

ЭВОЛЮЦИЯ ЛИМБИЧЕСКОГО МОЗГА

А. И. КАРАМЯН, Т. И. СОЛЛЕРТИНСКАЯ

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова
АН СССР, Ленинград

В работе рассмотрены и проанализированы данные о путях формирования гипоталамо-кортикального и гиппокампо-кортикальной систем интеграции в восходящем ряду позвоночных, о чертах тождества и различия в характере регулирующего влияния гипоталамических и гиппокампаальных структур на условнорефлекторную деятельность мозга в филогенезе позвоночных. Показано, что формирование гипоталамо- и гиппокампо-кортикальной систем интеграции в процессе филогенеза позвоночных совершается по общему принципу эволюции: развитию от диффузных неспециализированных форм функциональных связей и форм первичной деятельности до дискретным специализированным. Установлено, что функциональная значимость гипоталамических и гиппокампаальных инферентов в деятельности новой коры различна. Характер регулирующего влияния гипоталамуса и гиппокампа на условнорефлекторную деятельность мозга различен и формируется на разных этапах эволюции.

Այս աշխատանքում շարադրված և վերլուծված են հիպոթալամուս-կեղև և հիպոպոկամպ-կեղև ինտեգրացիոն համակարգերի ձևավորման ուղիները ողնաշարավորների էվոլյուցիոն շարքում, ինչպես նաև ողնաշարավորների ֆիլոգենեզի ընթացքում ուղեղի պայմանական ռեֆլեքսը գործունեության վրա հիպոթալամուսային և հիպոպոկամպային գոյացությունների կարգավորող ազդեցության բնույթում և դրա նմանություններն ու տարբերությունները: Բացահայտված է, որ հիպոթալամուս-կեղև և հիպոպոկամպ-կեղև ինտեգրացիոն համակարգերի ձևավորումը ողնաշարավորների ֆիլոգենեզի ընթացքում կատարվում է զարգացման մեկ ընդհանուր սկզբունքով՝ դիֆուզիոն, ու մասնագիտացված ֆունկցիոնալ կապերից և նյութային պորժոնեության մեթոդը դեղի անջատ, մասնագիտացված մեթոդը: Հաստատված է, որ երբ կեղևի գործունեության համար հիպոթալամուսի և հիպոպոկամպի առերիկ համակարգի գործանական կարեորությունը տարբեր է: Ուղեղի պայմանական ռեֆլեկսը գործունեության համար հիպոթալամուսի և հիպոպոկամպի կարգավորող ազդեցության բնույթը տարբեր է և ձևավորվում է էվոլյուցիոնալ տարբեր շտապներում:

The analysis of the number of facts about ways of formation of hypothalamo-cortical and hippocampo-cortical integrative systems in the ascending row of vertebrates, about identity and differences in the character of regulative influence of hypothalamic and hippocampal structures on

Сокращения: Нур—гипоталамус, Нпр—гиппокамп. АМ—амигдала, VMN—вентромедиальное ядро, ММ—мамиллярное тело,

conditional reflexes activity of brain in vertebrates phylogenesis is given in this work. It was shown, that the formation of hypothalamo- and hippocampo- cortical integrative systems during vertebrates phylogenesis goes by the general evolutionary principle: from diffusal not specialised forms of functional connections and nervous activity to discrete and specialised forms. It was established, that the functional role of the hypothalamic and hippocampal afferents in the neocortex activity is different. The character of regulative influence of hypothalamus and hippocampus on the conditional reflexes activity of brain is different, and forms on different evolutionary stages.

Мозг лимбический—филогенез позвоночных.

Известно, что важнейшими образованиями лимбического мозга являются Нур, НПрр, АМ и лимбическая кора. Согласно классическим исследованиям Мак-Лина [27, 28], на уровне рептилий лимбический мозг является основным интегративным центром, ведущим органом для аналитической и синтетической деятельности мозга. У палео-млекопитающих он составляет основную часть конечного мозга. У высокоорганизованных млекопитающих новая кора, ее ассоциативные области занимают почти всю площадь переднего мозга (рис. 1). О структурной организации лимбического мозга, его сложных системах связей и множественных функциях у млекопитающих имеется большое количество морфологических и пейрофизиологических данных [7, 8, 15, 26—28, 30, 33]. В последние годы наблюдается отчетливая тенденция к изучению роли лимбических структур в организации поведенческой деятельности организма, в процессах обучения и памяти. Основой для этого, с одной стороны, послужили классические работы Гесса, Орбели, Гельгорна [11, 20, 23], с другой—работы последних лет, согласно которым Нур и НПрр образования являются основным депо ряда биологически активных веществ—нейропептидов, играющих важную роль в регуляции многих функций организма и форм нервной деятельности [24, 26, 33]. По старым представлениям, функциональная значимость Нур и НПрр в целом идентична. В 70-е годы в литературе появляются гипотетические схемы выделения различных функциональных систем мозга [18, 19]. Так, Дуглас [19] предлагает различать две основные системы мозга: аналитаторную (неокортекс, специфический таламус, НПрр, АМ) и мотивационную (мозговой ствол, Нур, неспецифический таламус). Однако вопрос о специфической роли каждой из основных лимбических структур мозга в регуляции функций новой коры, об особенностях их регулирующего влияния на ее деятельность у различных представителей позвоночных и по настоящее время остается нерешенным.

Многолетние систематические экспериментальные исследования нашей лаборатории, проводимые с помощью электрофизиологических, нейроморфологических и условнорефлекторных методов, позволили сформулировать следующие общие положения. Во-первых, эволюция интегративной деятельности мозга от бесчерепных до млекопитающих совершается от диффузных неспециализированных форм структурной и функциональной организации к более дискретным специализированным формам нервной деятельности. Во-вторых, в ходе энцефализации и кор-

тикации ЦНС можно выделить определенные этапы развития мозга, его интегративной деятельности.

Представляло интерес с помощью электрофизиологических и условнорефлекторных методов на основных критических этапах эволюции исследовать пути формирования двух основных систем лимбического мозга—гипоталамо-кортикальной и гиппокампо-кортикальной и выявить черты сходства и различий в формировании регулирующего влияния Нур и Нпр на условнорефлекторную деятельность мозга.

Материал и методика. Электрофизиологическая часть экспериментов проведена на животных в условиях острых опытов под смешанным хлоралозо-небуталовым наркозом, ВП регистрировал по общепринятой методике регистрации ВП. Выходное отведение импульсной активности нейронов производили стеклянными микроэлектродами (сопротивлением 2—8 мом), заполненными 2,5 М раствором KCl. Раздражение Нур и Нпр структур осуществляли биополярно, при помощи стальных, электролитически заточенных электродов толщиной 50—100 мкм и сопротивлением 10—20 Ком. Условнорефлекторные опыты на ежах и кошках проведены на модели пищевого поведения в стандартных камерах. На кошках эксперименты проводили в условиях реакций свободного выбора с регистрацией ряда объективных показателей условнорефлекторной деятельности: частоты дыхательных движений и электрических показателей условных реакций перекрученной области поясной коры. Помимо анализа временных параметров и процента осуществления условных реакций использовали показатель дифференцирования (отношение количества исполненных дифференцировок к общему количеству правильных положительных реакций), а также коэффициент взаимного сопряжения стимулов и реакций [4]. Эксперименты на собаках и обезьянах, а также часть опытов на ежах выполнены на модели оборонительного поведения с использованием унифицированной двигательной-оборонительной методики Бехтерева-Протопопова. На обезьянах опыты проведены в приматологическом кресле с регистрацией множественных показателей: двигательных, вегетативных и электрографических условных реакций. По окончании исследований полученные данные подвергали статистической обработке, для достоверности различий использовали параметрические критерии.

1. Эволюция гипоталамо-кортикальной системы интеграции.

Структурная и функциональная эволюция Нур и формирование его восходящих связей к формациям конечного мозга описаны в монографиях и ряде обобщающих статей Карамяна [7—9]. В особенности подробно освещены данные из домлекопитающих и низших млекопитающих. Исходя из этого, в настоящем сообщении основное внимание уделено анализу экспериментальных данных последних лет, полученных на млекопитающих. Для более же полного представления об эволюции гипоталамо-кортикальной системы интеграции представлялось целесообразным кратко привести результаты изучения этой проблемы на амфибиях, рептилиях и грызунах.

Обнаружено, что у амфибий тоника восходящих проекций основных отделов Нур (переднего—А и заднего—Р) к конечному мозгу в целом однотипна. Основной проекционной зоной для восходящей из этих отделов Нур афферентации является гиппокампальная кора. Клеточные реакции в последней при стимуляции Нур, А, и Нур, Р мало различаются по своим паттернам и отношению к ритмическому раздражению. Эти физиологические закономерности коррелируют с параллельно проведен-

ыми в лаборатории морфологическими и гистохимическими [10] исследованиями. На этапе рептилий IIIpp. кора продолжает оставаться основной проекционной зоной для всей восходящей из Нур А и Нур Р афферентации. Однако наблюдается доминирование задне-гипоталамического входа в эту кору. По электрофизиологическим и нейроморфологическим критериям выявляются функциональные связи Нур Р и с общей корой [7, 8]. На модели оборонительного поведения у ящериц обнаружено, что стимуляция и разрушение Нур А и Нур Р сопровождаются разнонаправленными эффектами на врожденные и приобретенные формы лерной деятельности. После разрушения Нур А наблюдается усиление ЭЭГ показателей условных положительных реакций: появление реакции агрессии, ярости. В то время как после разрушения Нур Р отмечалось длительное выпадение условных реакций, появление снаподобного состояния. Таким образом, уже на этапе рептилий имеют место дифференциация восходящих связей Нур А и Нур Р с общей и IIIpp корой, а также разнонаправленный характер влияния на ВНД. Роль Нур Р в регуляции условнорефлекторной деятельности мозга более выражена по сравнению с его передним отделом.

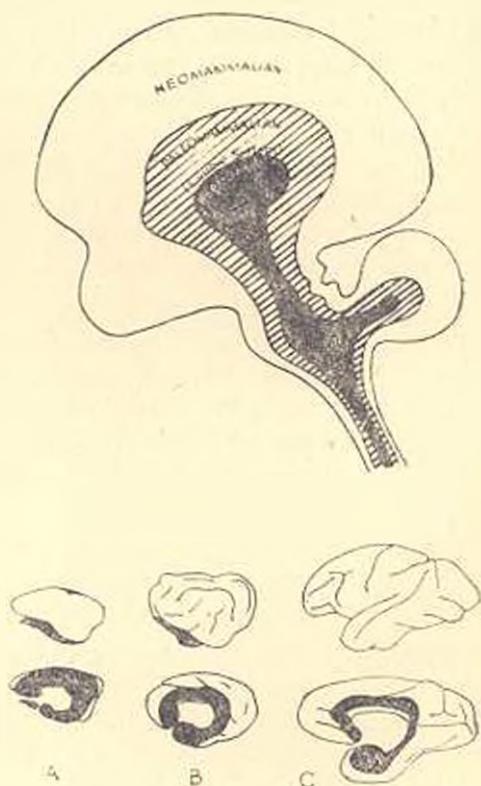
Особое значение мы придавали изучению роли Нур образований в деятельности новой коры у насекомыхных как начальному этапу эволюции млекопитающих. Такого рода данные на насекомоядных в литературе отсутствуют. В работе Дустова установлено, что у насекомоядных (ежей) при стимуляции Нур А и Нур Р фокус максимальной активности ВП и нейрональных ответов локализован в узкой зоне новой коры, ее лимбической области, в которой ВП регистрируется в виде простых негативно-позитивных колебаний с латентным периодом $10 \pm 0,8$ м. Максимальная выраженность ВП и нейрональных реакций обнаруживается в глубоких недифференцированных слоях этой коры. В ростральных отделах мозга ВП и нейроны в ответ на стимуляцию Нур образований не регистрируется. Изучение роли Нур структур в регуляции условных пищедобывательных рефлексов у ежей показало следующее. Стимуляция и разрушение Нур у ежей оказывают в первую очередь значительное влияние на вегетативные (фоновые и условнорефлекторные) показатели: частота дыхательных движений и сердцебиений значительно нарушается [6]. Далее, выявленная у рептилий тенденция к разнонаправленному характеру влияния Нур А и Нур Р на условнорефлекторную деятельность мозга у ежей получила более четкие очертания. Обнаружено, что наибольшие изменения условнорефлекторной деятельности выявляются после разрушения Нур Р. Они заключаются в постепенном (через 4—5 дней после разрушения) ослаблении и длительном выпадении условных реакций. При этом по всем изученным нами критериям условнорефлекторной деятельности страдают оба нервных процесса: возбудительный и тормозной. По сравнению с Нур Р разрушение Нур А оказывает значительное влияние на различные виды внутреннего торможения: дифференцировочное торможение растормаживается, запаздывающие условные реакции нарушаются. Положительные

условные рефлексы изменяются главным образом за счет нарушения переменных параметров: времени выхода и возвращения.

У грызунов определенным эволюционным преобразованием в организации гипоталамо-кортикальной системы является формирование восходящих связей Нур Р к ростральным отделам мозга. При этом обнаружено, что ВП и клеточные реакции в новой коре локализуются в ее поверхностных слоях и имеют относительно длинный латентный период. Методом парного раздражения показано, что в лимбической коре кроликов таламические и гипоталамические входы равноценны, в то время как в ростральных отделах мозга доминируют входы от таламических ядер [17].

Детальный электрофизиологический анализ восходящих проекций к новой коре у хищных (кошках) проведен в исследованиях Баклаваджяна [1, 2]. Установлено, что при раздражении Нур Р в ассоциативных областях фронтальной (перекрестчатая область) и теменной коре кошек регистрируются коротколатентные ВП и нейрональные реакции, идентифицированные как олигосинаптические связи Нур Р. В нашей лаборатории подробное исследование роли различных отделов Нур Р регуляции сложной поведенческой деятельности у кошек проведено А. Е.

Рис. 1. Схема «тройного» лимбического мозга и его эволюция из работ Маклина 1957 г. А—Три базальных типа мозга, которые в процессе эволюции переднего мозга млекопитающих были унаследованы человеком. В—Мозг древних млекопитающих, относящихся к так называемой лимбической системе был унаследован от низших млекопитающих и, как показано, играет важную роль в эмоциональном поведении. С—Кортекс мозга древних млекопитающих (лимбическая система) содержится в большой лимбической доле, окружающей ствол мозга. Черным цветом показаны локализации и относительные размеры лимбической доли мозга кролика, кошки и обезьяны. Окружающий кортекс современных млекопитающих показан белым цветом.



Проценко (1989). Выявлен дифференцированный характер влияния филогенетически различных отделов Нур на процессы ВВД кошки, и показано, что влияние филогенетически молодого вентромедиального ядра (VMN) на процессы ВВД носит более сложный характер. Эффекты

стимуляции VMN на положительные условные реакции выбора в значительной степени зависят от типологических особенностей животных, исходной поведенческой стратегии, филогенетического возраста изученных показателей условных реакций. Сложный характер влияния стимуляции VMN отмечен и на различных видах внутреннего торможения. Однако эффекты на отрицательные условные реакции меньше зависели от типологических особенностей подопытных животных. Так, на фоне раздражения VMN дифференцировочное торможение усиливалось. Эффект был особенно выраженным у животных с преобладанием возбудительного процесса ($P < 0,05$). В отличие от дифференцировочного, угасательное торможение на фоне стимуляции VMN вырабатывалось медленнее. Для полного угашения требовалось на 5—11 неподкреплений больше по сравнению с интактными кошками. Стимуляция (MM) оказывала общетормозное влияние на условнорефлекторную деятельность кошек, усиливала процессы внутреннего торможения (рис. 2). Следует от-

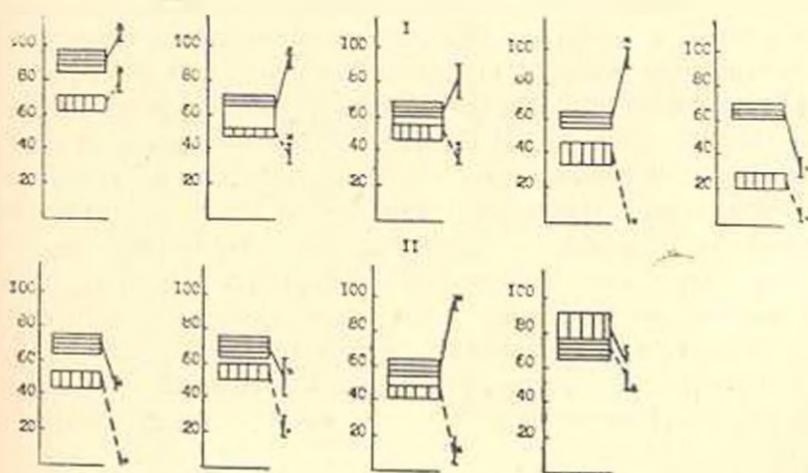


Рис. 2. Сравнительное влияние стимуляции (VMN) и (MM) на количество реакций правильного выбора кормушек А и Б у разных животных I—стимуляция VMN, II—стимуляция MM. Прямоугольник с горизонтальными линиями—средний уровень правильных реакций выбора кормушки А за дни, предшествующие стимуляции. Прямоугольник с вертикальными линиями—то же для кормушки Б. Звездочка—отличие от исходного уровня является достоверным. Вертикальные отрезки—ошибка среднего значения.

метить, что дифференцированный характер влияния двух различных ядер Нур выявлялся преимущественно у эволюционно более молодых форм нервной деятельности. В особенности это правомерно в отношении электрографических показателей условных пищедобывательных реакций. Изменения дыхательного компонента, а также общеповеденческие реакции в целом при стимуляции VMN и MM были однонаправленными.

Наиболее значительные эволюционные преобразования как в формировании гипоталамо-кортикальной системы, так и в характере ее регулирующего влияния обнаруживаются у приматов. В электрофизио-

логических опытах установлено, что у обезьян впервые в эволюции филогенетически молодые ядерные оболочки Нур Р формируют прямую моносинаптическую систему связей с фронтальной ассоциативной корой [9]. Показано, что в отличие от других млекопитающих именно на этом этапе эволюции выявляется обогащение клеточных зон фронтальной ассоциативной коры Нур афферентацией. Систематическими исследованиями Сикетниа [14] в нашей лаборатории показано влияние стимуляции различных ядер Нур на разные показатели условных оборонительных реакций у обезьян. Установлено, что у приматов по сравнению с хищными животными значительно возрастает роль Нур Р в регуляции процессов внутреннего торможения. Наиболее отчетливо это может быть проиллюстрировано на примере запаздывающих условных реакций. Так, предварительная стимуляция Нур значительно усиливала длительность недействительной фазы двигательного компонента условного оборонительного рефлекса практически при всех его интервалах отставления (от 15 до 90 с). Появление двигательного рефлекса в этом случае приближается к моменту нанесения болевого подкрепления, что свидетельствует о значительном усилении первого. По сравнению с кошками у обезьян дифференцированный характер регулирующего влияния различных отделов Нур на процессы ВНД имеет еще более четкие очертания. При этом разнонаправленный характер влияния проявляется не только в условно-рефлекторной деятельности в целом, но и в ее различных показателях, кортикализированных и некортикализированных формах первой деятельности, в частности. Обнаружено, что древние отделы Нур А при их стимуляции оказывают общее днзмогенное влияние облегчающего характера на двигательные и вегетативные показатели ВНД. В то время как филогенетически молодые структуры (дорсомедиальное ядро) проявляют разнонаправленный характер влияния на кортикализированные и

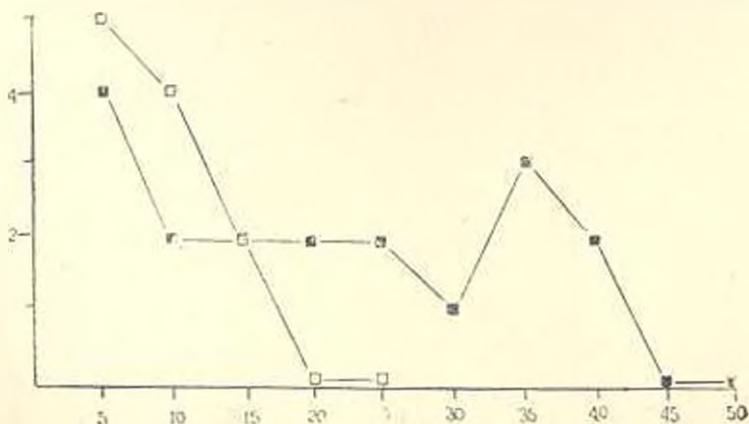


Рис. 3. Изменение показателя величины условного рефлекса, выраженная в (усл. ед.) после стимуляции филогенетически различных ядерных образований гипоталамуса у обезьян: 2—латерального преоптического ядра. II—дорсомедиального гипоталамического ядра. По оси абсцисс—время после окончания стимуляции (мин). По оси ординат—величина условного рефлекса (усл. ед.). Фон—усредненные показатели величины условного рефлекса у обезьян за десять опытных дней без стимуляции.

некортикализованные формы нервной деятельности: тормозящее влияние сложного характера на двигательные-оборонительные условные реакции и облегчающие эффекты на вегетативные (рис. 3). Следует подчеркнуть, что на всех критических этапах эволюции, от амфибий до приматов включительно, влияние Нур, в особенности Нур Р, на условно-рефлекторную деятельность мозга носит адаптационно-трофический, регулирующий характер тонического типа. На уровне приматов как по электрофизиологическим, так и условнорефлекторным показателям, помимо тонического, при раздражении Нур Р ядер выявляется и фазический тип влияния.

Таким образом, изложенные данные свидетельствуют о том, что формирование прямых моносиаптических систем связей филогенетически молодых ядер Нур с фронтальной ассоциативной корой, увеличение клеточных зон в этой коре, воспринимающих Нур афферентацию, возрастание конвергентных свойств Нур с другими центральными афферентами и, наконец, формирование специализированных форм регулирующего влияния являются характерными чертами в эволюции гипоталамо-кортикальной системы интеграции.

11. Эволюция суппокампо-кортикальной системы интеграции.

Несмотря на то, что в настоящее время имеется огромное количество данных, посвященных изучению роли НПрр в различных функциях организма и регуляции поведенческой деятельности, исследования в этом аспекте на млекопитающих единичны. Согласно старым морфологическим данным, у рептилий дорсомедиальная кора — архикортекс — является наиболее развитым, высокодифференцированным отделом коры. Минелли различает в архикортексе рептилий пять слоев, структура которых варьирует у их различных представителей [29]. По мнению Геррика, Норткатта [22, 31], возникновение истинного НПрр с характерными для него клеточными слоями в эволюции происходит у рептилий. На основании топографии, цитоархитектоники и связей Давыдова и Гончарова [5] делят НПрр кору рептилий на 3 области: примордиальный, дорсальный и дорсомедиальный НПрр. Однако, несмотря на эти данные, гомологизация различных отделов НПрр с известными полями СА1 и СА2 НПрр млекопитающих невозможна.

Установлено, что топика восходящих проекций различных отделов НПрр (медиального и дорсального) у рептилий к зонам новой коры в целом однотипна [16]. Однотипны и паттерны нейрональных реакций в этой коре ящериц, регистрируемые при стимуляции двух отделов НПрр, активационные ответы диффузного типа, низкой амплитуды с латентным периодом от 10—15 мс. Методом послойного прохождения через слой общей коры показано, что у рептилий НПрр афференты медиального и дорсального отделов адресуются к средним (300—500 мк) слоям общей коры. Изучение взаимодействия НПрр Нур входов на уровне общей коры рептилий обнаружило тормозящее влияние кондиционирующей стимуляции НПрр на Нур входы в общую кору. Однако оно носит незначи-



тельный (на 20—25%), кратковременный (в пределах 30—50 мс) характер. На модели оборонительного поведения установлено, что в отличие от Нур раздражение различных отделов Нрр у ящериц сопровождается однонаправленными эффектами: сохранением и даже усилением ЭЭГ показателей условных положительных и отрицательных реакций в общей и пириформной коре. После разрушения медиального и дорзального Нрр выявлялось сохранение и некоторое усиление ЭЭГ показателей условных реакций. В целом, полученные данные указывают на то, что на уровне рептилий влияние Нрр на деятельность коры носит неспециализированный характер. Дифференциация восходящих связей его различных отделов отсутствует, Нрр осуществляет неспециализированное активирующее влияние на интегративную деятельность коры. На этапе насекомоядных структурная дифференциация Нрр в целом заканчивается, и в нем впервые в эволюции вычлняются его основные поля: СА1, СА2, СА3 и СА4. Последнее обстоятельство имеет важное принципиальное значение. Между тем вопрос о характере восходящих связей Нрр и его регулирующего влияния на деятельность новой коры на этапе насекомоядных в литературе не изучен. Систематические исследования на ежах в нашей лаборатории проведены Рыжаковым [13]. В электрофизиологических опытах установлено, что по сравнению с ящерицами у ежей различные поля Нрр дифференцированно проецируются к лимбической коре (фокусу своей максимальной активности). ВП в этой области при раздражении поля СА1 и СА3 несколько отличались по своей конфигурации и временным параметрам. Однако дифференциация восходящих связей Нрр у ежей носит ограниченный характер.

На модели оборонительного поведения обнаружено, что в отличие от ящериц у ежей четко выявляются тормозные влияния Нрр на высшие первичные функции, тенденция к регуляции процессов внутреннего торможения. Показано, что, во-первых, поля СА1 и СА3 Нрр несколько дифференцированно влияют на различные показатели условнорефлекторной деятельности. Во-вторых, поле СА1 оказывает более значительное влияние: при воздействии на него нарушаются вегетативные и соматические показатели. Однако последние страдают значительно. При воздействии на поле СА3 эффекты кратковременны и проявляются в основном в отношении двигательных компонентов. После разрушения поля СА1 у ежей наблюдалось достоверное усиление дифференцировочного торможения. Детальное электрофизиологическое изучение особенностей восходящих связей поля СА1 и СА3 дорзального Нрр, проведенное у 2 представителей грызунов, выявило следующее: в отличие от насекомоядных и тем более рептилий, у грызунов топика восходящих проекций полей СА1 и СА3 Нрр к зонам новой коры различна. При стимуляции поля СА1 зона генерации ВП локализована в среднезадних отделах лимбической коры и в париетальной области, при раздражении поля СА3—в передне-средних отделах лимбической коры и в затылочной области. Более того, у грызунов различны клеточные слои зон новой коры, воспринимающие афферентацию от разных полей Нрр.

Так, восходящие связи поля СА1 адресованы преимущественно к средним и поверхностным слоям зон новой коры, поля СА3—к их более глубоким слоям (1000—1800 мк от поверхности) (рис. 4). Нейрональные

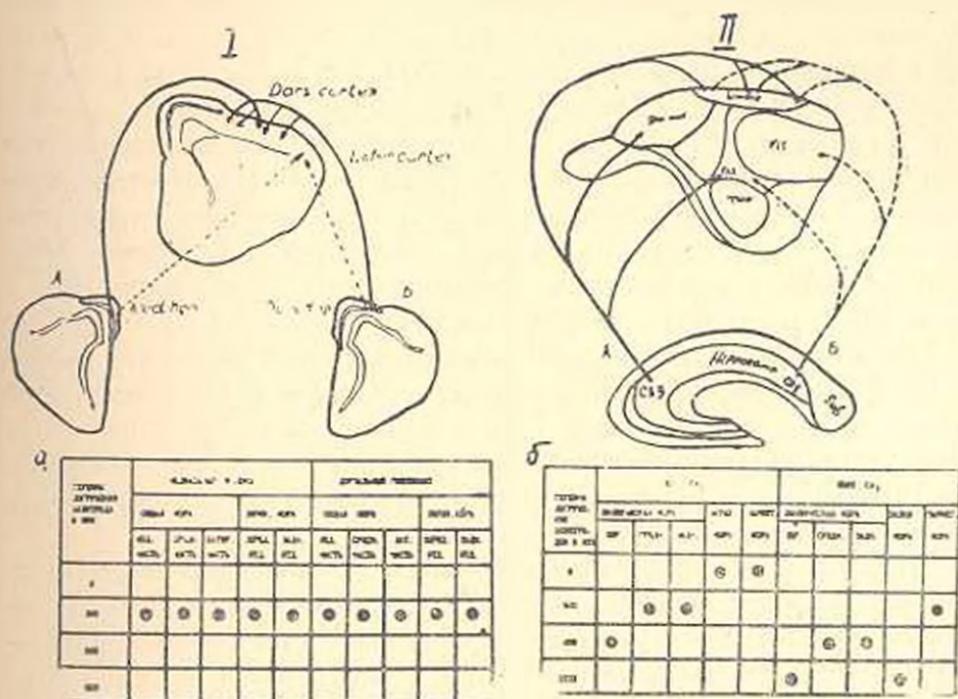


Рис. 4 Схема, иллюстрирующая появление дифференцированных связей различных полей гиппокампа с различными зонами и слоями новой коры в филогенезе позвоночных. I—этап рептилий, II—этап млекопитающих. На схеме: I Восходящие проекции медиального (А) и дорсального (Б) НГр рептилий и полей СА3 (А), СА1 (Б) дорсального гиппокампа млекопитающих а.б. Таблицы, демонстрирующие восходящие связи различных отделов гиппокампа с различными слоями новой коры у рептилий и млекопитающих. Условные обозначения I А Dors cort—дорсальная кора. Latoc. cortex—латеральная кора Med. Hipp—медиальный гиппокамп. Dors Hipp—дорсальный гиппокамп. Limbic—лимбическая кора, Vis—зрительная. Som mot—соматомоторная кора. Pat—паристальная. Temp—височная.

реакции лимбической коры при раздражении полей СА1 и СА3 НГр различаются по своим паттернам. Доминирующим паттерном нейронального ответа при стимуляции поля СА3 является формирование тормозных реакций, при раздражении же поля СА1—пачечного типа ответы или возбуждательные реакции диффузного типа.

В отличие от ящериц, у кроликов взаимодействие Нур и НГр входов в лимбической коре отчетливо, с выраженным тормозящим влиянием кондиционирующего раздражения НГр на Нур вход. Эта же тенденция к преимущественному участию НГр в регуляции процессов внутреннего торможения прослеживается и в условнорефлекторных опытах. Стимуляция НГр приводит к длительному (до 5 мин) торможению электрографических показателей условных оборонительных реакций, усилению дифференцировочного торможения. После же разрушения полей НГр дифференцировочное торможение растормаживается,

угасительное не вырабатывается, несмотря на большое число неподкреплений. Тенденция к формированию специализированного типа влияния, участию в регуляции определенного вида нервной деятельности получила более четкую очерченность у хищных. В работе М. К. Рыжакон на модели оборонительного поведения у хищных (собаки) установлено, что предварительное разрушение НПрр сопровождается значительным изменением в формировании процессов внутреннего торможения, в особенности таких его молодых форм, как дифференцировочное и запаздывательное. Так, после разрушения полей НПрр упроченное дифференцировочное торможение происходит медленнее, чем у интактных животных, сопровождается появлением невротических реакций. Абсолютные дифференцировки после предварительного разрушения НПрр у собак вырабатываются с большим трудом [13].

Таким образом, изложенные данные указывают на то, что дифференциация и специализация систем восходящих связей различных полей НПрр с зонами слоями новой коры и формирование гормонального типа влияния для участия в регуляции специализированных форм и процессов ВНД являются характерными чертами в эволюции гиппокампо-кортикальной системы интеграции.

Приведенные данные, коррелирующие с результатами нейроморфологических исследований [3, 10, 12, 25], позволяют нам высказывать несколько предположений о путях формирования гипоталамо-кортикальной и гиппокампо-кортикальной систем интеграции в процессе эволюции, о чертах тождества (сходства и различия в характере регулирующего влияния этих образований на деятельность новой коры). Анализ полученных данных свидетельствует, во-первых, о том, что формирование гипоталамо- и гиппокампо-кортикальных систем интеграции в процессе филогенеза позвоночных совершается по общему принципу эволюции: развития от диффузных неспециализированных функциональных связей и форм нервной деятельности к дискретным, специализированным. Во-вторых, согласно нейроморфологическим и гистохимическим данным [21, 25, 32], общим для эволюции основных структур лимбического мозга является формирование прямых связей их филогенетически молодых отделов с ассоциативными зонами новой коры. В-третьих, на низших этапах филогенеза формирование новых Нур, некортикальных связей начинается в поверхностных слоях новой коры [4, 16, 17]. По мере же эволюции у более высокоорганизованных млекопитающих происходит обогащение афферентными связями глубоких клеточных слоев [9, 17]. В этих 3 закономерностях—черты тождества и эволюции 2 различных систем интеграции. Однако несмотря на общие закономерности в путях формирования, функциональная значимость Нур и НПрр афферентов в деятельности новой коры различна. Качественно различен и характер их регулирующего влияния на процессы ВНД. Более того, процесс формирования дифференцированного характера влияния Нур и НПрр на новую кору, как показали приведенные выше данные, происходит на различных критических этапах развития мозга. Формирование дифференцированного регулирующего влияния Нур

на новую кору происходит раньше (этап рептилий) и носит выраженный адаптивный характер. Дифференцированное влияние различных полей Нурр на новую кору формируется лишь у пизших млекопитающих (насекомоядные). На этапе рептилий как по электрофизиологическим, так и по условнорефлекторным критериям Нурр оказывает неспециализированное однотипное влияние на деятельность новой коры. Характерной чертой активирующего влияния Нурр является в первую очередь регуляция возбудительных процессов тонического характера. И лишь у более высокоорганизованных млекопитающих (хищников) прогрессивно повышается роль Нурр структур в регуляции тормозных процессов. Как показали наши электрофизиологические данные, на этапе приматов происходит увеличение клеточных слоев во фронтальной ассоциативной коре, воспринимающих Нурр афферентацию, расширение конвергентных свойств Нурр образований и, наконец, появляется физический тип влияния при раздражении Нурр Р, свойственный только этим представителям эволюции. Эти новые функции имеют большое биологическое значение, направленное на большое участие Нурр в процессах анализа и синтеза. Иначе характеризуется Нурр влияние. Так, формирование последнего, если за истинное принимать его преимущественно тормозной эффект на процессы внутреннего торможения, происходит на более поздних стадиях эволюции. У амфибий, согласно данным Геррика [22] и электрофизиологическим данным нашей лаборатории [7, 8], Нурр выполняет функции неспециализированной ассоциативной коры. У рептилий он оказывает в целом неспециализированное активирующее влияние на интегративную деятельность мозга. У насекомоядных его тормозящее влияние на процессы внутреннего торможения сформировано не полностью. Полного развития оно достигает только у приматов. И, наконец, практически на всех критических этапах эволюции воздействие на различные Нурр образования приводит к выраженным вегетативным и эмоциональным нарушениям. Вегетативные изменения при воздействии на Нурр образования менее выражены, особенно у низкоорганизованных позвоночных. Заключение о разнонаправленном характере влияния Нурр и Нурр на деятельность новой коры коррелирует с их различной нейрохимической организацией, различным распределением и содержанием нейрорептидов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аствацатурян Э. Г. Биолог. журн. Армении, 43, 1, 30—34, 1990.
2. Бахляковиджян Ж. Г. В сб.: Центральные механизмы вегетативной нервной системы, 41—51, Ереван, 1969.
3. Белехова М. Г., Кенигсфест И. Б. Нейрофизиол., 15 2, 145—152, 1983.
4. Вязлов Т. П. Журн. эволюц. биохим. и физиол., 20, 4, 431—434, 1984.
5. Гончарова И. В., Давыдова Т. В. Успехи совр. биол., 72, 3(Б) 444—462, 1971.
6. Дустов С. А. Автореф. канд. дисс., Л., 1988.
7. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. 304, 1970.
8. Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. 254, 1976.
9. Карамян А. И. В кн.: Развитие науки, посвящен. акад. Л. А. Орбели, 79—93, Л., 1982.
10. Нелюконова Л. М. Арх. знат. гистол. и эмбриол., 79, 5, 25—31, 1980.
11. Орбели Л. А. Избр. тр., 1, М.—Л., 1961.

12. Пахомова А. С., Аюлян Э. В. *Нейрофизиол.*, 17, 1, 102—107, 1985.
13. Рыжакон М. К. Автореф. канд. дисс., 20, Л., 1987.
14. Сикетик В. А. Тез. докл. Ленингр. город. конф. молодых ученых, 29, Л., 1988.
15. Симонов П. В. *Эмоциональный мозг*, М., 1981.
16. Устоев М. Б. Автореф. канд. дисс., 23, Л., 1986.
17. Фейзуллаев Б. А. Автореф. канд. дисс., 24, Л., 1985.
18. Черкес В. А. *Передний мозг и элементы поведения*, Киев, 1978.
19. Douglas R. *Inhibition and learning*, N. Y. Acad Press, 529, 1972.
20. Getthorn E. *Autonomik imbalance and the Hypothalamus* Minneapolis, 1957.
21. Herzog A. E., van Hoosen G. W. *Brain Res.*, 115, 57—61, 1976.
22. Herrick C. J. *Brain of rats and man, a survey of the origin and biological significance of the cerebral cortex*. In: Chicago, Illinois Univ. Chicago Press, 382, 1930.
23. Hess W. R. *Oxford* 1954, 117.
24. Izgulardo I. *Annals of the New York Academy of Science*, 444, 162, 1985.
25. Klevit F. *Amer. J. Anat.*, 156, 1, 77—82, 1979.
26. Lopes da Silva F. H., Witter M. P., Boafilha P. M., Lohman H. M. *Physiol. Rewlews*, 70, 2, 453—476, 1990.
27. Mac Lean P. D. *Amer. J. Med.*, 25, 611, 1958.
28. Mac Lean P. D. *J. Neurosurg.*, 1, 29, 1954.
29. Minell G. *Arch. Zool. Ital.*, 52, 75—88, 1967, (1968).
30. Nauta W. Y. *Physiol. Rev.*, 40, 4, 296—298, 1960.
31. Northcott R. S. *Biol. Monags. Jll. Press*, 113, 1970.
32. Schwerdfeger W. R. *Amer. J. Anat*, 156, 77—82, 1979.
33. Swanson L. W. *New York, Oxford*, 1—124, 1987.

Биолог. жура. Армения, 10—11, (43) 1990

УДК 611.818.6:611.817.8:815.44.681.142.2

КОМПЬЮТЕРНАЯ РЕКОНСТРУКЦИЯ ОБЪЕМНОГО ИЗОБРАЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ЯДЕР СТВОЛА МОЗГА КОШКИ

В. И. ПОГОСЯН, С. Г. САРКИСЯН, В. В. ФАНАРДЖЯН

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН Армении, Ереван

С помощью ввода в компьютер абсолютных данных контуров красного ядра лицевого нерва и латерального вестибулярного ядра, зарисованных со стереотаксически точных фронтальных планов срезов мозга кошки, проведена реконструкция их изображения. Показано, что объемные изображения отмеченных ядер имеют сложную сетчатую структуру, которая отражает их реальную форму. Проведено обсуждение полученных данных.

Կարմիր, դեմային և ղեկաբեր կորիզների կոնտուրների բացարձակ տվյալներից, որոնք ստացվել են կատվի ուղեղի ստերեոտաքսիկ ճշգրիտ ճակատային կտրվածքներից, կոմպյուտերի մեջ մտցնելով կատարվել է նրանց պատկերների վերակառուցումը: Ցույց է տրված, որ նշված կորիզների ծավալային պատկերները ունեն բարդ ցանցանման կառուցվածք, որոնք արտացոլում են նրանց իրական մեք: Կատարված է ստացված տվյալների բննարկում:

Representation reconstruction of red nucleus, nucleus facialis and nucleus vestibularis lateralis was made by contour absolute data input of the structures mentioned drawn from stereotaxic accurate frontal planes of cat

Сокращения: красное ядро—КЯ; ядра лицевого нерва—ЯЛН; латеральное вестибулярное ядро—ЛВЯ.