

КОРОТКИЕ СООБЩЕНИЯ

ЭЛЕКТРОГРАФИЧЕСКОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ РЕАКЦИИ ВНИМАНИЯ К СЕНСОРНЫМ РАЗДРАЖИТЕЛЯМ И РОЛЬ ГИПОТАЛАМУСА В ЕЕ ФОРМИРОВАНИИ

Е. А. ГРОМОВА

(Институт биофизики АН СССР, Пущино на Оке)

В. Н. ПРОВОДИНА

(Институт Общей патологии и патофизиологии АМН СССР, Москва)

Вопрос о физиологических основах внимания к определенным раздражителям в настоящее время занимает все большее число исследователей в связи с практическим его значением, обусловленным возникновением новых форм производственной деятельности, требующих длительного и постоянного его поддержания.

Экспериментальное изучение механизмов внимания привело к различению ориентировочного рефлекса, установки (ожидания сигнала) и направленного внимания [24], [35], [36]. Электрографическим выражением ориентировочной реакции является генерализованная десинхронизация электрической активности коры мозга, сопровождающаяся уменьшением амплитуды первичных ответов в проекционных зонах [6], [12], [22], [38]. Появление ориентировочного рефлекса означает прекращение текущей деятельности коры больших полушарий и переключение внимания на другой раздражитель. В отличие от этого, направленное внимание к раздражителю определенной модальности характеризуется увеличением амплитуды вызванных потенциалов коры мозга в соответствующей проекционной зоне, о чем свидетельствуют наблюдения на людях ([21], [27], [37], [40] и др.).

Рядом авторов показано, что как в формировании ориентировочной реакции, так и в селективном отборе информации существенная роль принадлежит неспецифическим структурам мозга ([15], [31], [33], [38], [40] и др.). Однако имеются основания полагать, что в ряду неспецифических образований мозга структуры гипоталамуса как центры мотивационных и эмоциональных реакций организма играют особую роль в процессе формирования непроизвольного внимания к сенсорному раздражителю. На это указывают исследования, показавшие наличие модулирующих влияний гипоталамуса на вызванные корковые потенциалы ([5], [9], [14], [17], [28] и др.), а также выявившие участие гипоталамуса в процессах синхронизации электрической активности мозга ([8], [13], [29] и др.).

Исследуя на протяжении ряда лет особенности модулирующих влияний различных областей гипоталамуса на спонтанную и вызванную электрическую активность коры мозга у ненаркотизированных животных [7], [8], [17], [18], мы обратили внимание на то, что изменения первичных ответов (ПО) на световые стимулы в зрительной проекционной зоне при раздражении структур переднего и заднего гипоталамуса оказываются неоднозначными.

В целях более детального изучения этих особенностей мы ввели две дополнительные формы анализа первичных ответов (ПО) зрительной коры: во-первых, раздельный анализ их поверхностно-положительного и поверхностно-отрицательного компонентов; во-вторых, сравнение изменений обоих компонентов ПО в фокусе их максимальной активности и на периферии проекционной зоны¹.

Результаты такого анализа показали, что слабые раздражения различных областей гипоталамуса электрическим током (4—6 μ ц, 0,6—1,0 вольт, 1 мсек) продолжительно-

¹ Границы проекционной зрительной зоны и фокуса ее максимальной активности определялись по координатам, установленным В. Б. Полянским [19].

стью 10—30 сек, вызывали облегчение ПО зрительной коры. В качестве примера на рис. 1 приведен опыт с раздражением паравентрикулярного ядра гипоталамуса. В специальных опытах было установлено, что этот эффект не зависел от характера изменений ЭКоГ: он отмечался как на фоне десинхронизации электрической активности коры мозга, так и на фоне ее синхронизации. Раздражение других ядер гипоталамуса вызывало такой же эффект. Сопоставление изменений ПО, обусловленных раздражениями гипоталамуса, с изменениями вегетативных показателей (ЭКГ, дыхания) не выявило какой-либо закономерности, что дает основание не связывать их с вегетативными реакциями организма, а считать результатом конвергенции на корковых нейронах афферентных импульсов, поступающих по специфическим и неспецифическим путям.

Таким образом, низкочастотные и слабые раздражения гипоталамуса облегчали ПО зрительной коры, казалось бы, независимо от места локализации раздражающих электродов. Однако дальнейший анализ изменений отдельных компонентов ПО позволил выявить различие облегчающих эффектов при раздражении передне-медиальных и задних структур гипоталамуса. Это различие выразилось в том, что при раздражении ядер переднего и медиального отделов гипоталамуса (преоптической и переднелатеральных областей, паравентрикулярного, вентро- и дорзомедиального ядер) имело место увеличение положительного компонента ПО, сопровождавшееся уменьшением отрицательного отклонения (рис. 1). В отличие от этого, облегчающий эффект раздражений ядер заднего гипоталамуса (супрамамиллярное, медиальное и латеральное мамиллярные ядра, заднее гипоталамическое ядро) вызывал увеличение амплитуды как положительного, так и отрицательного отклонений ПО (рис. 2).

В целях изучения пространственных изменений ПО в зрительной коре на фотостимуляцию при раздражении гипоталамуса нами производился раздельный анализ их в фокусе максимальной активности и на периферии проекционной зоны. Опыты показали, что раздражения как передне-медиальных, так задних структур гипоталамуса вызывают облегчение ПО во всей зрительной зоне коры мозга, однако изменения отдельных компонентов ПО в разных ее частях оказались неоднозначными. Так, при раздражении передних и медиальных ядер гипоталамуса наибольшие изменения ПО наблюдались в фокусе максимальной активности и выражались в увеличении положительного и в снижении отрицательного их компонентов. Одновременно на периферии проекционной зоны облегчение ПО было значительно менее выраженным и в изменениях отдельных

их компонентов наблюдалась высокая вариабельность, которая при усреднении результатов, полученных на большом количестве животных, не дала возможности выявить такого эффекта, как в фокусе максимальной активности (рис. 3). Совершенно иной характер распределения изменений ПО в зрительной коре имел место при раздражении задних ядер гипоталамуса. В этих условиях наибольшее облегчение ПО наблюдалось на периферии проекционной зоны и выражалось в увеличении положительного отклонения ПО, одновременно в фокусе максимальной активности наблюдалось увеличение отрицательного компонента (рис. 4).

Таким образом, внешне сходный облегчающий эффект раздражения гипоталамуса на ПО зрительной коры оказался различным со стороны передних и медиальных ядер гипоталамуса по сравнению с эффектом раздражения задних его структур. Описанное различие указывает на определенные функциональные особенности восходящих влияний передне-медиальных и задних ядер гипоталамуса на кору головного мозга.

Как понять физиологический смысл этих особенностей восходящих влияний различных ядер гипоталамуса? Для ответа на этот вопрос необходимо обратиться к исследованиям происхождения корковых ПО. Согласно данным большинства авторов, занимающихся изучением этого вопроса, поверхностно-положительное отклонение ПО обусловлено преимущест-

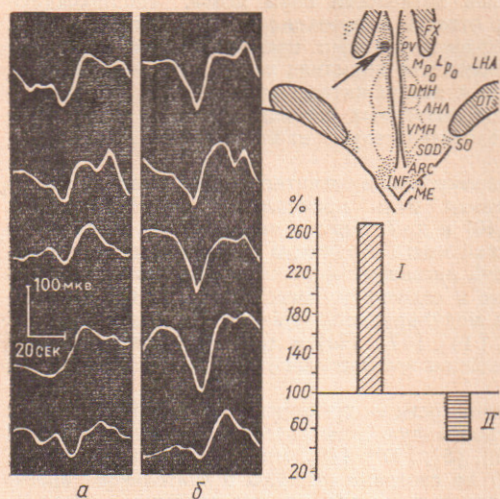


Рис. 1. Увеличение ПО зрительной коры мозга у кролика при раздражении паравентрикулярного ядра гипоталамуса электрическим током (6 гц, 0,6 в, 1 мсек):

а) пять последовательных ПО до раздражения гипоталамуса, б) пять последовательных ПО после раздражения гипоталамуса.

Справа внизу — графическое изображение изменений отдельных компонентов ПО по усредненным данным при раздражении паравентрикулярного ядра гипоталамуса. I — положительное отклонение ПО; II — отрицательное отклонение ПО. Исходная величина амплитуды отклонения принята за 100%. Справа сверху схема расположения электрода (обозначено стрелкой).

венным возбуждением нейронов третьего и четвертого слоев коры, возникающим под влиянием афферентации, поступающей по специфическим путям. Отрицательное отклонение ПО рассматривается как результат деполяризации широко разветвленных апикальных дендритов, находящихся в плексиморфном слое коры мозга, обусловленном распространением возбуждения по аксодендритическим контактам нейронов ([1] [2], [3], [4], [11], [20], [30], [41] и др.).

В соответствии с этими представлениями на основании наших наблюдений можно полагать, что влияние передних и медиальных ядер гипоталамуса способствует пространственно-временной суммации возбуждения корковых нейронов, возникающего при поступлении афферентных импульсов по зрительным путям. Об этом свидетельствует преимущественное увеличение амплитуды положительного отклонения в фокусе максимальной активности по сравнению с периферической частью проекционной зоны зрительной коры.

В отличие от этого, ядра заднего отдела гипоталамуса способствуют распространению этого возбуждения по поверхности коры мозга через аксодендритические контакты, что находит свое выражение в преимущественном увеличении положительного отклонения ПО на периферии проекционной зоны по сравнению с фокусом максимальной активности, одновременно с увеличением амплитуды отрицательного отклонения в этом фокусе.

Эти выводы нашли свое подтверждение в последующих наших опытах, где производился сравнительный анализ ПО на световые стимулы в проекционной зрительной зоне коры мозга и ПО, регистрируемых за ее пределами с тем же латентным периодом (сенсомоторная зона). Нами было установлено, что раздражения передних ядер гипоталамуса, сопровождающиеся облегчением ПО преимущественно в фокусе максимальной активности проекционной зоны коры мозга, не вызывают определенных изменений ПО за ее пределами. В отличие от этого, облегчение ПО при раздражениях задних структур гипоталамуса, которое имело место преимущественно на периферии проекционной зоны, распространяется и в сенсомоторную кору мозга.

Последнее наблюдение согласуется с данными других авторов, отмечавших распространение ПО за пределы проекционной зоны под влиянием раздражений заднего гипоталамуса [9], [14], [34].

Переходя к обсуждению полученных нами данных, следует отметить, что выявленные в наших исследованиях модулирующие влияния гипоталамуса на электрическую активность коры мозга, а именно: облегчение ПО и расширение зоны их регистрации, особенности изменений отдельных компонентов ПО в раз-

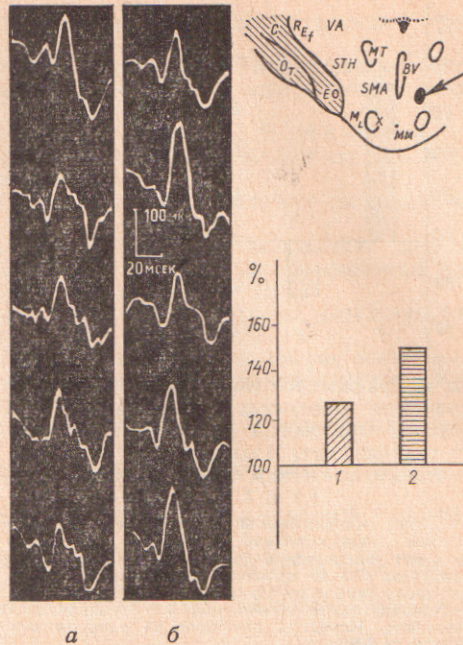


Рис. 2. Увеличение ПО зрительной зоны коры мозга у кролика при раздражениях супрамамиллярной области гипоталамуса электрическим током (6 гц, 0,6 в, 1 мсек).

а) пять последовательных ПО до раздражения гипоталамуса, б) пять последовательных ПО после раздражения супрамамиллярной области гипоталамуса. Справа внизу графическое изображение изменения в % усредненной величины амплитуды отдельных компонентов ПО: I — положительное отклонение; II — отрицательное отклонение. Исходная величина принята за 100%. Справа вверху — схема расположения электрода (обозначено стрелкой).

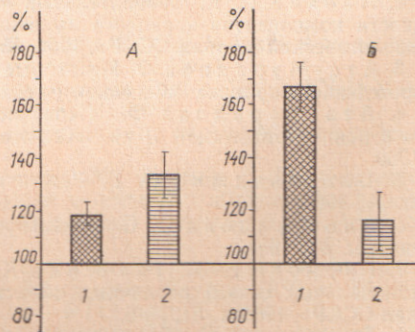


Рис. 3. Графическое изображение изменений амплитуды отдельных компонентов ПО в пределах зрительной зоны коры мозга у 15 кроликов при раздражениях передних и медиальных структур гипоталамуса электрическим током (4—6 гц, 0,6—1,0 в, 1 мсек).

А — фокус максимальной активности; Б — Периферия проекционной области. Столбики отражают изменения в % усредненной величины амплитуды ПО у 15 кроликов по пяти ПО, последовательно зарегистрированных у каждого кролика. 1 — положительное отклонение; 2 — отрицательное отклонение. Исходная величина до раздражения принята за 100%.

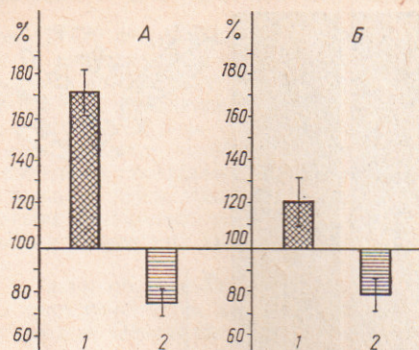


Рис. 4. Графическое изображение изменений амплитуды отдельных компонентов ПО в пределах зрительной зоны у 15 кроликов при раздражениях задних структур гипоталамуса электрическим током (4—6 гц, 0,6—1,0 в, 1 мсек).

А — фокус максимальной активности; Б — Периферия проекционной области. Столбики отражают изменения в % усредненной величины амплитуды ПО 15 кроликов по пяти ПО, последовательно зарегистрированных у каждого из них. 1 — положительное отклонение; 2 — отрицательное отклонение. Исходная величина до раздражения принята за 100%.

повышению общего коркового возбуждения, реакции организма на новый раздражитель, которая является начальным этапом в организации оптимальных условий к восприятию вновь избранного предмета внимания. В отличие от этого, передние и медиальные ядра гипоталамуса способствуют концентрации внимания на действии данного конкретного раздражителя.

личных участках проекционной зоны — имеют определенную аналогию с теми изменениями активности коры мозга, которые, по данным многих авторов, наблюдаются в условиях направленного внимания и подробно рассмотрены в монографии Е. Д. Хомской [26].

В настоящее время широко известно, что наибольшая концентрация локального возбуждения в системе данного анализатора и увеличение вызванных потенциалов наблюдается в тех случаях, когда соответствующее сенсорное раздражение приобретает мотивационное значение при выработке условных рефлексов [10], [16] или определенную эмоциональную окраску путем придания раздражителю эмоциональной значимости [23], [24]. Это обстоятельство указывает на то, что структуры гипоталамуса, ответственные за мотивационные и эмоциональные реакции организма, имеют особое значение в процессе концентрации коркового возбуждения и в селективном отборе информации.

На основании совокупности наших наблюдений и приведенных выше рассуждений нам представляется возможным сделать вывод о том, что задние структуры гипоталамуса способствуют

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. К. О физиологической природе первичных вызванных потенциалов. Материалы IV Всесоюзной электрофизиологической конференции. М., 1963.
2. Анохин П. К. Сравнительный электрофизиологический анализ изменений лабильности компонентов коркового вызванного потенциала в постнатальном онтогенезе. «Физиологический журнал СССР», 1964, № 7.
3. Ата-Мурадова Ф. Некоторые особенности синаптической организации коры новорожденного кролика. «Физиологический журнал СССР», 1963, т. 49.
4. Ата-Мурадова Ф. Первичное созревание неспецифических систем коры мозга в раннем онтогенезе. В кн.: «Спонтанная организация физиологических функций». М., 1969.
5. Баклаваджян О. Г. Вегетативная регуляция электрической активности мозга. М., 1967.
6. Виноградова О. С. Ориентировочный рефлекс и его нейрофизиологические механизмы. М., 1961.
7. Громова Е. А., Ткаченко К. Н., Проводина В. Н. Характеристика функциональных связей различных областей гипоталамуса кролика. «Физиологический журнал СССР», 1965, т. 51, № 6.
8. Громова Е. А., Гильман И. М. Сравнительный анализ восходящих влияний различных областей гипоталамуса на кору головного мозга и поведение ненаркотизированных кошек. «Журнал высшей нервной деятельности», 1969, № 5.
9. Карамян А. И., Соллертинская Т. Н. Влияние гипоталамуса на кортикальные и субкортикальные структуры мозга кролика. В кн.: «Цепные нейрогуморальные реакции и симпатно-адреналовая система». Л., 1968.
10. Коган А. Б. Вызванные потенциалы и активность отдельных нейронов коры мозга при функциональных состояниях центрального возбуждения и торможения. «Всесоюзный симпозиум электрореакций коры головного мозга на афферентные раздражения». Киев, 1969.
11. Кондратьева И. Н. О торможении в системе нейронов зрительной области коры. «Журнал высшей нервной деятельности», 1964, т. 14, № 6.
12. Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.

13. Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972.
14. Набиль Э. М. Влияние раздражения гипоталамуса на распространение и особенности влияния соматосенсорных вызванных потенциалов в коре головного мозга. В кн. «Физиология и патология гипоталамуса». М., 1966.
15. Нарикашвили С. П., Бутхузи С. М., Каджая Д. В., Мониава Э. С. О некоторых особенностях ретикулярного облегчения ответов зрительной системы. «Труды Ин-та физиологии АН Груз. ССР», 1963, т. 13.
16. Наумова Т. С. Электрофизиологический анализ механизмов формирования условных рефлексов. М., 1969.
17. Проводина В. Н. Электрофизиологический анализ восходящих влияний передних отделов гипоталамуса на кору головного мозга у ненаркотизированных кроликов. «Бюллетень экспериментальной биологии и медицины», 1969, № 16.
18. Проводина В. Н. Моделирующие влияния гипоталамуса на вызванную биоэлектрическую активность коры мозга. Автореф. канд. дисс., М., 1970.
19. Полянский В. Б. О связи спайковых разрядов и вызванных потенциалов в головном мозге кролика при действии световых раздражений разной яркости. «Журнал высшей нервной деятельности», 1963, т. 13, № 2.
20. Рабин А. Г. Анализ организации афферентных входов в проекционной коре. «Нейрофизиология», 1970, т. 2, № 4.
21. Симмерницкая Э. Г. Изучение регуляции активности методом вызванных потенциалов. М., 1970.
22. Соколов Е. Н. Нервная модель стимула и ориентировочный рефлекс. «Вопросы психологии», 1960, № 4.
23. Ушакова Т. Н. К характеристике предварительной настройки в зрительном анализаторе человека. «Вопросы психологии», 1964, № 6.
24. Ушакова Т. Н. К вопросу о механизмах внимания. «Вопросы психологии», 1968, № 2.
25. Флору Р. Психологическое исследование внимания. В кн. «Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса». М., 1970.
26. Хомская Е. Д. Мозг и активация. М., 1972.
27. Чуприкова Н. И. Исследование вызванных потенциалов у человека и физиологические корреляты внимания и произвольных двигательных реакций. «Вопросы психологии», 1967, № 1.
28. Шумилина А. И. Экспериментальный анализ формирования системных объединений коры и подкорковых образований в процессе выработки условных рефлексов. В сб. «Современные проблемы физиологии и патологии нервной системы». М., 1965.
29. Янсон З. А., Тишанинова Л. В., Балашова А. И., Гвоздикова З. К анализу пространственной синхронизации биопотенциалов коры головного мозга кролика. В сб. «Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы». М., 1967.
30. Albe-Fessard D., Buser P. Activités intracellulaires recueillies dans le cortex sigmoïde du chat: participation des neurones pyramidaux au "potential evoked" somesthetique. *J. Physiol. (Paris)*, 1955, v. 47.
31. Bremer F. et Stoupe N. Discussion du mécanisme de la facilitation réticulaire des potentiels évoqués corticaux. *J. Physiol. (Paris)*, 1959, v. 51, No. 3.
32. Chapman R. M. Human evoked responses to meaningful stimuli. XVIII Международный психологический конгресс. Симпозиум, т. 6, М., 1966.
33. Dourment S., Dell P. Facilitation réticulaire des mécanismes visuelles corticaux. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1960, v. 12, No. 4.
34. Floru R., Nestanu V., Sterescu-Valanschi M., Buttman E. Efectele excitarii Hipotalamusului posterior (HP) asupra potentialelor evocate prin stimularea luminosa in termitenta (sli) la pisici cu electrozi implantati cronic. *Studii si cercetari fiziol. Acad.*, 1961, v. 6, No. 4.
35. Floru R., Cofu I., Gulian E., Cicata E. Experimental investigations on the psychophysiology of attention. *Rev. Roum. Sci. Sociales Psychol.*, 1966, v. 10, No. 3.
36. Floru R., Sterescu-Valanschi N., Bittman E. Role of the ascending activating system in the integration of sensorial messages. *Rev. Roum. Physiol.*, 1964, v. 1, 63.
37. Garcia-Austt E., Bogacs J., Vanzulli A. Effects of attention and inattention upon visual evoked response. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1964, v. 17, No. 2.
38. Hernández-Péon R., Scherrer H., Jouvét M. Modification of electrical activity in cochlear nucleus during "attention" in unanesthetized cats. *Science*, 1956, v. 123.
39. Hernández-Péon R., Donso. Influence of attention and suggestion upon subcortical evoked electrical activity in the human brain. *J. Int. Congr. Neurol. Sci. IV, Int. Congr. EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1958.
40. Jouvét M., Courjon J. Variation of the subcortical visual response during attention in man. *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1958, v. 10.
41. Purpura D. P., Grundfest H. Nature of dendritic potentials and synaptic mechanisms in cerebral cortex of cat. *J. Neurophysiol.*, v. 19, 1956.