

А. С. БАТУЕВ

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЭВОЛЮЦИИ АССОЦИАТИВНЫХ СИСТЕМ МОЗГА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В своих знаменитых лекциях, прочитанных в 1954 году в Ленинградском университете, Л. А. Орбели, излагая основные принципы и методы, на которых должна строиться эволюционная физиология, говорил о необходимости «...прийти к пониманию... тех общих закономерностей, которым подчинялись кажущиеся различными функциональные отношения в результате сложного, большого эволюционного пути»*. И далее, в этих же лекциях Л. А. Орбели призывал к исследованию в эволюционном аспекте интегративной деятельности мозга и тех координационных отношений, которые лежат в ее основе.

Благодаря систематическим и целенаправленным исследованиям Карамяна [9—12], сформулировавшем основные закономерности развития интегративных систем головного мозга домлекопитающих позвоночных, более определенно очертились задачи эволюционной нейрофизиологии. Одна из этих задач заключается в необходимости более детального анализа развития интегративных механизмов мозга у млекопитающих, головной мозг и аналитико-синтетическая деятельность которых достигли наиболее высокого уровня организации.

Основным вопросом при изучении эволюции мозговых систем и поведения целостного организма является вопрос о том, может ли изучение живущих ныне млекопитающих дать нам достоверные сведения о тех существах, которые жили десятки миллионов лет назад. До сих пор окончательно не ясна ранняя эволюционная история млекопитающих. Неизвестно, все ли млекопитающие являются видоизменениями единой линии рептилий или современные отряды их произошли от нескольких групп рептилий. Обратимся к филогенетическому дереву (рис. 1), из которого видно, что по мере развития основного ствола млекопитающих от него отходит ветвь современных однопроходных (Monotremata), позже сумчатых (Marsupials), стволом же плацентарных млекопитающих являются насекомоядные (Insekivoza), к живым представителям которых относятся, например, ежи, кроты и землеройки. Низшие приматы, хищные и грызуны произошли от насекомоядных. Поэтому часто встречающееся сравнение крыс, кошек и обезьян, якобы представляющих собой филогенетический ряд, представляется оши-

* Избр. труды, т. 1, стр. 229, Изд. Наука, Л.

бочным с точки зрения истории их развития. Приматы, грызуны и хищные имели каждый свою независимую от других линию развития. Поэтому большая часть отрядов современных млекопитающих является результатом параллельной эволюции, а не последовательной, к которой можно бы отнести, однопроходных, сумчатых и насекомоядных.

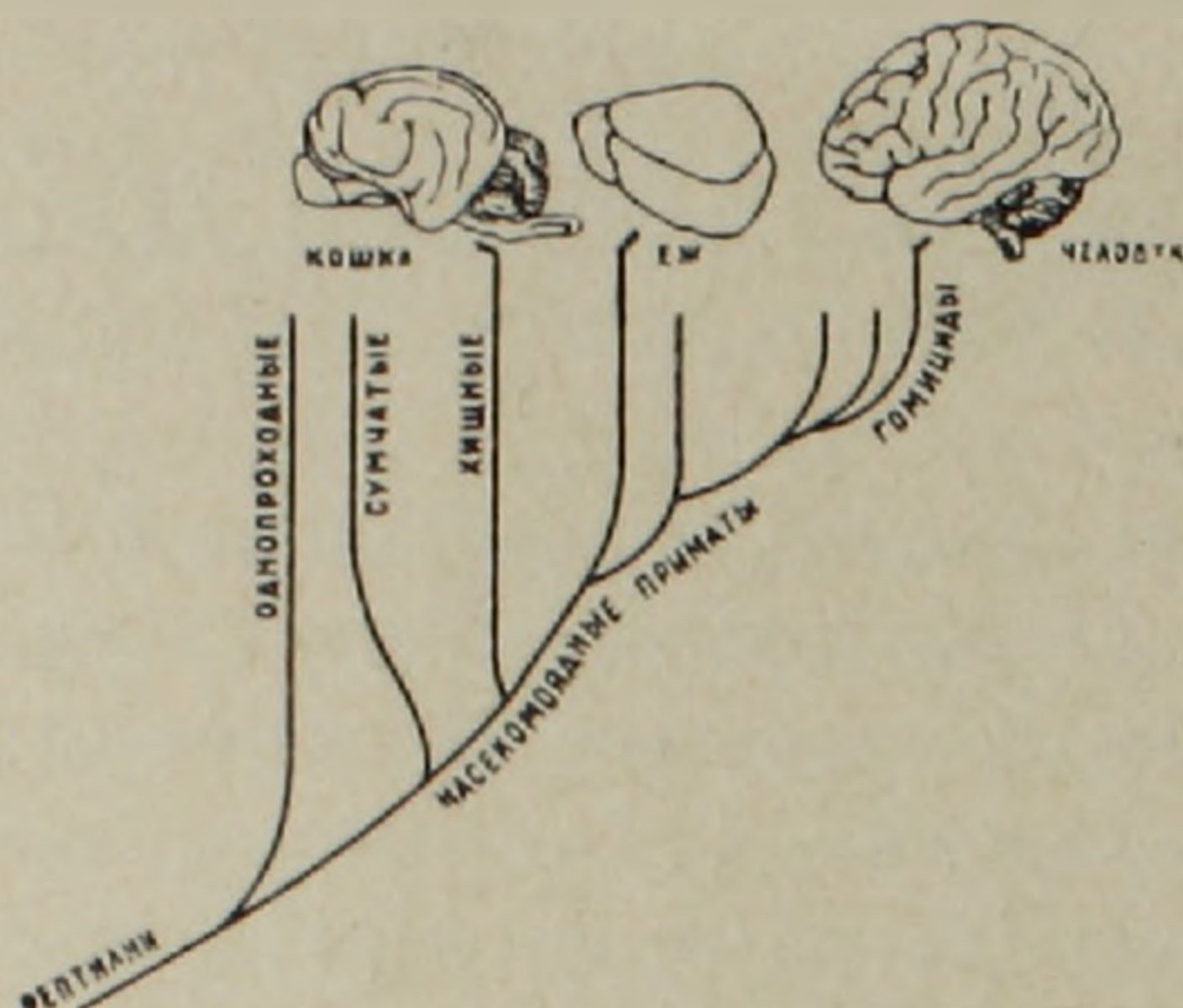


Рис. 1. Родословное дерево млекопитающих [25].

На основании филогенетического дерева последовательные эволюционные преобразования мозга могут быть изучены в ряду однопроходных, сумчатых и насекомоядных, а далее низших и более высокоразвитых приматов, вплоть до гоминид. Такой путь для изучения эволюционных основ формирования человека неизбежен, хотя и сложен по объему исследования. К сожалению, самые важные начальные этапы формирования мозга у низших млекопитающих изучены крайне недостаточно. При этом почти полностью отсутствуют сведения об особенностях поведения этих животных в допустимых для сравнения показателях.

Особенно внимательно следует отнестись к специфике мозговой организации насекомоядных, которые могут рассматриваться как потомки общих предков, давших начало высшим плацентарным. Иными словами, имеется известное основание считать, что план организации мозга насекомоядных является прекурсором для его дальнейшего усовершенствования в параллельных независимых друг от друга рядах: грызунов, хищных и приматов.

Филогенетический подход к изучению эволюции мозга не исключает и другого чрезвычайно важного адаптационного подхода, который основан на изучении ныне живущих форм, обладающих разной степенью адаптации (специализации) в смысле развития мозга и анализаторов. Такие животные не обязательно должны иметь общую линию эволюции, и следовательно, все выводы, сделанные в результате такого сравнения, будут относиться только к общим принципам адаптации и выживания. Такие исследования оказываются весьма полезными для понимания общей связи между развитием определенных структурных образований мозга и их функцией в целостном поведении.

Филогенетический и адаптационный подходы не исключают, а взаимно дополняют друг друга. В этом плане правомочно говорить о

филогенетической и адаптивной эволюции. Понятно, что сравнение мозговых образований или особенностей поведения у грызунов, хищных и приматов не имеет никакого отношения к филогенетической эволюции, а лишь к адаптивной, в смысле усложнения организации внутримозговых конструкций в связи с усовершенствованием биологических адаптаций.

У предков млекопитающих и у современных рептилий кора больших полушарий обладала очень невысоким уровнем дифференциации. Значительному росту неокортекса у млекопитающих способствует прогресс старой и особенно древней коры, которая у рептилий имеет большие размеры. Некоторые ученые выводят кортикогенез из древней коры, обонятельного мозга, считая обонятельную афферентацию ведущей в процессах кортикогенеза. Хотя Сепп [16] приводит ряд аргументаций в пользу этого представления, другие исследователи [12, 15] считают, что неокортекс произошел в результате дифференциации структур старой гиппокампальной коры. Филимонов [18], развивая принцип межуточных формаций коры, между архи- и палеокортексом определил участки межуточной, переходной коры. Поэтому формирование новой коры уже у низших млекопитающих связывают не столько с обонятельной сигнализацией, сколько с представительством всей совокупности анализаторов. С этим увязывается и принцип функциональной многозначности цитоархитектонических формаций коры [18], согласно которому все корковые области—это корреляционные центры, среди которых нет чисто проекционных центров, а значит и нет места принципу абсолютной локализации.

Заварзин [8] считал, что развитие неопаллиума, т. е. слоистых экранных структур, вызвано у млекопитающих переключением оптического пути на кору большого мозга, а поэтому возникновение и развитие неопаллиума связано со зрительным анализатором. Поддерживая такую точку зрения, следует отметить и важную роль двигательно-проприоцептивного анализатора как фактора прогрессивного кортикогенеза. Скорее всего два вида афферентных проекций (соматическая и зрительная) определили формирование новой коры. Поэтому на первых этапах ее развития прогресс определялся совершенством проекций этих афферентных систем. Ведущим является процесс вступления афферентных волокон из дорзальной части зрительного бугра в древний плащ на границе со старым плащом и превращение соответствующего участка плаща в корковый район определенного вида чувствительности. Причем в зарождающуюся кору первыми по такому пути стали поступать импульсы общей (соматической) чувствительности, а затем уже зрительные и другие импульсы.

Экранная структура новой коры явилась субстратом для проекции и объединения деятельности многих анализаторов. Одновременно развивался и собственный эффекторный аппарат коры—пирамидные пути. При сопоставлении низших млекопитающих с субприматами и приматами видно, что диапазон адаптивных возможностей животного тесно кор-

релирует с уровнем развития не столько самих специфических анализаторных аппаратов, сколько мозговых систем, обеспечивающих преимущественно объединение, интеграцию деятельности всех анализаторов. Следует подчеркнуть при этом, что, адресуясь к деятельности целостного мозга, необходимо рассматривать кору и таламические структуры как обоюдосвязную единую систему. Не отрицая наличия ряда механизмов, специфически присущих собственно корковым элементам, основное внимание в анализе интегративных процессов мозга будем акцентировать на таламо-кортикальных системах. Именно эволюционные преобразования являются одним из убедительных аргументов в пользу представления о едином таламо-кортикальном уровне, претерпевшем наиболее активные морфо-функциональные перестройки в ряду позвоночных [12]. Поэтому в силу названных выше причин нас будет интересовать организация таламо-кортикальной интегративной системы головного мозга. Применительно к высшим млекопитающим—это своеобразные структуры таламуса и коры, не являющиеся прерогативой какой-либо одной сенсорной системы, но в то же время получающие импульсацию от нескольких сенсорных систем.

Для стволового уровня головного мозга таковой является ретикулярная формация, которой приписывают весьма сложные интегративные функции. Филогенетически древняя неспецифическая структура—ретикулярная формация у высших позвоночных служит субстратом, из которого формируются специфические ядра ствола. Аналогичные изменения претерпевает неспецифическая система таламуса и общая неспецифическая корковая пластинка у пресмыкающихся. По мере восхождения по эволюционному ряду можно наблюдать формирование специфических реле-ядер таламуса. Оставшиеся же структуры продолжают оставаться неспецифическими в смысле наличия множества разномодальных входов и отсутствия локальной их проекции на корковые структуры. Наконец, из неспецифической системы таламуса начинает выделяться ряд образований, вторично (т. е. через релейные системы) увязанных с различными афферентными путями и, в свою очередь, проецирующихся на весьма ограниченные корковые районы. Как правило, такие ядра таламуса и их корковые представительства располагаются между специфическими мономодальными афферентными системами, т. е. в соответствующих межпроекционных зонах, и именуются ассоциативными системами.

Именно ассоциативным системам больших полушарий и принадлежит наиболее важная роль в организации интегративной функции мозга. Как видно из вышеизложенного, такие ассоциативные таламо-кортикальные системы возникают в эволюции значительно позже специфических систем анализаторов и являются продуктом прогрессивной дифференциации диффузной неспецифической системы таламуса. Но в то же время, сформировавшись, эти ассоциативные структуры в таламусе, и особенно в коре больших полушарий, испытывают наиболее быстрое развитие, достигая значительных размеров у приматов. У человека в ко-

ре больших полушарий они занимают обширные территории лобных и теменных долей.

Насекомоядные. Нижнюю ступень эволюционной лестницы плацентарных млекопитающих занимают насекомоядные, которые, в свою очередь, филогенетически увязаны с сумчатыми. Хотя перекрытие сенсорных проекций в коре не является характерной чертой сумчатых, им свойственно отсутствие преимущественных проекций из сенсорных ядер в ограниченные области коры, с чем мы постоянно встречаемся у высших млекопитающих. И естественно поэтому, что у сумчатых не удается обнаружить ни одного участка коры, который по своим свойствам хотя бы отдаленно напоминал ассоциативную кору хищных или приматов [28].

Увеличение общей площади неокортекса у насекомоядных связано с развитием дорзального и передних ядер зрительного бугра. Вся латеральная поверхность неокортекса занята соматосенсорной, соматомоторной, слуховой и зрительной областями (рис. 2). Хотя имеются незна-

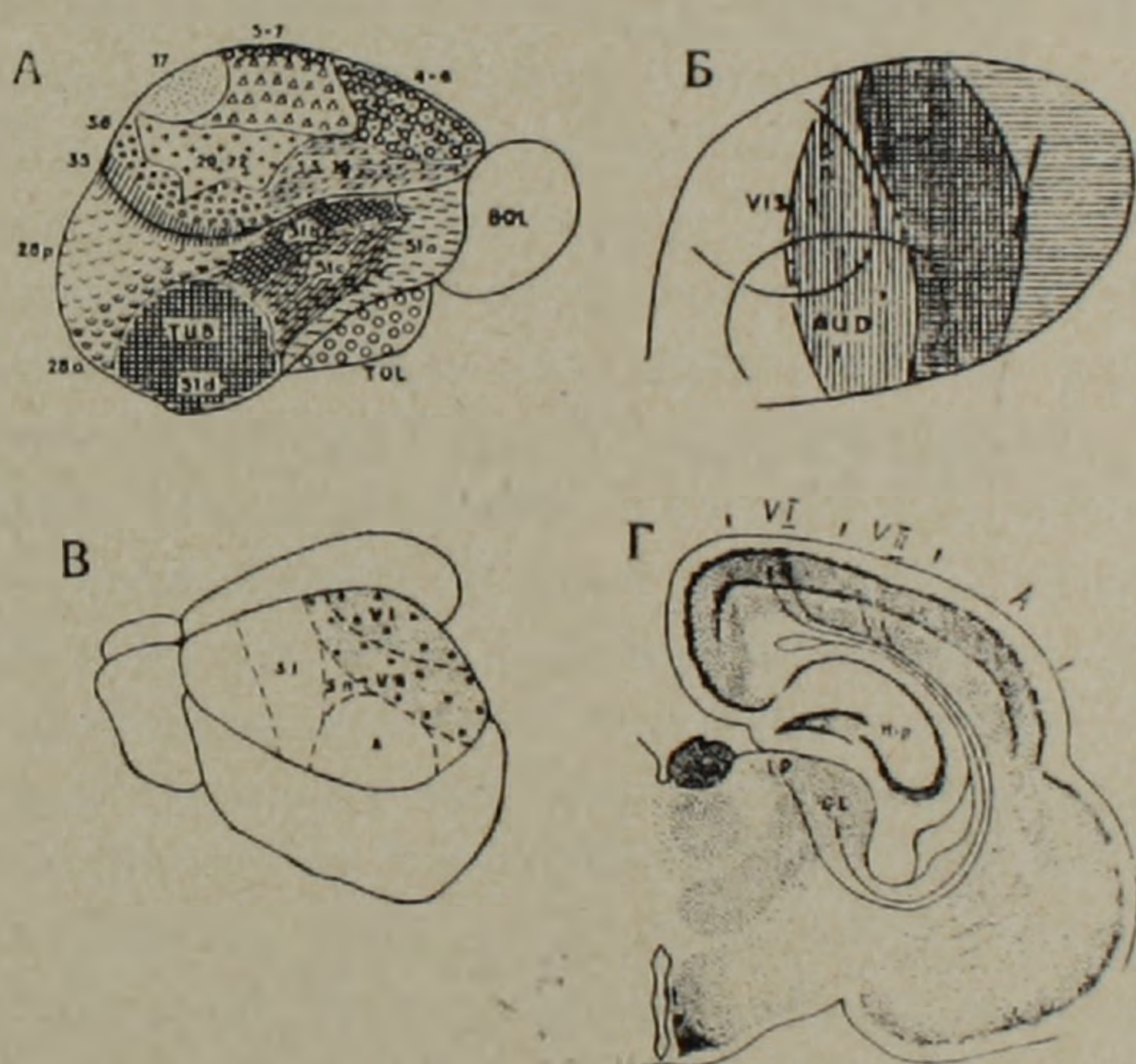


Рис. 2. Морфо-функциональная организация таламо-кортикальных связей у ежей. А—карта цитоархитектонических полей [20]. Б—функциональные корковые области, выявленные по методу вызванных потенциалов [29]. Горизонтальная штриховка—соматомоторная область, вертикальная—соматосенсорная область, vis—зрительная, aud—слуховая. Орбитальная борозда—широкая вертикальная линия на ростральной границе соматосенсорной области. В—таламо-корковые проекции у ежа из задне-латерального ядра (крупные точки) и наружного коленчатого тела (мелкие точки), VI и VII—зрительные поля, А—слуховое, соматосенсорные поля [22]. Г—пути из ядер таламуса к зрительной коре у ежа. Аксоны, выходящие из таламуса, входят во внутреннюю капсулу и проходят через белое вещество, подлежащее под корой. Показано увеличение гранулярных слоев в слуховой и зрительных зонах коры. Между ними находится корковая зона V—II; каждое таламическое волокно посылает одну коллатераль к V—II, а другую—к V—I. Ретроградная дегенерация может возникнуть лишь после удаления обеих зрительных зон.

чительные перекрытия (на территории 5 и 7 полей), общая топография показывает типичный для всех плацентарных тип строения. Наряду с этим нельзя не видеть и существенных отличий в организации проекции, например, соматической системы ежей в сравнении с сумчатыми. Так, вместо соматомоторной «амальгамы» (полного перекрытия) у опоссума, у ежей существует две первичные зоны (С1 и СП, М1 и МП) соматического представительства, причем каудальнее орбитальной борозды располагается сенсорная область с выраженной соматотопией. Вместе с тем у насекомых отмечается нечеткость морфологической дифференциации внутри самой коры и неопределенность функциональной идентификации ее полей. В таламусе отсутствуют четкие границы между сенсорными ядрами, проекции которых на кору перекрываются. Слуховое и зрительное таламические реле еще не полностью дифференцированы и не имеют четкой модальной специфичности [23]. Причем наружное коленчатое тело является дочерним образованием из старого неспецифического таламуса в ответ на окончания в этой структуре волокон оптического тракта. А задне-латеральное ядро является остатком у ежей этого старого района таламуса. А поэтому Даймонд и Холл [22] и предлагают рассматривать коровый поясok вторичного зрительного поля как остаток более примитивного уровня организации (связанный с тектумом через LP), со слабовыраженной слоистостью, с тонкими таламо-петальными волокнами (по Бишопу, тонкие волокна входят в филогенетически более старые мозговые формации), широкими рецептивными полями и неточной ретинотопией. Авторы допускают, что задне-латеральное ядро является прекурсором подушки зрительного бугра, а поясok вторичного зрительного поля коры (лежащий между зрительным и слуховым первичными проекционными полями) является прекурсором ассоциативных корковых формаций.

Наиболее развитым представителем насекомых, и, пожалуй, наиболее изученным объектом среди низших млекопитающих является древесная землеройка тупайя. Сохранив основные черты таламокортикальной организации, свойственные всем насекомоядным, мозг тупайи характеризуется такими особенностями конструкции, которые позволили некоторым авторам даже относить этих животных к низшим приматам, хотя против этого взгляда имеются серьезные возражения [21].

Что касается задне-латерального ядра, то известны проекции переднего двухолмия через LP-pulvinar на вторую корковую зрительную область (V—II), тогда как дорзальное ядро наружного коленчатого тела проецируется на стриарную кору (V—I). Височная область, занимающая обширное пространство коры, является местом основных проекций из pulvinar, которое также посылает коллатерали в V—II и за пределы височной коры. Причем сам pulvinar получает волокна из переднего двухолмия, но его только небольшой участок посылает волокна к V—II (Diamond and Hall, 1965). В функциональном отношении экстрастриарная кора (парието-темпоральная) участвует не столько в процессах зрительного распознавания, сколько в переключении

внимания с одного предмета на другой [26]. Такая общерегуляторная роль височной коры у насекомоядных позволяет проводить параллель с функцией ассоциативной теменно-височной коры высших млекопитающих [22].

Уровни развития ассоциативных систем мозга у грызунов, хищных и приматов. Как уже указывалось выше, в параллельных рядах, которыми шло развитие современных млекопитающих, хотя и сохранился общий план конструкции мозга, но особенно таламо-кортикальные его системы претерпели наиболее существенные морфо-функциональные перестройки. Высокого развития достигают корковые механизмы деятельности анализаторов с ясно выраженной тенденцией возрастания значения как специфических проекций, так и ассоциативных корковых полей со свойствами полианализаторного конвергирования. В динамике морфологических преобразований, происходит обособление зон взаим-

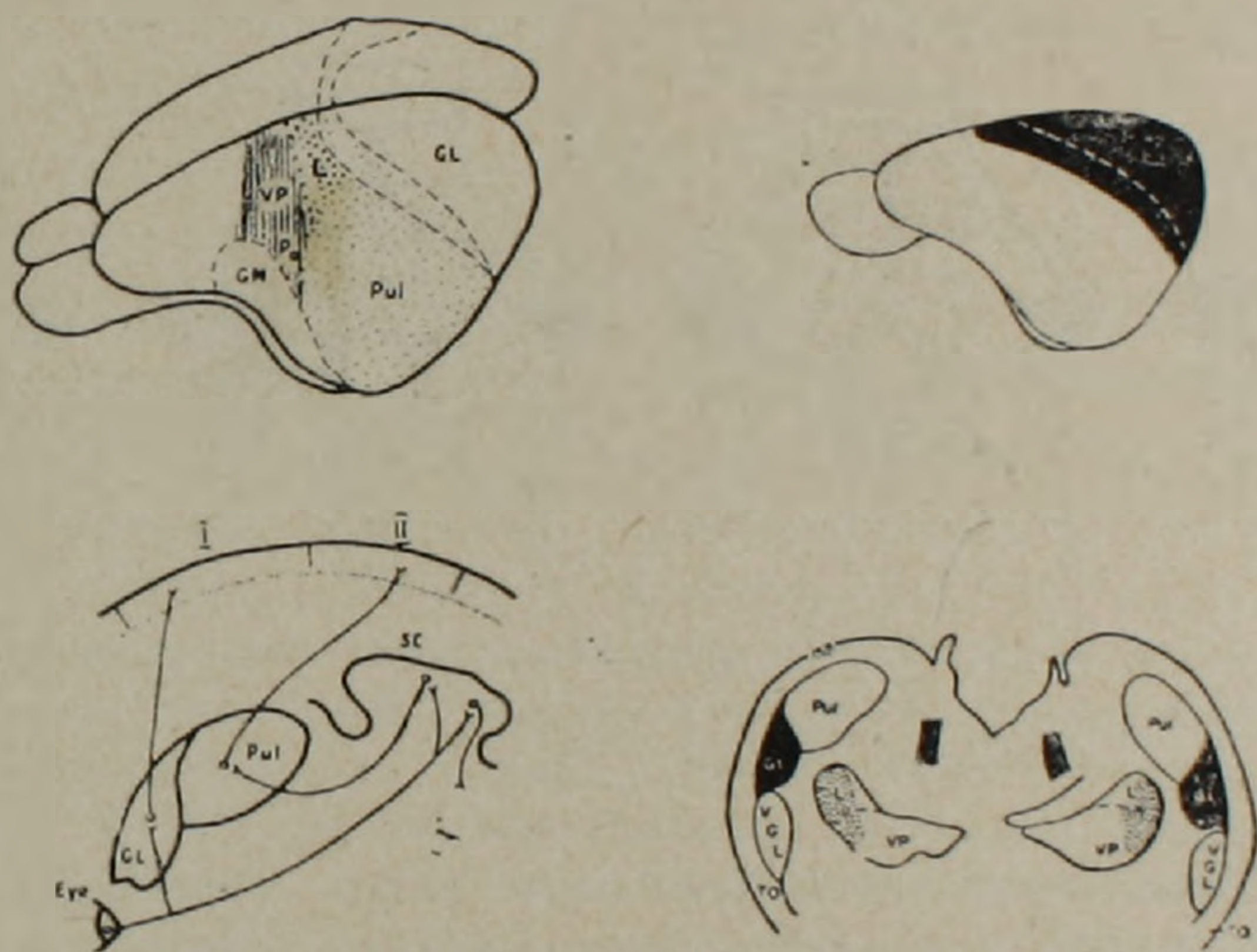


Рис. 3. Морфо-функциональная организация таламо-кортикальных связей у древесной землеройки. А—проекция таламуса на кору [27]. GL—наружное коленчатое тело, проецирующееся на V—I, (рис. 1)—подушка зрительного бугра, проецируется на всю темпоро-париетальную область, включая область V—II, GM—внутреннее коленчатое тело, VP—заднее вентральное ядро, Po—задняя группа ядер, L—латеральное ядро. Б—сверху схема операции (заштриховано), снизу—районы ретроградной дегенерации в таламусе [22]. В—схематическое изображение таламо-кортикальных связей зрительной афферентной системы. I и II—зрительные проекционные поля, SC—переднее двуххолмие. Выделены 1) ретино-геникуло-стриарная и 2) ретино-текто-парастриарная афферентные системы.

ного перекрытия корковых проекций, к которым приурочиваются наиболее сложные формы взаимосвязной деятельности анализаторов.

Опираясь на полученный нами и сотрудниками экспериментальный материал и литературные данные, можно выделить в пределах класса млекопитающих три основных уровня эволюции ассоциативных функций мозга. При этом мы имеем в виду сложившееся в нейроморфологии мнение [15, 30], что степень развития корковых ассоциативных полей является показателем филогенетического статуса вида.

Грызуны характеризуются слабой структурной дифференцировкой коры больших полушарий на проекционные и ассоциативные поля. Имеет место достаточно диффузная проекция афферентных систем на кору, что свидетельствует о слабой специализации таламо-кортикальных взаимоотношений. У крыс выработка интегративного взаимодействия слухового и зрительного анализаторов в модели условного рефлекса на одновременный комплекс с активным угашением компонентов представ-

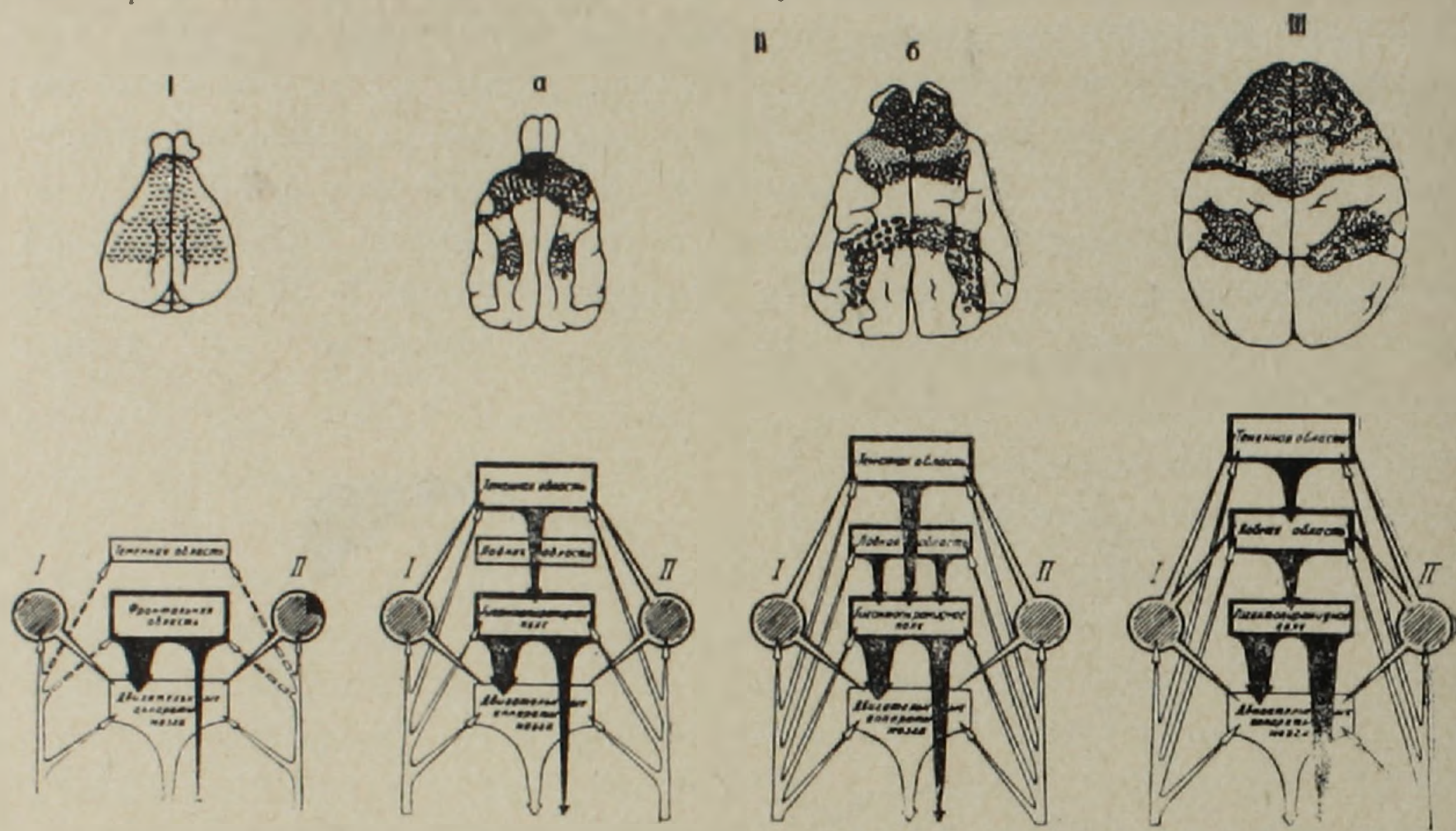


Рис. 4. Уровни эволюционного развития ассоциативных корковых формаций у млекопитающих. А—грызуны (кролик), Б—хищные (кошка и собака), В—приматы (низшая обезьяна). Сверху—схемы структурной дифференциации фронтальных и теменных ассоциативных полей неокортекса. Крупные точки—гигантопирамидные поля, мелкие—прегигантопирамидное поле, кружки—лобные и теменные поля, полукруги—представительство соматической афферентной системы у кролика. I—зрительный, II—слуховой анализаторы. Заштрихованные круги—их корковые проекции. Специфические восходящие афферентные пути (1), пути мультисенсорной конвергенции на стволовые аппараты мозга (2), на гигантопирамидные, теменные и лобные поля (3), транскортикальные связи проекционных зон с теменным и лобным ассоциативными полями (4), пути диффузной проекции анализаторов на кору (5), кортико-фугальные пути к аппаратам ствола (6). Черные стрелки—транскортикальные и кортико-фугальные эфферентные пути из гигантопирамидного поля: 7—экстрапирамидные, 8—пирамидные [5].

ляет собой слишком трудную задачу и сопровождается срывом условно-рефлекторной деятельности [2]. У кроликов, для которых характерно достаточно широкое представительство афферентных систем в коре больших полушарий, намечаются зоны конвергенции во фронтальной и париетальной областях. Однако хирургическое повреждение этих областей не приводит к значительным нарушениям синтеза анализаторов [6].

Таким образом, известная диффузность представительства афферентных систем в аппаратах головного мозга грызунов может коррели-

ровать со сравнительно низким уровнем их аналитико-синтетической деятельности.

На уровне *хищных* мы встречаемся с типом значительно более высокой организации таламо-кортикальных систем. Формирование ядер анализаторов и ассоциативных зон полисенсорной конвергенции привело к качественно новому типу взаимодействия анализаторов, который явился основой для дифференцирования одиночных и комплексных раздражителей внешней среды и объединения их в системы и стереотипы. Именно в новой коре субприматов создаются наиболее благоприятные «организационные» предпосылки для соотношения между собой отдельных сигнальных раздражителей еще до того, как устанавливаются их функциональные связи с висцеральными или двигательными эфферентными системами. Сопоставление наших экспериментальных данных с литературным материалом позволяет заключить, что у хищных достигают высокого развития две основные зоны конвергенции анализаторов—фронтальная и теменная [5].

В таламических структурах дифференцируются соответствующие ассоциативные ядра, увязанные двусторонними путями с корой больших полушарий [7]. Другими словами, у хищных формируются таламо-кортикальные ассоциативные системы. Соответственно, хищные в сравнении с грызунами, как показывают наши эксперименты [1, 3, 4], характеризуются более высоким уровнем интегративной синтетической деятельности мозга. Собаки, в отличие от кошек, быстрее дифференцируют компоненты от комплексного раздражителя, прочнее удерживают эти функциональные отношения, способны к более широкому и разнообразному афферентному синтезу.

Таламо-кортикальная система интеграции претерпевает значительные усложнения на уровне *приматов*. Ассоциативные поля коры (лобные и теменные) у обезьян разрастаются и занимают значительную площадь коры больших полушарий, наряду с уменьшением территорий специфических проекционных зон анализаторов. Основные районы мультисенсорной конвергенции располагаются в лобных и теменных полях [5, 17], которые объединяются в сложную систему поэтапной обработки информации. Сложной перестройке с увеличением удельного веса ассоциативных ядер подвергаются и таламические структуры.

Функциональное значение ассоциативных лобных и теменных зон коры у обезьян не ограничивается лишь участием в сложных процессах формирования афферентного синтеза и программирования поведения (Анохин, 1968), но распространяется и на более элементарные процессы, связанные с регулированием замыкательной функции больших полушарий [13, 17]. Высокий уровень аналитико-синтетической деятельности приматов достаточно хорошо изучен и не требует специальной аргументации.

Таким образом, значительное усложнение всей таламо-кортикальной ассоциативной системы с увеличением и дифференциацией зон корковой полианализаторной конвергенции у приматов явилось основой для

совершенствования механизмов интегративной деятельности анализаторов и формирования сложных форм поведения, связанных со стадным образом жизни.

* * *

Итак, прослеживая развитие ассоциативных систем мозга в параллельных эволюционных рядах млекопитающих, мы видим, каким существенным перестройкам подвергся головной мозг грызунов, хищных и особенно приматов в результате длительной дивергентной эволюции насекомоядных. При этом лишний раз убеждаемся в справедливости сеченовской идеи о том, что расчленение не есть процесс возникновения новых органов и жизненных отправления, а развертывание и обогащение как с форменной, так и с функциональной стороны того, что на предшествующей ступени развития было уже дано, но слитно, не расчлененно.

Ленинградский государственный
университет

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Батуев А. С. Журнал высшей нервной деятельности, 14, 5, 1964.
2. Батуев А. С. Журнал высшей нервной деятельности, 17, 2, 1967.
3. Батуев А. С. Журнал высшей нервной деятельности, 19, 2, 1969.
4. Батуев А. С. Функции двигательного анализатора. ЛГУ, 1970.
5. Батуев А. С. В сб. Структурно-функциональные основы условных рефлексов. Наука, Л., 1970.
6. Батуев А. С., Святогор И. А. В сб. Электрофизиологические исследования центральной нервной системы позвоночных. Наука, Л., 1970.
7. Васильева Л. А. Физиологическая характеристика ассоциативной системы таламуса. Автореф. канд. дисс., Л., 1971.
8. Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. Избр. труды, 3, М.—Л., 1950.
9. Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. М.—Л., 1956.
10. Карамян А. И. В сб. Эволюция функций, посв. 80-летию Л. А. Орбели, Л., 1964.
11. Карамян А. И. Методологические основы эволюционной нейрофизиологии. Л., 1969.
12. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970.
13. Лагутина Н. И., Батуев А. С. В сб. Вопросы физиологии и экспериментальной патологии. Сухуми, 1968.
14. Орбели Л. А. Избранные труды, 1, М.—Л., 1961.
15. Поляков Г. И. Проблемы происхождения рефлекторных механизмов мозга. М., 1964.
16. Сепп Е. К. История развития нервной системы позвоночных, М., 1949.
17. Таиров О. П., Хасабова В. А. В сб. Эволюция функций теменных долей мозга, Л., 1971.
18. Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. М., 1949.
19. Хасабова В. А., Таиров О. П. Журнал высшей нервной деятельности, 24, 6, 1971.

20. *Brodmann K.* Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde Leipzig, 1925.
21. *Campbell C. B. G.* Evolution, 20, 276, 1966.
22. *Diamond J. P., Hall W. C.* Science, 164, 3877, 251, 1969.
23. *Erickson R. P., Jane J. A., Walte R., Diamond J. P. J.* Neurophysiology, 27, 6, 1026—1047, 1964.
24. *Hall W. C., Diamond J. P.* Brain, Behav. Evol. 1, 215, 1968.
25. *Hodos W.* Neurosciences, p. 1, Rockfell. Univ. Press, 1969.
26. *Killarkey H., Diamond J. P.* Science, 171, 3972, 696, 1971.
27. *Killarkey H., Snyder M., Diamond J. P. J.* Compar. & Phys. Psychol. Monogr. 74, 1, p. 2, 1—29, 1971.
28. *Lende R. A.* Science, 141, 3582, 730, 1963.
29. *Lende R. A., Sadler R. M.* Brain Res. 5. 390—405, 1967.
30. *Rose J. E., Woolsey C. N.* EEG & Clin. Neurophysiology. 1, 391, 1949.