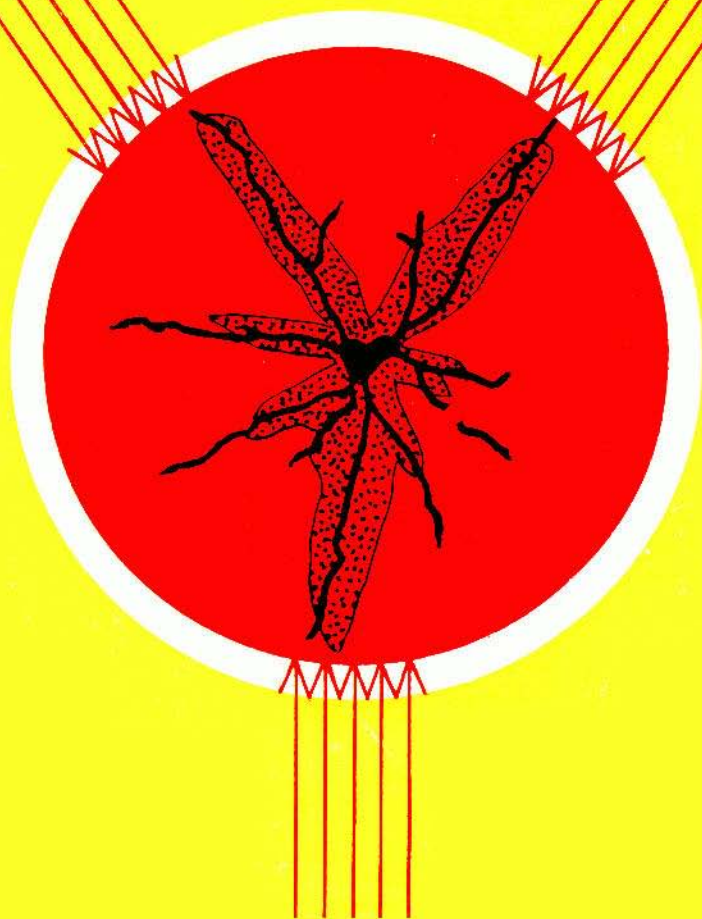


**Роль  
сенсорного  
притока  
в созревании  
функций  
мозга**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ  
И НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

# Роль сенсорного притока в созревании функций МОЗГА

Ответственные редакторы

доктор биологических наук Е. В. МАКСИМОВА  
доктор биологических наук К. В. ШУЛЕЙКИНА



МОСКВА  
«НАУКА»  
1987

**Роль сенсорного притока в созревании функций мозга.** М., Наука, 1987.

В монографии представлены материалы Международного симпозиума, проходившего в Советском Союзе в 1984 г. Приведены результаты оригинальных исследований, посвященных одной из наиболее актуальных проблем науки о мозге — роли афферентации в формировании структурной и функциональной организации центральной нервной системы. Большое внимание уделено анализу роли сенсорных процессов в становлении механизмов межцентрального взаимодействия и в формировании поведенческих реакций животных.

Для специалистов в области нейрофизиологии, морфологии, нейрхимии, а также нейробиологов широкого профиля.

Рецензенты:

доктор биологических наук И. А. ШЕВЕЛЕВ,  
доктор биологических наук Г. А. БУЗНИКОВ

# СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . . . . .	3
-----------------------	---

## Раздел I

### ЦИТОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ НЕЙРОНОВ

<i>Бизольд Д.</i> Закономерности ранних этапов развития мозга . . . . .	5
<i>Брюккнер Г., Мюллер Л., Бизольд Д.</i> Цитохимическое исследование гликановых компонентов коры головного мозга крыс в процессе начальной дифференцировки в пренатальном периоде . . . . .	11
<i>Резников К. Ю., Назаревская Г. Д., Дерябин В. Е.</i> Мозаичность и радиальная упорядоченность нейроногенеза как эмбриональная основа формирования функциональных модулей неокортекса и гиппокампа . . . . .	16
<i>Мысливечек Я., Хассманова Е., Новакова В.</i> Возрастные изменения содержания рибонуклеиновой кислоты в корковых нейронах — влияние ранней стимуляции . . . . .	21
<i>Угрюмов М. В., Мицкевич М. С.</i> Формирование серотонинергической системы гипоталамуса у крыс в онтогенезе . . . . .	26
<i>Раевский В. В.</i> Формирование серотонинергической и ГАМК-ергической медиаторных систем в раннем онтогенезе кошки . . . . .	30
<i>Шлибс Р., Аурих М., Рот Т., Бигль В.</i> Роль адекватных зрительных стимулов в развитии некоторых нейротрансмиттерных рецепторов зрительной системы мозга крыс . . . . .	34

## Раздел II

### ВЛИЯНИЕ АФФЕРЕНТНОГО ПРИТОКА НА СТРУКТУРУ НЕРВНОЙ КЛЕТКИ

<i>Гладкович Н. Г., Луцкекина Е. А., Шулейкина К. В., Леонтович Т. А.</i> Структурные корреляты нарушения и восстановления функции сосания у котенка после оральной депривации . . . . .	38
<i>Винкельман Э., Хамори Дж., Вернер Л., Брауер К.</i> Развитие наружно-го коленчатого тела у мышей с синдромом микрофтальма . . . . .	43
<i>Покорны Я., Троян С.</i> Развитие рецептивного поля пирамидных клеток гиппокампа у крысы в условиях длительной гипоксии . . . . .	46
<i>Бабминдра В. П., Толченова Г. А., Коротун С. Ю.</i> Структура межнейронных контактов в домедиаторный и медиаторный периоды развития . . . . .	48
<i>Александрова М. А.</i> Возникновение афферентных связей при развитии эмбриональной ткани, трансплантированной в мозг взрослых млекопитающих . . . . .	52

Раздел III

**ВЛИЯНИЕ АФФЕРЕНТНОГО ПРИТОКА  
НА ФУНКЦИЮ НЕРВНОЙ КЛЕТКИ**

<i>Богданов О. В.</i> Восходящая афферентация как ведущий фактор морфофункционального созревания мозга . . . . .	55
<i>Бурсиан А. В.</i> Аутогенная моторная активность и рефлекторный контроль в раннем онтогенезе крыс . . . . .	59
<i>Воронин Л. Л., Кожедуб Р. Г.</i> Эффекты последействия ритмической стимуляции в активности нейронов сенсомоторной коры кроликов разного возраста . . . . .	63
<i>Тагиев Ш. К., Джангиров П. Л., Мамедов Х. Б.</i> Влияние пережатия пуповины на биоэлектрическую активность мозга плодов кролика . . . . .	68
<i>Гросс Дж., Жукова Т., Сорокина Л., Моллер Р.</i> Влияние острой пренатальной ишемии на развитие коры головного мозга крыс . . . . .	72
<i>Троян С., Моурек И., Мареш Я., Троянова М.</i> Длительные изменения внутренней среды и развитие корковых потенциалов: I. Воздействии кратковременной гипобарической гипоксии . . . . .	75
<i>Моурек И., Мареш Я., Троянова М., Троян С.</i> Длительные изменения внутренней среды и развитие корковых потенциалов: II. Воздействии кратковременного и повторного голодания . . . . .	80
<i>Тегстмайер Х.</i> Постнатальное развитие влияния статической вестибулярной стимуляции на электрическую активность экстраокулярных мышц кроликов . . . . .	84
<i>Велумян А. А.</i> Исследование нейронных механизмов сегментарного аппарата куриного эмбриона с помощью внутриклеточной регистрации потенциалов мотонейронов . . . . .	88
<i>Асланова М. А., Ибрагимова Н. Д., Гаджиева Э. Х.</i> Формирование вызванной активности орбитальной и лимбической коры в постнатальном онтогенезе . . . . .	93
<i>Будко К. П.</i> Холинергическая регуляция активности нейронов соматосенсорной коры в раннем постнатальном онтогенезе кошки . . . . .	97
<i>Ленков Д. Н., Жирнова Т. В.</i> Активность вибрисс и ее кортикальная регуляция в постнатальном онтогенезе у белой крысы . . . . .	102
<i>Максимова Е. В., Газиев А. К.</i> Смена механизмов взаимодействия между нейронами коры на ранних этапах онтогенеза . . . . .	107
<i>Чуппина Л. М.</i> Созревание пейрональных элементов коры больших полушарий и коры мозжечка в отсутствие афферентного притока . . . . .	111
<i>Захаров И. С., Балабан П. М.</i> Изменение восприятия оборонительных стимулов виноградной улиткой в онтогенезе . . . . .	116

Раздел IV

**РОЛЬ АФФЕРЕНТНОГО ПРИТОКА  
В СТАНОВЛЕНИИ МЕЖЦЕНТРАЛЬНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ**

<i>Жерницки Б.</i> Восходящие и нисходящие эффекты претригеминальной перерезки ствола мозга у котят . . . . .	120
<i>Батуев А. С., Васильева Л. А., Толченова Г. А., Демьяненко Г. П.</i> Возрастная динамика формирования ассоциативных систем мозга кошки. . . . .	123
<i>Мареш П., Марешова Д.</i> Развитие ритмических таламокортикальных эффектов у крыс и их отношение к эпилепсии . . . . .	127

<i>Рокита Р.</i> Онтогенез ответов нейронов специфического и неспецифического таламуса на стимуляцию различных участков кожи, отличающихся уровнем импеданса . . . . .	129
<i>Грюбиш К., Швартце П.</i> Вестибуло-моторные реакции нормальных и вестибулярно депривированных кроликов в период постнатального развития . . . . .	133
<i>Никитина Г. М., Крючкова Н. А.</i> Влияние корковой деафферентации на функциональные характеристики развивающейся гиппокамповой формации . . . . .	138
<i>Фарбер Д. А., Бетелева Т. Г., Дубровинская Н. В.</i> Созревание сенсорно-специфической системы и ее роль в формировании ориентировочной реакции . . . . .	143

## Раздел V

### РОЛЬ СЕНСОРНЫХ ПРОЦЕССОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПОВЕДЕНИЯ

<i>Франькова С., Микулецка Н.</i> Влияние генетических факторов и свойств внешней среды на развитие привыкания ориентировочно-исследовательской активности у белых крыс . . . . .	149
<i>Кассиль В. Г.</i> Роль вкуса в регуляции пищевого поведения незрелорождающихся животных на разных этапах онтогенеза . . . . .	153
<i>Корда П.</i> Влияние эмоционального фона на локомоторный стереотип у котят . . . . .	159
<i>Блиадзе М. Г.</i> Роль внутривидовых взаимоотношений в формировании краткосрочной и долгосрочной памяти на ранних стадиях онтогенеза у собак . . . . .	163
<i>Клявина М. П.</i> Влияние гипоталамических зон положительного и отрицательного подкрепления на вызванные потенциалы слуховой коры в онтогенезе у кролика . . . . .	166
<i>Куликов Г. А., Соколова Н. Н., Клименко В. Ю.</i> Формирование и механизмы акустической связи между матерью и детенышами домашней кошки . . . . .	170
<i>Луцкекин В. С.</i> Организация акустически направляемой хоминговой ориентации котенка . . . . .	174
<i>Богомолова Е. М., Курочкин Ю. А.</i> Роль зрения в формировании функциональной системы поддержания позы стояния у новорожденного лосенка . . . . .	179
<i>Голубева Т. Б.</i> Роль акустической стимуляции в развитии слуховой чувствительности и поведении птиц в раннем онтогенезе . . . . .	183
<i>Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П.</i> Развитие слуховой чувствительности и организация акустически направляемого поведения незрелорождающихся птиц . . . . .	188
<i>Зорина З. А., Крушинский Л. В.</i> Возрастные особенности рассудочной деятельности птиц . . . . .	194
<i>Зубова О. Б.</i> Внешняя среда и эндогенные факторы как регуляторы становления высших интегративных функций мозга . . . . .	198
<i>Майоров О. Ю.</i> Системный подход к оценке влияния «раннего индивидуального опыта» на лимбические взаимодействия в условиях экспериментального эмоционального стресса . . . . .	203

# СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ВЛИЯНИЯ «РАННЕГО ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА» НА ЛИМБИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ЭМОЦИОНАЛЬНОГО СТРЕССА

О. Ю. МАЙОРОВ

НИИ охраны здоровья детей и подростков им. Н. К. КРУПСКОЙ,  
Харьков

В настоящее время не вызывает сомнений факт влияния уровня афферентного притока (раннего индивидуального опыта) на структурно-функциональное созревание мозга и поведение (Волохов, Шимко, 1980; Denenberg, 1977; Rosenzweig, 1979). Эти исследования в последнее время получили новое развитие в связи с проблемой повышения индивидуальной устойчивости организма к неблагоприятным последствиям эмоциональных стрессов (Анохина, 1975; Судаков, 1981; Hecht et al., 1973).

Большинство работ по указанной проблеме посвящено изучению влияния факторов внешней среды на устойчивость сердечно-сосудистой системы к эмоциональному стрессу (Ульянинский и др., 1978; Ведяев и др., 1982; Hecht et al., 1973). Малоизученным является влияние «раннего опыта» на центральные механизмы эмоционального стресса, что, в свою очередь, связано с механизмом формирования различной фенотипической устойчивости индивидов к его неблагоприятным последствиям.

Центральная архитектура функциональной системы эмоционального стресса (по П. К. Анохину) чрезвычайно сложна. Важное место в этой архитектуре занимает лимбическая система, структуры которой зачастую являются «ключевыми» в реализации некоторых ее узловых стадий (Судаков, 1980; Ведяев, Воробьева, 1983).

Сложность внутрисистемных межлимбических взаимодействий, межсистемные отношения лимбической системы с выше- и нижележащими уровнями головного мозга затрудняют изучение центральных механизмов эмоционального стресса и тем более выявление особенностей этих механизмов у индивидов, развивавшихся в условиях различного уровня афферентного притока в раннем онтогенезе. Применение традиционных методов анализа ЭЭГ визуального, а также современных одномерных и двумерных методов корреляционного и спектрального анализа с использованием компьютеров не в состоянии выявить указанные особенности. Описание корреляционных функций, спектров мощности и другие характеристики отдельных структур или пар образований не дают представления о нейродинамических системных механизмах стресса (Майоров, 1982).

В настоящем сообщении представлен разработанный нами системный подход для выявления особенностей нейродинамики в

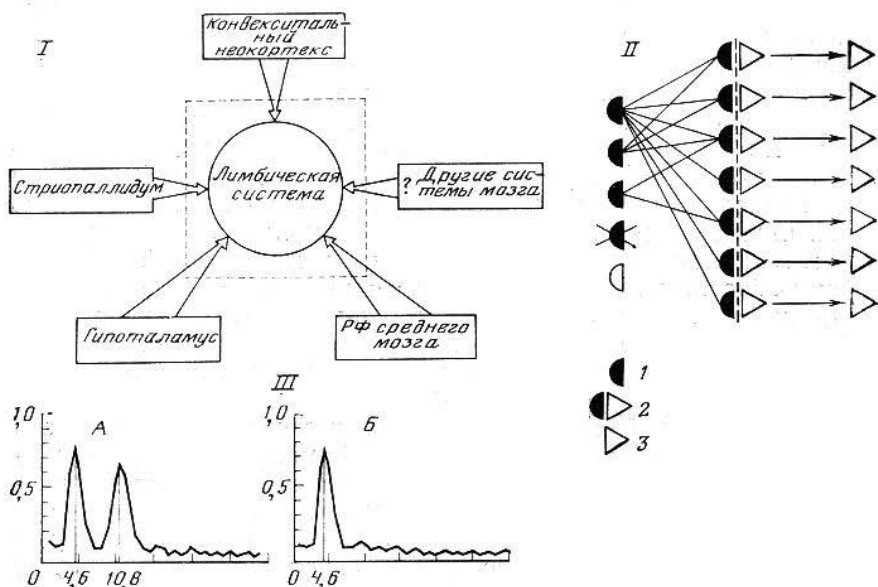
условиях экспериментального эмоционального стресса у животных, имевших различный ранний индивидуальный опыт.

Опыты проведены на половозрелых белых крысах-самцах, имевших различный «ранний опыт» — содержание с момента отнятия от матери (на 21—23-й день) в группе по 5 особей в изоляции от родителей и сверстников (в условиях ограниченного сенсорного притока), в обогащенной среде (по: Rosenzweig, 1972). Для воспроизведения хронического эмоционального напряжения использовалась модифицированная модель «стресс ожидания» (Ведяев, Самохвалов, 1976), позволявшая дозировать воздействия и сопоставлять влияние этих воздействий на животных, развивавшихся в условиях различного уровня афферентного притока. Биоэлектрическая активность системы структур головного мозга (лимбических, неокортикальных, гипоталамических, ретикулярной формации среднего мозга, стрипаллидарной системы) (рис. 1) регистрировалась с помощью 16-канального электроэнцефалографа венгерской фирмы «Medicog» и одновременно на магнитную ленту (14-канальный магнитограф). С магнитной ленты информация после преобразования в цифровую форму подвергалась многомерному кросспектральному анализу на ЭЦВМ ЕС 1022 и 1060.

Принято считать, что при использовании корреляционного или двумерного кросспектрального анализа можно получать данные о внутрисистемных взаимодействиях. Однако лимбическая система функционирует не изолированно, а в тесной связи с другими уровнями и системами головного мозга. Эти межсистемные взаимовлияния вносят свой вклад в кросспектральные характеристики, получаемые при исследовании внутрисистемных отношений и существенно видоизменяют их. Для получения данных о внутрелимбических взаимодействиях в «чистом» виде нами предложен системный подход, основанный на применении многомерного кросспектрального анализа. Алгоритм вычислений разработан совместно с А. Б. Глуховым. Такой подход уже на стадии математического анализа позволяет устранить влияние других образований головного мозга (произвести как бы математическую «перерезку» или «блокаду» влияний, приходящих к структурам лимбической системы (рис. 1).

На рис. 1, II представлена схема проведения многомерного спектрального анализа межлимбических взаимодействий. На первом этапе производилось вычисление и удаление вклада спектров структур головного мозга, являющихся источниками афферентных влияний, в спектральные характеристики лимбических образований (вклад этих структур показан на схеме заштрихованными полукругами). На втором этапе анализа исследовались межлимбические взаимодействия, как бы в «чистом» виде («чистые» остатки спектров лимбических структур показаны треугольниками). Возможно одновременное или поочередное удаление структур, дающих вклад в спектры лимбических образований. Возможен вариант, когда результат математического





**Рис. 1.** Схема многомерного спектрального анализа межцентральных отношений лимбических структур

*I* — схема афферентных влияний на структуры лимбической системы (пунктиром показаны места возможной математической «перезагрузки»); *II* — этапы многомерного спектрального анализа: 1 — спектры структур, оказывающих афферентные влияния, 2 — спектры лимбических структур, 3 — после удаления спектрального вклада других образований головного мозга; *III* — спектральная характеристика межлимбических взаимодействий (А — до, Б — после удаления спектрального вклада фронтальной коры)

удаления («блокады») посторонних влияний, свидетельствует о том, что исключавшиеся в процессе анализа структуры еще не исчерпывают всех воздействий, оказываемых на лимбическую систему и необходим поиск других афферентных влияний.

На рис. 1, *III* приведен пример, иллюстрирующий изучение межлимбических взаимодействий до и после «удаления» посторонних влияний. Как следует из графика обычной функции когерентности энторинальной коры и дорсального гиппокампа, имеется два значимых максимума функции обычной когерентности на частотах 4,6 и 10,8 Гц. После удаления вклада, вносимого фронтальной корой и получения частного когерентного спектра, максимум функции когерентности на частоте 10,8 Гц исчез. Это дает основание считать, что он был обусловлен влиянием фронтальной коры. Таким образом, можно выяснить, какой вклад в кроспектральные характеристики лимбических структур вносят влияния, поступающие от других образований — конвексимального неокортекса, гипоталамуса, ретикулярной формации среднего мозга, стриопаллидума.

В результате применения разработанного нами системного подхода удалось установить, что уровень афферентного (сенсорного) притока на ранних этапах онтогенеза — сенсорная стимуляция или депривация — по-разному влияет на формирование центральной архитектуры функциональной системы эмоционального стресса. Сенсорная депривация ускоряет образование межцентральных связей, характерных для состояния хронического эмоционального напряжения: эти связи можно рассматривать как патологические. Сенсорная депривация также ухудшает процессы «предпусковой» интеграции и способствует более быстрому образованию источников «застойных» возбуждений. Ограничение сенсорного притока в онтогенезе облегчает развитие неблагоприятных последствий, способствует формированию «церебровисцерального синдрома эмоционального стресса» (по Судакову, 1976).

Предлагаемый системный подход позволяет устанавливать информационный вклад лимбических структур в качестве элементов центральной архитектуры функциональной системы эмоционального стресса. Имеется возможность математического, а не хирургического «выключения» той или иной структуры уже на стадии анализа. Разработанный подход может служить для объективной оценки воздействий раннего индивидуального опыта на деятельность головного мозга и, в частности, на нейродинамические процессы в лимбической системе в условиях экспериментального эмоционального стресса. Результаты применения системного подхода позволяют прогнозировать наличие неизвестных источников афферентных влияний и таким образом стимулируют проведение дальнейших исследований, направленных на их поиск.