

В. Н. ЧЕРНИГОВСКИЙ

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВЛИЯНИЯ МОЗЖЕЧКА НА НЕКОТОРЫЕ ВЕГЕТАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ

В многогранном научном творчестве акад. Леона Абгаровича Орбели исследования по физиологии мозжечка занимают видное место. Изучению функций этого отдела центральной нервной системы посвящена большая группа работ учеников Леона Абгаровича. Результаты этих работ отражены в значительной степени в шестой и седьмой главах известного труда Л. А. Орбели — «Лекции по физиологии нервной системы» и некоторых его обобщающих работах [43—45]. Сейчас ведущее физиологическое учреждение Академии Наук Армянской ССР—Институт физиологии им. Л. А. Орбели — успешно продолжает и развивает идеи Леона Абгаровича, высказанные им о функциях мозжечка. Это позволяет мне надеяться, что некоторые результаты, которые будут сообщены в этой статье, будут вполне уместны, как дань уважения памяти Л. А. Орбели, чье девяностолетие со дня рождения отмечает физиологическая общественность нашей страны.

* * *

Мозжечок, как предмет изучения, для физиологов никогда не был особенно «удобным» отделом центральной нервной системы. С одной стороны, по ряду функциональных характеристик его можно было бы считать в некоторой степени «дублером» коры больших полушарий, с другой—он несомненно выполнял и выполняет особые функции, ему одному присущие.

Несмотря на то, что со времени выхода в свет первых работ Экхарда [63, 64], посвященных изучению роли мозжечка в регуляции вегетативных процессов, прошло сто лет, все же и по сей день остается много «белых пятен», которые нуждаются в заполнении. Больше «повезло» физиологам и клиницистам в изучении роли мозжечка в организации двигательных актов—классические исследования Лючиани [66] сразу наметили пути, по которым пошли дальнейшие исследования. В мою задачу совершенно не входит обзор работ, посвященных этой функции мозжечка, равно как и полное освещение исследований, касающихся участия мозжечка в управлении вегетативными процессами. Это было сделано уже не единожды ранее [1, 15, 48].

В этом сообщении я останавлиюсь лишь на представительстве в мозжечке афферентных проекционных зон внутренних органов и наличии по-

лей (зон), прямое раздражение которых вызывает изменения в деятельности некоторых висцеральных функций. При этом я буду основываться главным образом на экспериментах, проведенных в руководимой мною лаборатории Кулландой [35—38], Таланом [47—49], Беллером и Таланом [13].

Как хорошо известно, отношение мозжечка к регуляции вегетативных функций особенно привлекало внимание Л. А. Орбели. Его сотрудниками был выполнен целый ряд исследований, посвященных этой проблеме [16, 26, 42, 46].

В перечисленных выше работах наблюдались и изучались в основном влияния раздражения мозжечка на сердечно-сосудистую систему.

Во многих других работах было показано влияние раздражения или удаления мозжечка на функции пищеварительного тракта [17, 18, 29, 30, 33, 39]. В этих работах было установлено, что раздражение или удаление мозжечка оказывает несомненное влияние на моторную функцию пищеварительного тракта.

Наконец в ряде работ [3, 7, 28, 31, 41, 54 и др.] обнаружено, что удаление или раздражение мозжечка сказывается и на различных сторонах обмена (уровень сахара крови, хлоридов, некоторых электролитов), а Барышников [8] наблюдал у собак, лишенных мозжечка, изменения газообмена. Наконец Зимкина [23, 24] обнаружила в экстрактах, изготовленных из ткани мозжечка, наличие симпатикоподобных веществ*. Эти и многие другие данные, полученные сотрудниками Л. А. Орбели, дали ему основание [43—45] высказать гипотезу о том, что мозжечок является главным «органом» адаптационно-трофических влияний на все, или во всяком случае на большинство функций организма, в том числе и на вегетативные.

Не имея возможности входить в обсуждение проблемы—является ли мозжечок на самом деле средоточием адаптационно-трофических влияний,— заметим лишь, что работы Л. А. Орбели сыграли огромную роль в расширении и углублении знаний о функциях мозжечка, особенно в раскрытии его прямого отношения к регуляции вегетативных функций.

Не надо забывать о том, что в тот период, когда работы Л. А. Орбели и его сотрудников были начаты, в учении о функциях мозжечка главенствовало (если не преобладало безраздельно) мнение, сложившееся после классических работ Лючиани [66], утверждавшего, что мозжечок не имеет никакого отношения к вегетативным функциям.

В рамках интересов нашей лаборатории мозжечок привлекал внимание doubly. Коль скоро ранее было установлено непосредственное отношение мозжечка к вегетативным функциям, казалось существенным установить, является ли мозжечок эквипотенциальным или в нем существуют (как, например, в коре больших полушарий) определенные

* Я не имею возможности привести здесь обширную литературу, посвященную функциям мозжечка. Обзор ее можно найти в диссертации Талана [48] и монографии Братусь [15].

зоны, «собирающие» информацию, и зоны, «выдающие команды»? Эти два вопроса мы и пытались решить.

Впервые ответ попытались дать Делль и Олсон [60], изучившие представительство в коре мозжечка органов, посылающих афферентные волокна в блуждающие нервы, используя при этом методику регистрации первичных ответов. Они обнаружили в ней относительно ограниченную зону, где при раздражении блуждающих нервов могли быть зарегистрированы первичные ответы.

Вскоре, вслед за работой этих авторов, появилось исследование Видена [70], установившего с помощью той же методики представительство в коре мозжечка органов, иннервируемых чревными нервами. Он нашел, в отличие от Делля и Олсона, не одну, а несколько (правда неравнозначных) зон. В совмещенном виде результаты этих работ представлены на рис. 1.

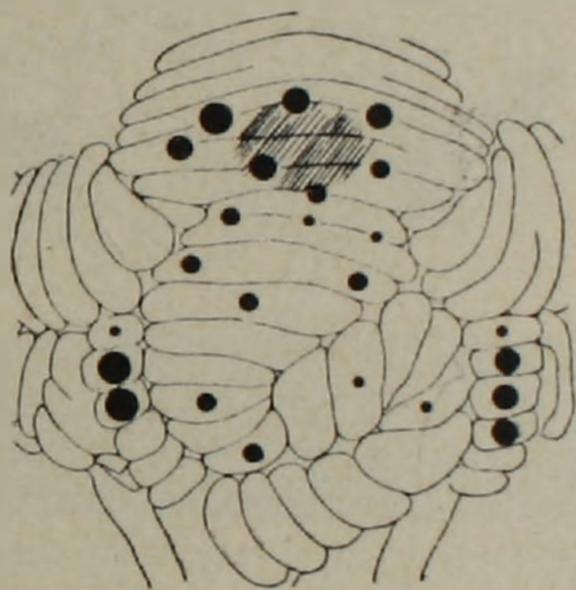


Рис. 1. Схематическое изображение представительства в коре мозжечка кошки блуждающих нервов (заштрихованный овал) и чревных нервов (черные кружки). Размеры кружков соответствуют величине амплитуды первичных ответов [60, 70].

Еще ранее этих исследований была опубликована работа Алексаняна и Фирсова [2], а затем, позднее, исследование Фирсова [51] и серия работ К. М. Кулланда, на которые мы уже ссылались выше. Л. А. Фирсов, применяя адекватное раздражение интероцепторов желудка и мочевого пузыря (наполнение этих органов теплым физиологическим раствором), установил с помощью изучения общей биоэлектрической активности коры мозжечка весьма широкое представительство в ней этих органов. К. М. Кулланда, применив методику первичных ответов, четко показал, что в коре мозжечка могут быть обнаружены ограниченные зоны представительства органов, иннервируемых *n. pelvicus* и *n. pudendus*. Расположение зон и наличие характерных особенностей, присущих проекционным зонам (фокус максимальной активности и т. п.), не оставили сомнений в том, что и эта, весьма важная в физиологическом отношении область внутренних органов представлена в коре мозжечка (рис. 2). Кроме того, опыты позволили К. М. Кулланда установить достаточно точно, что эти зоны относительно ограничены. Для этого пришлось

прибегнуть к специальной методике повторных, ритмических раздражений *n. pelvici* и *n. pudendi*.

Исследования показали, что при одиночных раздражениях нервов биоэлектрические реакции возникают практически по всей поверхности коры мозжечка, и только применяя повторную стимуляцию, удастся выделить особый участок (рис. 2), где первичные ответы сохраняют все свои характерные свойства. Методика повторных раздражений, детали

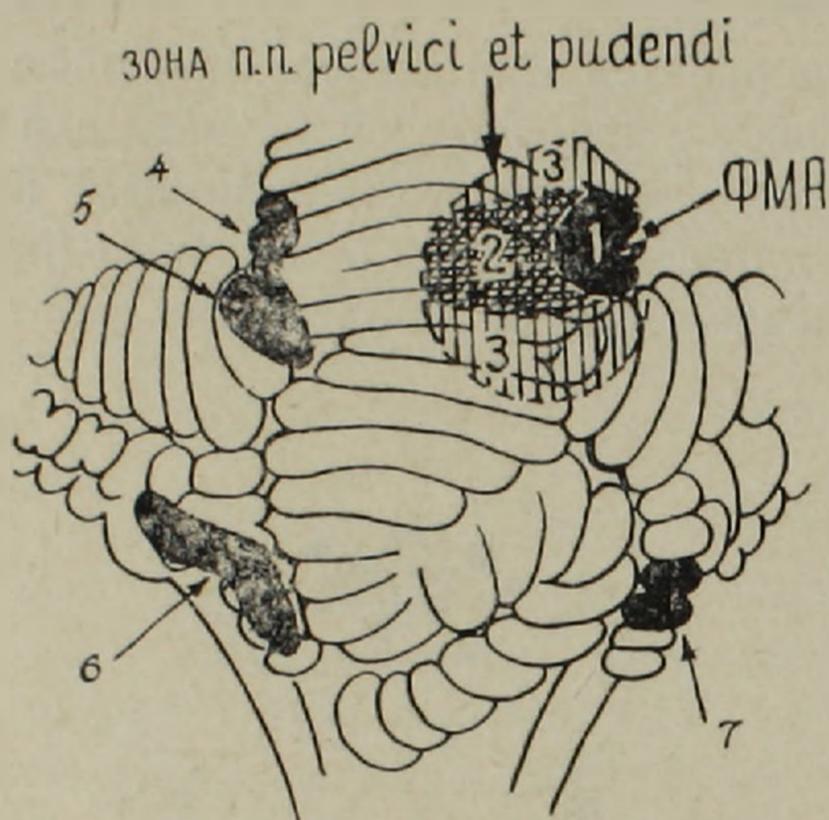


Рис. 2. Представительство в коре мозжечка висцеральных и соматических афферентных систем. 1, 2, 3—зоны представительства *n. pelvici* и *n. pudendi*, 2—3 — вся зона, 1—фокус максимальной активности, 4—задняя конечность, 5—передняя конечность, 6—передняя и задняя конечности, 7—то же самое, что и 6.

которой могут быть уяснены из рис. 3, позволила внести необходимую точность, хотя, как это уже было сказано выше, первые опыты создавали впечатление о практически безграничном представительстве *n. pelvici* и *n. pudendi* в коре мозжечка.

Несмотря на то, что это сопряжено с известным риском, можно предположить, что «излишне» обширное представительство *n. splanchnicus* в коре мозжечка [70] связано с тем, что этот автор столкнулся с тем же явлением, что и К. М. Кулланда в своих первых опытах (повсеместное возникновение в коре мозжечка вызванных потенциалов), но не провел достаточно четкого анализа. Всматриваясь в рисунок, где изображены данные Л. Видена о представительстве чревных нервов, такая мысль невольно напрашивается. Представительство чревных нервов по сравнению со «скромной» по размерам зоной, занимаемой блуждающими нервами — этими основными коллекторами, передающими в центральную нервную систему импульсацию от множества важных внутренних органов, невольно внушает эти сомнения. Как бы то ни было основные проводники висцеральных афферентных импульсов — блуждающие и чревные нервы, *n. pelvici* и *n. pudendi*, — представлены в мозжечке особыми и топографически вполне очерченными зонами.

Следовательно, в этом отделе центральной нервной системы, наряду с представительством кожно-мышечной чувствительности [68, 69], «оккупирующей» в основном левую его половину (рис. 2), представлена и висцеральная чувствительность. Не лишено известной значимости то обстоятельство, что зоны кожно-мышечной и висцеральной чувствитель-

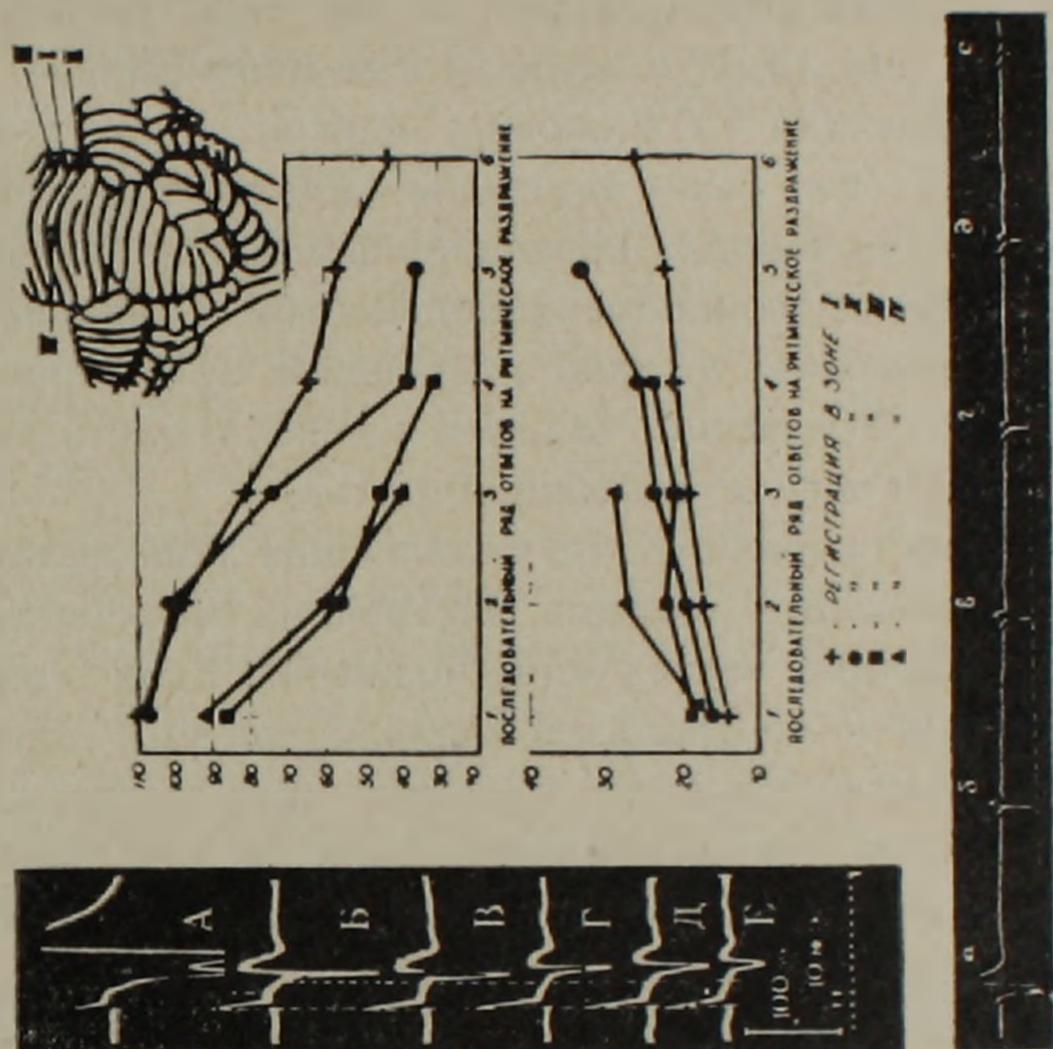


Рис. 3. Сравнение биопотенциалов, возникающих в различных обозначенных на карте (справа вверху) участках каудального отдела передней доли мозжечка при раздражении инселатерального п. pelvicius ритмическими ударами тока — запись А—Е (слева) и а—е (внизу). А—Е представляют собой увеличенные записи потенциалов а—е, зарегистрированных в коре мозжечка (в зоне I отмечены +) при нанесении на п. pelvicius шести ударов тока. Графики демонстрируют изменение амплитуды I положительной фазы ответов в различных зонах мозжечка при последовательных одиночных раздражениях афферентных волокон п. pelvicius и соответствующие изменения латентных периодов этих ответов. Крестики, кружки, треугольники и квадратики на графиках отражают изменения амплитуд (верхний график) и латентных периодов (нижний график) потенциалов, зарегистрированных в коре мозжечка в точках, указанных на схеме мозжечка цифрами I, II, III и IV (по К. М. Кулланда [52]).

ности в мозжечке территориально, если не совершенно, то во всяком случае довольно отчетливо, топографически разделены. В то же время известно, что в коре больших полушарий [52] зоны висцеральной чувствительности расположены на «площади», занимаемой в ростральных отделах коры больших полушарий первой, второй и третьей сомато-сенсорными зонами. По-видимому, это обстоятельство не случайно, хотя значение его и не может считаться достаточно ясным.

В дальнейшем представительство висцеральных афферентных систем в мозжечке было весьма подробно и тщательно изучено Братусь

[15]. Эти исследования подробно освещены в опубликованной ею монографии, и в данной статье не имеет смысла пересказывать результаты, изложенные в ее содержательной книге. Имеет смысл лишь упомянуть, что ее данные о представительстве в коре мозжечка висцеральных структур, иннервируемых чревными нервами, хотя и приближаются по обширности к тем, которые были указаны Л. Виденом, все же заметно более ограничены (см. рис. 15, 17 и особо 19 в ее монографии).

Что касается проекций блуждающих нервов, то они в общем почти совпадают с теми, которые были намечены Деллем и Олсоном, т. е. заметно уступают по «площади» проекционным зонам чревного нерва. Н. В. Братусь, помимо изучения проекционных зон у взрослых животных, исследовала их в онтогенезе, а также проследила пути передачи импульсов в спинном мозге. Эту весьма важную и ценную часть ее работы мы не имеем возможности обсудить в данной статье.

Итак, можно констатировать, что главнейшие и физиологически наиболее важные афферентные системы внутренних органов весьма полно представлены в различных частях коры мозжечка. Если принять во внимание, что в этом отделе центральной нервной системы представлена и кожно-мышечная чувствительность, то перед нами почти аналог коры больших полушарий, но тем не менее не копия их, т. к. по ряду особенностей топографии зон и их биоэлектрическим характеристикам они отличаются от подобных в коре больших полушарий.

Рассмотрим теперь второй вопрос.

Со времени первых основополагающих работ Данилевского [21, 22], Бошфонтена [58], Мунка [67], Бехтерева и Миславского [14] физиологам стало известно, что раздражение некоторых, сосредоточенных в основном в ростральных отделах коры больших полушарий, зон вызывает ясные изменения в деятельности внутренних органов (моторная и секреторная функции пищеварительного тракта, моторная функция мочевого пузыря и т. д. и т. п.). Со временем число этих зон и в особенности оказываемых ими влияний на ряд вегетативных функций чрезвычайно возросли благодаря работам многих исследователей. Одно «сухое» перечисление зон и вызываемых эффектов в свое время [52] заняло 10 страниц убористого текста, причем этот перечень нельзя считать исчерпывающим. Было бы нецелесообразно вновь его воспроизводить на страницах этой статьи, но целесообразно остановиться на более новых данных. Они были получены в последние годы в нашей лаборатории Беллером и опубликованы им в ряде сообщений [10—12], а главнейшие их результаты освещены в одной из наших предыдущих работ [53].

Кратко суть дела может быть сведена к следующим результатам. В ростральном отделе коры лимбической области коры мозга были обнаружены три хорошо топографически очерченных зоны. Раздражение одной из них вызывало торможение двигательной деятельности кишечника (двенадцатиперстная кишка), второй—стимуляцию ее и, наконец, третьей—вызывало и те, и другие эффекты. Удалось в пределах каждой из зон обнаружить миниатюрные, но все же поддающиеся определению,

фокусы, раздражение которых давало особенно четкие эффекты. Эти фокусы мы предложили, по аналогии с фокусами максимальной активности в зонах афферентного представительства—ФМА, именовать фокусами максимальной реакции (ФМР). Проверка этих данных как путем дополнительных опытов, так и путем сопоставления с данными других исследователей [подробности см. 12] убедила нас в реальности существования указанных зон.

Таким образом, еще раз было подтверждено, что в коре больших полушарий могут быть обнаружены не только «очаги» представительства афферентных висцеральных систем, но и эфферентные зоны. Естественной была мысль проверить, не существуют ли подобные зоны и в мозжечке, поскольку общая его физиологическая «архитектура» во многом повторяет свойственную коре больших полушарий? Эту задачу и решили опыты, проведенные в нашей лаборатории М. И. Таланом.

В своих наблюдениях он использовал метод электрического раздражения коры мозжечка и обнаружил существование нескольких зон, раздражение которых вызывало эффекты, подобные обнаруженным Н. Н. Беллером при раздражении ростральных отделов лимбической области коры больших полушарий. Дабы не отнимать время у читателей описанием полученных результатов, обратимся прямо к изучению основных данных, нанесенных на «карту» поверхности мозжечка (рис. 4).

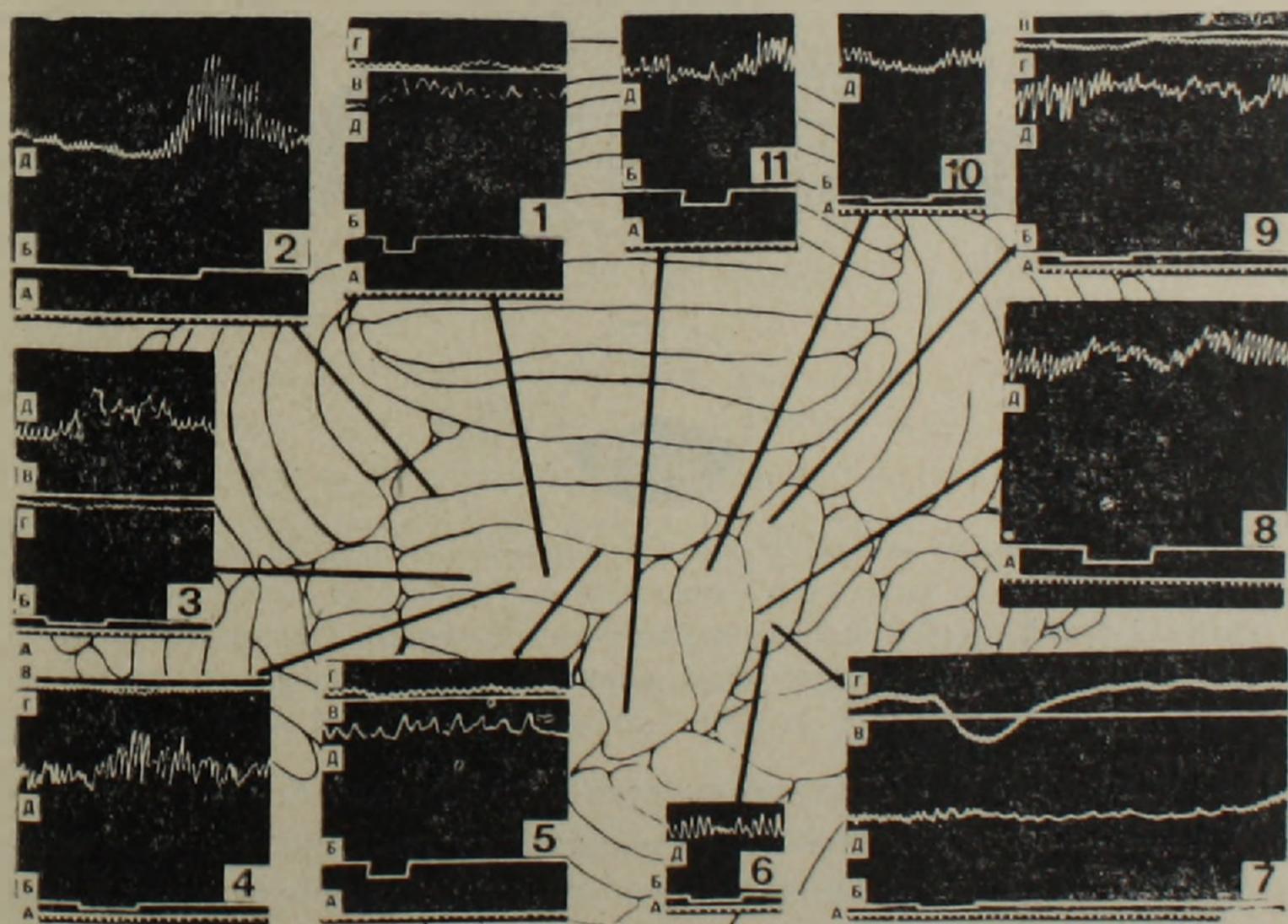


Рис. 4. Реакции двенадцатиперстной кишки во время стимуляции зон коры мозжечка. 1—5 возбуждение перистальтики во время стимуляции долики VI; 6—11—торможение перистальтики во время стимуляции долики VII В. А—отметка времени (5 сек), Б—отметка раздражения, В—исходный уровень артериального давления, Г—артериальное давление в бедренной артерии, Д—перистальтика кишки (по М. И. Талану).

Хорошо видно, что отдельные зоны мозжечка далеко не равнозначны в отношении влияния их раздражения на уровень системного артериального давления и моторную активность двенадцатиперстной кишки, на которую было обращено особое внимание. Распределение получаемых при раздражении эффектов, которое при беглом рассмотрении кажется довольно хаотичным, на самом деле, при тщательном анализе оказывается достаточно упорядоченным.

Это хорошо видно на рис. 5. Можно убедиться, что в принципе мы имеем здесь те же отношения, что и наблюдавшиеся при раздражении зон, расположенных в ростральных отделах лимбического отдела коры больших полушарий с одним лишь существенным отличием: количество зон, вызывающих усиление моторной функции двенадцатиперстной кишки, явно преобладает.

По существу, лишь только одна из этих зон, расположенная в дольке VII В (по классификации Ларселя, 1958), является преимущественно тормозящей. Раздражение двух других (дольки VI и VII А) вызывает главным образом стимулирующий эффект. Это во всяком случае бесспорно в отношении дольки VI, где число стимулирующих реакций превышает 71%. Столь же очевиден и тормозящий эффект, наблюдавшийся при раздражении дольки VII В (72%).

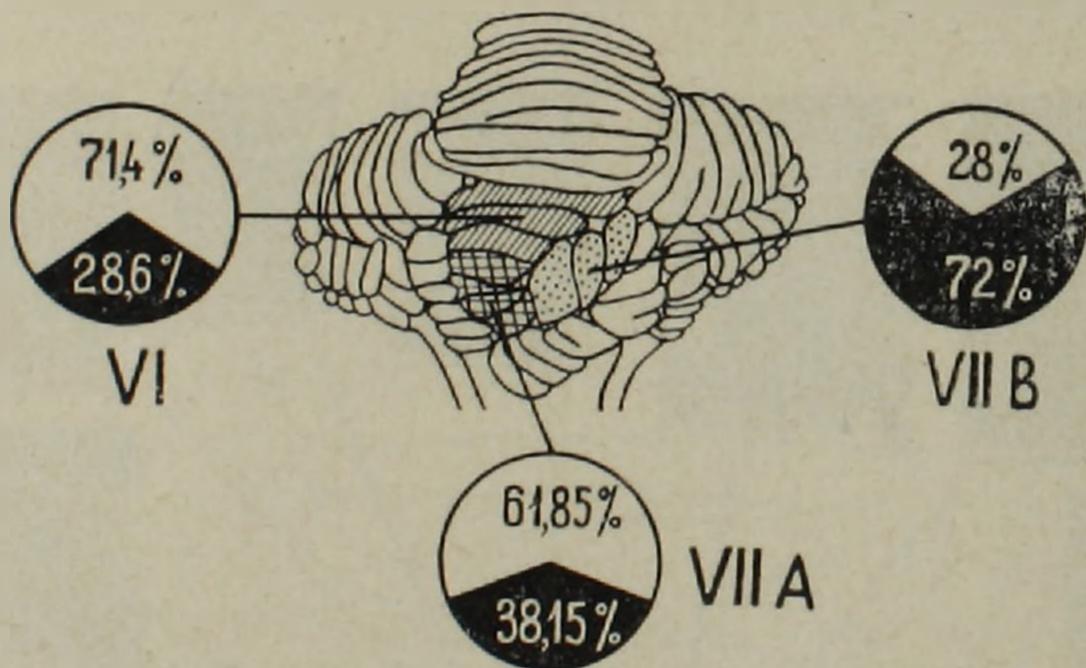


Рис. 5. Соотношение возбуждающих и тормозящих реакций двенадцатиперстной кишки во время стимуляции различных долек мозжечка. На диаграммах белый сектор—возбуждающие реакции; черный—тормозящие реакции. На схеме коры мозжечка кривой штриховкой выделена долька VI, решетчатой—долька VII А, точками—долька VII В (по М. И. Талану).

При некоторой «снисходительности» можно было бы рассматривать дольку VII А, как оказывающую «смешанные» влияния. Однако все же точнее считать ее вызывающей по преимуществу возбуждающее влияние (почти в 62% всех опытов).

Таким образом, если в принципе организация эфферентных зон в лимбической коре и в мозжечке является сходной в своей архитектуре, то в деталях имеется хотя и не фундаментальная, но все же очевидная разница.

Обсуждение результатов. Начиная обсуждение опытов, мы будем касаться в основном данных, полученных при изучении эфферентных зон мозжечка, лишь изредка и по необходимости обращаясь к материалам, относящимся к аналогичным зонам, представленным в ростральном отделе коры больших полушарий.

Нам представляется наиболее важным рассмотреть два вопроса:

1. Каков механизм влияний отдельных зон мозжечка, имея в виду не механизм этих влияний вообще, а главным образом пути их реализации?

2. В каком отношении полученные факты могут быть соотнесены с данными, полученными в свое время школой Л. А. Орбели?

Для того чтобы получить достаточно убедительный ответ на первый вопрос, понадобились специальные эксперименты, в которых раздражение (электрическим током) наносилось не только на кору мозжечка, но и на подлежащие ядра (*n. fastigii* — кровельное, *n. interpositus* — промежуточное и *n. dentatus* — зубчатое). Было совершенно естественно рассчитывать, что те или иные влияния, оказываемые раздражением коры мозжечка, не могут на своем пути к исполнительным эффекторным органам — сосудам и гладкой мускулатуре двенадцатиперстной кишки — миновать эти ядра.

Подобного рода исследования были проведены Таланом совместно с Беллером [13]. В круг своих опытов они включили и двигательную деятельность мочевого пузыря. Однако здесь она не будет рассматриваться, дабы не перегружать текста рассуждениями, рисунками и не увеличивать и без того значительный перечень библиографических данных. Основные результаты могут быть поняты при внимательном изучении рис. 6, представляющего собою комбинацию из схематического изображения ядер мозжечка и их частей, соотнесенных с реальными кимографическими записями.

Анализ рисунка показывает, что раздражение передней и задней частей промежуточного ядра (*n. interpositus*) вызывает стимуляцию двигательной активности кишечника, тогда как воздействие на среднюю его треть — переходную область между передней и задней частями — вызывает смешанный эффект.

Раздражение каудальной и средней третьей зубчатого ядра (*n. dentatus*) вызывает явное усиление моторной активности, тогда как стимуляция ростральной части этого ядра — *pars rotunda* — дает смешанные эффекты, то возбуждающие, то угнетающие.

Следовательно, можно сказать, что в кровельном ядре (*n. fastigii*) совмещены три различные по функциональному влиянию их на моторную деятельность двенадцатиперстной кишки зоны: возбуждающая — каудальная часть ядра, тормозная — его ростральная часть и смешанная — средняя часть ядра.

В промежуточном ядре (*n. interpositus*) имеются две зоны, оказывающие только возбуждающее влияние — в передней (ростральной) и зад-

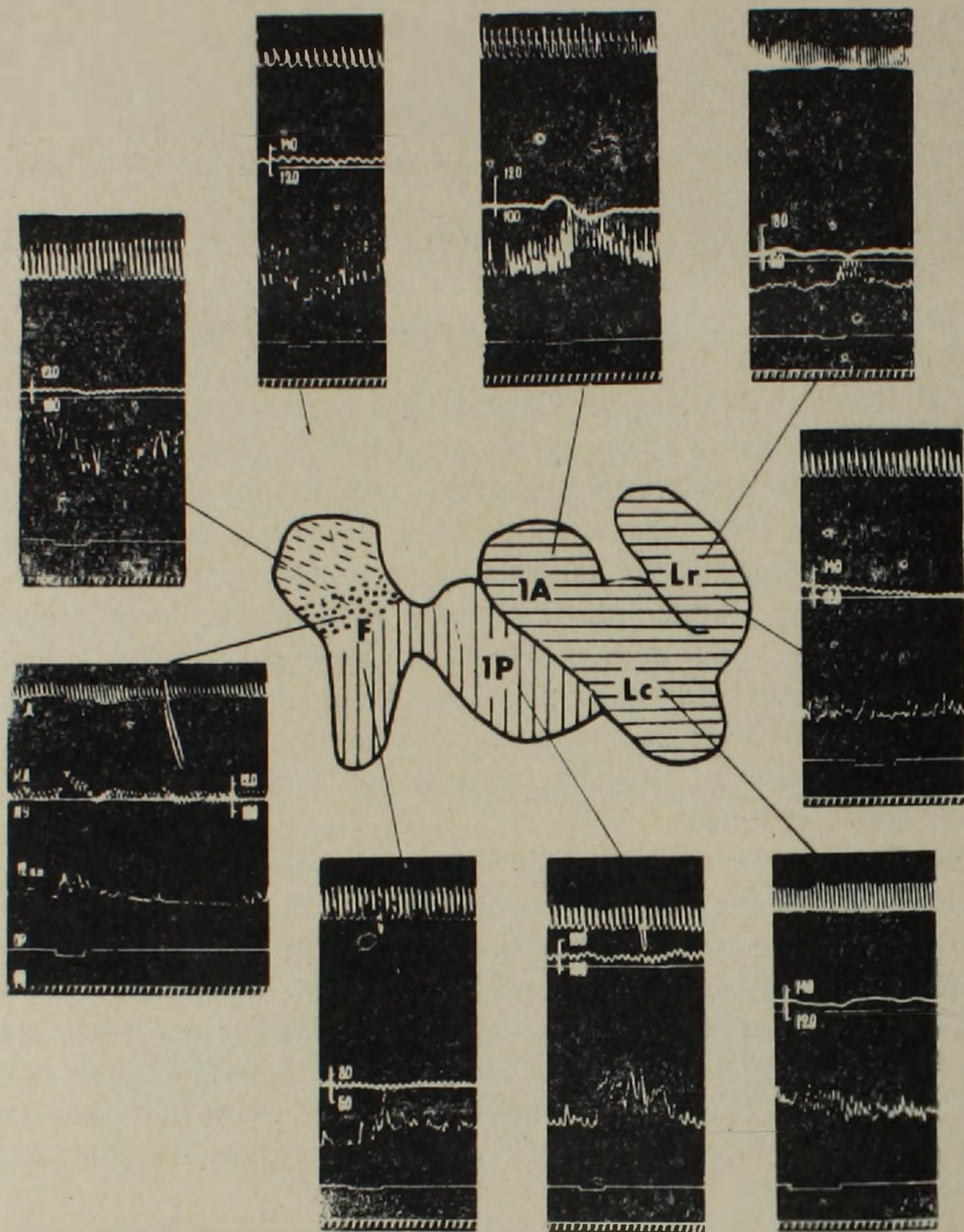


Рис. 6. Изменения двигательной активности двенадцатиперстной кишки во время стимуляции различных участков ядер мозжечка. На схеме в центре рисунка — горизонтальный разрез через ядра мозжечка. F—кровельное ядро; IP—заднее промежуточное ядро; IA—переднее промежуточное ядро; Lc—pars convexa зубчатого ядра; Lr—pars rotunda зубчатого ядра. На кимограммах верхняя запись—дыхание, вторая сверху—артериальное давление, третья — нулевая линия артериального давления, четвертая—перистальтика двенадцатиперстной кишки, пятая—отметка раздражения, шестая—отметка времени—5 сек (по Н. Н. Беллеру и М. И. Талану).

ней (каудальной) его частях, а в средней части располагается еще одна зона смешанного значения.

Что касается зубчатого ядра — *n. dentatus*, то здесь, в его *pars convexa*, локализована возбуждающая зона, а в *pars rotunda* — смешанная. Как можно убедиться, отношения здесь намного сложнее тех, которые наблюдаются при стимуляции коры мозжечка. Соответственно затруднена и физиологическая интерпретация получаемых эффектов. Не исключено, что на деле отношения еще более сложные, если при-

бегнуть к методике внутриклеточного отведения, не применявшейся в этих опытах.

Сравнение расположения отдельных зон в коре мозжечка с топографией их в кровельном (n. fastigius) ядре (рис. 7) показывает, что зона в коре мозжечка, возбуждающая перистальтику, расположена более рострально, тогда как в кровельном ядре ростральное положение занято тормозящей зоной. Маловероятно, чтобы подобное распределение было делом простого случая. Известно, что аксоны клеток Пуркинье, к которым относят исключительно эфферентные функции [6, 61, 62], направляются от долики VI к ростральной части кровельного ядра, а от долики VII В к его каудальной части.

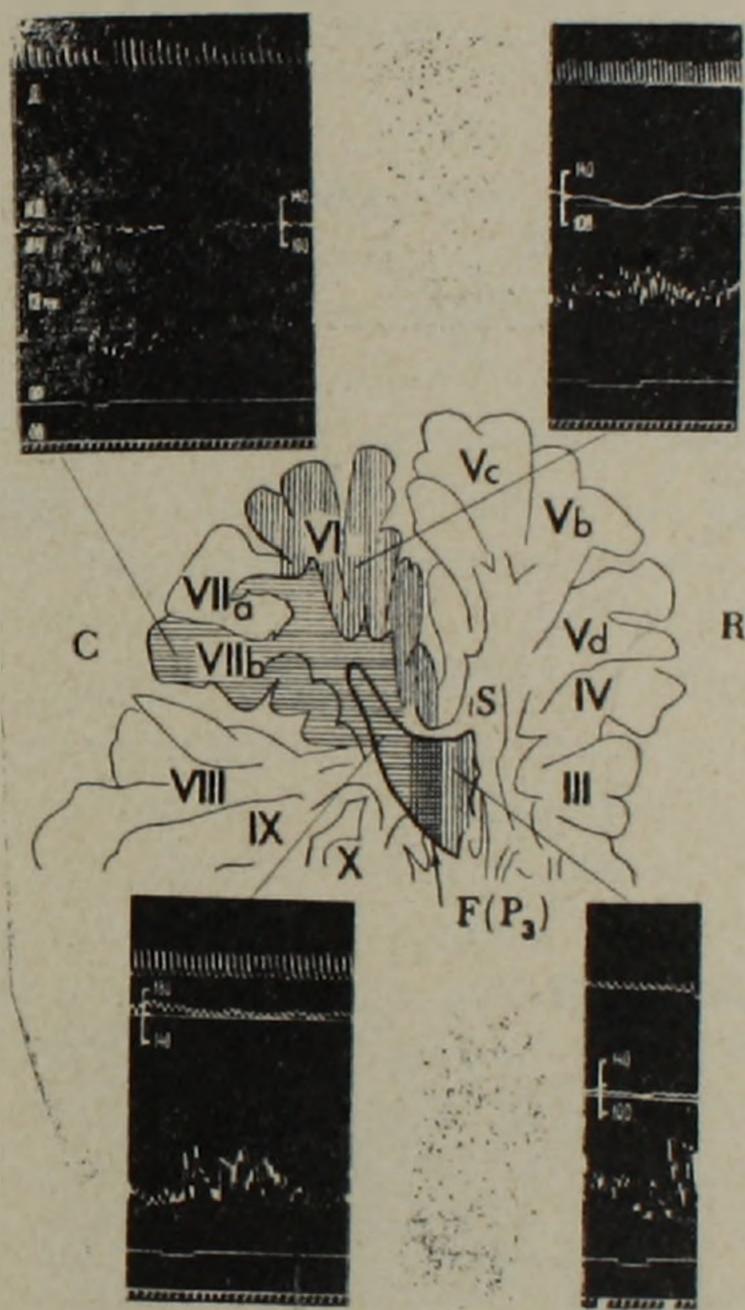


Рис. 7. Распределение функциональных зон в коре мозжечка и кровельном ядре. На схеме в центре—сагитальный разрез мозжечка через кровельное ядро. Обозначения на кимограммах те же, что на рис. 6. Римские цифры—обозначения долек мозжечка. R—ростральная часть мозжечка. С—каудальный его отдел (по Н. Н. Беллеру и М. И. Талану).

Стало быть *возбуждающая* зона коры мозжечка имеет свою проекцию в *тормозной* зоне кровельного ядра и, в свою очередь, *тормозная* зона коры мозжечка проецируется в *возбуждающую* зону этого ядра. Эти данные позволяют высказать предположение [13] о механизмах эффектов, которые наблюдались при раздражении отдельных зон мозжечка. Действительно проверка этого предположения сделала его весьма достоверным. В особых опытах, в подробности которых мы не можем входить, отсылая интересующихся деталями к оригинальной работе

упомянутых нами авторов, была применена комбинация раздражения соответствующих зон коры мозжечка и разрушения роstralной части кровельного ядра, которые, как было указано выше, оказывают тормозящее влияние на перистальтику двенадцатиперстной кишки.

Эти опыты подтвердили предположение, что механизм реакций, возникающих при стимуляции соответствующих зон коры мозжечка, обусловлен синхронизацией действий кортикальных зон и соответствующих ядер, расположенных в глубинных его отделах. Совокупность всех данных, полученных в результате раздражения различных зон коры мозжечка и глубинных, подкорковых ядер (*n. fastigius*, *n. interpositus* и *n. dentatus*) и отдельных их частей, позволяет объяснить факты, изложенные в этой работе. Изображенная в виде схемы, эта гипотеза иллюстрируется рис. 8.

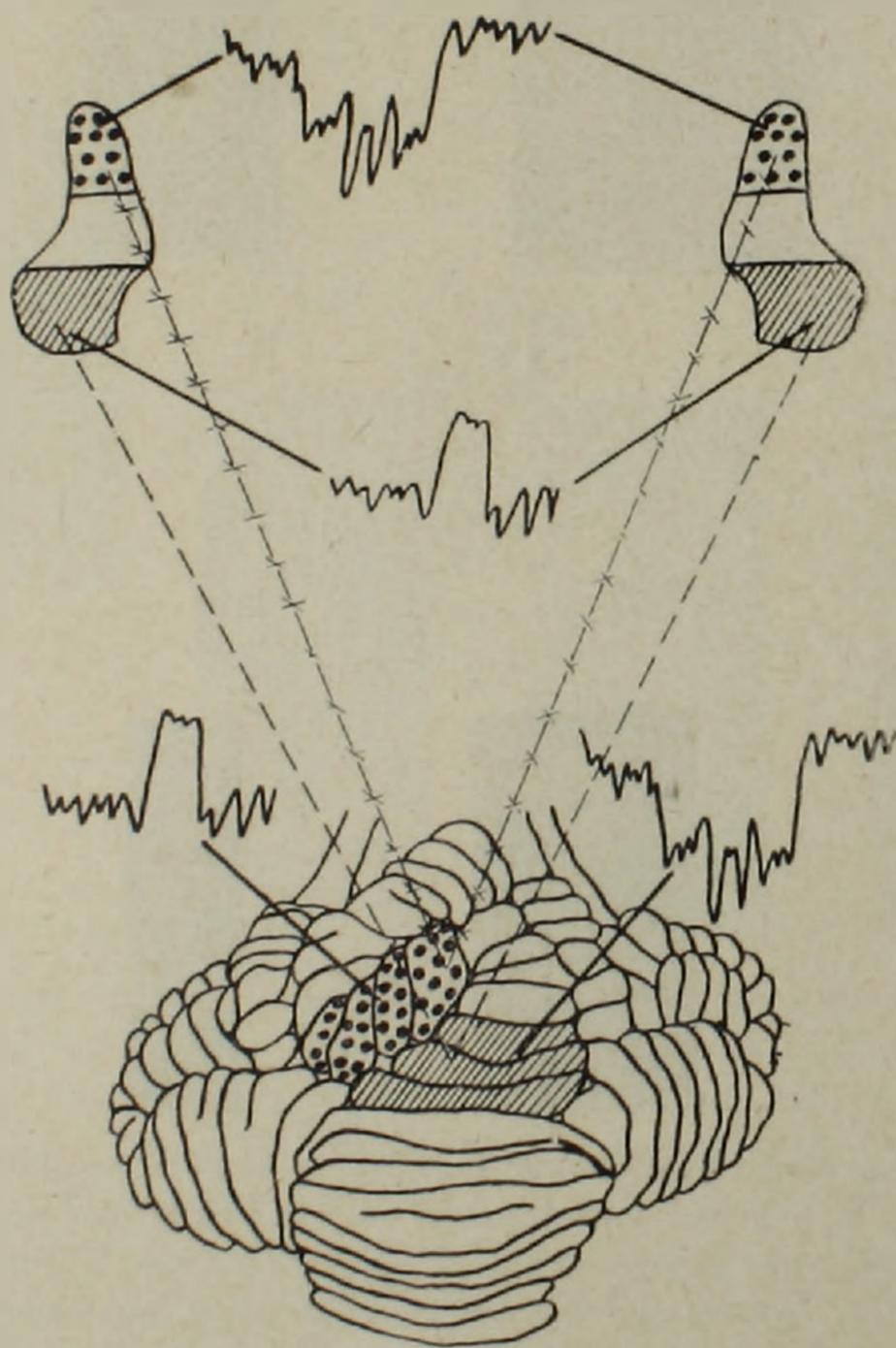


Рис. 8. Схема функциональной организации влияний стимуляции коры мозжечка и кровельных ядер на перистальтику двенадцатиперстной кишки. Заштрихованные на схеме участки соответствуют возбуждающей зоне коры мозжечка и тормозным зонам кровельных ядер; точками обозначены тормозная зона коры мозжечка и возбуждающие зоны кровельных ядер; пунктирными линиями показаны проекции функциональных зон коры мозжечка на кровельные ядра (по Н. Н. Беллеру и М. И. Талану).

Из рис. 8 следует, что ядра, располагающиеся в глубине мозжечка, способны оказывать определенное и, вероятнее всего, специфическое

действии на моторную деятельность двенадцатиперстной кишки. Ростральный отдел кровельного ядра *подавляет* ее, а каудальный, напротив, *стимулирует*.

Можно допустить, что клетки Пуркинье постоянно осуществляют лишь угнетающее влияние. При этом в соответствии с проекциями кортикальных (мозжечковых) зон на подкорковые ядра реализуются, достаточно строго, влияния, где подкорковым ядрам должна быть отведена решающая роль.

Если электрическое раздражение *стимулирует* возбуждающую перистальтику зону, расположенную в дольке VI коры мозжечка, то тем самым угнетается активность рострального отдела п. *fastigius*, осуществляющая постоянное *торможение* перистальтики. Следовательно, временно «снимается» тормозящее влияние рострального отдела кровельного ядра и наступает своеобразное «раскрепощение» двигательной деятельности двенадцатиперстной кишки: она *усиливается*.

Противоположный эффект наблюдается при раздражении дольки VII В коры мозжечка (т. е. тормозной зоны). В этом случае подавляется нейрональная активность *усиливающей* (расположенной в каудальной трети кровельного ядра) зоны. Следствием этого является *торможение* двигательной активности двенадцатиперстной кишки. Несколько схематизируя отношения кортикальных зон и глубинных ядер, можно сказать, что между ними существует подобие реципрокных отношений. Разумеется, эта гипотеза выглядела бы более «устойчиво», если бы мы располагали данными об активности отдельных нейронов или их популяций. Однако подобных материалов у нас пока не существует.

Хотя аналогии и не были никогда способом доказательства, они все же могут иметь значение. В данном случае невольно напрашивается аналогия с влиянием *раздражения* блуждающего нерва или его центрального ядра на деятельность сердца. *Торможение* сердечной деятельности в этом случае — банальный факт. Но ведь это *торможение* возникает, как ясно каждому физиологу, вследствие *возбуждения* нерва (или соответствующего его центра в продолговатом мозге). Следовательно, отношения здесь очень сходны с теми, которые предусматривает высказанная гипотеза.

Позволяя себе некоторую вольность, можно заглянуть и дальше: не исключено, что «тормозящие» или «возбуждающие» зоны, обнаруженные в коре лимбической области, также оказывают характерные влияния путем воздействия на соответствующие «подкорковые» ядра, вероятнее всего ядра гипоталамуса. Конечно, эта гипотеза нуждается в тщательной проверке и дальнейшем обосновании. Но если бы ее удалось подтвердить, то можно было бы говорить уже не о частном случае, о котором шла речь в данной работе, а о некоторой общей закономерности или принципе работы.

Нам остается в заключение сопоставить наши новые данные с теми, которые были в таком изобилии собраны Л. А. Орбели и его школой. Мы не видим противоречий между теми и другими. В обоих случаях мозжечок

выступает в роли своеобразного нейрофизиологического «хамелеона». Почти нет такой функции, на которую бы он не оказывал влияния. При этом далеко не всегда, даже в руках одного исследователя, получаются однозначные результаты: они могут быть или «да» эффектами или «нет» эффектами. В этом и таится особая трудность изучения функций мозжечка, но вместе с тем и его привлекательность, постоянно манящая физиологов.

Известно из ряда работ, что при электрическом раздражении коры мозжечка можно зарегистрировать биоэлектрические реакции в соответствии с соматотопическими проекциями, проекциями слуховой тактильной и других видов чувствительности [59]. Были обнаружены также проекции различных зон мозжечка в поясную извилину коры больших полушарий [9, 55]. Аппельберг [57] показал, что существует моносинаптическая проекция от *n. interpositus* мозжечка в зрительные бугры. Анго, Массион и Лелорд [5, 6] утверждают, что эти проекции имеются в вентролатеральном, вентромедиальном и вентральнопереднем ядрах зрительных бугров. Такие же проекции найдены и для *n. fastigius*. Таким образом, мозжечок имеет ряд связей с подкорковыми ядрами и лимбической корой. Однако функциональное значение этих связей (или проекций) пока что еще далеко не ясно.

Недавно Григорян и Фанарджян [20] обнаружили влияние раздражения ядер мозжечка на активность нейронов сенсомоторной области коры полушарий, а Левчук и Григорьян [40], еще раз, уже на нейрональном «уровне» изучили действие соматических и висцеральных стимулов на деятельность нейронов коры мозжечка.

Тем соображениям, которые были высказаны нами ранее как гипотеза, известную поддержку дают результаты, приводимые в работе Ама-тунни и Оганесяна [4, 5]. Они полагают, что ядра мозжечка можно рассматривать как своеобразные его «рефлекторные центры». Через них проходит, по их мнению, простейшая рефлекторная дуга мозжечка, и на этом уровне имеются элементы интегративной деятельности.

Кора мозжечка действует при этом как модулятор активности, на уровне ядер.

Фанарджян [50], подробно изучивший восходящие влияния мозжечка на кору больших полушарий, приоткрыл завесу, скрывавшую до его работы влияния мозжечка на кору больших полушарий. Однако и по сей день остается еще немало загадочного во взаимоотношениях коры мозга и мозжечка.

По-видимому, потребуется еще немало усилий для того, чтобы точно установить «правила» влияния этого отдела центральной нервной системы на вегетативные функции, тем более, что он располагает формально почти таким же «набором» возможностей, как и кора больших полушарий.

Однако никому не придет в голову мысль о том, что мозжечок способен заменить (или подменить) деятельность коры больших полушарий. Попытка отнести за счет мозжечка способность к образованию вре-

менных связей [34] на низших ступенях сравнительно-физиологической или эволюционной «шкалы» пока что не получила общего признания.

Вероятнее всего, что давняя точка зрения на функции мозжечка как адаптационно-трофического «центра» наиболее продуктивна. Автор этой статьи, не разделяя взглядов Л. А. Орбели на трофическую функцию мозжечка, вполне держится его представления об адаптационной его роли. В любой формулировке представлений о функциях мозжечка — огромная заслуга Л. А. Орбели перед отечественной физиологией.

Действительно, кажется вполне допустимым, что мозжечок, не будучи в состоянии многого «сделать сам», способен вмешиваться почти во все вегетативные процессы, «подправлять» их, адаптируя к наиболее выгодным для организма ситуациям.

Институт физиологии
им. И. П. Павлова АН СССР,
лаборатория общей физиологии,
Ленинград

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алексян А. М.* О функциях мозжечка. Изд. АМН СССР, М., 1948.
2. *Алексян А. М., Фирсов Л. А.* Изв. АН СССР, серия биол., 5, 590, 1949.
3. *Альтерман Г. Л., Янковская Ц. Л.* Изв. Научного ин-та им. Лесгафта 21, 1, стр. 95, 1938.
4. *Аматуни А. С., Оганесян Э. А.* Нейрофизиология, 2, 3, 260, 1970.
5. *Аматуни А. С., Оганесян Э. А.* В сб. Структурная и функциональная организация мозжечка, стр. 96, 1971.
6. *Антонова А. М.* В сб. Структурная и функциональная организация мозжечка, 4, 1971.
7. *Асратян Э. А.* Журнал невропатологии и психиатрии, 10, 3, 35, 1941.
8. *Барышников И. А.* Физиологический журнал СССР, 32, 2, стр. 213, 1946.
9. *Бекая Г. Л., Моннава Э. С.* В сб. Вопросы физиологии вегетативной нервной системы и мозжечка, стр. 107, Ереван, 1964.
10. *Беллер Н. Н.* В сб. Мат-лы научн. конфер. по проблемам функциональных взаимоотношений и т. д. стр. 355, Иваново, 1962.
11. *Беллер Н. Н.* В сб. Центральные механизмы вегетативной нервной системы, стр. 61, 1969.
12. *Беллер Н. Н.* В сб. Механизмы регуляции физиологических функций, стр. 132, Изд. Наука, 1971.
13. *Беллер Н. Н., Талан М. И.* Физиологический журнал СССР, 57, 1, стр. 29, 1971.
14. *Бехтерев В. М., Миславский Н. А.* Neurol. Centralbl., V. V. s. 193, 1886.
15. *Братусь Н. В.* Мозжечок и висцерорецепторы. Изд. Наука, 1969.
16. *Введенская И. В., Ханутина Д. Ц.* Советская невропсихиатрия, ч. 6, стр. 485, 1941.
17. *Воронин Л. Г.* Изв. Научного ин-та им. Лесгафта, 21, 1, стр. 3, 1938.
18. *Воронин Л. Г., Зимкина А. И.* Физиологический журнал СССР, 21, 5—6, 1936.
19. *Воронин Л. Г., Зимкина А. М.* Влияние электрического раздражения мозжечка на двигательную функцию кишечника. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, 21, 1, стр. 75, 1938.
20. *Григорян В. Г., Фанарджян В. В.* В сб. Структурная и физиологическая организация мозжечка, стр. 117, 1971.
21. *Данилевский В. Я.* Исследования по физиологии головного мозга. М., 1874.

22. Данилевский В. Я. (Danilevsky V.) Experimentelle Beitrage zur Physiologie de Gehirus, Pfl. Arch., 11, s. 127.
23. Зимкина А. М. 3-е совещание по физиол. пробл. Тезисы докл., стр. 24, 1938.
24. Зимкина А. М. О вегетативных функциях мозжечка. Дисс., Л., 1943.
25. Зимкина А. М. Успехи современной биологии, 25, 3, стр. 345, 1948.
26. Зимкина А. М. и Михельсон А. А. Изв. Научного ин-та им. Лесгафта, 21, 1, стр. 139, 1938.
27. Зимкина А. М. и Орбели Л. А. Физиологический журнал СССР, 15, стр. 557, 1932.
28. Каплан П. М. Экспериментальная медицина, 4, стр. 37, 1937.
29. Каплан П. М. Физиологический журнал СССР, 25, 3, стр. 315, 1938а.
30. Каплан П. М. Физиологический журнал СССР, 25, 3, стр. 322, 1938б.
31. Каплан П. М. Бюлл. экспериментальной медицины и биологии, 16, 1, стр. 62, 1943.
32. Каплан П. М. Бюлл. экспериментальной биологии и медицины, 16, 6, стр. 30, 1943.
33. Каплан П. М., Осетинский Т. Г. Мозжечок и моторная функция желудка. Киев, 1, стр. 31, 1939.
34. Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Медгиз, 1956.
35. Кулланда К. М. Бюлл. экспериментальной биологии и медицины, 43, 5, стр. 3, 1957.
36. Кулланда К. М. Бюлл. экспериментальной биологии и медицины, 43, 6, стр. 3, 1957.
37. Кулланда К. М. О представительстве некоторых внутренних органов в коре головного мозга и коре мозжечка кошек и собак. Канд. дисс., М., 1958.
38. Кулланда К. М. ДАН СССР, 124, 6, 1367—1370, 1959.
39. Кунстман К. И., Орбели Л. А. Физиологический журнал СССР, 15, 6, стр. 549, 1932.
40. Левчук О. В., Григорьян Р. А. В сб. Структурная и функциональная организация мозжечка, стр. 54, 1971.
41. Маевский В. Э. Физиологический журнал СССР, 28, 2—3, стр. 247, 1940.
42. Михельсон А. А., Тихальская В. В. Физиологический журнал СССР, 16, 3, стр. 466, 1933.
43. Орбели Л. А. Физиологический журнал СССР, 19, 1, стр. 251, 1935, а.
44. Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Изд. 2-е, Биомедгиз, 1935.
45. Орбели Л. А. Успехи современной биологии, 13, 2, стр. 207, 1940.
46. Сапрохин М. И. Физиологический журнал СССР, 23, 6, стр. 648, 1937.
47. Талан М. И. Физиологический журнал СССР, 56, 12, стр. 1694, 1970.
48. Талан М. И. Функциональная организация влияний мозжечка кошки на некоторые вегетативные функции. Канд. дисс., Л., 1970.
49. Талан М. И. В сб. Структурная и функциональная организация мозжечка, стр. 126, Наука, Л., 1971.
50. Фанарджян В. В. Регуляторные механизмы восходящего влияния мозжечка. Изд. АН Арм. ССР, Ереван, 1966.
51. Фирсов Л. А. Физиологический журнал СССР, 44, 1, стр. 3, 1958.
52. Черниговский В. Н. Интероцепторы. Медгиз, 1960.
53. Черниговский В. Н. Нейрофизиологический анализ кортиковисцеральной рефлекторной дуги. Наука, 1967.
54. Янковская Ц. Л. Известия Научного ин-та им. Лесгафта, 21, стр. 87, 1941.
55. Anand B. K., Mathotra C. L., Baldev Singh and Dua S. J. Neurophysiol., 22, p. 451, 1959.
56. Angaut P., Massion J. et Lelord G. J. de Physiol., 54, p. 274, 1962.
57. Appelberg B. Acta Physiol. Scand., 356, 1961.
58. Bochefontaine L. T. Arch. Physiol. Norm. et Pathol., 8 (Serie 2), p. 140, 1876.
59. Cooke P. M. and Snider R. S. EEG and Clin. Neuropjys., 6, 563, 1959.
60. Dell P. et. Olsen R. C.R.S. Biol., 145, 18, p. 1084, 1951.
61. Eager R. P. J. Comp. Neurol., 120, 1, p. 81, 1963.
62. Eccles J. C., Ito M. and Szentagothai I. The cerebellum as a Neuronal Machine. Ed. Springer Berlin. Heidelberg, New-York, 1967.

63. *Eckhard C.* Beitr. Anat. und Physiol., 6, 2, Abt. 4, s. 51—115, 1871.
64. *Eckhard C.* Beitr. Anat. u. Physiol., 6, 3, ss. 175—192, 1872.
65. *Larsell O.* Anat. Rec., 130, 2, p. 329, 1958.
66. *Luciani L.* Das Kleinhirn. Mon. Leipzig., 1893.
67. *Munk H.* Akad. Wiss., 36, s. 735, 1882.
67. *Snider R. S. and Stowell A.* Anat. Rec., 82, 3, p. 448, 1942.
69. *Snider R. S. and Stowell A. J.* Neurophysiol., 7, p. 331, 1944.
70. *Widen L.* Acta Physiol. Scand., 33, Suppl. 117, 1955.