporal lobe with the corpus striatum and related structures in the cat. — *Exp. Neurol.*, 1971, v. 33, p. 130—146.
- Sperry R.* Embryogenesis of behavioral nerve nets. — In: *Organogenesis*. — New York, 1965, p. 161—186.
- Spinelli D., Starr A., Barrett T.* Auditory specificity in unit recordings from cat's visual cortex. — *Exp. Neurol.*, 1968, v. 22, p. 75—84.
- Sprague J., Chambers W., Steller E.* Attentive affective and adaptive behavior in the cat. — *Science*, 1961, v. 133, p. 165—173.
- Thompson R., Johnson, R., Hoopes J.* Organization of auditory, somatic sensory and visual projection to association fields of cerebral cortex in the cat. — *J. Neurophysiol.*, 1963, v. 26, p. 343—364.
- Valenstein E., Cox V., Kakolewsky J.* Modification of motivated behavior elicited by electrical stimulation of the hypothalamus. — *Science*, 1968, v. 159, p. 1119—1121.
- Vastola E.* A direct pathway from lateral geniculate body to association cortex. — *J. Neurophysiol.*, 1961, v. 24, p. 469—487.
- Voneida T.* The effect of pyramidal lesions on the performance of a conditioned avoidance response in cat. — *Exp. Neurol.*, 1967, v. 19, p. 483—493.
- (Walter G.) Уолтер Г.* Живой мозг. /Пер. с англ. — М.: Мир, 1966. — 299 с.
- Valverde F.* Rate and extent of recovery from dark rearing in the visual cortex of the mouse. — *Brain, Res.*, 1971, v. 33, p. 1—11.
- Valverde F., Ruiz-Marcos A.* Dendritic spines in the visual cortex of the mouse: introduction to a mathematical model. — *Exp. Brain. Res.*, 1969, v. 8, p. 269—283.
- Wade M.* The effect of sedatives upon delayed response in monkeys following removal of the prefrontal lobes. — *J. Neurophysiol.*, 1947, v. 10, p. 57—61.



- Warren J. The behaviour of carnivores and primates with lesions in the prefrontal cortex. — In: The frontal granular cortex and behaviour. — New York: Mc Graw-Till, 1964, p. 168—191.
- (Westlake F.) Вестлейк Ф. О возможности протекания нейробиологических процессов в головном мозге. — В кн.: Кибернетические проблемы биологии./Пер. с англ. — М.: Мир, 1972, с. 116—172.
- Whitlock D., Nauta W. Subcortical projections from the temporal neocortex in *Macaca mulata*. — J. Compar. Neurol., 1956, v. 103, p. 183—212.
- Wickelgren B., Stering P. Influence of visual cortex on receptive fields in the superior colliculus of the cat. — J. Neurophysiol. 1969, v. 32, p. 16—23.
- Willows A. Behavioural acts elicited by stimulation of single identifiable brain cells. — Science, 1967, v. 157, p. 570—574.
- Winterkorn J. Similar deficits in visual learning by cats with lesions of the frontal cortex or of the superior colliculus. — Brain Res., 1975, v. 83, p. 163—168.
- Wise R. Lateral hypothalamic electrical stimulation: does it make animals "hungry"? — Brain Res., 1974, v. 67, p. 187—209.
- (Wooldridge D.) Вулдридж Д. Механизмы мозга./Пер. с англ. — М.: Мир, 1965. — 314 с.
- Wywicka W. Effects of electrical stimulation with the hypothalamus on gastric acid secretion and food intake in cats. — Exp. Neurol., 1978, v. 60, p. 286—303.



BELENKOV N. YU. Principle of integrated brain activity M.: Meditsina, 1980, 312 pp., ill.

Belenkov N. Yu. — Professor, Corresponding Member of the AMS USSR, Head of the Department of Normal Physiology in I. P. Pavlov First Leningrad Medical Institute.

The monograph describes the experimental results of the studies in the author headed laboratories by the use of the original method of reversible (cooling) elimination of the brain structures, as well as the method of their destruction, registration of biopotentials, electric stimulation etc. The facts summarized in this monograph and the data of other authors gave the author the possibility to substantiate the theory of integrated involvement of the brain substrate in realisation of every behavioural act. From the integrated brain activity's point of view the author examines such phenomena as the polifunctionality of the cortical and subcortical areas, the multiple control of the brain functions, the integration of the activating and inhibiting structures, the rehabilitation (compensation) of functions after brain damages, the importance of the memory in the conditional response mechanism and in the forming of the voluntary actions. The monograph deals the general theoretical problems of the organization of brain functions and is meant for the specialists in higher nervous activity, neurophysiology, neuropathology, psychiatry and psychology.



