

Полученные данные свидетельствуют о том, что в основе различных механизмов реализации деятельности на дискуссе лежит генетическая детерминированность степени экстраверсии и уровня активности. Механизм гомеостатического регулирования уровня активности коры, присущий интровертам с высокой активацией коры, обеспечивает оптимальное ФС зрительной коры, в то время как волевой механизм регуляции у экстравертов с низким уровнем активности коры может привести к временному ухудшению зрительного восприятия, что чревато развитием зрительного дискомфорта и связанного с ним психоэмоционального перенапряжения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аладжалова Н.А., Арнольд О.Р. Психол. журн., 2, 51, 1991.
2. Аминов Н.А. Вопр. психологии, 2, 77, 1974.
3. Баклаваджян О.Г. Вегетативная регуляция электрической активности мозга. 110, Л., 1967.
4. Василевский Н.Н. Современные проблемы экологической физиологии. 17, Л., 1984
5. Гельтишсва Е.А., Селехова Г.И. Гигиена и санитария, 4, 31-34, 1991.
6. Данилова Н.И. Типологические особенности высшей нервной деятельности. 37, М., 1963.
7. Джебраилова Т.Д. Физиология человека, 21, 2, 44, 1995.
8. Доскин В.А., Лаврентьева И.А., Мирошников Н.П., Шарай В.Б. Вопр. психологии, 6, 141, 1973.
9. Загер О. В сб.: Кортикальная регуляция деятельности подкорковых образований головного мозга. 173-189, Тбилиси, 1968.
10. Коичева В., Станчев В., Израил М., Станков П.Л. Химия и здравоохранение. 32, 5, 42-47, 1989.
11. Колесов С.А. Физиология человека, 19, 2, 91, 1993.
12. Малкин В.Б. Военно-мед. журн., 5, 4-7, 1978.
13. Павлова Л.Л., Криво В.М. Физиология человека, 3, 1, 28, 1977.
14. Рождественская В.И. Индивидуальные различия работоспособности. 180, М., 1980.
15. Русалов В.М. Психол. журн., 1, 113-136, 1987.
16. Сороко С.И., Бекшаев С.С. Физиол. журн. СССР, 67, 1765-1773, 1981.
17. Черниловская Ф.М., Калинина Н.И. Гигиена труда в электр. промышленности. 73-79, М., 1988.

Поступила 4.IV.1996

Бюлог. журн. Армении, 3-4 (49), 1996

УДК 612. 821. 6

К ВОПРОСУ ОБ УЧАСТИИ КРАСНОГО ЯДРА В АДАПТИВНОМ ПОВЕДЕНИИ КРЫС

И.Р. МАДАТОВА, Л.Г. КАЗАРЯН, Ж.С. САРКИСЯН, О.А. БОЯХЧЯН, К.П. ГЕВОРКЯН

Институт зоологии ИАН Армении, 375044, Ереван

Показано, что разрушение красного ядра у крыс приводит к нарушению высшей нервной деятельности. Обсуждается характер участия красного ядра в условнорефлекторной деятельности крыс.

Անետների մոտ ուսումնասիրվել են պաշտպանական ռեֆլեքսները և վարքագիծը T-աչև ու միջանցքային լաբիրինթներում: Ցույց է տրված, որ կարմիր կորիզի վնասումը բերում է նախօրոք մշակված ռեֆլեքսների պահի խանգարման: Զննարկվում է կարմիր կորիզի մասնակցության հարցը անետների պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեության մեջ:

Rats behaviour in 6-passage and T-form mazes and avoidance reflexes on acoustic conditioned signals were studied. It has been shown that the red nucleus destruction was accompanied by significant disturbance of the elaborating conditioned reflexes and decrease of acquisition rate for conditioned reactions.

Красное ядро - адаптивное поведение.

Изучение глубинных структур мозга, таких, как хвостатое ядро, бледный шар, скорлупа, безмянная и черная субстанции, установило, что наряду с регуляцией моторных функций, эти образования принимают участие и в высшей интегративной деятельности животных [2,3,11,13]. Эти данные подтверждают представление о том, что стрионаллитарные образования, которые имеют важное значение в ВНЦ низших позвоночных [5,6], не утрачивают своей функции и у животных с хорошо развитой корой головного мозга [2].

Сравнительно мало изучено участие одного из образований наллитарной системы - красного ядра - в интегративной деятельности мозга животных. Учитывая тот факт, что работы, посвященные этому вопросу, весьма противоречивы, мы поставили перед собой задачу изучить участие красного ядра в адаптивном поведении крысы.

Материал и методика. Опыты проводились на 56 белых крысах обоего пола массой 180-250г.

В 1 серии опыты проводились в 6-ходовом лабиринте. Крыса, помещенная в конец 6-го коридора, должна была пройти все шесть коридоров лабиринта для того, чтобы в конце первого коридора получить подкрепление (воду из поилки). Процедура обучения считалась законченной, когда крысы достигли принятого критерия обученности при побежке из шестого коридора.

У одной группы обученных крыс в два этапа разрушались красные ядра, у крыс второй группы одновременно разрушались с обеих сторон зубчатые ядра мозжечка. Красные ядра разрушались поэтапно, поскольку одномоментная электрокоагуляция их приводила к адипте и афагии и многие животные погибали. Разрушение зубчатых ядер производили для того, чтобы сравнить возникающие при этом нарушения выработанного навыка с таковыми при повреждении красных ядер. У животных обеих групп после прохождения послеоперационных нарушений проверялась сохранность выработанного навыка, после чего проводились опыты по его восстановлению.

В следующей серии опытов для изучения способности крысы оценивать длину побежки был использован T-образный лабиринт с двумя перемещаемыми коридорами различной длины и стартовой камерой. Длина одного из перемещаемых коридоров была втрое меньше длины другого. Процедура обучения состояла в том, что крыса, помещенная в стартовую камеру, должна была, выйдя из нее, пройти по коридору и в зависимости от его длины повернуть в правое или левое крыло T-образного лабиринта для получения подкрепления (воды из поилки). Эта серия опытов была проведена на неоперированных крысах.

В другой серии опытов изучался навык чередования у крыс в T-образном лабиринте. Крысы обучались, выйдя из стартовой камеры и пройдя по коридору, поворачивать в правое крыло T-образного лабиринта для получения подкрепления. В следующей пробе для получения подкрепления крысе необходимо было повернуть влево. Животному предоставлялась возможность исправить ошибку. В этой серии опытов животные были разделены на 2 группы. Первую группу составляли крысы, которые вначале обучались чередованию, а затем после достижения принятого критерия обученности у них разрушались красные ядра. Вторую группу составляли крысы, у которых вначале одномоментно двусторонне разрушались красные ядра, а затем проводилась выработка навыка чередования.

В отличие от предыдущих серий экспериментов, которые были основаны на пищевом подкреплении, в последней серии опытов было изучено влияние повреждения красного ядра на выработку и сохранность условного рефлекса, основанного на запятой мотивации. Для изучения электрооборонительного рефлекса использовалась следующая методика. В экспериментальной камере с электродным полом при действии условного раздражителя (звонок) животное должно было прыгнуть на педаль, избегая тем самым действия электрического тока. Крыса помещалась в стартовую камеру с электродным полом, отделенную от основной камеры прозрачной дверцей. В момент подачи условного сигнала дверца открывалась и если в течение 20 с

крысы не покидали стартовую камеру, то получали удар током. Животные этой серии опытов были подразделены на две группы. Первую группу составляли крысы, у которых вначале было одностороннее разрушение красного ядра, а затем выработал условный рефлекс, после чего было разрушено красное ядро на противоположной стороне, и проведены опыты по восстановлению парусиного условного рефлекса. Вторую группу составляли шпаклятые (неоципрированные) крысы, у которых был выработан условный электрооборонительный рефлекс.

Все животные, использовавшиеся в опытах, в которых в качестве подкрепления служила вода, содержались на специальном режиме. Эти животные получали воду только во время опыта. Опыты проводились через день. Все экспериментальной камеры крысы получали только сухую пищу. Разрушение красных и зубчатых ядер производилось электрохимически по стереотаксическим координатам атласа Де Гроота [16] постоянным током 2 мА в течение 30с.

По завершении экспериментов животные забивались, мозг извлекался для морфологического исследования.

Результаты и обсуждение. Как показали опыты, разрушение красного ядра крысы переносили тяжело. Возникла адинсия и афагия. Наблюдались наклон головы и туловища в сторону, противоположную стороне повреждения, круговые вращения. К 7-10 дню после операции эти явления проходили, иногда сохранялся наклон головы, животные свободно принимали пищу и пили.

У предварительно обученных в лабиринте крыс одностороннее разрушение красного ядра приводило к тому, что они медленнее, чем до операции, осуществляли побегку к пошке, подолгу сидели на старте. Время побегки крыс до повреждения красного ядра было равно $26 \pm 11,2$ с, а после операции оно достигало $55 \pm 5,3$ с ($p < 0,05$). До операции для достижения критерия животным необходимо было $5,9 \pm 0,6$ проб, а после разрушения красного ядра они достигали критерия после $29 \pm 8,5$ проб ($p < 0,02$). Разрушение красного ядра на противоположной стороне приводило к увеличению времени побегки до $81 \pm 5,2$ с ($p < 0,02$) и количества проб, необходимых для достижения критерия, до 60 ± 18 ($p < 0,05$).

Поведение крыс в лабиринте обуславливается визуальными раздражителями, признаками пространственного расположения лабиринта, сигналами кинестетической обратной связи [7]. При разрушении красного ядра, возможно, уменьшается поток необходимой для правильного выполнения движения сенсорной информации, поступающей в красное ядро через мозжечок.

С другой стороны, в литературе имеются данные об участии мозжечка в регуляции произвольных движений [8]. Поэтому возникал вопрос: связаны ли наблюдаемые нами нарушения с дисфункцией красного ядра или с отсутствием мозжечковых влияний на это ядро? Для решения этой задачи у специальной группы крыс, предварительно обученных в многоходовом лабиринте, одновременно двусторонне разрушались зубчатые ядра мозжечка.

Оказалось, что после разрушения зубчатых ядер мозжечка крысы медленнее, чем до операции, совершали побегку и достигали принятого критерия обученности. Так, если до операции скорость побегки обученных крыс была равна $12 \pm 2,8$ с, то после операции она достигала $10,3 \pm 20,0$ с ($p < 0,001$), а количество проб, необходимых для достижения критерия, увеличивалось с $8 \pm 1,4$ до $37 \pm 7,9$ ($p < 0,001$).

Опыты, проведенные в Т-образном лабиринте с меняющимися коридорами различной длины, показали, что длина коридора существенно не влияет на выбор направления побегки, так как у интактных крыс нам не удалось достичь принятого критерия обученности в течение 2,5 месяцев.

В другой серии опытов в Т-образном лабиринте было изучено влияние разрушения красного ядра на навык чередования. Оказалось, что у предварительно обученных крыс повреждение красного ядра приводит к нарушению выработанного ранее навыка. На старте крысы сидели долго и побегку начинали не сразу, как интактные животные. Процент ошибок в первые дни постановки опытов был равен 52 %, тогда как до операции эти животные ошибались в 5% случаев. В дальнейшем, однако, прослеживалась тенденция к уменьшению числа ошибок (42% к 7 дню постановки опытов после операции).

Сравнивалась также скорость обучения навыку чередования у интактных и оперированных крыс. Было установлено, что крысы с предварительно двусторонне разрушенными красными ядрами не способны достичь критерия обученности даже в срок, вдвое больший, чем интактные. Если интактные животные достигали критерия обученности после 122 проб, то оперированные крысы не достигали его даже после 220 проб.

Изучение электрооборонительного рефлекса показало, что крысы с предварительно односторонне разрушенным красным ядром медленнее (29 проб), чем контрольные (15 проб), обучались условнорефлекторной реакции избегания и совершали эту реакцию с большим латентным периодом (оперированные-3с, контрольные-1,6с). После этого у крыс разрушалось красное ядро на противоположной стороне. При этом условный рефлекс на звонок выпадал и восстанавливался после тренировки, длительность которой превосходила срок первоначального обучения. Так, для восстановления условного рефлекса оперированным крысам требовалось 7 проб, тогда как до второй операции крысы обучались после 29 проб, а латентный период условной реакции возрастал с 3 до 4,4с.

Данные, полученные при изучении красного ядра методом условных рефлексов, противоречивы. Различна и интерпретация полученных результатов. Если одни авторы объясняют полученные факты исходя из представления о красном ядре как о важном центре "центрэнцефалической системы", то, по мнению других, красное ядро "играет функциональную роль в инициации произвольных движений" [10,17].

Касаясь причин получения столь противоречивых данных о характере участия красного ядра в поведенческих реакциях, Томпсон и Майере [20], исследовавшие участие последнего в процессах зрительного различения, указывают, наряду с различиями в использованных методиках, на неодинаковый эволюционный уровень развития подопытных животных (крыса-кошка-обезьяна).

В исследованиях на кошках нами было показано [1], что разрушение красного ядра приводит к кратковременным нарушениям высшей нервной деятельности и длительному нарушению двигательного компонента условного рефлекса. При этом оказалось, что нарушение в условнорефлекторном поведении кошек при разрушении красного ядра обнаруживается именно в ситуации неопределенности выбора, тогда как в сравнительно детерминированных условиях такая операция мало влияет на их условнорефлекторное поведение. Поэтому в опытах на крысах нами был использован многоходовой лабиринт, в котором для получения подкрепления от крысы требуется постоянный выбор, смена направления поворотов, т. е. смена стратегии поведения [7].

Операцию разрушения красного ядра крысы переносили намного тяжелее кошек. После разрушения красного ядра крысы не утрачивали приобретенного навыка, хотя выполнение его отличалось от дооперационного: замедлялась скорость побежки и увеличивалось число проб, необходимых для достижения критерия, т. е. замедлялась скорость обучения. Многократные движения назад и вперед, совершаемые оперированными животными в лабиринте, приводили к увеличению времени побежки.

Помимо этого, разрушение красного ядра, как известно, приводит к замедлению движений вследствие угнетения руброспинальных нисходящих облегчающих влияний на флексорные мотонейроны [4,17]. Эти причины могут обуславливать наблюдаемое в наших опытах замедление скорости побежки.

Известно, что красное ядро имеет двусторонние связи с мозжечком, который принимает участие в регуляции произвольных движений. Надо было решить вопрос, связаны ли наблюдаемые нами нарушения с дисфункцией самого красного ядра или они обусловлены отсутствием мозжечковых влияний на это ядро. Промежуточный отдел мозжечка участвует в регуляции произвольных движений, а латеральные отделы его принимают участие в программировании общей схемы движений [8]. Источником эфферентов латерального отдела

мозжечка является зубчатое ядро. Исходя из вышеприведенных данных, представлялось целесообразным изучить влияние разрушения этих мозжечковых ядер на поведение крыс в многоходовом лабиринте и сравнить эти данные с результатами изучения красного ядра в тех же методических условиях. Опыты показали, что при разрушении зубчатых ядер, так же как и при разрушении красных ядер, замедляются скорость побежки и скорость обучения. Однако степень выраженности этих нарушений различна: так, при разрушении красного ядра степень нарушения скорости обучения больше таковой побежки, а скорость обучения нарушена относительно меньше.

В отличие от операции разрушения красных ядер, электрокоагуляция зубчатых ядер крысами переносилась легко, и к 3-4 дню после операции они не отличались от оперированных. В наших опытах при разрушении зубчатых ядер мозжечка были частично повреждены и промежуточные ядра, что и обуславливало такое значительное нарушение скорости движений у крыс с разрушенными зубчатыми ядрами. Результаты наших наблюдений позволили заключить, что нарушения в поведении крыс с поврежденными красными ядрами не обусловлены исключением мозжечковых влияний, а связаны с дисфункцией самого красного ядра. В пользу такого допущения говорят как различия в поведении обученных крыс в многоходовом лабиринте после разрушения зубчатого и красного ядер, так и значительные различия в общем поведении крыс после электрокоагуляции этих ядер.

Какие причины могли обусловить замедление скорости обучения у крыс в лабиринте после повреждения красных ядер? Если допустить, что при обучении крыс в лабиринте у них формируется определенный паттерн движений, то он, возможно, содержит в себе оценку длины пути побежки, т.к. для перехода в каждый последующий коридор лабиринта крыса должна пробежать определенное расстояние. Для проверки этого допущения у крыс в Т-образном лабиринте изучалась способность в зависимости от длины коридора определять местоположение подкрепления (правое или левое крыло лабиринта). Как показали наши наблюдения, длина коридора не имеет существенного значения для выбора направления побежки, и у интактных крыс не удалось достичь принятого критерия в течение 2,5 месяцев, значит, этот параметр не является существенным для обучения крыс в многоходовом лабиринте. Другой причиной нарушений в обучении, наблюдаемых у крыс в многоходовом лабиринте при разрушении красного ядра, могло быть нарушение последовательных поворотов влево и вправо, т.е., по сути, способности чередования. При изучении способности крыс с разрушенными красными ядрами выполнять чередование побегов последовательно в правое и левое крыло Т-образного лабиринта для получения водного подкрепления были обнаружены нарушения. Это наблюдение позволило предположить, что именно нарушение такого механизма чередования может быть одной из причин замедления скорости обучения в лабиринте крыс с поврежденными красными ядрами.

В серии опытов, основанных на защитной мотивации, было также обнаружено нарушение условного рефлекса у крыс с разрушенными красными ядрами. Оказалось, что у односторонне предварительно оперированных крыс, по сравнению с контрольной группой животных, процесс обучения условному рефлексу идет вдвое медленнее и вдвое медленнее совершается эта условнорефлекторная реакция. Когда после выработки рефлекса у крыс разрушалось красное ядро на противоположной стороне, условный рефлекс на звонок выпадал и восстанавливался после определенной тренировки. Для восстановления условного рефлекса на звонок требовалось большее количество проб, чем для обучения крыс контрольной группы. Восстановленный рефлекс осуществлялся с латентным периодом 4,4с, тогда как латентный период реакции на безусловный раздражитель (удар током) у этих животных увеличивался незначительно. Этот последний факт может указывать на то, что увеличение латентного периода условной реакции у оперированных крыс связано не только с двигательными нарушениями после повреждения красного ядра. Если бы увеличение латентного периода у

оперированных крыс было лишь следствием замедленности движений, которая возникает после разрушения красного ядра, тогда латентные периоды реакции на условный и безусловный раздражители не должны были отличаться. Можно, следовательно, согласиться с мнением Смита, согласно которому повреждение красного ядра влияет на побужку, которая представляет собой приобретенную форму поведения в ответ на условный стимул, т. е. нарушается условная связь [19].

Обобщая полученные данные, можно сказать, что повреждение красного ядра у крыс, как и у кошек, приводит как к нарушению двигательного компонента условного рефлекса, так и к нарушению высшей первой деятельности. У кошек [1] наиболее отчетливо прослеживается участие красного ядра в осуществлении двигательного компонента условного рефлекса, точного локального движения, что, очевидно, является отражением большей специализации красного ядра этих животных для управления движением дистальной мускулатурой [9]. У крыс же более выражены нарушения высшей нервной деятельности. В самом деле, предварительное разрушение красных ядер значительно нарушает способность крыс к обучению в многоходовом и в Т-образном лабиринтах, тогда как у кошек [1] эта операция мало влияет на обучение. Условный рефлекс, выпавший после разрушения красного ядра у предварительно обученных животных, восстанавливается у крыс медленнее, чем у кошек, при сравнении с дооперационным уровнем [1].

Шановалов [15], изучая супраспинальные моторные системы мозга, указывал на то, что анализ их "нельзя без учета конкретных особенностей структурной и функциональной организации, отличающей каждый вид позвоночных". В процессе филогенеза, как известно [17], изменяется как клеточный состав, так и характер связей красного ядра с различными образованиями мозга. Отражением этой эволюции функций является, очевидно, и характер участия красного ядра в условнорефлекторной деятельности крыс и кошек. В связи с перемещением уровня интеграции и специализации функций у кошек характер участия красного ядра в условнорефлекторной деятельности иной, чем у крыс.

Красное ядро имеет морфологические и функциональные связи с корой больших полушарий, со структурами стриопаллидарной системы. Показано, что разрушение лобных долей, стриопаллидарной системы приводит к нарушению механизма извлечения из памяти и сличения информации с таковой, поступающей извне. Можно предположить, что деструкция красного ядра, повреждая связь с другими образованиями мозга, может приводить к временной дезорганизации в системе, обеспечивающей функцию памяти и, следовательно, согласиться с допущением [18], что разрушение красного ядра приводит к нарушению памяти косвенным путем, нарушая функцию структур переднего мозга.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гамбарян Л.С., Мадатова И.Р., Гарибян А.А., Коваль И.Н., Саркисов Г.Т. Журн. высш. нервн. деят., 29, 4, 1979.
2. Гарибян А.А. Роль глубоких структур мозга в механизмах целенаправленного поведения, М., 1984.
3. Геворкян К.Н., Казарян Г.М., Гарибян А.А., Саркисян Ж.С., Папоян А.С. Биолог. журн. Армении, 36, 1, 1984.
4. Иоффе М.Е. Кортико-спинальные механизмы инструментальных двигательных реакций, М., 1975.
5. Карамян А.И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970.
6. Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976.
7. Коваль И.Н., Саркисов Г.Т. Биолог. журн. Армении, 31, 2, 1978.
8. Козловская И.Б. Афферентный контроль произвольных движений. Л., 1976.
9. Костюк П.Г. Структура и функция нисходящих систем спинного мозга. Л., 1973.
10. Мадатова И. Р., Казарян Л.Г., Гамбарян Л.С. Красное ядро и поведение. Ереван, 1984.

11. Саркисян Ж.С., Гамбарян Л.С. Паллидум. Ереван, 1984.
12. Суворов Н.Ф. Стриарная система и поведение., Л., 1980.
13. Ходжаянц И.Ю. Биолог. журн. Армении, 36, 8, 1984.
14. Черкес В.А. Передний мозг и элементы поведения. Киев, 1978.
15. Шаповалов А.И. Нейроны и синапсы супраспинальных моторных систем. Л., 1975.
16. De Groot J. The Rat Forebrain in Stereotaxic Coordinates. Amsterdam, 1959.
17. Massion J. Physiol. Rev., 56, 3, 1967.
18. Mc New J.J. J. Comp. Neurol., 65, 2, 1968.
19. Smith A.M. Phys. and Behav., 5, 1970.
20. Thompson R., Myers R.S. J. Comp. and Physiol. Psychol., 74, 3, 1971.

Поступила 20.X.1995

Биолог. журн. Армении, 3-4 (49), 1996

УДК 612.821

СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КОРЫ ЛЕВОГО ПОЛУШАРИЯ ПРИ ОПЕРАТОРСКОЙ РАБОТЕ НА ДИСПЛЕЕ

А.Р. АГАБАВЯН, В.Г. ГРИГОРЯН, А.Н. АРАКЕЛЯН

*Ереванский государственный университет, кафедра физиологии
человека и животных, 375049*

Показана зависимость стратегии перестройки корковой интегративной системы от генотипических особенностей ЦНС при операторской работе на дисплее. Сделан вывод о наличии различных механизмов обеспечения интегративной деятельности коры, связанных с заданным уровнем активности коры и личностными свойствами индивида.

Ցույց է տրված, որ նորույթի ուսուցման պայմաններում համակարգչի վրա կատարվող օպերատորական աշխատանքի ընթացքում կեղևային ինտեգրատիվ համակարգի վերակառուցումը կախված է ԿՆՇ-ի գենոտիպիկ յուրահատկություններից: Եզրակացվել է, որ կեղևի ինտեգրատիվ գործունեության ապահովման տարբեր մեխանիզմների առկայությունը կապված է մարդու անչնական հատկությունների և կեղևային ակտիվության սկզբնական մակարդակի հետ:

The reconstruction of integrative system of cortex depending on the individual genotypical peculiarities of CNS (central nervous system) during the operator work on computer was shown. The existence of different mechanisms of insuring the integrative function of cortex, associated with the individual features and the initial level of the cortex activity was revealed.

Центральная нервная система - кора левого полушария - корковая интеграция

Целью нашего исследования являлся системный анализ корковой интеграции при моделировании монотонной операторской деятельности на дисплее с учетом индивидуального уровня активности коры больших полушарий, степени экстремизированности и эффективности деятельности в условиях новизны и обучения.

Важными факторами, предопределяющими особенности интегративной перестройки, являются личностные свойства, генетически детерминированный уровень общей возбудимости ЦНС [1,4,6,9], а также исходный уровень корковой активации [3,12,13]. Оценка динамических изменений уровня активности в различных областях коры может быть осуществлена изучением вызванной активности, которая, согласно теории информационного