

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ
ВПО «АКАДЕМИЯ СОЦИАЛЬНОГО УПРАВЛЕНИЯ»**

Кафедра общей психологии и психологии развития

**Учебно-методический комплекс по дисциплине
АНАТОМИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

Для специальности:

030301

Психология

АСОУ, 2009 г.

Авторы-составители:

Хлудова Л.К., к.п.н., доцент кафедры общей психологии и психологии развития,

Лапшина Т.Н., к.п.н., ст. преп. кафедры общей психологии и психологии развития.

Учебно-методический комплекс по дисциплине «Анатомия центральной нервной системы» составлен в соответствии с требованиями Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования 030301 «Психология».

Дисциплина входит федеральный компонент цикла естественнонаучных дисциплин и является обязательной для изучения.

Одобрено Методическим советом
Протокол № _____
« _____ » _____ 2009 г.

Рекомендовано кафедрой:
Протокол № _____
« _____ » _____ 2009 г.
Зав. кафедрой _____

СОГЛАСОВАНИЯ:¹

Автор(ы): _____ Хлудова Л.К. « _____ » _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

_____ Лапшина Т.Н. « _____ » _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Зав. кафедрой общей психологии и психологии развития
Доктор психол. наук, профессор _____ /Иванников В.А./ « _____ » _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Смежные кафедры:

Зав. кафедрой практической психологии личности и индивидуального консультирования:
Доктор психол. наук, профессор _____ /Солдатова Г.У./ « _____ » _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Декан психологического факультета: _____ /Солдатова Г.У./ « _____ » _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Зав. библиотекой : _____ /Иванова М.Я./ « _____ » _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Учебный отдел:

_____ « _____ » _____ 2009 г.
(должность) (подпись) (ф.и.о.)

© Хлудова Л.К., Лапшина Т.Н., 2009

¹ При тиражировании в текст УМК не включается

СОДЕРЖАНИЕ

	№№ стр.
1. Цели и задачи дисциплины	4
2. Требования к уровню освоения дисциплины	4
3. Объем изучения дисциплины	5
3.1. Объем дисциплины и виды учебной работы	5
3.2. Распределение часов по темам и видам учебной работы	6-7
4. Содержание курса и методические рекомендации по его изучению	7 -11
5. План и методические рекомендации по подготовке к семинарским занятиям	12 -15
6. Технологическая карта самостоятельной работы студентов и методические рекомендации по организации самостоятельной работы ...	16- 17
7. Тематика контрольных, самостоятельных работ и методические рекомендации по их выполнению	17- 19
8. Вопросы и методические рекомендации по подготовке к экзамену	19- 20
9. Учебно-методическое обеспечение дисциплины	20
9.1. Литература	21
9.2. Методическое и информационное обеспечение дисциплины	21
9.3. Материально-техническое обеспечение дисциплины	21
10. Приложения	21
10.1. Терминологический словарь	22 -28
10.2. Задания для самостоятельной работы	28
10.3. Тексты для обсуждения	28- 62

1. Цели и задачи курса анатомии центральной нервной системы

Целью курса является введение студентов в систему понятий о строении и развитии центральной нервной системы, ее основных отделах, их структурных особенностях, а также анатомической номенклатуры, широко используемой в психологических исследованиях и практике.

Задачами курса является ознакомление студентов со структурными компонентами и отделами центральной нервной системы, их внешним и внутренним строением, связями между ее различными отделами, а также связями нервной системы с органами и системами организма.

Научить студентов использовать анатомические данные о структурных особенностях различных отделов нервной системы, которые тесно связаны с процессами созревания, развития и функционирования нервной системы, и определяются филогенезом и онтогенезом организма.

Помочь студенту выработать осознанное понятие об органичной и неразрывной связи между строением и функциями изучаемых анатомических структур. Наряду с другими биологическими дисциплинами этот курс позволяет создать основу для полноценного изучения предметов, составляющих содержание специализации и как неотъемлемую часть профессионального мировоззрения.

Сформировать у студентов понимание естественного происхождения психических процессов, неразрывного единства структуры и функции мозга. Курс построен на базе данных современных методов исследований нервной системы и ее отдельных элементов с использованием результатов смежных областей науки.

2. Требования к уровню освоения содержания программы

В результате изучения дисциплины студенты должны:

знать	строение отделов центральной нервной системы, их структурные особенности; связи между частями нервной системы и с эффекторами организма. Строение основных компонентов нервной ткани и процесс формирования нервной системы в онтогенезе организма
уметь	пользоваться анатомическими атласами нервной системы и ориентироваться в анатомической номенклатуре структур мозга
приобрести навыки	самостоятельной работы с изображениями структур головного и спинного мозга, их взаимного расположения и связей между анатомическими структурами их функционированием и

	психическими функциями
владеть	системой понятий о строении и развитии центральной нервной системы, ее основных отделах, структурных особенностях, а также анатомической номенклатуры, широко используемой в психологических исследованиях
иметь опыт	идентификации изображений отделов центральной нервной системы использовать анатомические данные об особенностях строениях нервной системы в контексте онтогенеза всего организма

1. ОБЪЕМ ИЗУЧЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

Дисциплина «Анатомия центральной нервной системы» общим объемом 36 часов изучается в 1 семестре для специальности «Психология».

Программой дисциплины предусмотрено чтение лекций, проведение семинарских занятий, выполнение самостоятельной работы.

При проведении аудиторных занятий используются следующие методы обучения: опросы, контрольные работы, доклады, экспресс-опросы и т.д.

В процессе самостоятельной работы студенты выполняют задания в рабочей тетради, изучают изображения в анатомических атласах на CD-ROM.

Изучение курса завершается экзаменом в 1 семестре для специальности «Психология».

Объем дисциплины и виды учебной работы

Очная форма обучения

Вид учебной работы в соответствии с учебным планом	030301 Психология
№№ семестров	1
Аудиторные занятия (часов):	54
лекции	36
семинарские занятия	18
Самостоятельная работа (часов)	66
Всего часов на дисциплину	120
Текущий контроль	2 контрольные работы, 6 самостоятельных работ
Итоговый контроль	Экзамен 1 семестр, тестирование

3.2. Распределение часов по темам и видам учебной работы Очная форма обучения

Названия разделов и тем		Всего часов по учебному плану	Виды учебных занятий		
			аудиторные занятия, из них		Самостоятельная работа
			лекции	семинары	
1	Предмет анатомии центральной нервной системы. Место этой дисциплины в системе естественных и психологических наук.	4	2		2
2	Методы анатомии центральной нервной системы. Клеточная теория строения нервной системы, нейрогенез.	4	2		2
3	Общее строение нервной системы.	6	2		2
4	Нейрон, его структурные компоненты. Синапсы. Глиальные клетки.	8	4	2	2
5	Эволюция строения нервной системы. Эмбриогенез нервной системы человека. Этапы развития нервной системы.	8	4		4
6	Общее строение спинного мозга. Серое вещество спинного мозга. Белое вещество и проводящие пути спинного мозга.	6	2	2	4
7	Основные отделы головного мозга. Строение белого вещества головного мозга. Серое вещество головного мозга.	8	2		4
8	Продолговатый мозг. Серое вещество продолговатого мозга. Белое вещество и проводящие пути продолговатого мозга.	6	2	2	4
9	Основные отделы заднего мозга. Мост. Серое и белое вещество моста. Мозжечок. Серое вещество мозжечка. Белое вещество, проводящие пути мозжечка.	8	2	2	4
10	Основные отделы среднего мозга. Серое вещество среднего мозга. Белое вещество среднего мозга, его проводящие пути.	6	2	2	2
11	Основные структуры промежуточного мозга. Таламус. Гипоталамус, его составные части. Эпиталамус, эпифиз.	6	2	2	4

1 2	Структуры конечного мозга. Борозды и извилины долей полушарий. Классификация слоев коры.	10	2	2	6
1 3	Цитоархитектонические карты коры больших полушарий. Базальные ганглии. Проводящие пути конечного мозга.	6	2	4	2
1 4	Отделы вегетативной нервной системы, особенности их строения.	4	2		2
	Всего часов:	120	36	18	66

4. Содержание курса и методические рекомендации по его изучению

Тема 1. Предмет анатомии центральной нервной системы. Место этой дисциплины в системе естественных и психологических наук.

Определение предмета анатомии центральной нервной системы. Возникновение и развитие знаний о строении тела человека и его нервной системы. Роль анатомических знаний в формировании естественнонаучного мировоззрения психологов.

Вопросы для самопроверки:

1. Анатомия, ее возникновение и исторические этапы развития.
2. Особенности развития знаний о строении тела и нервной системы в трудах древних ученых.
3. Какова роль анатомии ЦНС в формировании естественнонаучных взглядов специалистов - психологов?

Тема 2. Методы анатомии центральной нервной системы. Клеточная теория строения нервной системы, нейрогенез.

Основные методы, используемые в анатомии. Развитие взглядов на строение нервной системы от клеточной теории до нейронной доктрины. Процесс формирования нервной системы: этапы нейрогенеза. Нейрогенез взрослого организма.

Вопросы для самопроверки:

1. Назовите и охарактеризуйте основные методы, используемые анатомией ЦНС.
2. Формирование клеточной теории строения живых организмов в 19 веке.
3. Нейронная доктрина и уровни исследования нервной системы.
4. Этапы нейрогенеза. Участие стволовых клеток в нейрогенезе взрослого организма.

Тема 3. Общее строение нервной системы.

Общие сведения об анатомии нервной системы. Структурное деление нервной системы на центральный и периферический отделы. Функциональное деление нервной системы на соматическую и вегетативную. Условность деления нервной системы на отделы, тесная связь и взаимодействие всех отделов нервной системы.

Вопросы для самопроверки:

1. Анатомические принципы описания нервной системы.
2. Функциональный подход в описании нервной системы.
3. Взаимодействие всех отделов нервной системы в поведении.

Тема 4. Нейрон, его структурные компоненты. Синапсы. Глиальные клетки.

Основные компоненты нервной ткани. Нейрон его основные части и специфические свойства. Ультраструктура нейронов. Типы нейронов. Синапсы, их строение и виды. Миелинизация нервных волокон. Нейроглия. Типы глиальных клеток, особенности их строения и функции в деятельности центральной нервной системы.

Вопросы для самопроверки:

1. Строение нейрона. Типы нейронов. Ультраструктура нейронов.
2. Глиальные клетки. Типы нейроглиоцитов. Отличия строения клеток глии и нейронов.
3. Участие клеток глии в образовании миелиновой оболочки.
4. Определение синапса. Структура синапса. Виды синапсов в организме.

Тема 5. Эволюция строения нервной системы. Эмбриогенез нервной системы человека. Этапы развития нервной системы.

Филогенез и эмбриогенез нервной системы человека. Эволюция строения нервной системы. Нервная система беспозвоночных. Централизация и цефализация нервной системы в эволюции в связи с развитием соответствующих органов чувств. Стадии закладки и развития нервной системы в эмбриогенезе человека. Формирование 3 и 5 первичных мозговых пузырей. Рост и дифференцировка различных отделов центральной нервной системы, формирование оболочек и желудочков мозга.

Вопросы для самопроверки:

1. Эволюция строения нервной системы.
2. Основные стадии эмбрионального этапа развития нервной системы человека.
3. Особенности строения нервной системы беспозвоночных животных.
4. Основные этапы развития отделов ЦНС, формирование желудочков и оболочек мозга.

Тема 6. Общее строение спинного мозга. Серое вещество спинного мозга. Белое вещество и проводящие пути спинного мозга.

Спинной мозг. Общий план строения спинного мозга. Внешнее строение спинного мозга, расположение белого и серого вещества. Сегментарность строения спинного мозга. Оболочки спинного мозга, центральный канал, спинномозговая жидкость. Серое вещество спинного мозга. Вентральные и спинальные корешки спинного мозга, спинномозговые ганглии, чувствительные и двигательные ядра спинного мозга. Ретикулярная формация спинного мозга. Белое вещество спинного мозга, проводящие пути спинного мозга.

Вопросы для самопроверки:

1. Сегментарность строения спинного мозга.

2. Строение серого вещества спинного мозга. Ядра, ганглии и корешки спинного мозга.
3. Белое вещество спинного мозга, проводящие пути спинного мозга.
4. Ретикулярная формация спинного мозга.

Тема 7. Основные отделы головного мозга. Строение белого вещества головного мозга. Серое вещество головного мозга.

Общая характеристика головного мозга человека. Основные отделы головного мозга: продолговатый, задний, средний, промежуточный и конечный мозг. Оболочки головного мозга, сосудистые сплетения, внутренние мозговые полости. Особенности строения белого вещества головного мозга. Серое вещество головного мозга: кора, ядра, узлы, скопления нервных клеток, ретикулярная формация. Черепномозговые нервы.

Вопросы для самопроверки:

1. Перечислите и охарактеризуйте основные отделы головного мозга.
2. Строение серого вещества головного мозга.
3. Особенности строения белого вещества головного мозга, проводящие пути.
4. Оболочки, сосудистые сплетения, полости головного мозга.
5. Ретикулярная формация головного мозга. Черепные нервы, группы черепных нервов.

Тема 8. Продолговатый мозг. Серое вещество продолговатого мозга. Белое вещество и проводящие пути продолговатого мозга.

Продолговатый мозг. Расположение, общие черты строения. Структурное сходство со спинным мозгом. Серое вещество продолговатого мозга. Ядра черепномозговых нервов (9-12 пара). Ретикулярная формация продолговатого мозга. Белое вещество продолговатого мозга, его проводящие пути.

Вопросы для самопроверки:

1. Перечислите и охарактеризуйте основные структуры продолговатого мозга.
2. Строение серого вещества продолговатого мозга.
3. Особенности строения белого вещества продолговатого мозга, проводящие пути.
4. Ретикулярная формация головного мозга. Черепные нервы и их ядра в продолговатом мозгу.

Тема 9. Основные отделы заднего мозга. Мост. Серое и белое вещество моста. Мозжечок. Серое вещество мозжечка. Белое вещество и проводящие пути мозжечка.

Задний мозг. Основные отделы: варолиев мост и мозжечок. Мост, его внешнее строение. Серое и белое вещество моста. Ядра черепномозговых нервов (5-7 пара). Ретикулярная формация моста. Белое вещество моста. Мозжечок, его внешний вид. Строение полушарий, червя, ножек мозжечка. Серое вещество мозжечка: ядра, кора мозжечка. Белое вещество мозжечка, проводящие пути мозжечка.

Вопросы для самопроверки:

1. Перечислите и охарактеризуйте главные отделы заднего мозга.

2. Строение серого и белого вещества моста.
3. Особенности строения белого и серого вещества мозжечка.
4. Ретикулярная формация заднего мозга. Черепные нервы и их ядра в заднем мозге.

Тема 10. Основные отделы среднего мозга. Серое вещество среднего мозга. Белое вещество среднего мозга, его проводящие пути.

Средний мозг. Основные отделы: ножки мозга, четверохолмие, водопровод мозга. Серое вещество среднего мозга, ретикулярная формация среднего мозга. Белое вещество среднего мозга, проводящие пути среднего мозга.

Вопросы для самопроверки:

1. Перечислите и охарактеризуйте основные отделы среднего мозга.
2. Строение серого вещества среднего мозга.
3. Особенности строения белого вещества среднего мозга, его проводящие пути.
4. Ретикулярная формация среднего мозга. Черепные нервы и их ядра в среднем мозге.

Тема 11. Основные структуры промежуточного мозга. Таламус. Гипоталамус, его составные части. Эпиталамус, эпифиз.

Промежуточный мозг. Основные структуры: зрительный бугор, коленчатые тела, подбугорье, надбугорье, третий желудочек. Ядра и проводящие пути зрительного бугра. Гипоталамус, его составные части: сосцевидные тела, серый бугор, гипофиз. Эпиталамус, эпифиз. Строение третьего желудочка.

Вопросы для самопроверки:

1. Перечислите и охарактеризуйте основные отделы промежуточного мозга.
2. Строение серого вещества таламуса.
3. Составные части гипоталамуса, особенности их строения.
4. Структуры надбугорья. Шишковидная железа.
5. Третий мозговой желудочек. Особенности его строения.

Тема 12. Структуры конечного мозга. Борозды и извилины долей полушарий. Классификация слоев коры.

Конечный мозг. Основные структуры: большие полушария, мозолистое тело, обонятельный мозг, базальные ядра, боковые желудочки. Плащ головного мозга, доли полушарий. Основные борозды и извилины долей коры полушарий. Борозды и извилины разного порядка, их индивидуальная изменчивость. Асимметрия полушарий. Классификация слоев коры больших полушарий.

Вопросы для самопроверки:

1. Перечислите и охарактеризуйте основные структуры конечного мозга.
2. Особенности строения серого вещества большого мозга.
3. Индивидуальная изменчивость плаща. Асимметрия полушарий.
4. Нейроцитоархитектоника коры больших полушарий.

Тема 13. Цитоархитектонические карты коры больших полушарий (в соответствии с табл.3.2). Проводящие пути конечного мозга.

Цитоархитектонические карты коры больших полушарий. Представительство анализаторов в коре больших полушарий. Обонятельный мозг. Лимбическая система. Базальные ганглии. Новая, старая, древняя и межуточная кора в больших полушариях. Проекционные, ассоциативные и комиссуральные проводящие пути конечного мозга.

Вопросы для самопроверки:

1. Карты полей коры полушарий Бродмана.
2. Функциональная специализация областей коры.
3. Подкорковые ядра и особенности их строения и связей.
4. Филогенетические особенности строения полушарий.
5. Строение белого вещества полушарий, их проводящие пути.

Тема 14. Отделы вегетативной нервной системы. Симпатический и парасимпатический отделы, особенности их строения (в соответствии с табл.3.2).

Вегетативная нервная система. Отделы вегетативной (автономной) нервной системы, ее отличие от соматической нервной системы. Симпатический и парасимпатический отделы, особенности их строения.

Вопросы для самопроверки:

1. Перечислите и охарактеризуйте отделы вегетативной (нервной) системы.
2. Особенности строения симпатического отдела.
4. Особенности строения парасимпатического отдела.
5. Функциональная роль отделов вегетативной нервной системы.

Методические рекомендации по изучению курса

На данном этапе развития психологии как науки квалифицированному исследователю и практику невозможно обойтись без знаний о функционировании процессов, лежащих в основе психических функций. Поэтому знания естественнонаучных дисциплин таких, как анатомия центральной нервной системы и физиология ЦНС, необходимы для успешного освоения психологических дисциплин. Многие психологические дисциплины, например, «Общая психология: познавательные процессы», «Общая психология: эмоции и мотивация», «Дифференциальная психофизиология и психология», «Клиническая психология», «Нейропсихология», «Возрастная психология и психофизиология» «Зоопсихология и сравнительная психология» опираются на знания естественнонаучных закономерностей строения, развития и функционирования нервной системы.

Подготовка студентов по анатомии и физиологии центральной нервной системы необходима и для формирования целостного научного мировоззрения. Однако недостаточно просто прослушать курс лекций. Важно заинтересоваться естественнонаучными проблемами, попытаться стать активным участником семинаров, что предполагает самостоятельную, активную, творческую работу студентов.

Целесообразен следующий механизм работы студента:

1. Прежде чем приступить к изучению курса «Анатомия центральной нервной системы» внимательно изучите содержание и структуру УМК.
2. Прочтите конспект прослушанной лекции, основную и дополнительную литературу по теме.
3. Просмотрите все необходимые изображения в атласе и отметьте особенности структур.
4. Выполните задание в рабочей тетради.
5. После ознакомления с материалом ответьте на вопросы для самопроверки.
6. Закрепление материала проводится на семинарских занятиях и в результате самостоятельной работы. Каждая тема курса должна быть «проработана» студентом.

5. Планы и методические рекомендации по подготовке к семинарским занятиям и самостоятельному изучению курса

Планы семинарских занятий

Семинар 1. Предмет Анатомии ЦНС

1. Исторические этапы развития анатомии центральной нервной системы. Предмет анатомии ЦНС.
2. Клеточная теория. Нейронная доктрина.
3. Место этой дисциплины в системе естественных и психологических наук.
4. Методы анатомии центральной нервной системы.
5. Нейрон – структурный элемент нервной системы. Рождение и смерть нейронов.

Литература:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Под ред. Л.К.Хлудовой. Разделы «Предисловие» и «Введение»

Семинар 2. Строение нервной ткани

1. Понятие нервной ткани. Основные компоненты нервной ткани.
2. Нейрон его основные части и специфические свойства.
3. Классификации нейронов.
4. Синапсы, их строение и виды.
5. Нейроглия. Типы глиальных клеток, особенности их строения и функции в деятельности центральной нервной системы.
6. Миелинизация нервных волокон.

Литература:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Под ред. Л.К.Хлудовой. Раздел «Гистология и ультраструктура нервной ткани»
2. Анатомия человека. В 2 томах. Под ред. М. Р. Сапина
3. Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Анатомия человека. В 3 томах. Любое издание. Глава «нервная система», вводная часть

Семинар 3. Общее строение нервной системы

1. Структурное деление нервной системы на центральный и периферический отделы.
2. Функциональное деление нервной системы на соматическую и вегетативную.
3. Условность деления нервной системы на отделы, тесная связь и взаимодействие всех отделов нервной системы.
4. Общая характеристика головного мозга человека. Основные отделы головного мозга: продолговатый, задний, средний, промежуточный и конечный мозг.
5. Оболочки головного мозга, сосудистые сплетения, внутренние мозговые полости.
6. Особенности строения белого вещества головного мозга.
7. Серое вещество головного мозга: кора, ядра, узлы, скопления нервных клеток, ретикулярная формация.

Литература:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Под ред. Л.К.Хлудовой. Раздел «Кровеносная система мозга», «Проводящие пути головного и спинного мозга»
2. Анатомия человека. В 2 томах. Под ред. М. Р. Сапина. или Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Анатомия человека. В 3 томах. Любое издание. Глава «Головной мозг», вводная часть и раздел «Оболочки головного мозга»
3. Синельников Р.Д., Синельников Я.Р. Атлас анатомии человека. Т.4, М., Медицина, 1994 или Р.Д. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека. Т. 3, М., Медицина, 1974. Разделы «Головной мозг», «Краткий обзор проводящих путей спинного и головного мозга», «Кора головного мозга и локализация корковых концов анализаторов», «Белое вещество головного мозга»

Семинар 4. Продолговатый мозг

1. Продолговатый мозг. Расположение, общие черты строения.
2. Виды и срезы продолговатого мозга: вид снизу, вид сверху, срез продолговатого мозга на уровне олив.
3. Серое вещество продолговатого мозга. Ядра черепномозговых нервов (9-12 пара).
4. Ретикулярная формация продолговатого мозга. Белое вещество продолговатого мозга, его проводящие пути.

Литература:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Под ред. Л.К.Хлудовой. Раздел «Продолговатый мозг»
2. Анатомия человека. В 2 томах. Под ред. М. Р. Сапина. или Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Анатомия человека. В 3 томах. Любое издание. Глава «Головной мозг», раздел «Продолговатый мозг», «Ромбовидная ямка»
3. Синельников Р.Д., Синельников Я.Р. Атлас анатомии человека. Т.4, М., Медицина, 1994 или Р.Д. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека. Т. 3, М., Медицина, 1974. Раздел «Продолговатый мозг»

Семинар 5. Задний мозг

1. Задний мозг и его основные отделы: мост и мозжечок.
2. Мост, его внешнее строение.
3. Серое и белое вещество моста: Ядра черепномозговых нервов (5-7 пара). Ретикулярная формация моста. Белое вещество моста.
4. Мозжечок, его внешний вид. Строение полушарий, червя, ножек мозжечка. Сагиттальный срез мозжечка.
5. Серое вещество мозжечка: ядра, кора мозжечка.
6. Белое вещество мозжечка, проводящие пути мозжечка.

Литература:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Под ред. Л.К.Хлудовой. Раздел «Задний мозг»
2. Анатомия человека. В 2 томах. Под ред. М. Р. Сапина. или Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Анатомия человека. В 3 томах. Любое издание. Глава «Головной мозг», раздел «Задний мозг», «Мозжечок»
3. Синельников Р.Д., Синельников Я.Р. Атлас анатомии человека. Т.4, М., Медицина, 1994 или Р.Д. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека. Т. 3, М., Медицина, 1974. Разделы «Задний мозг», «Проводящие пути мозжечка»

Семинар 6. Средний мозг

1. Средний мозг и его основные отделы: ножки мозга, четверохолмие, водопровод мозга.
2. Внешний вид среднего мозга: вид сверху и вид снизу.
3. Внутреннее строение среднего мозга: сагиттальный и поперечный срезы.
4. Серое вещество среднего мозга, ретикулярная формация среднего мозга.
5. Белое вещество среднего мозга, проводящие пути среднего мозга.
6. Четвертый желудочек. Проекция ядер черепномозговых нервов на дно четвертого желудочка.

Литература:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Под ред. Л.К.Хлудовой. Раздел «Средний мозг»
2. Анатомия человека. В 2 томах. Под ред. М. Р. Сапина. или Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Анатомия человека. В 3 томах. Любое издание. Глава «Головной мозг», раздел «Средний мозг», «Четвертый желудочек»
3. Синельников Р.Д., Синельников Я.Р. Атлас анатомии человека. Т.4, М., Медицина, 1994 или Р.Д. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека. Т. 3, М., Медицина, 1974. Раздел «Средний мозг»

Семинар 7. Промежуточный мозг

1. Промежуточный мозг. Основные структуры: зрительный бугор, коленчатые тела, подбугорье, надбугорье.
2. Таламус. Ядра и проводящие пути зрительного бугра.

3. Гипоталамус, его составные части: сосцевидные тела, серый бугор, гипофиз.
4. Эпиталамус, эпифиз. Строение третьего желудочка.

Литература:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Под ред. Л.К.Хлудовой. Раздел «Промежуточный мозг»
2. Анатомия человека. В 2 томах. Под ред. М. Р. Сапина. или Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Анатомия человека. В 3 томах. Любое издание. Глава «Головной мозг», раздел «Промежуточный мозг», «Таламическая область», «Гипоталамус»
3. Синельников Р.Д., Синельников Я.Р. Атлас анатомии человека. Т.4, М., Медицина, 1994 или Р.Д. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека. Т. 3, М., Медицина, 1974. Раздел «Промежуточный мозг»

Семинар 8. Конечный мозг. Общее строение больших полушарий головного мозга

1. Конечный мозг. Основные структуры: большие полушария, мозолистое тело, обонятельный мозг, базальные ядра, боковые желудочки.
2. Плащ головного мозга, доли полушарий. Основные борозды и извилины долей коры полушарий. Борозды и извилины разного порядка, их индивидуальная изменчивость.
3. Представительство анализаторов в коре больших полушарий.

Литература:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Под ред. Л.К.Хлудовой. Раздел «Конечный мозг»
2. Анатомия человека. В 2 томах. Под ред. М. Р. Сапина. или Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Анатомия человека. В 3 томах. Любое издание. Главы «Головной мозг», разделы «Конечный мозг», «Полушарие большого мозга», «Строение коры большого мозга», «Локализация функций в коре полушарий большого мозга»
3. Синельников Р.Д., Синельников Я.Р. Атлас анатомии человека. Т.4, М., Медицина, 1994 или Р.Д. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека. Т. 3, М., Медицина, 1974. Разделы, посвященные конечному или большому мозгу.

Семинар 9. Конечный мозг. Ядра и проводящие пути

1. Базальные ганглии. Хвостатое ядро. Чечевицеобразное ядро. Роль полосатого тела в организации движений.
2. Проекционные, ассоциативные и комиссуральные проводящие пути конечного мозга.
3. Лимбическая система головного мозга.

Литература:

1. Анатомия человека. В 2 томах. Под ред. М. Р. Сапина. или Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Анатомия человека. В 3 томах. Любое издание. Главы «Строение коры большого мозга», «Локализация функций в коре полушарий большого мозга»
2. Синельников Р.Д., Синельников Я.Р. Атлас анатомии человека. Т.4, М., Медицина, 1994 или Р.Д. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека. Т. 3, М., Медицина, 1974. Разделы, посвященные конечному или большому мозгу.

Методические рекомендации по подготовке к семинарским занятиям

При подготовке к семинарским занятиям необходимо:

- внимательно ознакомиться с тематикой семинара;
- прочесть конспект текста лекции по теме, изучить рекомендованную литературу;
- составить краткий план ответа на каждый вопрос семинарского занятия;
- проверить свои знания, отвечая на вопросы для самопроверки;
- выполнить задания (письменно), представленные в рабочей тетради
- если Вам встретились незнакомые термины или имена, обязательно обратитесь к словарю и зафиксируйте их в Вашей тетради.

6. ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ КАРТА САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ И МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ОРГАНИЗАЦИИ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

Разделы и темы для самостоятельного изучения		Виды и содержание самостоятельной работы	Формы контроля
1	Предмет анатомии центральной нервной системы. Место этой дисциплины в системе естественных и психологических наук.	Подготовка к семинару 1: 1. изучите материал лекции по теме, 2. составьте план ответа на каждый вопрос семинарского занятия 1, 3. Ответьте на вопросы для самопроверки.	1. Выступление на семинаре. 2. Участие в обсуждении темы.
2	Методы анатомии центральной нервной системы. Клеточная теория строения нервной системы, нейрогенез.		
3	Общее строение нервной системы.	Подготовка к семинарам 2 и 3: 1. Изучите материал лекции по теме. 2. Ознакомьтесь с разделами литературы 9.1 № 1,2,3. 3. Подготовка контурной карты в рабочей тетради, разделы 2-3. 4. Ответьте на вопросы для самопроверки.	1. Сформулируйте основные положения строения нервной ткани. 2. Участие в обсуждении темы на семинаре. Самостоятельная работа см. 7 № 1 3. Домашняя работа в рабочей тетради.
4	Нейрон, его структурные компоненты. Синапсы. Глиальные клетки.		
5	Эволюция строения нервной системы. Эмбриогенез нервной системы человека. Этапы развития нервной системы.		

6	Общее строение спинного мозга. Серое вещество спинного мозга. Белое вещество и проводящие пути спинного мозга.		
7	Основные отделы головного мозга. Строение белого вещества головного мозга. Серое вещество головного мозга.	Подготовка к семинару 3: 1. Изучите материал лекции по теме. 2. Ознакомьтесь с разделами литературы 9.1 № 1,2,4. 3. Подготовка контурной карты в рабочей тетради разделы 10, 13. 4. Ответьте на вопросы для самопроверки.	1. Перечислите основные отделы мозга. 2. Структурный и функциональный подход в изучении мозга. 3. Особенности строения белого и серого вещества головного и спинного мозга. 4. Внутренние системы транспорта и защиты мозга. 5. Самостоятельная работа см.7 № 2, 3, 4, 14, 21, 22. 6. Домашняя работа в рабочей тетради.
8	Продолговатый мозг. Серое вещество продолговатого мозга. Белое вещество и проводящие пути продолговатого мозга.	Подготовка к семинару 4: 1. Изучите материал лекции по теме. 2. Ознакомьтесь с разделами литературы 9.1 № 1,2,4. 3. Подготовка контурной карты в рабочей тетради разделы 4.1,4.2, 4.3. 4. Ответьте на вопросы для самопроверки.	1. Белое и серое вещество продолговатого мозга. 2. Ретикулярная формация. 3. Ядра 9-12 пары черепных нервов. 4. Самостоятельная работа см.7 № 6 5. Домашняя работа в рабочей тетради.
9	Основные отделы заднего мозга. Мост. Серое и белое вещество моста. Мозжечок. Серое вещество мозжечка. Белое вещество, проводящие пути мозжечка.	Подготовка к семинару 5. 1. Изучите материал лекции по теме. 2. Ознакомьтесь с разделами литературы 9.1 № 1,2,4. 3. Подготовка контурной карты в рабочей тетради разделы 5.1,5.2,5.3, 6. 4. Ответьте на вопросы для самопроверки.	1. Отделы заднего мозга. Структура серого и белого вещества частей заднего мозга. 2. Мост. Ядра 5-7 пар черепных нервов. 3. Мозжечок. 4. Самостоятельная работа см.7 № 5, 7,8. 5. Домашняя работа в рабочей тетради.
10	Основные отделы среднего мозга. Серое вещество среднего	Подготовка к семинару 6. 1. Изучите материал лекции по теме.	1. Белое и серое вещество среднего мозга.

	мозга. Белое вещество среднего мозга, его проводящие пути.	2. Ознакомьтесь с разделами литературы 9.1 № 1,2,4. 3. Подготовка контурной карты в рабочей тетради разделы 6, 7.1,7.2,7.3, 12 4. Ответьте на вопросы для самопроверки.	2. Ретикулярная формация. 3. Ромбовидная ямка. 4. Самостоятельная работа см.7 № 5, 9. 5. Домашняя работа в рабочей тетради.
11	Основные структуры промежуточного мозга. Таламус. Гипоталамус, его составные части. Эпиталамус, эпифиз.	Подготовка к семинару 7: 1. Изучите материал лекции по теме. 2. Ознакомьтесь с разделами литературы 9.1 № 1,2,4. 3. Подготовка контурной карты в рабочей тетради разделы 8.1, 8.2 4. Ответьте на вопросы для самопроверки.	1. Основные структуры промежуточного мозга. 2. Особенности строения частей промежуточного мозга. 3. Третий желудочек. 4.Самостоятельная работа см.7 № 5,10, 11. 5. Домашняя работа в рабочей тетради.
12	Структуры конечного мозга. Борозды и извилины долей полушарий. Классификация слоев коры.	Подготовка к семинару 8: 1. Изучите материал лекции по теме. 2. Ознакомьтесь с разделами литературы 9.1 № 1,2,4. 3. Подготовка контурной карты в рабочей тетради рис. 9.1, 9.2, 9.3, 9.4, 10, 11, 12 4. Ответьте на вопросы для самопроверки.	1. Поверхность полушарий мозга. 2. Основные борозды и извилины долей полушарий. 3.Нейроцитоархитектоника коры полушарий. 4. Цитоархитектонические карты коры. 5. Самостоятельная работа см.7 № 12,13, 15, 16, 17,19. 6. Домашняя работа в рабочей тетради.
13	Цитоархитектонические карты коры больших полушарий. Базальные ганглии. Проводящие пути конечного мозга.	Подготовка к семинару 9: 1. Изучите материал лекции по теме. 2. Ознакомьтесь с разделами литературы 9.1 № 1,2,4. 3. Подготовка контурной карты в рабочей тетради рис. 9.1, 9.2, 9.3, 9.4, 10, 11, 12 4. Ответьте на вопросы для самопроверки.	1. Поверхность полушарий мозга. 2. Основные борозды и извилины долей полушарий. 3.Нейроцитоархитектоника коры полушарий. 4. Цитоархитектонические карты коры. 5. Самостоятельная работа см.7 № 12,13, 15, 16, 17,19. 6. Домашняя работа в рабочей тетради.
14	Отделы вегетативной нервной системы, особенности их	1. Изучите материал лекции по теме.	6. Домашняя работа в рабочей тетради.

строения.		
-----------	--	--

7. Тематика контрольных, самостоятельных работ и методические рекомендации по их выполнению

1. Строение нейрона и нервного волокна.
2. Основные этапы эмбриогенеза центральной нервной системы.
3. Строение спинного мозга.
4. Стволовые отделы головного мозга.
5. Черепномозговые нервы.
6. Продолговатый мозг.
7. Мост. Ядра моста.
8. Строение мозжечка, его основные части.
9. Строение среднего мозга.
10. Строение промежуточного мозга.
11. Гипоталамо-гипофизарный комплекс промежуточного мозга.
12. Строение больших полушарий головного мозга.
13. Общее строение и архитектоника коры больших полушарий.
14. Этапы созревания головного мозга.
15. Базальные ганглии.
16. Лимбическая система мозга.
17. Ретикулярная формация мозга.
18. Строение симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.
19. Строение коры больших полушарий.
20. Проводящие пути спинного и головного мозга.
21. Желудочки головного мозга. Сосудистые сплетения.
22. Оболочки головного и спинного мозга.

Методические рекомендации по выполнению контрольных и самостоятельных работ

По курсу «Анатомия центральной нервной системы» каждый студент выполняет две контрольные работы в аудитории. Поскольку курс предполагает «проработку» каждой темы, то тему самостоятельной работы студент может выбрать из предлагаемого списка тем контрольных работ. Студент может предложить свою авторскую версию темы контрольной работы, которая должна быть согласована с преподавателем. Объем

самостоятельной работы составляет 6 - 15 тысяч знаков, что соответствует 2 - 5 листам печатного текста формата А4, 12 шрифтом Times New Roman с одинарным межстрочным интервалом. На обложке указывается факультет, курс, группа, Ф.И.О. студента и тема самостоятельной работы. Страницы нумеруются и имеют поля. На первой странице пишется план работы (3-5 пунктов) с указанием страниц и приводится список использованной литературы (из 3-8 наименований).

Тема раскрывается студентом самостоятельно на основе прочитанных источников из списка предложенной основной и дополнительной литературы. Дословное переписывание текста должно оформляться как цитата со ссылкой на источник заимствования: например: (1, 15), где 1 – это номер источника в списке использованной литературы, а 15 – номер страницы, на которой находится цитируемый отрывок текста.

Самостоятельную работу не следует строить на изложении и тем более переписывании одного из источников.

Работа проверяется преподавателем и может быть возвращена автору с замечаниями преподавателя. При этом проверяется самостоятельность выполнения работы, степень знания и понимания автором использованной литературы. В случае если самостоятельная работа выполнена некачественно, ее необходимо переделать. Если студент не выполнил самостоятельные работы в срок, он не допускается к экзамену.

Запрещается использование готовых самостоятельных работ из сети Интернет.

Сроки сдачи самостоятельной работы – на следующем семинаре, после изучения соответствующей темы.

8. ВОПРОСЫ. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ К ЭКЗАМЕНУ

1. Строение нейрона и нервного волокна. Типы нейронов.
2. Нейронная доктрина. Нейрогенез.
3. Основные этапы эмбриогенеза центральной нервной системы.
4. Синапсы, их строение и виды.
5. Нейроглия. Виды и функции глиальных клеток.
6. Строение спинного мозга. Серое вещество спинного мозга.
7. Строение белого вещества – проводящих путей спинного мозга.
8. Стволовые отделы головного мозга. Ретикулярная формация ствола мозга.
9. Черепномозговые нервы, их ядра, основные группы черепномозговых нервов.
10. Продолговатый мозг. Серое и белое вещество продолговатого мозга.

11. Ромбовидная ямка. Четвертый желудочек.
12. Строение мозжечка, его основные части.
13. Серое и белое вещество мозжечка.
14. Мост. Серое и белое вещество моста.
15. Строение среднего мозга. Серое и белое вещество среднего мозга.
16. Структуры промежуточного мозга. Таламус, его ядра.
17. Гипоталамо-гипофизарный комплекс промежуточного мозга.
18. Эпиталамус и коленчатые тела промежуточного мозга.
19. Строение больших полушарий головного мозга. Доли полушарий.
20. Борозды и извилины лобной доли полушарий.
21. Борозды и извилины теменной доли полушарий.
22. Борозды и извилины височной доли полушарий.
23. Борозды и извилины затылочной доли полушарий.
24. Классификация борозд полушарий.
25. Общее строение и архитектура коры больших полушарий.
26. Этапы созревания головного мозга.
27. Цитоархитектонические поля коры больших полушарий.
28. Базальные ганглии конечного мозга.
29. Лимбическая система мозга.
30. Ретикулярная формация мозга.
31. Строение коры больших полушарий.
32. Проводящие пути спинного и головного мозга.
33. Желудочки головного мозга. Сосудистые сплетения.
34. Оболочки головного и спинного мозга.
35. Строение симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.

Обязательным условием допуска студента к экзамену является посещение лекций, систематическая работа на семинарских занятиях, выполнение и представление в срок преподавателю самостоятельных работ на положительную оценку, а также положительное прохождение контрольного тестирования перед экзаменом. Активная работа студента в семестре будет способствовать успешной сдаче экзамена.

Методические рекомендации по подготовке к экзамену

Желательно готовиться к экзамену в группе (2-3 чел).

Внимательно прочтите экзаменационные вопросы.

Распределите темы подготовки по блокам и дням.

Не надо зазубривать материал, достаточно выделить ключевые моменты и уловить смысл и логику материала.

Составьте план ответа на каждый вопрос.

Изучив несколько вопросов, обсудите их с однокурсниками, проговорите основные положения ответа вслух.

Положительная оценка на экзамене складывается из знания конкретного материала, умения оперировать понятиями и иллюстрировать ответ с помощью атласа. Ответ должен быть развернутым и аргументированным.

9. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

9.1. Литература

Основная:

1. Хрестоматия по анатомии центральной нервной системы. Ред. Л.К.Хлудова, М., Рос. Психол. об-во, 1998. Доступно на диске (см. раздел 9.2).
2. Синельников Р.Д., Синельников Я.Р., Синельников А.Я. Атлас анатомии человека. В 4 т., М.: РИА «Новая волна», 2007-2010 гг.

Дополнительная:

1. Анатомия человека. В 2 томах. Ред. М. Р. Сапин М., Медицина, 2004.
2. Моренков Э.Д. Морфология мозга человека. М., Изд-во Моск. Ун-та, 1978
3. Привес М.Г., Лысенков Н.К., Бушкович В.И. Анатомия человека. М., Медицина, 1983
4. Астапов В.М., Микадзе Ю.К. Атлас анатомии центральной нервной системы (строение и нарушения). М., 1999
5. Р. Баркер, С. Барацци, М. Нил. «Наглядная неврология» – М.: ГЭОСТАР-Медия, 2005
6. Шаде Дж., Форд Д. Основы неврологии. М., Мир, 1976
7. Гистология. Ред. Елисеев В.Г., М., Медицина, 1983
8. Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л. Мозг, разум, поведение. М., Мир, 1988

9.2. Методическое и информационное обеспечение дисциплины

Студентам рекомендуется использовать электронный источник : CD-ROM, содержащий основные проекции из анатомических атласов Синельникова Р.Д. и Астапова В.М., а также содержание хрестоматии по анатомии центральной нервной системы (ред. Хлудова Л.К.).

9.3. Материально - техническое обеспечение дисциплины

В процессе чтения лекций используются мультимедийные технологии (в частности презентации на основе программы Microsoft Power Point).

10. Приложения

10.1 Терминологический словарь

Аденогипофиз – передняя железистая доля гипофиза, в которой образуются белковые гормоны

Аксон – отросток тела нейрона, предназначенный для проведения возбуждения от него; имеет относительно постоянный диаметр и заканчивается пресинаптическим окончанием

Аксонный холмик – конически расширенный участок начала аксона, являющийся интегративной (триггерной) зоной, в которой формируются потенциалы действия

Аксо-аксональный синапс - функциональное соединение между окончанием аксона одного нейрона и аксоном другого нейрона

Аксо-дендритный синапс - функциональное соединение между окончаниями аксона одного нейрона и дендритами другого нейрона

Аксо-соматический синапс - функциональное соединение между окончаниями аксона одного нейрона и телом другого нейрона

Активная зона - специализированный участок цитоплазматической мембраны пресинаптического окончания, через который посредством экзоцитоза выделяется нейромедиатор

Ассоциативная кора - см. Кора ассоциативная

Астроцит - звездчатой формы клетка нейроглии, поддерживающая и защищающая нейроны, а также регулирующая концентрацию ионов во внеклеточном пространстве

Базальные ганглии (синоним подкорковые ядра) - парные скопления серого вещества, расположенные в глубине больших полушарий мозга. К ним относятся хвостатое ядро и скорлупа, вместе образующие полосатое тело, бледный шар и субталамическое ядро. Вместе с функционально связанной с ними черной субстанцией среднего мозга базальные ганглии необходимы для регуляции движений

Бледный шар (синоним **паллидум**) - одно из подкорковых ядер, принимающих участие в регуляции движений

Бродмана поля - citoархитектоническое деление коры больших полушарий на 52 поля, многие из которых связаны с определённой функцией (например, 17 поле - первичная зрительная кора, 4 поле - первичная моторная кора и т.д.)

Брока зона - область задней нижней части левой лобной коры, играющая решающую роль в формировании моторной программы речи

Бульбарный - относящийся к продолговатому мозгу

Вегетативная нервная система (синоним: **автономная нервная система**) - часть нервной системы, иннервирующая гладкие мышцы внутренних органов и кровеносных сосудов, сердце, кожу и внешнесекреторные железы; подразделяется на симпатический и парасимпатический отделы.

Вентральный - направленный к животу

Вернике зона - расположенная в левой верхней височной извилине мозга область коры, необходимая для восприятия и программирования речи

Вестибулярные ядра - находящиеся в продолговатом мозгу скопления тел нейронов, получающих информацию от вестибулярных рецепторов. Участвуют в распределении тонуса мышц, поддерживающих позу

Внутренняя капсула - плотный слой проводящих нервных волокон между хвостатым ядром и таламусом с одной стороны и чечевицеобразным ядром - с другой. Эти волокна соединяют кору больших полушарий с нижележащими отделами головного мозга и со спинным мозгом

Вставочный нейрон – см. Интернейрон

Ганглий - нервный узел, ограниченное скопление нейронов и нервных волокон, расположенное по ходу нерва и окруженное соединительнотканной капсулой

Гематоэнцефалический барьер - физиологический механизм отбора веществ, способных проникнуть из крови в ликвор, определяется особенностями строения кровеносных капилляров и участием астроцитов, выполняет защитную и регулирующую функцию.

Ген - наименьший участок хромосомы, обуславливающий синтез определенного белка

Гипоталамус (синоним: **подбугорье**) - область промежуточного мозга, расположенная книзу от таламуса, высший центр регуляции вегетативных функций, важная мотивационная структура мозга

Гипофиз - железа внутренней секреции, функционально связанная с гипоталамусом и вырабатывающая пептидные гормоны

Гиппокамп - парное образование, часть старой коры большого мозга, относящаяся к лимбической системе

Глия - один из двух типов клеток, встречающихся в центральной нервной системе; у позвоночных количество клеток глии в 10-50 раз превышает количество нейронов

Голубое пятно - небольшое скопление нейронов в боковой части ромбовидной ямки (верхний отдел продолговатого мозга и мост)

Двигательная единица - группа мышечных волокон и мотонейрон, который их иннервирует

Двигательная кора (синоним: **моторная кора**) - включает дорсолатеральную префронтальную область, осуществляющую планирование предстоящих действий, премоторные или вторичные моторные области (премоторная кора и добавочный моторный ареал), создающие конкретный план действий, а также находящуюся в прецентральных извилинах первичную моторную кору, непосредственно управляющую движениями противоположной стороны тела

Двигательные ядра ствола - совокупности нервных клеток, модулирующих активность интернейронов и мотонейронов спинного мозга при выборе и сохранении необходимой позы и осуществлении всех видов движений

Деафферентация - прекращение проведения сенсорной информации от периферии к центру в результате нарушения анатомической или физиологической целостности чувствительных нервов

Декортикация - удаление или функциональное выключение коры больших полушарий мозга

Дендрит (-ы) - сильно ветвящиеся отростки нейрона, представляющие область формирования входных сигналов

Дендро-дендритный синапс - функциональное соединение между дендритами одного нейрона и дендритами другого нейрона

Денервация - нарушение иннервации путем перерезки или повреждения нервов, иннервирующих тот или иной орган

Дистальный - расположенный дальше от центра или срединной линии тела

ДНК - дезоксирибонуклеиновая кислота: содержащийся в клеточном ядре биополимер, кодирующий информацию о синтезе белка и определяющий наследственную передачу признаков и свойств организма

Диэнцефальный - относящийся к промежуточному мозгу.

Доминирование полушария - относительное преобладание функциональной активности одного из полушарий головного мозга в их совместной деятельности.

Дорсальный - спинной, тыльный

Дыхательный центр - система взаимосвязанных нейронов, управляющих процессом внешнего дыхания и находящихся в ретикулярной формации ствола

Желудочки головного мозга - полости головного мозга, наполненные ликвором, различают боковые (первый и второй), третий и четвертый желудочки

Интегративная зона - функциональная область нейрона, в которой наиболее вероятно суммирование местных потенциалов (постсинаптических или рецепторных) и возникновение потенциала действия, в большинстве нейронов эту область представляет аксонный холмик, в сенсорных нейронах - ближайший от чувствительных окончаний перехват Ранвье

Интернейроны - одна из трёх функциональных разновидностей нейронов (наряду с сенсорными и эфферентными), преобладающая в центральной нервной системе

Комиссуротомия - хирургическое разделение полушарий путем перерезки мозолистого тела.

Кора ассоциативная - область коры больших полушарий, интегрирующая различную сенсорную и моторную информацию для осуществления произвольных действий. Выделяют три ассоциативных области коры: 1) теменно-височно-затылочную; 2) префронтальную и 3) лимбическую

Кора больших полушарий - важнейшая составная часть больших полушарий мозга, функционально разделяющаяся на сенсорные, моторные и ассоциативные области

Кора первичная моторная - расположена в передних центральных извилинах мозга, организована соматотопически, участвует в создании программы конкретных движений

Кора первичная сенсорная - специализированные регионы коры больших полушарий, осуществляющие первую переработку сенсорной информации в коре, подразделяется на соматосенсорную, зрительную и слуховую кору

Кора премоторная - является вторичной моторной корой, разделяется на премоторную область и добавочный моторный ареал, участвует в создании плана предстоящих действий

Корешок спинномозгового нерва - всякий спинномозговой нерв начинается двумя корешками: передним - двигательным и задним - чувствительным

Кортикоспинальный путь - важный нисходящий путь, начинающийся от премоторных, моторных и соматосенсорных областей коры. Проходит через внутреннюю капсулу и на границе продолговатого и спинного мозга 3/4 волокон переходит на противоположную сторону; обеспечивает прямую связь моторных областей коры с интернейронами и мотонейронами спинного мозга

Лимбическая система - совокупность функционально связанных друг с другом структур мозга, расположенных в виде кольца в области соединения ствола и полушарий мозга (мамиллярные тела, гиппокамп, миндалины, свод, перегородка и прилегающие области древней коры), участвует в формировании мотиваций и эмоций

Липиды - не растворяющиеся в воде жироподобные вещества, входят в состав биологических мембран, образуют энергетический запас, определяют особенности проведения нервных импульсов и т. д.

Локализационизм - теория, объясняющая выполнение специфических функций нервной системы определенными ее частями, специализированными для этих функций

Миелин - жироподобное вещество со свойствами диэлектрика, образующее изолирующую оболочку вокруг большинства нервных волокон

Микроглия - способные к передвижению и фагоцитозу клетки глии, происходят из проникающих в мозг через стенки капилляров моноцитов крови

Миндалины мозга (синоним миндалевидные ядра, амигдала) - скопления серого вещества в глубине височных долей, являются частью лимбической системы, участвуют в формировании мотиваций и эмоций

Миозин - сократительный белок мышечных волокон

Митохондрии - клеточные органеллы, которые обеспечивают продукцию и накопление энергии, необходимой для жизнедеятельности клетки

Мозжечок - примыкающий сзади к стволу отдел головного мозга участвующий в координации движений, регуляции мышечного тонуса, сохранении позы и равновесия тела

Мозолистое тело - толстый пучок нервных волокон, соединяющий полушария мозга и обеспечивающий их совместную деятельность

Мост - часть ствола мозга, расположенная рострально от продолговатого мозга и содержащая важные проводящие двигательные и чувствительные пути

Моторная система - функционально связанные области мозга, обеспечивающие планирование, программирование и регуляцию движений.

Нейробласт - способная к делению, еще не дифференцированная клетка-предшественница, из которой в процессе эмбрионального развития формируются зрелые нервные клетки

Нейрогипофиз - задняя доля гипофиза, выделяющая в кровь свои нейрогормоны

Нейроглия – см. Глия

Нейрон (-ы) (синоним **нервная клетка**) - один из двух классов клеток, представленных в мозгу и отличающихся способностью получать, перерабатывать и передавать информацию в форме биоэлектрических сигналов

Нейронная теория - теория, рассматривающая отдельные нейроны на основе фундаментальных принципов переноса сигналов в нервной системе

Нерв - совокупность нервных волокон проводящих электрические сигналы от рецепторов в центральную нервную систему или от центральной нервной системы к эффекторам

Нервная трубка - эмбриональная структура, из которой развивается центральная нервная система

Нервный центр - сочетание нейронов, связанных друг с другом синапсами и согласованно включающихся в регуляцию определенной функции или в осуществление рефлекторного акта

Олигодендроцит (-ы) – разновидность клеток глии, отличающаяся небольшим телом и относительно небольшими отростками, многократно обертывающими аксоны нейронов, создавая этим изолирующий миелиновый футляр

Онтогенез - процесс индивидуального развития организма, включающий весь жизненный цикл от зиготы до смерти

Парасимпатическая нервная система - часть вегетативной нервной системы, функцией которой является поддержание постоянства внутренней среды организма на протяжении длительного времени, восстановительные процессы и запасание энергии (трофотропная функция)

Перехваты Ранвье - повторяющиеся через регулярные промежутки участки аксона, свободные от миелинового покрытия, служат для быстрого проведения возбуждения

Периферическая нервная система - ганглии и нервы, находящиеся вне головного и спинного мозга, т. е. за пределами центральной нервной системы, разделяется на **соматическую и вегетативную** части

Пирамидный путь – см. Кортикоспинальный путь

Полосатое тело (синоним **стриатум**) - одно из базальных (подкорковых) ядер большого мозга, состоит из хвостатого ядра и скорлупы, участвует в формировании программы движений

Пост- - приставка со значением "находящийся позади, за чем-либо, следующий после чего-либо"

Проводящие пути центральной нервной системы - тесно расположенные нервные волокна, соединяющие различные отделы ЦНС, объединённые в системы, характеризующиеся общностью морфологического строения и функции

Проксимальный - расположенный ближе к центру или срединной линии тела

Промежуточный мозг - часть ствола мозга, включающая таламус, гипоталамус, наружные и внутренние коленчатые тела, эпителиум

Реншоу клетки - интернейроны спинного мозга, возбуждаемые мотонейронами и затем тормозящие активность этих мотонейронов по принципу возвратного торможения.

Ретикулярная формация - совокупность структур, занимающих центральную область ствола; получает афферентную информацию от сенсорных проводящих путей, играет важную роль в механизмах сна и бодрствования, контролирует рефлекторную деятельность спинного мозга, участвует в регуляции вегетативных функций

Рибосомы - органеллы, на которых происходит синтез белка в клетке

Сенсорная система - совокупность определённых структур центральной нервной системы, связанных нервными путями с рецепторным аппаратом и друг с другом, функцией которых является анализ раздражений одинаковой физической природы, который завершается кодированием внешнего сигнала

Симпатическая нервная система - часть вегетативной нервной системы, управляющая реакциями борьбы и бегства; тела преганглионарных нейронов расположены в боковых рогах грудного отдела и 2-3 верхних сегментах поясничного отдела спинного мозга

Синапс - область функционального соединения одного нейрона с другим или нейрона с эффектором, где происходит передача нервных сигналов от одной клетки к другой

Синаптическая бляшка - утолщение на конце каждой ветви аксона пресинаптической клетки, в нем содержатся секреторные пузырьки с медиатором

Синаптическая щель - пространство между синаптической бляшкой и постсинаптической мембраной, заполненное внеклеточной жидкостью, ширина синаптической щели в химических синапсах 20-40 нм, в электрических - 2-4 нм

Соматотопия - принцип соответствия между пространственным распределением рецептивных полей и воспринимающими и перерабатывающими афферентную информацию областями переключательных ядер и соматосенсорной коры (принцип экранной проекции, "точка в точку")

Спинной мозг - наиболее древний отдел центральной нервной системы, расположенный в позвоночном канале и имеющий сегментарное строение

Спинальная жидкость (синонимы **цереброспинальная жидкость**, **ликвор**) - прозрачная жидкость, заполняющая желудочки мозга, центральный канал спинного мозга и пространство между оболочками мозга, защищает мозг от механических повреждений

Средний мозг - часть мозга, расположенная роstralно от моста, включающая в себя ножки мозга и четверохолмие, содержит красное ядро, черную субстанцию, участвует в осуществлении многих моторных и сенсорных функций

Ствол мозга - часть мозга, расположенная между спинным мозгом и полушариями, включает продолговатый, задний, средний и промежуточный отделы мозга

Стереотаксический метод - точное введение микроэлектродов, микропипеток в глубокие структуры мозга на основе трехмерной модели, представляющей пространственное расположение отдельных подкорковых структур

Таламус (синоним **зрительный бугор**) - парное образование, отдел промежуточного мозга, где происходит переключение большинства афферентных сигналов, передающихся к коре мозга

Триггерная зона - см. Интегративная зона.

Функциональная асимметрия полушарий - неравнозначность функций правого и левого полушарий головного мозга

Хвостатое ядро - парное образование, входящее в состав базальных ганглиев, участвует в организации движений

Центральная нервная система - часть нервной системы, состоящая из головного и спинного мозга

Центробежные волокна (синоним **эфферентные**) - нервные волокна, проводящие возбуждение из центральной нервной системы к эффекторам (мышцы, железы)

Центростремительные волокна (синоним **афферентные, чувствительные**) - нервные волокна, проводящие возбуждение от периферических рецепторов в центральную нервную систему, образованы отростками клеток, находящихся в спинальных ганглиях

Цитоплазма - часть клетки за исключением ядра, ограниченная клеточной мембраной

Цитоскелет - сеть микротрубочек, микрофиламентов и нейрофиламентов, примыкающих и к внутренней стороне клеточной мембраны

Черепномозговые нервы - 12 пар нервов, соединенных своими корешками со стволом мозга, иннервируют мышцы головы и шеи, а также содержат чувствительные волокна от этих областей тела, от внутренних органов и кровеносных сосудов

Чёрная субстанция - анатомически выделяемая область среднего мозга, состоящая из бледной вентральной части и сильно пигментированной дорсальной, функционально связана с подкорковыми ядрами, участвующими в планировании и инициации движений

Шванновские клетки - разновидность клеток глии, создают миелиновую оболочку отростков нейронов периферической нервной системы

Шипик-и - боковые выступы дендритов, служащие для образования синапсов

Эквипотенциализм - господствующая в первой половине XX века теория о равной значимости всех областей коры для осуществления любой деятельности

Экспрессия генов - механизм включения процесса считывания генетической информации

Эктодерма - наружный зародышевый листок, из которого в дальнейшем формируются клетки, образующие нервную систему

Эндоплазматический ретикулум - органелла клетки, выполняющая функцию синтеза и транспорта белков и небелковых веществ

Ядро клетки - часть клетки, в которой находится ДНК, содержащая генетическую информацию и участвующая в синтезе белков

10.2 Задания для самостоятельной работы студента.

Задания указаны в технологической карте и выполняются в рабочей тетради.

10.3 Тексты для обсуждения.

У. Коуэн. Развитие мозга

В период внутриутробного развития нейроны мозга человека образуются со скоростью сотен тысяч в минуту. Одна из проблем нейробиологии состоит в том, каким образом нейроны находят свое место и формируют надлежащие связи.

Общие изменения мозга в процессе развития эмбриона и плода были описаны уже в прошлом столетии, однако до сих пор еще относительно мало известно о лежащих в их основе клеточных процессах, тех процессах, которые обеспечивают формирование отдельных частей мозга и их связей друг с другом. Ясно одно — это, что нервная система берет начало от пласта клеток на дорсальной поверхности развивающегося эмбриона (от нервной пластинки), что эта ткань складывается затем в удлиненную полую структуру (нервную трубку) и что на головном конце трубки выделяются три выпуклости, соответствующие трем главным частям мозга — переднему, среднему и заднему мозгу.

Однако не на этих изменениях внешней формы развивающегося мозга сконцентрировано внимание нейробиологов развития в последние годы. Ставятся более интересные вопросы. Как, к примеру, возникают различные составные элементы крупных частей нервной системы, как они занимают определенное положение внутри мозга, каким образом происходит дифференцировка нейронов и окружающих их глиальных клеток, как устанавливают связи друг с другом нейроны различных участков мозга? Несмотря на многочисленные попытки исследований в этих направлениях, еще невозможно дать полное описание развития какой-либо части мозга, и тем более мозга в целом. Определяя, однако, какие события являются главными в развитии нервной системы, можно рассчитывать на успешное решение этих кардинальных вопросов.

В развитии любой части мозга можно выделить восемь основных стадий.

Последовательно это:

- 1) индукция нервной пластинки,
- 2) локализованное деление клеток в различных участках,
- 3) миграция клеток из зоны, в которой они возникли, к местам, где они останутся окончательно,
- 4) агрегация клеток, приводящая к формированию идентифицируемых участков мозга,
- 5) дифференцировка незрелых нейронов,
- 6) формирование связей с другими нейронами,
- 7) избирательная гибель некоторых клеток и
- 8) ликвидация одних ранее сформированных связей и стабилизация других.

Процесс, посредством которого часть клеток эктодермы, или наружного слоя развивающегося зародыша, превращается в специализированную ткань, в ткань, из которой развивается головной и спинной мозг, называется нейральной индукцией. С двадцатых годов нашего столетия известно, что определяющим событием для нейральной индукции является взаимодействие эктодермы и части лежащего под ней слоя ткани, называемого мезодермой. Природа этого взаимодействия остается неясной, но есть основания полагать, что оно включает в себя специфический перенос веществ из мезодермы в эктодерму и что в результате этого переноса недифференцированная ткань эктодермы оказывается необратимо вовлеченной в формирование нервной ткани. Ясно также, что последующее взаимодействие различных участков эктодермы и мезодермы приводит к пространственному детерминированию главных частей будущего головного и спинного мозга. Передняя часть мезодермы, входя в контакт с эктодермой, специфически индуцирует структуры переднего мозга, следующая за ней часть обеспечивает формирование структур среднего и заднего мозга, и, наконец, задняя ее часть, расположенная под эктодермой, ответственна за происходящее позднее формирование спинного мозга.

Многие детали процесса пространственной детерминации остаются неясными. Эксперименты с дезагрегированными эктодермальными и мезодермальными клетками из зародышей соответствующих стадий позволили предположить, что важным фактором для этого процесса является создание определенных относительных концентраций двух агентов, которые, вероятно, представляют собою низкомолекулярные белки. Один из них, нейтрализующий агент, как бы подготавливает эктодерму к будущему превращению в нервные структуры, а другой — мезодермализующий агент, — присутствуя в варьирующих концентрациях, определяет региональные различия внутри эктодермы.

В 30-е и 40-е годы были сделаны многочисленные попытки выделить предполагаемые индуцирующие агенты, однако сегодня стало ясно, что эта работа была преждевременной. Только в последние два десятилетия существенно обогатились наши знания о природе генной индукции в целом, но и сейчас осталось далеко не ясным, являются ли механизмы индукции, обнаруженные у микроорганизмов, теми же, что и в животных клетках. Существует и другая причина того, почему проблема нейральной

индукции трудно поддается решению. Единственной экспериментальной системой, доступной для изучения нейральной индукции, является эктодерма, выделенная у зародыша соответствующей стадии, при этом, поскольку эктодерма способна отвечать на индуктивный стимул только в течение короткого периода развития, исследователям приходится работать с предельно малым количеством ткани. Нужно отдать дань изобретательности и экспериментальному искусству тех, кто взялся за эту проблему и благодаря кому уже достигнут такой большой прогресс.

По мере того как основные части нервной системы детерминируются, их потенции становятся все более и более ограниченными. К примеру, головной конец нервной пластинки представляет собой изначально переднемозговое - глазное поле, из которого впоследствии разовьются как передний мозг, так и нервные структуры глаза. Если на этой стадии удалить небольшой кусочек эктодермальной ткани, дефект будет быстро устранен за счет размножения соседних клеток, и развитие, как переднего мозга, так и глаза пройдет совершенно нормально. Если ту же самую операцию произвести на несколько более поздней стадии, останется неустранимый дефект либо переднего мозга, либо глаза, в зависимости от локализации удаленного кусочка. Иными словами, на более поздней стадии удастся с определенностью выделить поле переднего мозга, которое образует дефинитивные структуры переднего мозга, и глазное поле, которое образует только нервные структуры глаза.

На еще более поздних стадиях разграничиваются специализированные области внутри самого переднемозгового поля. С применением различных приемов маркирования клеток стало возможно начертить «карты судьбы» клеток, которые с достаточной точностью предсказывают окончательную локализацию клеток каждого участка раннего переднемозгового поля. Факторы, приводящие к прогрессивному выделению все более и более мелких единиц, дающих начало специализированным частям мозга, неизвестны, но есть основания предполагать, что, когда мы будем больше знать о клеточной дифференцировке вообще, проблема эта прояснится.

Исследованиями зародышей амфибий установлено, что число клеток в их нервной пластинке относительно мало (порядка 125000), и оно почти не меняется в период формирования нервной трубки. Однако после того, как нервная трубка замыкается, размножение клеток возобновляется в быстром темпе, в результате чего пласт эпителиальных клеток, образующих нервную пластинку, вскоре превращается в довольно толстый слой клеток, в котором клеточные ядра располагаются на различных уровнях. Микроскопическое исследование клеток, дополненное в ряде случаев введением радиоактивно меченого тимидина, предшественника ДНК, показало, что все клетки в стенке нервной трубки способны размножаться и что характерный вид «псевдонаслоения» эпителия создается благодаря тому, что ядра клеток лежат на разных уровнях. Ядра клеток синтезируют ДНК, когда они лежат в глубине эпителия, а перед делением они мигрируют к вентрикулярной поверхности и убирают свои периферические отростки. После митоза (клеточного деления) дочерние клетки вновь образуют отростки и их ядра возвращаются до возобновления митотического цикла в более глубокие области эпителиального слоя. Миграция ядер размножающихся нейронов весьма характерна для эпителиальных клеток этого типа.

После того как клетки проходят ряд таких циклов (число их варьирует от области к области и от популяции к популяции внутри одной и той же области), они теряют способность синтезировать ДНК и мигрируют из эпителия, образуя второй клеточный слой по соседству с вентрикулярной зоной. Клетки, составляющие этот покровный, или промежуточный, слой, являются либо молодыми нейронами, которые уже больше не делятся, либо предшественниками глиальных клеток, сохраняющих способность к делению на протяжении всей своей жизни.

Хотя до сих пор неизвестно, чем включается и выключается механизм размножения в каждой данной области нервной системы, ясно, что сроки, по истечении которых различные популяции клеток перестают делиться, жестко детерминированы, и, более того, имеются веские основания полагать, что периоды эти являются критическими в жизни всех нейронов. Выход клеток из митотического цикла, по-видимому, не только влечет за собой последующую миграцию клеток в промежуточный слой, но и обеспечивает клеткам окончательный их «адрес», в том смысле, что если известна «дата их рождения» (определяемая по времени, когда клетки теряют способность синтезировать ДНК), то можно предсказать и будущее их местоположение. Более того, в некоторых случаях оказывается, что именно в это время определяется характер связей, в конечном счете, формируемых нейроном.

На основании экспериментов, в которых небольшие количества меченого радиоактивного тимидина вводились в зародыш (или в случае млекопитающих в организм беременной), исследователи знают теперь даты рождения клеток во многих частях мозга для различных видов животных. Исходя из такого рода исследований, стало возможным сделать некоторые обобщения относительно характера размножения клеток мозга. Это, во-первых, то, что крупные нейроны (а к ним принадлежит большинство клеток, отростки которых распространяются на значительные расстояния, таких, например, как проецирующиеся в зрительные центры мозга клетки сетчатки) обычно формируются раньше, чем более мелкие нейроны, волокна которых не распространяются далеко за пределы тела клетки. Во-вторых, в каждой области мозга имеется характерное распределение клеток ко времени завершения размножения. К примеру, в коре головного мозга первые клетки, прекратившие размножение, впоследствии занимают самый глубокий кортикальный слой, а клетки, образовавшиеся в значительно более позднее время, соответственно создают все более поверхностные слои коры.

С другой стороны, в нейральном компоненте сетчатки (являющейся своеобразным продолжением мозга) пространственное распределение клеток разных генераций прямо противоположное: первое поколение образовавшихся клеток (ганглиозные) мигрируют в самый поверхностный слой сетчатки, а следующие популяции занимают все более глубокие слои. В других областях мозга расположение клеток более сложное, но и для подобных случаев можно считать доказанным, что клетки, локализующиеся в пределах одной общей зоны, образованы одновременно, и наоборот, клетки, образованные в разное время, располагаются, как правило, в разных зонах. Третье обобщение, которое может быть сделано, состоит в том, что в большей части мозга первые опорные клетки появляются примерно в то же самое время, что первые нейроны, но чаще всего размножение глиальных клеток продолжается значительно дольше.

Число нейронов, первоначально образованных в любой части мозга, определяется тремя факторами. Первым фактором является длительность пролиферативного периода: по последним данным она может варьировать от нескольких дней до нескольких недель. Вторым фактор — это длительность клеточного цикла: у ранних зародышей она составляет несколько часов, однако далее по мере развития она может увеличиться до 4-5 дней. Третьим фактором является число клеток-предшественников, из которых образуется популяция нейронов.

В настоящее время существует ряд методов для определения длительности пролиферативного периода и длительности клеточного цикла, но лишь в малом числе случаев удается выявить пул клеток-предшественников. Одна из причин такого рода затруднения состоит в том, что пока еще нет способа проследить за судьбой отдельных клеток развивающегося мозга млекопитающих, как это было сделано при изучении значительно более простых форм нервной системы беспозвоночных. Зародыши этих организмов часто бывают совершенно прозрачными, и поэтому отдельные клетки можно наблюдать на протяжении нескольких митотических циклов с помощью светового

микроскопа, оснащенного дифференциально-интерференционной оптикой. Иногда клетки-предшественники у таких организмов бывают настолько крупными, что могут быть без труда помечены с помощью внутриклеточных инъекций молекул-маркеров, таких, как пероксидаза хрена; если маркер не разрушается, то он обнаружится во всех потомках меченой клетки, по крайней мере, в нескольких поколениях.

Поскольку большинство нейронов образуется в вентрикулярной зоне нервной трубки или в непосредственной близости от нее, а окончательно располагается на некотором расстоянии от этого слоя, следовательно, они должны пройти хотя бы одну стадию миграции после выхода из цикла. Только в небольшом числе случаев клетки, мигрируя из вентрикулярной зоны, продолжают делиться. Деление это обычно наблюдается в особой области между вентрикулярной и промежуточной зонами, названной субвентрикулярной зоной. Этот слой, наиболее отчетливо выраженный в переднем мозгу, дает начало многим более мелким нейронам глубинных структур больших полушарий (базальных ганглиев), некоторым мелким кортикальным нейронам и многим глиальным клеткам коры головного мозга и подлежащего белого вещества. В заднем мозгу ряд клеток из субвентрикулярной зоны вторично мигрирует под поверхность развивающегося мозжечка, где они дают начало специальной пролиферативной зоне, известной под названием наружного зернистого слоя. У человека размножение клеток в этом слое мозга продолжается в течение нескольких недель; здесь образуется большинство вставочных нейронов коры мозжечка, включая миллиарды специфических клеток мозжечка — так называемых клеток-зерен. За этим и некоторыми другими исключениями, в миграции участвуют постмитотические клетки.

В большинстве случаев движение нейронов при миграции носит амебоидный характер. Мигрирующая клетка вначале выбрасывает ведущий отросток, который прикрепляется к подходящему субстрату; ядро перетекает или втягивается в отросток, после чего подтягивается задний отросток. В целом это довольно медленный процесс: средняя скорость миграции клетки составляет около одной десятой миллиметра в день. В некоторых случаях клетка как целое не мигрирует. Вместо этого вначале на ранней стадии развития она выпускает несколько отростков, а позднее тело клетки перемещается постепенно все дальше и дальше от первых отростков, которые остаются при миграции тела на прежнем месте.

Поскольку нейроны часто мигрируют на значительные расстояния, интересно знать, на какого типа направляющие сигналы они реагируют. В частности, возникает вопрос, «откуда они знают», в какой момент времени следует сделать остановку и начать агрегацию с другими подобными нейронами. Уже на протяжении некоторого времени известно, что в развивающемся мозге существуют специализированные глиальные клетки, тела которых расположены в вентрикулярной зоне, а отростки вытянуты радиально к поверхности. Поскольку эти клетки появляются на ранних стадиях развития и продолжают существовать еще некоторое время после того, как нейроны прекратят миграцию, предполагается, что они могут служить удобными направляющими, вдоль которых нейроны могут двигаться. На электронных микрофотографиях многих частей развивающегося мозга мигрирующие клетки почти всегда обнаруживаются в тесном контакте с соседствующими отростками глиальных клеток. Этот факт позволил П. Ракичу (P. Rakic) из Медицинской школы Йельского университета постулировать, что мигрирующие клетки направляются к своему постоянному местоположению отростками глиальных клеток. В пользу этой точки зрения говорят наблюдения Ракича и Р. Сидмана (R. Sidman) из детской больницы Медицинского центра в Бостоне, заметивших, что в результате одной из наиболее поразительных генетических мутаций, затрагивающих мозжечок мыши, радиальные отростки глиальных клеток дегенерируют на сравнительно ранней стадии, и миграция большинства клеток-зерен полностью нарушается, видимо, как результат этой дегенерации.

Если учесть расстояние, на которое многие нейроны перемещаются за период развития, то не приходится удивляться тому, что во время своей миграции некоторые клетки отклоняются от правильного пути и оказываются в итоге не на своем месте. Долгое время патологи считали такое смещение положения нейронов (названное эктопией) сопутствующим обстоятельством некоторых серьезных нарушений развития мозга и не принимали во внимание, что даже во время нормального развития часть мигрирующих клеток может неадекватно реагировать на обычный направляющий стимул и оказаться в неверном положении. Современные методы исследования в ряде случаев дали возможность выявить клетки такого рода; при этом оказалось, что большинство подобных смещенных нейронов не удастся обнаружить на более поздних стадиях развития. При тщательном изучении с этой точки зрения одной из популяций нейронов оказалось, что неточно мигрирует около 3% клеток, и за редким исключением все смещенные нейроны дегенерируют.

Когда мигрирующие нейроны достигают своего окончательного местоположения, они агрегируют с другими аналогичными клетками, образуя либо корковые слои, либо ядерную массу. Способность развивающихся клеток одинакового происхождения избирательно слипаться с другими аналогичными клетками была впервые обнаружена более 50 лет назад, однако только в последнее десятилетие этот факт привлек заслуженное внимание нейроэмбриологов. Отправным стимулом для современных исследований послужил поиск молекулярных механизмов, лежащих в основе формирования специфических связей между родственными группами нейронов. К сожалению, задача эта оказалась трудно поддающейся решению, хотя большая часть проделанной при этом работы непосредственно подводит к важным выводам в отношении того, как образуются в развивающемся мозге дискретные популяции нейронов.

Возможно, наиболее важным в этой серии исследований явилось следующее наблюдение: если клетки из двух или трех областей развивающейся нервной системы диспергировать (механически или же с помощью мягкой химической обработки), смешать вместе, а затем оставить реагировать в подходящей среде, то они проявляют тенденцию сортироваться таким образом, что клетки каждой данной области агрегируют преимущественно с клетками той же области. Избирательная адгезивность, по-видимому, является общим свойством всех живых клеток и обеспечивается наличием на их поверхности особого класса больших молекул, которые служат как для «узнавания» клеток того же сорта, так и для связывания клеток друг с другом. Эти молекулы, функционирующие как межклеточные связки (лиганды), высоко специфичны для каждого крупного типа клеток. В процессе развития они, вероятно, изменяются либо в количественном отношении, либо по характеру распределения. В последнее время сотрудники нескольких лабораторий предпринимают попытки выделить и охарактеризовать те или иные поверхностные лиганды, и, быть может, проблема эта окажется первой среди других проблем биологии развития нервной системы, которые будут успешно решены на молекулярном уровне.

Еще одна особенность агрегации клеток в развивающейся нервной системе состоит в том, что в большинстве областей мозга клетки не только агрегируют друг с другом, но и приобретают некоторую предпочтительную ориентацию. К примеру, в коре головного мозга большинство крупных пирамидных нейронов согласованно выстраиваются в ряд таким образом, что их выступающие апикальные дендриты оказываются направленными к поверхности, а их аксоны располагаются в направлении подлежащего белого вещества. Непонятно, что помогает клеткам выстраиваться в ряд, однако представляется вероятным, что этому способствует либо наличие на поверхности клетки молекул разных классов, задающих ориентацию, либо избирательное перераспределение поверхностных молекул, определяющее исходную клеточную агрегацию.

Одной из наиболее ярких особенностей развивающихся нейронов является постепенное развитие их отростков. Одинаково важными чертами являются также приобретение нейронами одного из способов проведения сигналов (большинство нейронов генерирует потенциал действия, а некоторые обеспечивают только проведение с декрементом) и выбор одного из двух способов взаимодействия клеток друг с другом (либо посредством формирования традиционных синапсов, обеспечивающих выделение химического медиатора, либо посредством формирования щелевых контактов, обеспечивающих электрическое взаимодействие клеток). Для нейробиологов только теперь начинают проясняться некоторые из этих наиболее глубоких аспектов дифференцировки нейронов, и становится понятно, что нейроны могут оказаться значительно более сложно организованными клетками, чем ранее представлялось. Например, недавно было показано, что некоторые нейроны могут переключаться с одного типа медиатора на другой (в частности, с норадреналина на ацетилхолин) под влиянием факторов среды, тогда как другие могут на разных стадиях развития менять тип иона, используемого для распространения нервного импульса (к примеру, кальций - на натрий).

Значительно больше известно о процессе формирования нервных отростков. Нейроны мозга млекопитающих в большинстве своем являются мультиполярными — с несколькими конусообразными дендритами, функционирующими как рецептивные отростки, и одним аксоном, который служит главным эффекторным отростком клетки. Хотя некоторые клетки, как известно, образуют отростки до того, как начинают мигрировать, большинство образует их после того, как займет окончательное местоположение. Точно не ясно, что стимулирует образование отростков. Исследованиями, в которых изолированные незрелые нейроны поддерживались в культуре, выяснено, что отростки образуются только на клетках, прикрепляющихся к подходящему субстрату, и что при этом условия клетки часто способны образовывать совершенно нормальный набор дендритов и аксонов. В некоторых случаях, несмотря на пребывание в искусственных условиях, общий вид дендритов, образованных в культуре, точно соответствует характерному для интактного мозга, хотя при этом клетки лишены всех контактов с другими нейронами и даже с глиальными клетками. Наблюдения такого рода дают основания предполагать, что информация, необходимая для формирования характерного ветвления дендритов, детерминирована генетически.

Доказано также, что во время нормального развития большинство нейронов испытывает различного рода локальные механические влияния, которые модифицируют их форму. Несомненно, что количество и распределение получаемых клеткой импульсов способно коренным образом влиять на окончательную форму нейронов. Яркий пример такого рода влияния представляет мозжечок. Дендриты наиболее характерного класса нейронов коры мозжечка - клеток Пуркинье - в норме располагаются в плоскости, ориентированной под прямым углом к аксонам клеток-зерен, представляющих их основной вход; если по какой-либо причине нарушится обычное регулярное расположение этих аксонов, то соответственно изменится и характер расположения дендритов клеток Пуркинье.

Теперь стало достаточно ясно, каким образом вытягиваются отростки нейронов. У большинства отростков на их растущих концах находятся особые структуры, названные конусами роста. Эти развернутые, весьма подвижные структуры в живом виде выглядят как постоянно и активно исследующие свое непосредственное окружение. Они являются местами, в которых происходит добавление большей части нового материала к растущему отростку. Когда отросток разветвляется, он почти всегда образует новый конус роста. Хотя и по косвенным данным, можно, однако, полагать, что внутри или на поверхности конуса роста на молекулярном уровне заложена способность, обнаруживать субстрат, вдоль которого следует расти, а также идентифицировать соответствующие мишени. Эксперименты, в которых нейронам создавались условия для роста на различных

искусственных субстратах, показали, что большинство отростков растет преимущественно вдоль поверхности повышенной адгезивности.

Одна из наименее понятных проблем нейробиологии развития состоит в том, как аксоны определяют правильный путь. Это особенно трудно понять, когда аксонам приходится протягиваться на значительные расстояния сквозь структуры мозга, и в одной или нескольких точках своего пути отклоняться либо влево, либо вправо, продвигаясь к противоположной стороне мозга и образуя одно или несколько ответвлений до того, как они окончательно достигнут предопределенного местоположения. В некоторых системах это выглядит так, как если бы аксоны росли просто под влиянием каких-то градиентов, направленных вдоль больших осей головного и спинного мозга; в других системах больше похоже на то, что направление определяется взаимоотношениями с ближайшими соседями. Во многих случаях, однако, кажется, что внутри растущего аксона закодирован тонкий молекулярный механизм, позволяющий аксону точно реагировать на химические или структурные указатели на его пути.

Пример такого направленного роста продемонстрировала недавно Р. Леви-Монтальчини (R. Levi-Montalcini) из Лаборатории биологии клетки Национального совета по научным исследованиям в Риме. Когда она и ее коллеги вводили в головной мозг молодым крысам белок, известный под названием фактора роста нервов, наблюдался аномальный рост аксонов клеток симпатического ганглия (периферических нейронов, лежащих рядом с позвоночником и, как известно, чувствительных к фактору роста) в спинной мозг и вверх по направлению к головному мозгу, по-видимому, вдоль пути, по которому диффундировал инъецированный фактор роста. В этом случае фактор роста нервов действовал не столько как трофический, или стимулирующий, рост, сколько как тропный, или направляющий, рост, при этом аксоны симпатических нервов отвечали хемотропизмом на присутствие этого фактора.

Имеются еще два аспекта проблемы роста нервных отростков, заслуживающие обсуждения. Во-первых, это то, что большая часть нейронов образует вначале значительно больше отростков, чем им необходимо или же чем они способны впоследствии сохранить. Многие молодые нейроны несут на себе множество коротких дендритоподобных отростков, из которых почти все по мере «взросления» клеток втягиваются назад. Аналогично большинство развивающихся аксонов образует значительно больше связей, чем их остается во взрослом состоянии, иными словами, существует процесс ликвидации связей, во время которого устраняются многие (а в некоторых случаях все, за исключением одной) первоначальные связи. Второй аспект состоит в том, что у аксонов имеется тенденция, расти в тесном соседстве друг с другом. Этот феномен известен под названием фасцикуляции (расположения пучками). В современных работах предполагается, что фасцикуляция связана с появлением на поверхности большей части аксонов веществ-лигандов, которые делают их способными объединяться, и расти совместно с другими родственными аксонами. Одним из преимуществ латерального объединения такого типа является, по-видимому, то, что только первому нейрону в группе необходим традиционный конус роста, другие же аксоны лишь следуют за лидером.

Несомненно, что наиболее важным из нерешенных вопросов в развитии мозга остается вопрос, каким образом нейроны формируют специфическую пространственную структуру связей. Существовавшее ранее представление о том, что большинство связей мозга функционально отбирается из совокупности случайно сформированных соединений, в настоящее время кажется неправомерным. Уже на ранних стадиях развития большинство связей устанавливается точно; существует много доказательств того, что образованные связи специфичны не только для данной области мозга, но и для данного нейрона (а в некоторых случаях и для данных частей нейрона) внутри этой области.

Выдвинуто несколько гипотез для объяснения того, как достигается такая замечательная точность. Некоторые исследователи считают возможным объяснить это тем,

что растущие аксоны поддерживают такие же топографические взаимоотношения друг с другом, как и тела их клеток. Другие подчеркивают значение временного аспекта (в частности, критическим является момент, к которому различные группы волокон достигают области своего назначения). Одной из гипотез, в которой делается попытка объяснения всех наблюдаемых особенностей роста, может послужить гипотеза химического сродства, сформулированная Р. Сперри (R. Sperry) из Калифорнийского технологического института. Согласно его точке зрения, большинство нейронов (или, что более вероятно, большинство малых популяций нейронов) приобретают химические различия на ранней стадии своего развития в зависимости от занимаемого положения, и эта их дифференцированность выражается в наличии соответствующих меток, которые и позволяют аксонам узнавать либо аналогичную, либо комплементарную метку на поверхности нейронов-мишеней.

Хотя эта проблема может быть распространена на все части нервной системы, наиболее интенсивно она исследуется на двух системах - системе иннервации мускулатуры конечностей мотонейронами спинного мозга и системе проекции ганглиозных клеток сетчатки к месту их назначения (у низших позвоночных) в зрительный тектум мозга. Изучение иннервации мышц показывает, что при нормальных обстоятельствах на ранней стадии развития небольшие популяции мотонейронов, называемые пулами, отделяются друг от друга: каждый пул мотонейронов иннервирует преимущественно отдельную мышцу конечности, и при этом случается очень мало ошибок. Хотя пространственное соответствие при иннервации в норме является точным, точность эта не абсолютна. Поэтому если заднюю конечность куриного эмбриона-донора трансплантировать рядом с ногой эмбриона-реципиента, то мышцы дополнительной конечности будут иннервироваться неизменно пулами мотонейронов, которые в норме иннервируют или мускулатуру туловища, или мускулатуру тазового пояса. Картина иннервации явно аномальная, однако тот факт, что мышцы трансплантированной конечности всегда иннервируются одними и теми же популяциями клеток, служит убедительным подтверждением того, что даже при этих необычных условиях мотонейроны руководствуются некоторым определенным (пока еще неустановленным) набором правил.

Ретино-тектальная система оказалась особенно подходящей для анализа обсуждаемой проблемы. На эмбриональных и личиночных стадиях развития амфибий удается производить различные экспериментальные манипуляции, такие, как поворот глазного яблока, составление глаза из различных сегментов двух или более сетчаток, удаление или поворот частей тектума. После окончательного развития системы оказывается возможным анатомически, электрофизиологически, а также в поведенческих опытах выявить связи, сформированные ганглиозными клетками сетчатки. Кроме того, у рыб и амфибий зрительный нерв (состоящий из аксонов ганглиозных клеток сетчатки) способен регенерировать после разрушения, что позволяет проводить аналогичные эксперименты на ювенильных и взрослых животных. В настоящее время на этой системе получено огромное количество данных, и мы суммируем здесь только некоторые основные достижения.

Пожалуй, наиболее важные результаты в исследованиях такого рода получены в двух основных группах экспериментов. В первой группе у лягушек и хвостатых амфибий перерезали зрительный нерв и поворачивали глаз на 180°. В другой группе у золотой рыбки и лягушки иссекали участки зрительного тектума и либо поворачивали их, либо пересаживали в другую часть тектума. В обеих группах экспериментов регенерирующие волокна зрительного нерва, как это могло быть зарегистрировано в электрофизиологических или поведенческих опытах, прорастали в те же самые участки тектума, которые они исходно иннервировали. Наиболее простое объяснение этих результатов состоит в том, что аксоны ганглиозных клеток и их нейроны-адресаты в зрительном тектуме маркированы одинаковым образом и что регенерирующие аксоны

растут до тех пор, пока не «опознают» соответствующие метки на нужных нейронах тектума.

Трудно отрицать возможность того, что при этих обстоятельствах волокна различных участков сетчатки смогли оставить свой след на соответствующих группах клеток тектума и что аксоны или нейроны тектума сумели «запомнить» свое предыдущее положение. Однако есть основания полагать, что подобный механизм если и срабатывает, то только на начальных стадиях развития системы. Так, если развивающийся глаз лягушки перевернуть ранее некоторой критической стадии развития, то проекция сетчатки на тектум останется нормальной. Если, однако, поворот совершить после критического момента, то и сетчаточная проекция обязательно повернется на столько же градусов. Аналогичным образом, если перевернуть на 180° весь зрительный тектум зародыша в направлении от хвоста к голове (вместе с частью переднего мозга, лежащего впереди него), то и сетчаточная проекция также инвертируется.

Из этих экспериментов следует, что существует определенная стадия в развитии большинства нервных центров, во время которой центры становятся топографически поляризованными, в результате чего входящие в их состав нейроны приобретают определенные характеристики, которые задают пространственную организацию проекции в целом. М. Джекобсон (M. Jacobson) из Медицинской школы Университета Майами несколько лет назад показал, что сетчатка шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* становится поляризованной примерно к тому времени, когда первые ганглиозные клетки прекращают делиться. Хотя на этой стадии имеется еще только около 1% ганглиозных клеток, будущая пространственная структура проекции сетчатки в тектум, по-видимому, уже детерминируется в это время. Совершенно непонятно, каким образом нейроны получают информацию о положении, и как она реализуется в процессе роста их отростков. Однако представляется вероятным, что механизмы детерминации полярности не являются специфичными для нервной системы — они едины для всего организма. Р. Хант (R. Hunt) из Университета Джонса Гопкинса, а также Джекобсон обнаружили, что если развивающийся глаз трансплантировать головастику на бок до начала периода осевой спецификации и оставить в этом аномальном положении на весь критический период, то затем, после ретрансплантации в глазную впадину, ганглиозные клетки формируют связи со зрительным тектумом в соответствии с тем, как глаз был ориентирован в тот период, когда он находился на боку, а не в соответствии с его новым положением в глазнице.

Когда растущий аксон достигает своего адресата, будь то другая группа нейронов или ткань эффектора, например совокупность мышечных или железистых клеток, он образует с ними специализированные функциональные контакты — синапсы. Именно в этих местах информация передается от одной клетки к другой обычно с помощью малых количеств соответствующих медиаторов. Многочисленные феноменологические данные позволяют предположить, что в синаптической области осуществляется двусторонний перенос веществ, необходимых для выживания и нормального функционирования как пресинаптической, так и постсинаптической клеток. Эти вещества, в комплексе отнесенные к трофическим факторам, являются в значительной мере гипотетическими; только одно (фактор роста нервов) было выявлено и охарактеризовано химически. Это вещество, впервые идентифицированное В. Хамбургером (V. Hamburger) и Р. Леви-Монтальчини из Вашингтонского университета еще в 50-х годах, оказалось белком, существующим в норме в виде двух идентичных аминокислотных цепей, каждая из которых имеет молекулярный вес несколько больше 13000.

Хотя способ действия фактора роста нервов пока неясен, известно, что он необходим для роста и выживания клеток симпатического ганглия и что в период развития он специфически содействует росту отростков этих клеток, а также некоторых клеток спинальных ганглиев. Кроме того, как я уже отмечал, он может в некоторых случаях оказывать влияние на направленный рост волокон симпатического нерва. Если ввести

новорожденным мышатам антитела к фактору роста нервов, это приведет к поражению всей симпатической нервной системы. Даже у взрослых животных фактор роста нервов, по-видимому, постоянно доставляется симпатическим нейронам их тканями-мишенями; при этом белок, попавший в окончания аксонов, переносится в направлении тела клетки. Если доставку фактора прекратить посредством перерезки аксонов симпатических нейронов, их функциональная целостность в значительной мере нарушается и синапсы, которые оканчивались на клетках, быстро удаляются. Возможно, в ближайшие годы будут выделены другие аналогичные вещества и тогда можно, будет утверждать, что большинство классов нейронов нуждается в специфическом агенте для обеспечения выживания и для направленного роста их отростков.

В настоящее время получены доказательства того, что развитие многих структур и тканей сопровождается строго запрограммированными фазами гибели клеток. Это справедливо и в отношении развивающегося мозга. Во многих его областях образуется значительно больше нейронов, чем выживает в последующий период развития. В каждой области, для которой были возможны количественные оценки, обнаружено, что число нейронов регулируется избирательной гибелью клеток, происходящей в предсказуемый период развития (обычно тогда, когда популяция нейронов как целое формирует синаптические связи с тканями-мишенями). Неизвестно, проявляется ли этот феномен в любой части мозга (он был изучен главным образом в небольших группах клеток), но там, где он был обнаружен, он затрагивает от 15 до 85% исходной популяции нейронов.

Поэтому кажется, что окончательные размеры популяции нейронов во многих частях мозга устанавливаются в две фазы: на ранней стадии, когда образуется сравнительно много клеток, и на более поздней, когда происходит регуляция числа нейронов в соответствии с размерами иннервируемого ими поля. Вообще же можно предположить, что лимитирующим фактором, определяющим окончательное число клеток, является количество функциональных контактов, имеющих в распоряжении аксонов развивающихся нейронов. Ясно, что если в эксперименте уменьшить размеры проекционной зоны, то естественная гибель клеток усиливается в такой же степени. Для спинальных мотонейронов куриного зародыша, иннервирующих мускулатуру задних конечностей, удалось снизить гибель клеток экспериментально трансплантацией дополнительной конечности. По современным данным, однако, более вероятным кажется, что критическим является не столько само образование связей, сколько количество трофического фактора, достигающего клеток.

На более поздней стадии развития осуществляется дополнительная регуляция, но не столько численности популяции нейронов в целом, сколько количества сохраняемых клетками отростков. Феномен элиминации отростков (и синапсов) впервые наблюдали в иннервируемой мускулатуре конечностей у крысят. Можно показать, что в то время как у взрослых животных большинство мышечных клеток иннервируется единичным аксоном, на первой неделе постнатального периода с каждым мышечным волокном образуют синапсы 5-6 аксонов. На протяжении следующих двух-трех недель развития лишние аксоны последовательно исчезают, и в результате остается только один. Аналогичная стадия процесса элиминации выявлена при образовании межнейронных связей в периферической нервной системе и в головном мозгу. Приведем только один пример: в мозжечке взрослого животного на каждую клетку Пуркинье приходится по одному нервному волокну, которое известно под названием лиановидного; в раннем же постнатальном периоде с каждой клеткой Пуркинье может контактировать несколько таких волокон. За исключением случаев отдельных генетических мутаций, затрагивающих мозжечок, все, кроме одного из этих волокон, впоследствии элиминируются.

Последовательное исчезновение возникших отростков заставляет задуматься над тем, чем определяется, какой отросток выживет, а какой будет элиминирован. В настоящее время можно лишь догадываться, что развивающиеся волокна каким-то образом

конкурируют друг с другом. Имеются косвенные доказательства того, что одним из факторов, обеспечивающих подобное преимущество, может служить их функциональная активность. Во всяком случае, ясно, что для многих систем итоговая картина распределения той или иной популяции нейронов формируется постепенно из довольно аморфной структуры, и при этом часто оказывается возможным заметно изменить окончательный вид структуры и ее связей, воздействуя во время определенного критического периода развития на ее функцию. Для объяснения этого высказывания приведем два примера, касающихся соматосенсорной области коры большого мозга.

У макака информация из сетчатки достигает четвертого слоя зрительной коры через посредство структуры, названной латеральным коленчатым телом. На этом уровне входы в кору от каждого глаза совершенно разделены, что было прямыми методами показано на подопытных животных с помощью инъекций большого количества меченых аминокислот в одно глазное яблоко. Ганглиозные клетки сетчатки поглощают аминокислоту, включают ее в белок и транспортируют в латеральное коленчатое тело. Здесь некоторая часть метки освобождается и становится доступной для включения в клетки коленчатого тела, которые транспортируют ее по своим аксонам далее в зрительную кору. На соответствующем образе приготовленных радиоавтографов (которые позволяют выявить распределение меченых волокон, достигающих коры) видно, что первичная зрительная область организована в виде перемежающихся так называемых глазодоминантных полосок, причем каждая полоса имеет ширину около 400 мкм и получает входные сигналы либо от правого, либо от левого глаза. Д. Хьюбел, Т. Визель и С. Ле Вэй (D. Hubel, T. Wiesel, S. Le Vay) из Гарвардской медицинской школы показали, что если сшить веки одного глаза у подопытного новорожденного животного (так чтобы сетчатка глаза не подвергалась воздействию структурированных зрительных стимулов), глазодоминантные полоски, связанные с закрытым глазом, будут заметно уже, чем в норме. В то же время полоски проекции открытого глаза соответственно расширятся (общая ширина двух соседних полосок, различающихся стороной стимуляции, при этом постоянна).

Результат этот частично вызван сжатием глазодоминантных полосок «выключенного» глаза, сопровождающимся вторичным расширением полосок нормального глаза, и отчасти - сохранением неплотной группировки волокон из нормального глаза, имевшей место на более ранней стадии. Если исследовать входы от обоих глаз на различных стадиях развития, можно показать, что когда волокна из латерального коленчатого тела только достигают зрительной коры, входы обоих глаз существенно перекрываются в зоне проекции. Лишь к концу первого месяца жизни животного полоски четко разделяются. В свете этого факта (и результатов экспериментов, в которых затем закрывали другой глаз, и открывали первый) представляется вероятным, что эффект зрительной депривации состоит в том, чтобы привести геникуло-кортикальные клетки, связанные с нестимулируемым глазом, в некоторое для них невыгодное положение, в котором они проявляют недостаточную эффективность в конкуренции за синаптические участки на клетках в четвертом слое зрительной коры.

В соответствующем слое соматосенсорной коры мыши клетки организованы в четкие группы, названные бочонками. Физиологические исследования показывают, что каждый бочонок имеет вход от одной вибриссы с контралатеральной стороны мышшиной мордочки. Заметим, что у мыши вибриссы являются одним из наиболее важных органов чувств. Т. Вулси (Th. Woolsey) из Медицинской школы Вашингтонского университета, первым открывший значение бочонков, обнаружил, что если удалить небольшую группу вибрисс сразу после рождения, то соответствующая группа бочонков в коре не разовьется. Этот факт особенно интересен потому, что между сенсорными нейронами, связанными с вибриссами, и нейронами, образующими кортикальные бочонки, лежат, по крайней мере, еще две группы вставочных нейронов.

Эти и многие другие наблюдения приводят к выводу, что развивающийся мозг является исключительно пластичной структурой. Хотя многие области могут быть «жестко запаяны», другие (такие, как зрительная кора) открыты для различных воздействий - как внутренних, так и внешних. Способность мозга к реорганизации в ответ на внешние воздействия или на локальное повреждение в настоящее время является наиболее активно изучаемым явлением нейробиологии не только потому, что очевидна его связь с такими феноменами, как обучение и память, и его отношение к способности мозга восстанавливаться после повреждения, но и потому, что они открывают тайны нормального развития мозга.

В заключение хочется подчеркнуть, что развитие мозга, как и развитие большинства других биологических структур, не обходится без ошибок. Ранее уже было упомянуто, что ошибки могут происходить во время миграции нейронов. Известны такие примеры возникновения ошибок во время формирования связей. В зрительной системе, как было замечено рядом исследователей, некоторые волокна зрительного нерва, которые должны были бы пересечь среднюю линию в составе перекреста, начинают, в результате ошибки расти, к ипсилатеральной стороне мозга. В некоторых таких ситуациях, если у животного на ранней стадии развития удалить один глаз, то число волокон, отклонившихся от правильного направления, может значительно возрасти. Поскольку аномально ориентированные волокна часто не обнаруживаются в зрелом мозгу, создается впечатление, что такие неправильно адресованные нейроны (и любые ими сформированные ошибочные связи) ликвидируются на более поздних стадиях развития. Остается загадкой, как выясняется, что они ошибочные, и каким образом они устраняются. Учитывая сложность механизмов развития, не приходится удивляться тому, что ошибки появляются. Удивительнее то, что они появляются редко и что чаще всего они эффективно исправляются.

Н.Гешвинд. Специализация человеческого мозга

Некоторые высшие функции, такие, как речь, связаны со специализированными областями человеческого мозга. То же и в более крупном масштабе: два полушария большого мозга специализированы для различных видов умственной деятельности.

Нервные системы всех животных имеют ряд общих фундаментальных функций, среди которых можно особо выделить управление движениями и анализ раздражителей. Отличительной чертой человеческого мозга является разнообразие высоко специализированных действий, которым он способен обучаться. Превосходнейшим примером является речь: никто не рождается знающим язык, но практически все научаются говорить и понимать произносимые слова, и людей любого уровня культуры можно научить писать и читать. Восприятие музыки также является универсальным свойством человека: люди, не проходившие специального обучения, способны узнавать и воспроизводить десятки мелодий. Добавим к этому, что почти каждый может рисовать простые фигуры, да и умение хорошо рисовать тоже встречается не так уж редко.

По крайней мере, некоторые из этих высших функций человеческого мозга управляются специально предназначенными для них сетями нейронов. Уже более 100 лет известно, например, что, по крайней мере, две четко ограниченные области коры мозга существенны для лингвистических способностей; они кажутся созданными специально для обработки словесной информации. Определенные структуры на внутренней поверхности нижней части височной доли, в том числе гиппокамп, по-видимому, необходимы для долговременной памяти. В некоторых случаях функциональная специализация нервной системы оказывается очень узкой: так, на обеих сторонах коры большого мозга есть

область, которая занимается в первую очередь узнаванием лиц. Похоже, что другие виды умственной деятельности также связаны с определенными нервными сетями. Например, можно думать, что музыкальные и артистические способности определяются специализированными системами в мозгу, хотя эти структуры пока еще не установлены.

Другой отличительной характеристикой человеческого мозга является распределение функций между двумя полушариями. О том, что человеческий мозг не полностью симметричен в своих функциях, можно догадаться хотя бы по такому наблюдению из повседневной практики: большинство людей отдает предпочтение правой руке, управляемой левой половиной мозга. Лингвистические способности также приурочены главным образом к левой стороне. По этой причине когда-то говорили, что левое полушарие мозга доминирует, и думали, что правая половина мозга играет подчиненную роль. В последние годы эта концепция была пересмотрена, так как стало очевидно, что каждое полушарие обладает своими «особыми талантами». Правое полушарие доминирует в таких свойствах, как музыкальность и распознавание сложных зрительных образов; оно также более важно для выражения и распознавания эмоций. В последние несколько лет эти функциональные асимметрии были соотнесены с анатомическими, и было положено начало исследованию их значения у других биологических видов, кроме человека.

У человека, как и у других видов млекопитающих, обширные области коры отведены под относительно элементарные сенсорные и моторные функции. Дуга, которая идет, грубо говоря, от уха до уха через крышу мозга, соответствует первичной моторной коре, осуществляющей произвольное управление мышцами. Параллельно этой дуге и прямо позади нее лежит соматосенсорная зона, которая получает сигналы от кожи, костей, суставов и мышц. Почти каждый участок тела представлен соответствующей областью как в первичной моторной, так и в соматосенсорной коре. В задней части мозга, и в частности на внутренней поверхности затылочных долей, располагается первичная зрительная кора. Первичные слуховые зоны находятся в височных долях; обоняние сосредоточено в определенной области на нижней части лобных долей.

Первичные сенсорные и моторные зоны специализированы в том смысле, что каждая предназначена для специфической функции, но сами эти функции имеют очень широкий спектр, так что данные зоны участвуют в самых разнообразных видах деятельности. Отметим, что у всех видов животных, имеющих хорошо развитую кору, найдены гомологичные области. В данной статье будут рассмотрены главным образом те зоны коры, которые управляют более узкой областью поведения. Некоторые из этих высоко специализированных зон являются общими для многих видов, тогда как другие присущи только человеку.

Серии экспериментов по обучению обезьян иллюстрируют, какими тонкими могут быть различия между двумя сетями нейронов. Обезьяну можно научить безошибочно, выбирать один предмет или одну фигуру из пары. Задача делается несколько более трудной, если предметы предъявляются, а затем убираются, и обезьяне разрешается проявить свой выбор только после определенной задержки, в течение которой объекты спрятаны за экраном. Было обнаружено, что выполнение этой задачи заметно нарушается, если на обеих сторонах мозга разрушить небольшую область лобной доли. Затруднения в эксперимент можно также ввести, усложнив фигуры, но позволив делать выбор, не убирая тест-объекта. Повреждение совершенно другой области коры снижает способность выполнять эту задачу, но не влияет на решение задачи с задержкой.

Эти эксперименты иллюстрируют также один из основных способов получения информации о функциях мозга. Повреждение определенного участка в результате заболевания или травмы вызывает иногда вполне определенные нарушения поведения. Во многих случаях можно заключить, что некоторые аспекты затронутого поведения в норме зависят от той части мозга, которая была разрушена. У человека самая обычная причина

повреждения мозга — это тромбоз мозговых сосудов; закупорка мозговой артерии приводит к гибели ткани, снабжаемой данным сосудом. К 1920 г. обследование больных со стойкими последствиями такого повреждения позволило идентифицировать ряд функциональных областей мозга, включая речевые зоны.

Изучение последствий поражения мозга все еще остается важным методом исследования функций мозга, но сейчас мы располагаем и другими методами. Один из наиболее важных был доведен до высокого уровня совершенства немецким нейрохирургом О. Ферстером (O. Foerster) и У. Пенфилдом (W. Penfield) из Неврологического института в Монреале. Во время хирургической операции на мозге производили электрическую стимуляцию различных его участков и изучали при этом реакцию больного, находившегося в сознании. Таким способом удалось составить карту зон, ответственных за ряд функций. Кроме важности этого метода для изучения мозга он имеет и клиническое значение, так как позволяет хирургу избежать областей, повреждение которых могло бы иметь пагубные последствия.

Ценные сведения были получены также при хирургических вмешательствах по поводу тяжелой эпилепсии. Один из методов избавления от частых эпилептических припадков (применяемый только тогда, когда все другие терапевтические методы не дают эффекта) состоит в удалении той области коры, где находится патологический очаг. Функциональные расстройства, которые возникают иногда в результате такого вмешательства, были подробно изучены Б. Милнер (B. Milner) из Неврологического института в Монреале.

Специализацию полушарий можно изучать у больных со стойкими повреждениями комиссур, соединяющих две половины мозга; наиболее важной из них является мозолистое тело. В первых таких случаях, изученных в конце XIX в. Ж. Дежрином (J. Dejerine) во Франции и Г. Липманом (H. Lippmann) в Германии, повреждения были вызваны инсультом. Сравнительно недавно разделение полушарий путем перерезки комиссур стали применять при лечении эпилепсии. Исследования таких больных «с расщепленным мозгом», выполненные Р. Сперри (R. Sperry) из Калифорнийского технологического института и М. Газзанигой (M. Gazzaniga) из Медицинского колледжа Корнеллского университета, позволили получить более подробные сведения о функции разобщенных полушарий. Д. Кимура (D. Kimura), которая работает сейчас в Университете Западного Онтарио, была пионером разработки метода, названного дихотическим слушанием, который дает представление о специализации полушарий интактного человеческого мозга.

Наиболее детально были исследованы те специализированные области мозга, которые связаны с речью. В 1860-х годах французский исследователь П. Брока (P. Broca) показал, что повреждение определенного участка коры неизменно вызывает афазию, или расстройство речи. Этот участок находится у края лобной доли, и сейчас его называют передней речевой зоной, или просто зоной Брока. Брока пошел дальше и сделал второе важное открытие. Он показал, что в то время, как повреждение этого участка на левой стороне мозга ведет к афазии, при сходном повреждении корреспондирующей области на правой стороне речь не страдает. С тех пор это открытие было многократно подтверждено: можно гарантировать, что более 95 процентов афазий, связанных с повреждением мозга, являются результатом поражения левого полушария.

Зона Брока граничит с лицевой областью моторной коры, управляющей мышцами лица, языка, челюстей и глотки. Когда при инсульте повреждается зона Брока, почти во всех случаях наблюдается также серьезное повреждение лицевой зоны левого полушария, и поэтому можно подумать, что расстройство речи вызвано частичным параличом мышц, необходимых для артикуляции. Легко показать несостоятельность такого объяснения. Во-первых, повреждение соответствующей области на правой стороне не приводит к афазии, хотя имеется частичный паралич лицевых мышц. Во-вторых, известно, что при афазии Брока мышцы, которые не выполняют своей речевой функции, в остальном действуют

нормально. И далее, самое простое: больной с афазией Брока, которому очень трудно говорить, нередко прекрасно и легко поет. Наконец, речь больного с афазией Брока нарушена грамматически, что уже никак нельзя объяснить слабостью мышц.

Другой тип афазии описал в 1874 г. немецкий исследователь К. Вернике (С. Wernike). Этот тип афазии связан с повреждением другой области коры, находящейся также в левом полушарии, но не в лобной, а в височной доле. Эта область, именуемая теперь зоной Вернике, лежит между первичной слуховой корой и структурой, называемой угловой извилиной, которая, по-видимому, проходит между зрительным и слуховым центрами мозга. Позднее было установлено, что зона Вернике и зона Брока соединяются группой нервных волокон-дугообразным пучком.

Поражение каждой из этих зон — как зоны Брока, так и зоны Вернике — ведет к расстройствам речи, но характер этих расстройств совершенно различен. При афазии Брока речь становится затрудненной и медленной, с нарушенной артикуляцией. Ответ на вопрос часто имеет смысл, но он редко дается в виде грамматически правильно построенного предложения. Особые трудности возникают со спряжением глаголов, с произношением и со связующими словами, а также со сложными грамматическими конструкциями. В результате речь приобретает телеграфный стиль. Например, если больного спрашивают о назначении к зубному врачу, он отвечает невнятно, и заикаясь: «Да... Понедельник... Папа и Дик... Среда девять часов... 10 часов... доктора... и... зубы». Такого же типа ошибки делаются и при письме.

При афазии Вернике речь фонетически и даже грамматически нормальна, но ее семантика нарушена. Слова обычно связываются без особого труда и имеют правильные окончания, так что высказывания носят характер правильно построенных предложений. Однако слова нередко оказываются неподходящими, и среди них встречаются бессмысленные слоги и сочетания слогов. Примечательно, что даже в тех случаях, когда отдельные слова правильны, высказывание в целом выражает смысл каким-то обходным путем. Так, больной, которого попросили описать картину, изображающую двух мальчиков, ворующих печенье за спиной у женщины, сообщил: «Матери нет здесь, она делает свою работу, чтобы получить ее лучше, но когда она смотрит, два мальчика смотрят в другое место. Она работает в другой раз».

На основе анализа этих дефектов Вернике сформулировал представление о программировании речи в мозгу. За прошедшие 100 лет были получены многочисленные новые данные, но основные принципы, установленные Вернике, все еще сохраняют свое значение. Согласно его модели, основная структура высказывания возникает в зоне Вернике. Затем она по дугообразному пучку передается в зону Брока, где включает детальную и координированную программу вокализации. Эта программа приходит в смежные лицевые области моторной коры, которая активирует соответствующие мышцы рта, губ, языка, гортани и т.д.

Зона Вернике не только принимает участие в речеобразовании, но и играет большую роль в понимании произносимых слов, чтении и письме. Когда слово прослушивается, звук вначале воспринимается первичной слуховой корой, но если его нужно воспринять как словесное сообщение, сигнал должен пройти через смежную зону Вернике. Когда слово читается, зрительный образ (из первичной зрительной коры) передается в угловую извилину, которая производит определенное преобразование, ведущее к появлению звуковой формы слова в зоне Вернике. Написание определенного слова в ответ на некоторую устную инструкцию требует того, чтобы информация прошла по тому же самому пути в обратном направлении: из слуховой коры в зоне Вернике и к угловой извилине.

Эта модель объясняет многие симптомы, характерные для афазий. Повреждение зоны Брока нарушает саму речь, но почти не сказывается на ее понимании. Повреждение же зоны Вернике сказывается на всех аспектах речи. Последствия определенных более

редких поражений также согласуются с этой моделью. Так, например, разрушение дугообразного пучка, приводящее к разобщению зон Вернике и Брока, оставляет речь беглой и хорошо артикулированной, но делает ее семантически дефектной. Зона Брока работает, но не получает информации из зоны Вернике. Однако, поскольку последняя также функционирует, понимание произносимой речи и ее написание остаются почти нормальными. Письмо нарушается при всех афазиях, характеризующихся отклонением речи от нормы, однако пути, принимающие участие в письме, в деталях неизвестны.

Повреждение угловой извилины ведет к разъединению систем, участвующих в устной и письменной речи. При повреждении определенных участков этой извилины больные могут нормально говорить и понимать устную речь, но теряют способность писать. Создается впечатление, что понимание написанных слов требует того, чтобы в зоне Вернике возник их слуховой вариант. Повреждение угловой извилины, по-видимому, нарушает сообщение между зрительной корой и зоной Вернике, в связи, с чем понимание письменной речи нарушается.

Хотя распределение лингвистических функций между несколькими участками коры сейчас подтверждено многочисленными данными, строгость этих распределений не следует преувеличивать. Пессимистическая точка зрения, согласно которой повреждение ткани в этих зонах неизбежно ведет к необратимому нарушению лингвистических способностей, необоснованна. На самом деле, часто наблюдается значительная степень восстановления. Нервная ткань, разрушенная в результате артериального тромбоза, не способна регенерировать, однако, по всей вероятности, функцию разрушенной области принимают на себя, хотя бы частично, другие отделы. В некоторых случаях восстановление, возможно, отражает существование другой обучающейся системы на противоположной стороне мозга, которая оставалась бездействующей до тех пор, пока доминирующая сторона не была повреждена. В ряде случаев эти функции берут на себя нейроны областей, смежных с поврежденной или окружающих ее. П. Уолл (P. Wall) из Лондонского университетского колледжа показал, что существует кайма из таких бездействующих, но потенциально активных клеток по краю соматосенсорной коры, и кажется весьма вероятным, что подобного рода кайма имеется в мозгу повсеместно. Дж. Мор (J. Mohr), который сейчас работает в Университете Южной Алабамы, вместе со своими сотрудниками показал, что при афазии Брока прогноз в смысле восстановления весьма благоприятен, если разрушенная область не слишком велика. Одна из интерпретаций этого открытия предполагает, что области по границе зоны Брока разделяют ее специализацию в латентной форме.

Хотя детали механизма восстановления неизвестны, было установлено, что у некоторых групп больных восстановление лингвистических способностей происходит быстрее, чем у других. У детей, особенно моложе восьми лет, часто наблюдается прекрасное восстановление, причем у левой оно бывает чаще, чем у правой. Даже те правши, у которых среди родственников выявляются левши (родители, братья и сестры или дети), более склонны к восстановлению, чем те, у которых таких родственников нет. Взаимосвязь между доминирующей рукой и восстановлением при повреждениях речевых зон указывает на то, что структуры, определяющие доминирование руки и речевые способности, в какой-то мере связаны.

Существует мозговое нарушение, поражающее тем, что его проявление очень узко ограничено: это прозопагнозия, или неспособность узнавать лица. Способность узнавать людей по лицу сама по себе замечательна. С одного взгляда можно узнать человека только по чертам лица, даже если они изменились с годами или представлены в сильно искаженном виде, как, например, на карикатуре. У больных с прозопагнозией способность к подобной ассоциации утрачивается.

Что особенно поразительно в этом нарушении, так это его специфичность. Как правило, оно сопровождается малым числом других неврологических симптомов,

исключая разве выпадение части поля зрения, иногда на обеих сторонах, а иногда только левой половины. Большинство мыслительных задач, включая те, которые требуют переработки зрительной информации, выполняется без особых трудностей; например, такой больной обычно может читать и правильно называть предметы. Чего он не может делать, так это назвать человека, посмотрев на него или на его фотографию. Иногда он даже не способен узнать свою жену и детей. Когда знакомый человек заговорит, больной узнает голос и может немедленно назвать имя. Восприятие черт лица также не нарушается, поскольку часто больной может описать лицо в деталях и обычно способен соотнести фотографию, сделанную в фас, с профилем того же человека. Нарушение кажется приуроченным к формированию ассоциации между лицами и личностями.

Поражения, вызывающие прозопагнозию, столь же стереотипны, как и само расстройство. Повреждения обнаруживаются на нижней стороне обеих затылочных долей и простираются вперед к внутренней поверхности височных долей. Можно думать, что некоторая нейронная сеть внутри этой области специализирована для быстрого и надежного узнавания человеческих лиц. Может показаться, что непропорционально большая часть мозговых ресурсов растрачивается на весьма ограниченные задачи. Однако следует иметь в виду, что узнавание людей как индивидуумов - весьма ценная способность для столь высокосоциального биологического вида, как человек, и, возможно, в ее формировании сыграло роль сильное давление отбора.

Сходные способности, возможно, имеются и у других общественных видов. Г. Ван Хесен (G. Van Hoesen) — мой бывший сотрудник по Гарвардской медицинской школе, а теперь работающий в Университетском медицинском колледже в Айове, начал исследовать неврологическую основу узнавания лиц у макаков-резусов. Ему удалось доказать, что обезьяны способны с легкостью различать других обезьян по фотографиям. Однако нейронные структуры, участвующие в решении этой задачи, пока не идентифицированы.

До недавнего времени мало, что было известно о физиологической основе памяти — одной из самых важных функций человеческого мозга. Однако посредством изучения некоторых узкоспецифических нарушений удалось выявить области или структуры мозга, участвующие в определенных процессах памяти. Так, например, исследование различных форм антероградной амнезии - неспособности усваивать новую информацию - выявило роль височных долей в процессах памяти. В частности, удивительные расстройства у одного больного, которого Милнер наблюдает более 25 лет, свидетельствуют о важном значении для памяти таких структур, как гиппокамп, находящийся на внутренней поверхности височной доли.

В 1953 г. этот больной перенес радикальную хирургическую операцию, при которой были разрушены значительная часть гиппокампа и ряд связанных с ним структур в обеих височных долях. После операции, приобретенные ранее навыки и знания, в значительной степени сохранились, и больной в состоянии нормально следить за текущими событиями. Создается даже впечатление, что он способен обычным образом воспринимать ограниченное количество новой информации. Однако через короткое время большая часть этой информации становится для него недоступной.

Милнер опрашивала и обследовала этого больного через определенные промежутки времени после операции и обнаружила, что отмеченная у него антероградная амнезия мало изменилась за прошедшее время. У больного была выявлена, кроме того, обширная, хотя и выборочная, ретроградная амнезия (касающаяся времени, предшествовавшего операции), но она заметно уменьшилась. В отсутствие отвлекающих моментов больной может, скажем, удерживать в памяти трехзначное число в течение многих минут путем многократного его повторения или с помощью сложной мнемонической схемы. Если же хоть на мгновение отвлечь его внимание, он не может вспомнить ни числа, ни мнемонической схемы, на которую потратил столько усилий; он не может вспомнить даже

саму задачу. Живя текущим моментом, больной не способен заучить свой адрес или запомнить, где в доме хранятся предметы, которыми он ежедневно пользуется. Он не узнаёт людей, которые уже много лет регулярно его посещают. Подобные двусторонние операции, приводящие к таким нарушениям памяти, по очевидным причинам больше не производятся, но сходные поражения внутренней поверхности височных долей время от времени случаются при односторонних операциях на мозге у больных с необнаруженным повреждением противоположной доли. Результатом являются аналогичные нарушения, и, таким образом, роль внутренней поверхности височных долей в функционировании памяти в настоящее время общепризнана. Кроме того, тот факт, что у таких больных обычно сохраняются перцептивные способности, подтверждает правильность выдвигаемой многими исследователями идеи о существовании двух различных видов памяти кратковременной и долговременной; последняя обеспечивает длительное хранение информации. У описанных выше больных, очевидно, нарушены процессы второго типа; мнения о природе этих нарушений пока противоречивы. Некоторые полагают, что нарушается способность консолидации, закрепления, т. е. передача информации из кратковременной памяти в долговременную; другие считают, что информация передается и сохраняется, но не может быть извлечена. Чтобы решить, кто из них прав, необходимо получить более точное представление о нейронных схемах памяти.

На первый взгляд кажется, что, подобно большинству других органов тела, мозг имеет совершенную билатеральную симметрию. Можно было бы ожидать, что две половины мозга и функционально так же эквивалентны, как две почки или два легких. В действительности многие из более специализированных функций присущи только либо одному полушарию, либо другому. Даже видимая анатомическая симметрия оказывается иллюзорной.

В первичных моторных и сенсорных областях коры распределение обязанностей между двумя полушариями подчиняется следующему простому правилу: каждая сторона мозга связана преимущественно с противоположной стороной тела. Большая часть нервных волокон на некотором участке своего пути переходит на противоположную сторону. Вследствие этого мышцами правой руки или ноги управляет преимущественно левая моторная кора, а сенсорные импульсы с правой половины тела идут преимущественно в левую соматосенсорную кору. Каждое ухо имеет связи со слуховой корой обеих половин мозга, но связи с контралатеральной стороной сильнее. Распределение сигналов от глаз несколько сложнее. Зрительные волокна распределены так, что образы, относящиеся к правой половине пространства, из обоих глаз проецируются на левую зрительную кору, а левая половина поля зрения обоих глаз проецируется в правое полушарие. В результате такой организации контралатеральных связей сенсорные и моторные функции двух полушарий разделены, но они обладают значительной степенью симметрии. Каждая половина мозга обслуживает половину тела и половину поля зрения.

Распределение более специализированных функций совершенно иное — оно глубоко асимметрично. Я указывал выше, что лингвистические способности определяются преимущественно левым полушарием. Есть основания полагать, что правая половина мозга более важна для восприятия мелодий; одним из свидетельств этого служит способность петь, отмеченная у больных с афазией, у которых повреждение локализуется в левом полушарии. Восприятие и анализ невербальных зрительных образов, таких, как перспективные рисунки, осуществляются преимущественно с помощью правого полушария, хотя и левое полушарие вносит свой вполне определенный вклад в эти функции. Асимметрия проявляется также в частичных выпадениях памяти, которые встречаются при одностороннем поражении височной доли. Удаление левой височной доли, нарушая способность запоминать словесный материал, не сказывается на способности запоминать пространственные взаимоотношения, лица, мелодии и абстрактные зрительные образы.

В повседневной жизни эта латерализация функций редко обнаруживается, поскольку информация легко переходит из полушария в полушарие через несколько комиссур, включая мозолистое тело. Даже когда эти связи перерезаны, проявления доминирования полушарий в полной мере можно наблюдать только в лабораторных условиях, где можно точно гарантировать, что сенсорная информация поступает в данное время только в одно полушарие и что моторная реакция идет только от одного полушария. В таких условиях наблюдаются удивительные отклонения в поведении. Если какой-нибудь предмет помещают в левую руку больного или предъявляют только левой половине поля зрения, больной не может назвать предмет. Дело не в том, что он не узнает предмета — он безошибочно указывает на родственные объекты; причина кроется в том, что восприятие, осуществляемое правым полушарием, не ассоциируется с названием, которое «известно» только левому.

Однако специализацию отдельных полушарий не следует переоценивать. Правое полушарие все же имеет некоторые зачаточные лингвистические способности. Кроме того, без сомнения, имеется много задач, в которых оба полушария обычно действуют сообща. В одном тесте, проводимом после хирургического разобщения полушарий, предлагается воспроизвести простой узор из цветных блоков. В ряде случаев ошибки совершаются часто независимо от того, какой рукой выполняется задача левой или правой, но ошибки эти имеют характерные отличия. По-видимому, ни одно из полушарий не в состоянии справиться с этой задачей самостоятельно и им приходится кооперироваться.

Одно из самых удивительных последних открытий — это установление того факта, что повреждения правого и левого полушарий мозга вызывают различные эмоциональные реакции. Поражения большинства областей левого полушария сопровождаются ощущением потери, которое можно ожидать при любой тяжелой травме. Больного угнетает его беспомощность, и он часто бывает в подавленном настроении. При повреждении в большей части правого полушария больной иногда остается в неведении относительно своего состояния. Г. Гайнотти (G. Gainotti) из Католического университета в Риме тщательно собирал факты, касающиеся этих различий в эмоциональных реакциях.

Эмоции и «расположение духа» часто связывают со структурами лимбической системы, но в последние годы было обнаружено, что кора, и особенно кора правого полушария, также вносит сюда свой значительный вклад. Поражения правого полушария не только вызывают неадекватные эмоциональные реакции больного на его собственное состояние, но и нарушают способность узнавать эмоции собеседника. При левостороннем поражении больной иногда неспособен понять утверждение, но во многих случаях может все-таки оценить эмоциональную окраску, с которой оно высказано. Больной с повреждениями правого полушария обычно понимает смысл того, что сказано, но часто неспособен определить, как это сказано — с раздражением или с юмором.

Хотя о явлениях доминирования полушарий большого мозга у человека известно более ста лет, сопоставимые асимметрии у других видов были обнаружены всего несколько лет назад. Пионером в этой области явился Ф. Ноттебом (F. Nottebohm) из Рокфеллеровского университета, который исследует нервные механизмы пения у певчих птиц. У большинства видов, изученных им к настоящему времени (но не у всех), левая половина мозга более важна для пения. Примеры доминантности у млекопитающих, помимо человека, также были описаны, хотя и намного менее детально. Как показал В. Дененберг (V. Denenberg) из Коннектикутского университета, при определенных условиях повреждения правой половины мозга у крыс меняют эмоциональное поведение животных. Доминирование коры левого полушария для некоторых слуховых задач открыл у одного вида обезьян Дж. Дьюсон III (J. Dewson III), который сейчас работает в Стэнфордском университете. М. Петерсен (M. Petersen) и другие исследователи из Мичиганского и Рокфеллеровского университетов показали, что у японских макаков, которые используют необычайное разнообразие звуковых сигналов, при узнавании видоспецифических криков

доминирует левое полушарие. Однако у ближайших родственников человека — человекообразных обезьян до настоящего времени никаких определенных примеров функциональной асимметрии описано не было.

В течение многих лет среди неврологов господствовало мнение о том, что функциональная асимметрия мозга не коррелирует с анатомической асимметрией. Считалось, что если бы существовали сколько-нибудь существенные различия между полушариями, они давно были бы замечены хирургами или патологоанатомами. Около 10 лет назад мой коллега В. Левицкий (W. Levitsky) и я решили пересмотреть этот вопрос заново, исходя из более ранних наблюдений немецкого невропатолога Р. Пфайфера (R. Pfeifer). Мы исследовали *planum temporale* человеческого мозга в 100 случаях; эта область расположена на верхней поверхности височной доли и уходит внутрь сильвиевой борозды. Наше исследование касалось только макроанатомии, и мы не пользовались никакими сложными инструментами, ограничившись фотоаппаратом и линейкой; тем не менее, было обнаружено недвусмысленное доказательство асимметрии. Как правило, длина и ориентация сильвиевой борозды на левом и правом полушариях неодинаковы. И что более существенно задняя часть *planum temporale*, которая входит в состав зоны Вернике, обычно больше на левой стороне. Эти различия не слишком малы, их легко заметить невооруженным глазом.

Вслед за нами Дж. Вада (J. Wada) из Университета Британской Колумбии показала, что асимметрию *planum temporale* можно обнаружить и у человеческого плода. Таким образом, оказалось, что увеличение левой *planum temporale* не может быть реакцией на развитие лингвистических способностей в детстве. Наоборот, «лингвистическое превосходство» левого полушария, по-видимому, имеет анатомическую основу.

Не так давно мой коллега А. Галабурда (A. Galaburda) установил, что левая *planum temporale* не только больше по размеру, но отличается и по клеточной организации. На *planum temporale* есть область с характерным расположением клеток, обозначаемая *Tpt*. Галабурда обнаружил, что протяженность этой области значительно больше в левом полушарии; у первого же мозга, который был исследован, эта область на левой стороне более чем в семь раз превосходила такую же область справа.

А. Галабурда и Т. Кемпер (Th. Kemper) из Медицинской школы Бостонского университета исследовали мозг пострадавшего от несчастного случая, у которого была стойкая дизлексия. Они обнаружили, что области *Tpt* в двух полушариях были примерно одинаковой величины. Кроме того, клеточная структура области *Tpt* слева была аномальна. В нормальной коре нейроны располагаются последовательными слоями, для каждого из которых характерна своя популяция клеток. У больного с дизлексией эти слои были нарушены, причем бросалось в глаза присутствие тел нейронов в самом поверхностном слое коры, где их обычно не бывает. Островки корковой ткани были также обнаружены в белом веществе мозга, которому они не принадлежат. Хотя на основании единичного случая нельзя делать определенных выводов, все же создается впечатление, что в случае лингвистических расстройств можно обнаружить структурные нарушения в речевых зонах.

Новое направление исследований асимметрии мозга было позднее открыто моей сотрудницей М. Ле Мэй (M. Le May). Она разработала несколько методов обнаружения анатомической асимметрии у живых людей. Один из этих методов — церебральная ангиография: в кровяное русло вводят рентгеноконтрастное вещество и исследуют его распределение в сосудах мозга. Ангиографию часто используют для диагностики опухолей и других заболеваний мозга, и ангиограммы, которые исследовала Ле Мэй, были получены с диагностической целью. Одна из внутричерепных артерий (средняя мозговая) идет вдоль сильвиевой борозды; Ле Мэй показала, что вид этой артерии на ангиограмме отражает длину и ориентацию борозды. Оказалось, что у большинства людей правая средняя мозговая артерия идет круче и, в конце концов, поднимается выше, чем соответствующая артерия на левой стороне.

Ле Мэй обнаруживала асимметрию мозга также с помощью компьютерной аксиальной томографии (КАТ) метода, при котором из набора рентгеновских проекций реконструируется картина мозга в поперечном сечении. На полученных изображениях видны характерные отклонения от билатеральной симметрии. У правой правой лобная доля обычно шире, чем левая, но зато левая теменная и затылочная доли шире, чем правые. Внутренняя поверхность самого черепа сильнее вдавлена в правой лобной и левой затылочной областях в соответствии с этими выпуклостями.

Ле Мэй даже сообщила об обнаружении асимметрии на слепках ископаемых черепов неандертальцев и других гоминидов. На внутренней поверхности черепа есть гребень, соответствующий сильвиевой борозде; в тех случаях, когда этот гребень сохранился достаточно хорошо для того, чтобы отпечататься на слепках, Ле Мэй нашла те же проявления асимметрии, которые наблюдаются у современного человека; это заставляет предполагать, что доминирование полушарий возникло, по крайней мере 30000 лет назад. Ле Мэй и я показали, что аналогичная асимметрия сильвиевых борозд существует и у крупных приматов, но не у низших обезьян. Об аналогичных открытиях сообщили Г. Йени-Комшиан и Д. Бенсон (G. Yeni-Komshian, D. Benson) из Медицинской школы Университета Джонса Гопкинса. Если удастся обнаружить функциональные корреляты этих анатомических отклонений, можно будет составить представление о доминировании полушарий у человекообразных обезьян.

Одно из самых банальных проявлений доминирования полушарий является в то же время и одним из самых поразительных: это феномен доминирования руки. У многих животных наблюдаются какие-то проявления этого свойства; например, если заставить обезьяну выполнять некоторую задачу только одной рукой, она всегда будет использовать одну и ту же руку. Однако в любой большой популяции обезьян левши и правши встречаются одинаково часто. В человеческой популяции левши составляют не более 9 процентов. Возможно, что такой значительный сдвиг в сторону доминирования правой руки служит выражением уникальной специализации человеческого мозга.

Генетика и наследование доминирования руки являются предметом живой полемики. Р. Коллинз (R. Kollins) из Джексоновской лаборатории в Бар-Харборе показал, что продолжительный инбридинг мышей с доминирующей правой лапой не приводит к увеличению числа таких особей в потомстве. У человека положение совершенно иное. М. Аннетт (M. Annett) из Ланчестерского политехнического института в Англии выдвинула теорию, согласно которой один аллель из генной пары благоприятствует развитию праворукости, однако комплементарного ему аллеля леворукости не существует. В отсутствие аллеля, благоприятствующего развитию праворукости, доминирующая рука определяется случайным образом.

Исследования, предпринятые Ле Мэй и ее сотрудниками, показали, что распределение асимметрий у левшей иное, чем у правшей. У правшей и, значит, у большинства людей правая сильвиева борозда расположена выше левой в 67% случаев, левая борозда выше в 8%, и обе борозды находятся на одинаковой высоте в 25% случаев. У 71% левшей сильвиевы борозды примерно симметричны; у остальных правая борозда чаще расположена выше (21% против 7). Асимметрии, наблюдаемые с помощью томографии, также по-разному распределяются у правшей и левшей. У части населения с доминирующей левой рукой асимметрия менее выражена. Эти данные находятся в качественном согласии с теорией Аннетт.

Если такие узко ограниченные функции, как узнавание лиц, обеспечиваются специфическими нейронными сетями мозга, то кажется вероятным, что многие другие функции представлены аналогичным образом. Так, например, одна из главных целей воспитания детей — выучить их набору высоко дифференцированных реакций на эмоциональные стимулы, такие, как гнев и страх. Ребенок должен также научиться подходящим реакциям на стимулы из своей внутренней среды, такие, как голод или

ощущение наполнения мочевого пузыря и кишечника. Большинство детей научается этим типам поведения точно так же, как они научаются языку, на основании чего можно предположить, что и тут существуют процессоры специального назначения. К настоящему времени о таких нейронных системах мало что известно. На самом деле, даже если картирование специализированных зон будет продолжаться, на повестку дня должна быть поставлена следующая главная задача - задача описания их внутренних операций.

Ф. Крик. Мысли о мозге

Раздумывая о себе самом, человеческий мозг открыл некоторые поразительные факты. Чтобы понять, как он работает, очевидно, нужны новые методики его исследования и новая система понятий.

В предыдущих статьях этого издания читатель, вероятно, видел, как мозг изучается на многих уровнях — от молекул в его синапсах до сложных форм поведения — и путем различных подходов — химического, анатомического, физиологического, эмбриологического и психологического - к нервной системе разнообразных животных, от примитивных беспозвоночных до самого человека. И все же читатель, вероятно, заметил также, что, несмотря на непрерывное накопление детальных сведений, то, как работает человеческий мозг, по-прежнему окутано глубокой тайной. Издатели "Scientific American" попросили меня как новичка в нейрофизиологии сделать некоторые общие замечания о том, как воспринимает эту проблему сравнительно посторонний наблюдатель. Я интересуюсь нейробиологией более 30 лет, но только последние года два пытаюсь заняться ею серьезно.

Приступая к новой дисциплине, полезно попытаться отделить те вопросы, которые хотя еще далеко не разгаданы, но, по крайней мере могут, по-видимому, быть изучены тем или иным обычным способом, - от таких, для которых в настоящее время даже в общих чертах не предвидится готового объяснения. (Именно такой анализ привел нас с Дж. Уотсоном к поискам структуры ДНК.) К первой категории я бы отнес такие вопросы, как химическая и электрическая природа нейронов и синапсов, привыкание и сенситизация одиночных нейронов, действие медикаментов на нервную систему и т. д. Собственно говоря, я включил бы сюда почти всю нейроанатомию, нейрофармакологию и значительную часть нейрофизиологии. Даже развитие мозга не представляется мне по существу таинственным, несмотря на то, что мы ничего не знаем о тех конкретных процессах, которые протекают в развивающемся эмбрионе.

В то же время некоторые функции человека, как мне кажется, недоступны пониманию на современном уровне наших знаний. Мы чувствуем, что есть нечто трудно объяснимое, но мы почти не в состоянии ясно и четко выразить, в чем состоит трудность. Это наводит на мысль, что весь наш способ мышления о таких проблемах, возможно, ошибочен. Из таких проблем я бы выдвинул на передний план восприятие, хотя другие, может быть, заменили бы его пониманием, воображением, волей или эмоциями. Все они имеют то общее, что составляет часть нашего субъективного опыта и что в них, вероятно, принимает участие множество сложно взаимодействующих нейронов.

Для того чтобы постичь эти высшие уровни нервной деятельности, очевидно, хорошо было бы узнать как можно больше о более низких уровнях, особенно тех, которые доступны прямому эксперименту. Но само по себе такое знание еще недостаточно. Представляется несомненным, что мы должны рассмотреть теории, которые касаются непосредственно переработки информации в больших и сложных системах, будь то информация, поступающая от органов чувств, или инструкции, посылаемые мышцам и

железам, или же поток информации, содержащийся в обширной нервной активности между этими двумя крайними членами.

Причина, по которой я выдвигаю на первый план восприятие и, в частности, зрительное восприятие, состоит в том, что, как ясно показывают Д. Хьюбел и Т. Визель, оно более доступно прямому эксперименту. Кроме того, наш внутренний образ внешнего мира и точен и ярок, что неудивительно, поскольку человек относится к животным, у которых зрение особенно хорошо развито. Чувство обоняния у человека, напротив, гораздо более смутное. Любопытно, что во многом зрительный образ строится способами, требующими от нас лишь незначительных усилий. Когда мы пытаемся думать об истинно трудных задачах, мы обычно выбираем что-нибудь вроде шахмат или математики, или изучения иностранного языка. Мало кто осознает, каким поразительным достижением является сама по себе способность видеть. Главный вклад в сравнительно новую область искусственного интеллекта состоял не столько в решении проблем обработки информации, сколько в том, чтобы показать, как невероятно трудны эти проблемы. Когда задумаешься над тем, какие расчеты должны быть произведены для опознания даже такой обычной картины, как человек, переходящий улицу, то поражаешься тому, что такое необыкновенное число последовательных детальных операций может быть осуществлено без всякого усилия за такое короткое время.

Создание более крупных, более быстрых и более дешевых компьютеров - достижение, еще далекое от конечной цели, - дало нам некоторое представление о том, чего можно достичь быстрым вычислением. К сожалению, аналогия между компьютером и мозгом, хотя и полезна в некоторых отношениях, но может и ввести в заблуждение. В компьютере информация обрабатывается при быстром темпе импульсов и последовательно. В мозгу темп гораздо медленнее, но информация может быть обработана параллельно в миллионах каналов. Детали современной вычислительной машины очень надежны, но исключение одной или двух из них может нарушить все вычисление. По сравнению с ними нейроны мозга несколько ненадежны, но порча даже немалого их числа вряд ли приведет к сколько-нибудь заметному изменению поведения. Компьютер работает по строго двоичному коду, мозг же пользуется менее точными способами сигнализации. Зато он, по-видимому, приспособливает сложными и тонкими приемами число и эффективность своих синапсов к тому, чтобы его операции соответствовали прошлому опыту. Поэтому не удивительно, что, хотя компьютер точно и быстро производит длинные и запутанные арифметические вычисления — в чем человек довольно слаб, - человек способен опознавать изображения такими приемами, к которым ни один из современных компьютеров еще и не начал приближаться.

Было бы не слишком удивительно, если бы орудием теоретического подхода к таким проблемам оказалась теория информации. Пока что применение ее к зрительному восприятию ограничивалось главным образом ранними этапами зрительного пути. Так, например, для объяснения того, как информация, посылаемая по ограниченному каналу (такому, как зрительный нерв), может в принципе быть представлена более подробно в зрительной коре головного мозга, из области обработки информации были взяты теорема отсчетов и метод пересечения нуля (по Логану). Кроме того, Д. Марр (D. Marr) из Массачусетского технологического института схематически представил ход вычислительных операций, какие должен выполнить мозг, чтобы мы видели предметы так, как мы это делаем. Это дало нам представление о сложности проблемы, но пока что не привело к сколько-нибудь значительному выяснению действующих механизмов. В частности, до сих пор мы не располагаем каким-либо описанием сознательного восприятия, которое осветило бы наш непосредственный опыт такого восприятия. Как можно полагать, такие феномены основаны на том, что пути вычислений действуют каким-то образом сами на себя, но как именно это происходит, неизвестно. Поскольку эта центральная проблема ускользает от решения, нам остается только обратиться к более

локальным и частным вопросам в надежде, что, трудясь над их решением, мы натолкнемся на правильный подход к более сложным глобальным проблемам.

Какой, в общем смысле, аппарат дает мозгу возможность выполнять свою замечательную деятельность? Число компонентов (нейронов) в мозгу составляет, вероятно, около 10^{11} . Число синапсов, или контактов между нейронами, равно, возможно, 10^{15} . В среднем на каждом нейроне имеется несколько тысяч отдельных входов, и он сам посылает связи ко многим другим нейронам. Физическое распределение большинства компонентов не особенно отчетливое. Дендриты, или короткие волокна, соседних нейронов сложно переплетены, хотя обычно они не соприкасаются друг с другом. Между дендритами ветвятся аксоны, или длинные волокна нейронов; многие из них часто обладают тысячами контактов. Монтажная схема таких волокон, если бы возможно было ее создать, разумеется, была бы весьма запутанной.

Как пробираться через эти немыслимые джунгли? Традиционный способ состоит в том, что удаляют части мозга и смотрят, как меняется поведение. Это можно проделать на экспериментальных животных, хотя лишь немногие операции достигают желаемой точности. Над людьми такие «опыты» вопреки нашему желанию совершают инсульты, опухоли и травмы, но в этих случаях трудно точно определить характер и степень повреждения. Тем не менее, такие «опыты» принесли много ценных сведений. Возникают два важных вывода. Первый состоит в том, что разные области мозга выполняют разную работу. Нарушения деятельности мозга вследствие повреждения одной области часто совсем иные, чем нарушения, возникающие при повреждении другой. Второе заключение несколько неожиданно. Некоторые опыты показывают, что мозг перерабатывает информацию способами, совершенно отличными от тех, какие можно было бы предполагать. Такие процессы, как узнавание букв и узнавание цифр, которые, казалось бы, должны протекать в одном и том же месте, по-видимому, осуществляются в разных местах. Справедливо и обратное: некоторые процессы, представляющиеся раздельными, нарушаются при повреждении одной и той же области.

Это приводит нас к одному из самых серьезных предостережений, какое должен принять исследователь мозга. На всех уровнях нас вводит в заблуждение наша интроспекция. Это относится не только к сложным процессам, но и к процессам, которые представляются простыми. Человек, не размышлявший о таких вещах, возможно, полагает, что видит в деталях одновременно все части зримого мира. Хотя он и знает, что те предметы, на которые он смотрит «краем глаза», видны не очень четко, но не отдает себе отчета в том, насколько в действительности узко то окно ясного видения, через которое он создает себе большую часть картины внешнего мира. Поскольку движением глаз человек по желанию выделяет детали в любой части видимого мира, у него создается впечатление, что она «все время перед ним».

Быть может, наиболее яркой иллюстрацией сказанного служит наличие слепого пятна в каждом глазу. Далеко не все осознают его присутствие, хотя это легко доказать. Примечательно, что в нашем поле зрения мы не видим дыры. Происходит это отчасти потому, что у нас нет способов обнаружить ее края, а отчасти потому, что мозг заполняет дыру зрительной информацией, получаемой из ее ближайшего окружения. Наша способность к самообману по поводу работы собственного мозга почти безгранична, главным образом потому, что часть, о которой мы можем сообщить, составляет лишь ничтожную долю того, что происходит у нас в голове. Вот почему философия в значительной части бесплодна уже более 2000 лет и, вероятно, останется такой же, пока философы не научатся понимать язык переработки информации.

Это не значит, однако, что следует вовсе отказаться от изучения нашей умственной деятельности путем интроспекции, как это попытались сделать бихевиористы. Поступить так, значило бы устранить один из наиболее значительных атрибутов того, что мы

стараясь изучить. Но факт тот, что никогда нельзя принимать на веру свидетельства интроспекции. Им следует давать объяснения иные, чем только те, которые дает она сама.

Основная проблема состоит в том, что почти всякий процесс, который можно изучать, наблюдая общее поведение (например, чтение), включает сложное взаимодействие многих областей мозга, каждая из которых перерабатывает информацию по-своему. Мы знаем только в самых общих чертах, как распознать и классифицировать эти разные области. Хотя наши сведения о том, как они взаимосвязаны, быстро расширяются, но ни качество, ни количество этих сведений еще далеко не достаточны. Кроме того, мы редко знаем, какую операцию производит каждая область, т.е. как соотносятся выходы с входами, а в некоторых случаях мы даже не имеем ни малейшего представления о том, что происходит.

В этом лежит главная причина того, почему по мерке строгой науки чистая психология довольно бесплодна. Это не значит, что она не может быть количественной. Одна ее отрасль, довольно забавно именуемая психофизикой, безусловно, использует количественный подход и притом часто разумно и с воображением. Основная трудность состоит в том, что психология пытается обращаться с мозгом, как с черным ящиком. Экспериментатор изучает входы и выходы и из полученных результатов старается вывести структуру и операции внутри ящика. Такой подход необязательно плох. Многие годы предмет генетики был черным ящиком. Она старалась, не без известного успеха, вывести структуру и функцию генетического материала из изучения результатов выведения животных и растений. И, действительно, немало хорошего в биологии создано методом черного ящика. Это возможно на любом уровне. Для предыдущего поколения биохимиков фермент был черным ящиком. В наше время многие энзимологи изучают структуру фермента с целью связать ее с его поведением. То, что для одного является черным ящиком, для другого составляет задачу исследования.

Трудность подхода, исходящего из принципа черного ящика, состоит в том, что если только ящик по сути своей не совсем прост, то скоро наступает стадия, когда наблюдаемые результаты одинаково хорошо объясняются несколькими соперничающими теориями. Попытки выбрать одну из них часто оказываются безуспешными, поскольку по мере проведения новых опытов выявляются все большие сложности. И если вопрос тем или иным способом должен быть решен, то здесь нет иного выбора, как постучаться внутрь ящика.

То, что мы знаем о мозге — как это здесь показано, говорит нам о двух вещах. Мозг явно настолько сложен, что возможности предсказывать его поведение только на основании изучения его частей еще слишком далеки, чтобы стоило принимать их во внимание. Эта же сложность служит нам предостережением, что если применяемый чистой психологией подход по принципу черного ящика не потерпит поражения, то это будет для него большой удачей. Психология необходима. Что делает организм в действительности, мы можем узнать, только наблюдая его. Однако одна только психология, скорее всего, окажется бесплодной. Она должна сочетать изучение поведения с параллельным исследованием того, что происходит внутри мозга. Хорошим примером служит исследование Р. Сперри и его сотрудников из Калифорнийского технологического института, проведенное у больных с «расщепленным мозгом», у которых нарушены связи между двумя полушариями большого мозга. Другим примером является применение дезоксиглюкозы для введения метки в те участки мозга, в которых уровень активности выше среднего, когда подопытное животное выполняет какую-нибудь задачу. Таким образом, изучение нейроанатомии и нейрофизиологии может сочетаться с исследованиями поведения. Мы должны изучать и структуру, и функцию, но изучать их внутри черного ящика, а не только снаружи.

Новичок в таких вопросах бывает рад, когда, отпрянув в ужасе от сложностей нейроанатомии, он потом обнаруживает, что этот предмет в последнее время стал одним из

самых захватывающих в нейробиологии. Это объясняется тем, что хотя, вообще говоря, схема соединений мозга очень запутанна, но работы последнего времени показали, что эти соединения гораздо более упорядочены, чем можно было думать всего несколько лет назад. Такой переворот произошел в значительной мере благодаря новым экспериментальным методикам, пришедшим из биохимии, в частности благодаря использованию аминокислот, меченных радиоактивными изотопами, и фермента пероксидазы хрена для прослеживания связей, а также благодаря использованию меченой дезоксирибозы для тех участков, где нейроны особенно активны. Кроме того, плодотворным оказалось применение специфических антител для «окраски» определенного класса нейронов. Есть надежда, что эффективная новая методика моноспецифических (моноклональных) антител, которую только начали применять, даст еще больше для классификации нейронов по типам, имеющим определенное значение, и для обнаружения их трехмерного распределения. Однако задачи эти столь грандиозны, что, как можно сказать с большой долей уверенности, без разработки еще и других новых методов движение вперед будет медленным. Резкий подъем молекулярной биологии оказался возможным благодаря продуманным поискам новых методов (например, методов быстрого определения последовательности оснований в ДНК).

Подобно нейроанатомии нейрофизиология неуклонно развивается, особенно с тех пор, как появилась возможность регистрировать импульсацию отдельных нейронов, а не групп клеток. Хорошим примером этого служит классическая работа Хьюбела и Визеля на зрительной коре. Однако можно предполагать, что и здесь нужно будет изменить темпы. В частности, возможно, понадобится отводить активность многих нейронов одновременно и независимо друг от друга, используя для этого новые возможности, какие дает нам микроэлектроника. Это позволило бы также более эффективно изучать ответы на более сложные комбинации стимулов, например ответ на две или три параллельные линии в поле зрения, а не только на одну.

Как в нейроанатомии, так и в нейрофизиологии накопление новой информации идет медленно по сравнению с общим ее количеством, содержащимся в системе. Поэтому важная роль теоретической нейробиологии состоит не просто в попытках создать правильные и детальные теории нервных процессов (что может оказаться очень трудной задачей), но и в том, чтобы указать, какие свойства полезнее всего изучать и в особенности измерять, чтобы понять, какого рода теория требуется. Бесполезно требовать невозможного, например точной схемы соединений в одном кубическом миллиметре ткани мозга или определения характера импульсации всех нейронов в нем. Задача в том, чтобы установить, какая легко доступная информация была бы самой полезной, а также (что труднее), какие данные можно получить в разумные сроки, если ввести осуществимые новые методики. Иногда ясная формулировка требования - это уже полдела для понимания того, как его выполнить. Например, цены бы не было методике, которая позволила бы вводить в нейрон вещество, способное четко окрасить все связанные с ним нейроны и только их. То же самое относится к методу, при помощи которого можно было бы инактивировать все нейроны строго одного типа, сохраняя все остальные более или менее неизменными.

Как далеко все это привело нас в настоящее время? Помещенные в данном выпуске статьи дают хорошее общее представление о достигнутых успехах. Чего заметно не хватает, так это широких идейных рамок, в пределах которых можно интерпретировать все эти различные подходы. В таком состоянии находились биохимия и генетика до того, как произошла революция в молекулярной биологии. Дело не в том, что большинство нейробиологов не имеют какого-либо общего представления о том, что происходит. Беда в том, что представление это не сформулировано точно. Стоит притронуться к нему, как оно разваливается. Если привести лишь несколько примеров, то природа восприятия,

нейронные корреляты долговременной памяти, функция сна — все они носят такой характер.

Как же в таком случае следует строить общую теорию мозга? На ее пути стоят, по-видимому, три важных ограничительных условия. Первое - это природа физического мира. Повседневный мир, в котором мы живем, не является чем-то аморфным и беспорядочным. Он состоит из предметов, которые обычно занимают определенное пространство и которые, хотя и перемещаются относительно других предметов, сохраняют свои размеры и форму. Зрительно предмет обладает поверхностями, очертаниями, цветом и т. п. Он может испускать звук или запах. Не вникая в детали, безусловно, можно ожидать, что какова бы ни была переработка информации, поступающей в мозг, она будет связана с инвариантами и полуинвариантами во внешнем мире, доступными органам чувств.

Эксперимент показывает, что так это и происходит, притом часто неожиданным образом. Хорошим примером является такого рода восприятие цвета, какое показано в опытах Э. Ленда (E. Land). Можно было бы думать, что когда дело идет о большом цветном пятне, то воспринимается окраска света, который действительно исходит от пятна и падает на сетчатку. На самом же деле цвет в большинстве случаев создается сочетанием окраски света, падающего на предмет, и света, отражаемого поверхностью предмета. Как это ни удивительно, мозг способен извлекать эту последнюю информацию из поступающих зрительных сигналов. Она может в значительной степени компенсировать характер падающего света. То, что мы воспринимаем, больше соответствует отражению от поверхности, которое является свойством самого предмета.

Поразительная демонстрация такого рода феномена проводится в Эксплораториуме в Сан-Франциско, хотя в этом случае поверхности имеют разные оттенки серого — от почти белого до совершенно черного. Освещение, источник которого скрыт, здесь неровное — оно гораздо сильнее в нижней части экспозиции, чем в верхней. Один участок внизу выглядит очень черным, другой участок наверху кажется почти белым. С помощью узких трубок эти участки можно рассматривать каждый по отдельности. И если смотреть в них, таким образом, то видно, что оба участка имеют в точности один и тот же оттенок серого. Когда моя жена - художница - увидела этот экспонат, она была поражена и заявила, что это фокус. Она не отдает себе отчета в том, что в известном смысле все, что она видит, это фокус, который показывает ей ее мозг.

Второе ограничительное условие налагается биохимией, генетикой и эмбриологией. Нервная система сделана не из металла или неорганических полупроводников, а из специализированных клеток. Импульс, бегущий по аксону, движется с умеренной скоростью по сравнению со скоростью света (даже, несмотря на то, что нейрон может при помощи разных фокусов ускорять его движение); это ограничение налагается на него биохимией. Хотя важную роль в нейронной активности играют такие неорганические ионы, как натрий и калий, не вызывает удивления тот факт, что передача нервного импульса от одного нейрона к другому производится мелкими органическими молекулами, потому что многие такие молекулы синтезируются с легкостью. Удивительно то, что один и тот же медиатор действует в столь многих различных местах - ограничительное условие, вероятно, налагаемое эволюцией.

Дальний конец аксона находится далеко от ближайшего пункта синтеза белка (не считая митохондрий внутри аксона), и это обстоятельство может налагать ограничения на скорость, с которой в нем происходят некоторые биохимические изменения. Вероятно, существуют одни типы нейронных цепей, с которыми организм справляется сравнительно легко, и другие, которые для него непосильны. Насколько мы знаем, генам высшего животного может быть трудно, придавать схеме нейронных связей большую точность, особенно если в схеме участвует очень много клеток. Например, точного распределения связей, необходимого для правильного стереоскопического зрения, трудно достичь без того благотворного влияния, какое оказывает некоторый контакт с реальным внешним

миром, может быть, потому, что системы, связанные с двумя глазами, вероятно, не могут быть построены с требуемой точностью.

Возможны и другие ограничения. Как предположил много лет назад Г. Дэйл, нейрону, по-видимому, трудно так устроить свои дела, чтобы одна веточка его аксонного дерева выделяла один медиатор, а другая - другой. Этот принцип, возможно, лежит в основе случая, описанного Э. Кэнделом, когда медиатор, продуцируемый одной и той же клеткой, возбуждал одни клетки, тормозил другие и оказывал смешанное влияние на клетки третьего типа.

Третье ограничительное условие налагается математикой, в частности теорией связи. На первый взгляд может показаться, что некоторые такие результаты противоречат ожиданиям. При известных обстоятельствах распределение, или общая структура (pattern), прекрасно воссоздается на основе небольшой выборки, если производить ее через правильные промежутки. Информация может быть заложена в память в распределенной форме подобно голограмме таким образом, что извлечение части хранимой информации не устраняет какой-либо части картины, хотя снижает до некоторой степени качество всей картины.

Возникает искушение ввести четвертое ограничительное условие, но опыт показал, что оно ненадежно. Это условие налагается эволюцией. Несомненно, все организмы и их компоненты образовались в результате долгого эволюционного процесса, и это обстоятельство никогда нельзя забывать. Однако неразумно было бы утверждать (разве только в самых общих выражениях), что эволюция не могла сделать того-то или должна была сделать то-то. Биолог должен руководствоваться хорошим рабочим правилом, что эволюция гораздо умнее его. Это не значит, что сравнительные биологические исследования не могут показать, что определенная структура часто связана с определенной функцией. Таксономическое сопоставление результатов эволюции может привести к полезным предположениям, но такие предположения всегда должны быть подтверждены прямым экспериментом.

Как бы то ни было, но первые три ограничительных условия мы понимаем лишь частично. Процесс разложения окружающего нас мира на его существенные признаки не всегда протекает прямолинейно. Многие важные вопросы эмбриологии еще не получили ответа. Теория информации - сравнительно новая отрасль знания. Поэтому, хотя и есть возможность получать какие-то наводящие указания, рассматривая все три условия, исследователь редко встречается с таким обилием ограничений, что это практически позволило бы сделать выбор между теориями. Существует так много способов, какими наш мозг мог бы перерабатывать информацию, что без существенной помощи прямых экспериментальных фактов (а они обычно малочисленны) мы вряд ли сделаем правильный выбор.

Существуют ли какие-то идеи, которых следует избегать? Я думаю, что одна, по крайней мере, есть - это идея гомункулуса. Недавно я пытался разъяснить одной умной женщине проблему, которая состоит в том, как понять, что мы вообще воспринимаем, что бы то ни было, но мне это никак не удавалось. Она не могла понять, в чем тут проблема. Наконец, в отчаянии я спросил ее, как она сама считает, каким образом она видит мир. Женщина ответила, что, вероятно, где-то в голове у нее есть что-то вроде маленького телевизора. «А кто же в таком случае, - спросил я, - смотрит на экран?» Тут она сразу же поняла, в чем проблема.

Большинство нейробиологов считает, что в мозгу нет гомункулуса. К несчастью, легче констатировать ошибку, чем не впасть в нее. Это происходит потому, что мы, несомненно, питаем иллюзию существования гомункулуса — нашей личности. Вероятно, сила и прочность этой иллюзии имеют свои основания. Возможно, она отражает некоторые аспекты общего управления мозгом, но какова природа этого управления, мы еще не узнали.

Следовало бы избегать еще одной общей ошибки. Ее можно было бы назвать «ошибкой премудрого нейрона». Представим себе нейрон, который посылает сигнал на некоторое расстояние по своему аксону. Что этот сигнал сообщает воспринимающему синапсу? Сигнал, разумеется, закодирован частотой нервных импульсов, но что означает его сообщение? Легко усвоить привычку считать, что оно содержит в себе больше, чем это есть в действительности.

Возьмем, например, нейрон в зрительной системе, который считается цветочувствительным. Предположим, что лучше всего он разряжается при стимуляции пятнышком желтого света. Мы склонны думать, будто он сообщает нам, что свет в этой точке желтый. Однако на самом деле это не так, потому что большинство рецепторов цвета имеют широкую кривую ответов и генерируют импульсы — во всяком случае, в известной степени — в довольно широком диапазоне длин волн. Поэтому данная частота импульсации может быть вызвана и слабым желтым и сильным красным светом. Кроме того, на импульсацию данного нейрона могли повлиять объем движения светового пятна и его точные форма и размеры. Короче говоря, множество разных, хотя и связанных между собой входов вызовут импульсацию одной и той же частоты.

Поскольку относящийся к данному стимулу сенсорный вход в нейрон обладает многими признаками, а выход (грубо говоря) только один, то информация, передаваемая одним нейроном, обязательно неоднозначна. Однако следует иметь в виду, что мы можем, кроме того, извлечь информацию, сравнивая импульсацию одного нейрона с импульсацией другого или нескольких других нейронов. Посредством одного только типа рецепторов (палочек) мы вовсе не можем воспринять цвет, а видим только оттенки серого. Чтобы свет в нашем восприятии был окрашен, нужно не меньше двух типов рецепторов, причем у каждого из них кривая ответов на разные длины волн отличается от кривой для другого нейрона. Опытами показано, что это именно так: мы можем воспринимать цвет палочками при участии хотя бы одного типа колбочек.

Следует иметь в виду, что это соображение относится не только к цвету. Одиночный «детектор границы» в действительности не сообщает нам о наличии границы. Он обнаруживает, говоря приблизительно, «свойство границы» во входных сигналах, т. е. особого типа неоднородность изображения на сетчатке, которая может быть создана многими разными предметами. Одна из задач теоретической нейробиологии состоит в том, чтобы постараться превратить такие неопределенные понятия, как «свойство границы», в математически точные описания.

Это общее соображение относится ко всем уровням нервной системы. Оно ясно показывает, почему для извлечения полезной информации из входной нервной активности нам нужно перерабатывать ее столь многими различными способами.

Но все же, нельзя ли нарисовать некую общую картину переработки информации? Пожалуй, легче всего это сделать, рассматривая зрительную систему и, в частности, зрительную кору большого мозга. На первый взгляд, карта зрительных ответов в стриарной коре (поле 17) представляет собой топологически соответствующую картину половины поля зрения. Но надо сказать, что картина эта определенным образом искажена: большая ее часть соответствует центральной области сетчатки с ее высокой остротой зрения (центральной ямке) и меньшая часть — периферии. Тем не менее, эта карта достаточно упорядочена и довольно точна.

Более внимательное рассмотрение показывает, что дело обстоит не так просто. Входы от левого глаза переплетаются в форме полос с входами от правого глаза. Кроме того, каждый глаз обладает входами трех разных типов (от латерального колленчатого тела): один — для Y-клеток сетчатки (которые дают довольно короткие ответы) и остальные два входа — для X-клеток. Кроме того, имеются мощные входы от таких образований, как подушка, а также от других областей зрительной коры. Выходов тоже много. От этого поля идет не один выход, а множество, отчасти к нейронам, образующим

карты в других зрительных областях, и отчасти к подкорковым областям, в том числе сравнительно крупный выход обратно к латеральному коленчатому телу, откуда первоначально пришли многие входы. Таким образом, этот участок коры представляет собой область множественных входов и множественных выходов. Каждый вход или выход включает множество отдельных аксонов (миллионы), распространяющихся по всей области.

Какую переработку информации выполняет стриарная кора (первичная зрительная область)? Как показано в статье Хьюбела и Визеля, главная функция стриарной коры состоит в ответах на разную ориентацию форм в поле зрения. В каждой «колонке» стриарной коры нейроны отвечают только на одну ориентацию, хотя их ответ может относиться к любому из множества типов. Преобразованная таким образом входная активность затем направляется в другие пункты.

Как широко процесс обработки информации распространяется по коре в разные стороны? Поразительно, что он весьма локализован. За пределами нескольких миллиметров уже сравнительно мало взаимосвязей, если не считать аксонных связей диффузного характера, идущих от ствола мозга. Каждый маленький участок содержит множество взаимосвязанных нейронов (каждый квадратный миллиметр поверхности коры включает около 100000 нейронов), но они почти не имеют каких-либо прямых связей с теми нейронами, которые реагируют на более далекие части поля зрения. (У макака общая поверхность стриарной коры в одном полушарии составляет приблизительно 1400 квадратных миллиметров.)

Следует отметить, что пока еще нет убедительных свидетельств о наличии внутри области дискретных модулей. Отношения здесь скорее такие, как между жителями воображаемого города, которым запрещено удаляться от дома более чем на полмили. Они могут общаться со своими соседями на расстоянии одной мили, особенно со своими ближайшими соседями, но не имеют никаких прямых контактов с теми, кто живет подалеже.

Примечательно, что это описание, в его самом общем виде, применимо к большей части коры, если не ко всей. Известно множество отдельных зрительных полей, каждое с какой-либо «картой» поля зрения. В коре у ночной обезьяны, по меньшей мере, восемь, а может быть, и больше, преимущественно зрительных полей. Если мы взглянем на слуховые или на соматосенсорные области, то увидим, то же самое. Слуховая кора этой обезьяны состоит из четырех отдельных полей, «картированных» по частоте и, вероятно, по амплитуде. Поверхность тела обезьяны картирована несколько раз в соматосенсорных областях. Во всех случаях входы, большая часть которых идет к средним слоям коры, состоят из чередующихся полос того или иного типа. Эти входы смешиваются при переработке информации, которая происходит в верхних и нижних слоях. После переработки выходная активность направляется упорядоченным образом к нескольким другим пунктам, как в коре, так и в подкорковых областях. Вполне оправдана гипотеза, согласно которой в случае такой связи между двумя полями выход одного из них картируется упорядоченно, но необязательно однородно на поверхности второго поля. Кроме того, часто наблюдаются обратные отношения. У обезьяны поле 17 посылает картированную проекцию к полю 18, а это последнее тоже посылает часть своей выходной активности обратно к полю 17. Эти обратные связи, вероятно, не диффузны, а образуют обратную карту. Насколько точно прямая и обратная карты соответствуют друг другу, еще неизвестно. Можно думать, что соответствие окажется довольно точным.

Из того правила, что в корковых слоях не обнаружено отчетливых клубочков нейронов, имеется одно интересное исключение. Это бочонки, исследованные Т. Вулси (Т. Woolsey) с сотрудниками в Медицинской школе Вашингтонского университета и упомянутые в настоящем выпуске в статье У. Коуэна. Каждый бочонок имеет в поперечнике приблизительно 200 мкм, и, хотя соседние бочонки соединены между собой,

связи внутри бочонка гораздо богаче. Это служит иллюстрацией того, как кора справляется с мелкими, пространственно дискретными, а не непрерывными входами.

Возможно ли, что кора содержит фиксированное, определимое число отдельных полей? Это, очевидно, верно для сенсорных и, вероятно, для моторных полей. На приведенном мною рисунке изображена карта зрительной коры ночной обезьяны, составленная недавно Дж. Олменом (J. Allman) с сотрудниками из Калифорнийского технологического института. На ней показаны восемь отдельных полей, картированных в этой области. Как можно видеть, хотя каждое поле и имеет на карте достаточно очерченные границы и определяется в этих случаях вполне однозначно, в коре в этих точках отсутствуют отчетливые изолирующие границы. В обоих полушариях кора представляет собой непрерывный слой с одним только краем. В нем нет «щелей». Неудивительно поэтому, что на границах в картировании имеется, говоря приблизительно, локальная плоскость зеркальной симметрии. Иными словами, две карты, по одной с каждой стороны границы, взаимосвязаны. При продвижении вдоль границы эти карты по обе стороны от нее одинаковы. При удалении от нее под прямым углом направление движения в поле зрения на одной карте такое же, как при удалении от границы на другой карте. Если внимательно рассматривать рисунок, то видно, что это правило нарушается только в одном месте. Правило локальной плоскости зеркальной симметрии сохраняет свою силу на картах как слуховой, так и соматосенсорной системы, опять таки с несколькими исключениями. Этого как раз и следовало ожидать при наличии ряда отдельных карт, которые в то же время до известной степени взаимодействуют по краям. Это позволяет думать, что в процессе эволюции новые функциональные поля головного мозга возникают попарно.

Распространяется ли такое картирование в виде обособленных полей также на остальные части коры, в частности на лобные области, и на то, что мы называем ассоциативными зонами? В настоящее время никто этого не знает даже про обезьян, не говоря уже о человеке. Но уже теперь ясно, что у обезьян большую часть коры можно картировать таким образом. Хотя легко представить себе, как можно было бы разрушить представление о полях (понятие поля полезно только при условии, если несколько разных его определений однозначно приводят к одному и тому же делению на поля), я склоняюсь к тому, что это представление правильно почти для всей коры. А если оно правильно, то сколько же полей в коре человека? Больше 50? Может быть, меньше 100? Если бы каждое поле можно было посмертно четко окрасить так, чтобы точно увидеть, сколько всего полей, каких размеров каждое из них и как именно оно соединено с остальными полями, это явилось бы большим шагом вперед.

До сих пор я говорил только о коре большого мозга, но кора мозжечка очевидно с ней сходна. Здесь также входы упорядочены и образуют более одной карты. Оба главных входа, по-видимому, расположены в виде полос. Есть что-то в эмбриологии, чему «нравятся» полосы. Это очень ярко показала М. Константин-Патон (M. Constantine-Paton) из Принстонского университета, которая путем эмбриологических манипуляций создала лягушек с третьим глазом. В норме на каждый *tectum opticum* проецируется только один глаз, но в этом случае к нему могут идти проекции от обоих глаз. Когда это происходит, входы располагаются полосами, чего не бывает у нормальных лягушек.

Далее, если взять такие подкорковые области, как таламус, то здесь мы снова найдем некоторые свидетельства упорядоченного картирования. Каждое кортикальное поле обычно содержит карту своего собственного участка таламуса, часто в виде пятен. Упорядоченные карты, очевидно, имеются и в других частях нервной системы - базальных ганглиях, стволе мозга, спинном мозгу и т. д. В каждом таком случае нам нужно точно знать, как раздробить обширную совокупность нейронов на мельчайшие, имеющие определенное значение единицы, даже если эти единицы взаимодействуют до известной степени со своими соседями. Во многих случаях они представляют собой слои или части

слоев, в других случаях имеют более компактную форму. Их входы и выходы не всегда расположены так аккуратно, как в коре, и поэтому задача не всегда будет легкой.

Снабженные весьма приблизительной картиной высших отделов головного мозга, мы теперь можем обратиться к общим вопросам о природе связей. Для этого нам нужны два довольно простых понятия: прецизионная схема связей и ассоциативные сети.

В то время как иногда кажется, что в головном мозгу все соединено со всем, в прецизионной схеме связи расположены определенным, упорядоченным образом. Лишь определенные клетки связаны с другими определенными клетками, а общая структура связей часто одинакова у отдельных животных. Прецизионное распределение связей обычно обнаруживается там, где в нем участвует небольшое число клеток, как, например, у сравнительно примитивного беспозвоночного аплизии, описанного в статье Кэндела. Хорошим примером служит также небольшой круглый червь *Caenorhabditis elegans*, которого изучал С. Бреннер (S. Brenner) с сотрудниками в Лаборатории молекулярной биологии Медицинского исследовательского совета в Кембридже в Англии. У этого вида сеть состоит точно из 279 нейронов, которые соединены между собой в точности одинаково у всех особей. Более многочисленные нейроны тоже могут быть связаны прецизионно, в особенности там, где структура из клеток повторяется многократно, что характерно, например, для глаза мухи. Прецизионное распределение связей не исключает возможности обучения, что ясно показано в статье Кэндела, потому что сила связей может быть изменена опытом.

В то же время, если рассматривать схему распределения связей (в той мере, в какой она нам известна) в области головного мозга у более сложного животного, скажем поля в зрительной коре обезьяны, то обнаружатся два обстоятельства. Клеток здесь гораздо больше, а распределение связей между ними, очевидно, гораздо менее прецизионное. В одном полушарии головного мозга у обезьяны оно, безусловно, не точно такое же, как в другом. Тем не менее, связи, идущие от глаза к зрительной коре, распределены вовсе не случайно. Как пишут в своей работе Хьюбел и Визель, эти связи образуют, хотя и не точную, топографическую карту. Нейроны относятся здесь ко многим типам, которые связаны между собой не случайно, хотя точную степень упорядоченности этих связей установить трудно. Создается впечатление, что в пределах одного небольшого участка точные связи отчасти являются делом случая. Кроме того, один предъявляемый глазу простой сигнал — скажем, короткая линия в одном пункте поля зрения — возбудит не один-единственный детектор границы, а, возможно, несколько тысяч таких детекторов. Одним словом, структура связей не только рассчитана на извлечение из входных сигналов их признаков, но, по-видимому, обладает также некоторыми свойствами ассоциативной сети.

Ассоциативная сеть — это абстрактная схема соединений, изучаемая теоретиками - Марром (Marr), К. Лонге-Хиггинсом (Ch. Longuet-Higgins), Л. Купером (L. Cooper) и другими. Такая сеть имеет набор входных каналов (иногда несколько наборов) и набор выходных каналов. Каждый входной канал связан со всеми выходными, но сила связей неодинакова. Точное распределение зависит от типа рассматриваемой сети. Сила связи отрегулирована «на основании опыта» по определенным точным правилам, обычно так, что те проводящие пути, которые часто активируются совместно, каким-то образом усиливаются.

Такие сети служат для тонкой настройки системы с частично прецизионным распределением связей или способствуют вызову сложного выхода, когда приходит входная активность (или еще лучше - частичная входная активность) от чего-либо, с ним связанного. Взглянув на лицо человека, вы вспоминаете его имя (хотя, увы! не всегда). Вы в состоянии вспомнить человека, даже если увидели лишь часть его лица.

Высшая нервная система представляет собой чрезвычайно хитроумную комбинацию прецизионного распределения связей с ассоциативными сетями. Она

построена не так, чтобы каждый входной канал был прямо связан со всеми остальными входными каналами. Кроме того, у высших животных она, по-видимому, не построена прецизионно. Для достижения своих целей система использует две стратегии. Одна из них - стратегия множественного и последовательного картирования (включая реципрокное картирование); она является компонентом, аппроксимирующим прецизионное распределение связей. Но, кроме того, система, по-видимому, организует связи таким образом, что локально - в пределах маленького участка — она, грубо говоря, соединяет все со всем.

Каждый участок содержит целое семейство локальных перекрывающихся ассоциативных сетей. Поэтому на ранней стадии переработки некоторые сигналы (скажем, одна группа от глаза и другая — от уха) не соотносятся друг с другом. Но по мере перехода сигналов от одной карты к другой первоначальное картирование становится и более диффузным, и более отвлеченным (например, ответ на ориентацию лучше, чем на пятно), и, таким образом, сигнал анализируется последовательно все более сложными способами в сочетании с сигналами от других входов.

При таком описании системы мы сразу видим, что это не просто одна огромная ассоциативная сеть. Построить такую сеть, в которой каждый нейрон реагирует непосредственно со всеми другими нейронами, было бы гораздо труднее, и она заняла бы гораздо больше места. Поэтому сеть разделена на множество мелких подсетей; одни из них связаны параллельно, другие более последовательно. Кроме того, дробление на подсети отражает внешнюю и внутреннюю структуру окружающего мира, а также наши взаимоотношения с ним. Каждая локальная сеть приспособлена для выполнения тех специальных операций на своем входе, которые нужнее всего в этом пункте для извлечения значимой новой информации. При рассмотрении под таким углом зрения многие общие свойства головного мозга — многочисленные функциональные области, множественные связи с каждым нейроном — начинают приобретать некий смысл.

Разумеется, деятельность головного мозга еще гораздо шире, чем те процессы, которые я обрисовал выше. Должны существовать механизмы внимания, в особенности сосредоточенного внимания, усиливающие активность малых частей мозга. Должна существовать какая-то общая управляющая система. Чтобы мое чрезмерно упрощенное описание не ввело читателя в заблуждение, я советую ему обратиться к статье У. Науты и М. Фейртага (W. Nauta, M. Feirtag), где ясно показано, насколько сложно в действительности все устройство. Тем не менее, нарисованная мною схема покажет хотя бы кое-что из того, что можно надеяться увидеть при более детальном исследовании нервных процессов.

Какая система, или какой уровень вероятнее всего окажется наиболее доступным экспериментальному изучению? Ответить на этот вопрос всегда трудно. Как указывает Кэндел, беспозвоночные животные с их крупными клетками, связанными между собой довольно точно, представляют много преимуществ, и можно не сомневаться, что некоторые созданные в процессе их исследования методики, полученные данные и проникновение в их смысл окажутся полезными также для понимания нервной системы высших и более сложных животных. Сомнительно, однако, чтобы на низших животных можно было получить ответы на все вопросы. Трудно также сказать, какое животное послужит наилучшей моделью человека, и какой отдел мозга легче всего изучать. Зрительная система макака, очевидно, очень сходна с нашей. Зрительная система кошки меньше похожа на нее, но кошки обладают другими достоинствами для эксперимента. Много лет не утихает спор о том, какая система более пригодна для изучения — мозжечок или зрительная кора. (Поступающие в зрительную кору сигналы легче контролировать, но упорядоченность ее нейронного строения — ничто по сравнению с упорядоченностью структуры мозжечка.)

Как решить, например, что лучше - детально изучить одну или несколько областей коры, с тем, чтобы точно объяснить наблюдаемые в них процессы с позиций нейроанатомии и нейрофизиологии, или же считать все кортикальные области маленькими черными ящиками и сосредоточиться на отношениях между ними? Вполне можно считать, что области, контролируемые более диффузные «активационные» системы, например систему проекций от locus coeruleus, более доступны изучению, чем системы, детально перерабатывающие информацию. На чем бы ни остановиться, за что ни взяться в первую очередь, очевидно, предстоит еще долгий путь, пока мы достигнем, хотя бы в общих чертах, такого понимания работы мозга, которое будет прочно опираться на эксперимент и на теорию.

Каковы в таком случае ближайшие перспективы для нашего понимания мозга? По мере накопления сведений можно ли надеяться на своего рода «прорыв»? Это всегда возможно, но перспективы здесь не очень обнадеживающие. Иногда забывают, что нейробиология уже совершила несколько таких прорывов. Одним из них было открытие, что нервный импульс распространяется по аксону в форме «спайков» приблизительно одинаковой амплитуды и с одинаковой скоростью. Другой прорыв произошел, когда стало ясно, что в большинстве синапсов происходит химическая передача и, в особенности, что синапсы бывают как возбуждающие, так и тормозные. Оба этих открытия касаются феноменов, возникших на ранней стадии эволюции животных. Несколько отрезвляет то обстоятельство, что в молекулярной биологии основные прорывы тоже были связаны с механизмами, возникшими уже очень давно. Часто сложные природные явления основаны на простых процессах, но эволюция обычно украшала их всякими видоизменениями и добавлениями в стиле барокко. Разглядеть скрытую под ними простоту, которая в большинстве случаев появлялась достаточно рано, часто бывает чрезвычайно трудно.

Существует еще одна проблема. Анализируя, какие разделы молекулярной биологии развивались быстрее всего, мы видим, что это те части, которые относятся к одномерным приспособлениям (например, определение последовательности оснований в нуклеиновой кислоте или аминокислот в белке), или зависят от возможности отделить небольшую часть системы (например, фермент) и изучать ее сравнительно оторвано от всей остальной системы. Те проблемы, которые связаны с множеством одновременных взаимодействий (как, например, предсказание характера укладки полипептидной цепи), мало продвинулись вперед. Такой анализ предвещает мало хорошего проблемам изучения высших отделов нервной системы, относящимся преимущественно к этому последнему типу.

Но один прорыв, совершенный генетикой и начатый Менделем, явился результатом подхода с позиций представления о черном ящике (изучение наследования признаков у растений) и дал сведения о высоком уровне организации (о хромосоме). Поэтому если в исследовании головного мозга действительно произойдет прорыв, то, вероятно, это будет на уровне общего управления системой. Если бы система была такой хаотичной, какой она иногда кажется, мы не могли бы выполнять удовлетворительно даже самые простые задачи. Если взять возможный, хотя и маловероятный, пример, то мощным прорывом явилось бы открытие, что работа мозга производится физически, каким-то периодическим часовым механизмом, подобно компьютеру.

В настоящем выпуске «Scientific American» показано, что головной мозг успешно изучается под многими углами зрения и что проделана большая увлекательная работа. Только поразмыслив о том, как запутана вся система и как сложны многочисленные разнообразные операции, которые она должна выполнять (в этой статье мы коснулись только некоторых из них), мы понимаем, что перед нами еще долгий путь. Но новые методы дают новые результаты, а новые результаты порождают новые идеи, так что нам не следует падать духом. Нет области науки более жизненно важной для человека, чем исследование его собственного мозга. От нее зависит все наше представление о Вселенной.

Тексты опубликованы в сборнике «Мозг», под редакцией П.В.Симонова, Москва, «Мир»,
1984 г.