УДК 591.185

ФИЗИОЛОГИЯ

Член-корреспондент АН СССР В. Е. СОКОЛОВ, Т. Ф. ЛАДЫГИНА, А. Я. СУПИН

ЛОКАЛИЗАЦИЯ СЕНСОРНЫХ ЗОН В КОРЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА ДЕЛЬФИНА

Среди многих направлений, по которым ведется изучение биологии водных млекопитающих, специального внимания заслуживает вопрос об адаптации их сенсорных и анализаторных систем к условиям обитания в водной среде. Однако до настоящего времени не исследованы высшие сенсорные центры водных млекопитающих, расположенные в коре головного мозга. Одной из причин этого являлось отсутствие сведений о локализации в коре мозга водных млекопитающих основных сенсорных зон.

Одним из основных методов для определения локализации сенсорных зон мозга является метод изучения электрических реакций коры на афферентные раздражения. Этим способом для различных животных были установлены проекции на кору мозга разных анализаторов — зрительного (¹³, ¹⁴, ¹⁶, ¹⁷), акустического (², ³, ⁶, ¹⁹) и сомато-сенсорного (⁴, ¹², ¹⁸). При



Рис. 1. Расположение проекционных зон зрительного, слухового и сомато-сенсорного анализаторов в коре мозга дельфина A дорзальная поверхность полушарий, B — фронтальная поверхность. На левом полушарии — борозды первого порядка и извилины, на правом полушарии — положение проекционных корковых зон: 1 — зона регистрации первичных ответов на световые раздражения, 2 — вторичных ответов на световые раздражения, 3 — первичных ответов на акустические раздражения, 4 — вторичных ответов на акустические раздражения, ответов на электрокожные раздражения

сравнении проекционных зон в коре различных животных можно отметить значительные различия в топографии и относительных размерах этих зон (¹⁸), связанные с уровнем развития и экологией данного вида животных.

Что касается водных млекопитающих, то электрофизиологические исследования на них до недавнего времени вообще не проводились. Известна только работа, в которой изучались ответы нижнего двухолмия мозга дельфина на акустические раздражения (⁷) и работа, в которой определя-



Рис. 2. Вызванные потенциалы, регистрируемые в коре мозга дельфина в ответ на световые (A) и акустические (B) раздражения. Положение точек отведения для каждой записи показано на схеме фронтального сечения полушария; E, 4 — вторичный ответ на акустическое раздражение, зарегистрированный от поверхности коры в зоне, указанной на рис. 1, 4. Монополярные отведения, негативность активного электрода соответствует отклонению вверх, 10-кратное наложение записей. Моменты раздражения отмечены стрелкой

лась двигательная зона коры мозга дельфина посредством ее электрического раздражения (¹¹). Морфологические исследования не дали определенных сведений о локализации сенсорных зон в коре мозга дельфина выявлена только двигательная зона (¹⁰). Вся кора мозга дельфинов, кроме двигательной, характеризуется значительной монотонностью, затрудняющей выделение отдельных полей (⁵, ⁸, ⁹, ¹⁰).

Недавно при изучении расположения в коре мозга дельфина одной из основных сенсорных зон — акустической (¹) было обнаружено, что электрофизиологические исследования (метод вызванных потенциалов) могут быть применены для выявления сенсорных корковых зон у дельфинов. Эти исследования были продолжены и развиты для трех ведущих анализаторов — зрительного, слухового и сомато-сенсорного. Работа проведена на дельфинах Phocoena phocoena L. по методике, описанной ранее (¹).

Зрительная зона. Определение границ зрительной проекционной корковой зоны производилось по реакциям на короткие (2 мсек) вспышки света от газоразрядной лампы. Вызванные потенциалы, характеристики которых позволяют отнести их к классу первичных, удалось зарегистрировать только в очень небольшом участке коры, расположенном в глубипе латеральной борозды (рис. 1). Здесь регистрируются многофазные ответы, основным компонентом которых является раннее негативное колебание потенциала длительностью около 20 мсек; перед ним может обнаруживаться небольшое позитивное отклонение (рис. 2*A*, *3*). При перемещениях регистрирующего электрода не удалось обнаружить изменений вызванных потенциалов по поперечнику корковой пластинки, в том числе не наблюдалось характерного для коры мозга других животных феномена реверсии потенциала. Регистрируются только ответ описанной формы и полярности в глубине борозды, а при удалении отводящего электрода от этого участка в любом направлении ответы исчезают.



Рис. 3. Вызванные потенциалы, регистрируемые в коре мозга дельфина в ответ на раздражение кожи в области контрлатерального грудного плавника. Точки отведения показаны на схеме парасагитального среза полушария (1 см латеральнее сагитальной плоскости). Условия регистрации те же, что на рис. 2

В прилежащих участках латеральной и супрасильвиевой извилин можно зарегистрировать ответ на световое раздражение, отличающийся от описанного первичного ответа значительно большим латентным периодом (рис. 1, рис. 2A, 1 и 2). Длительный латентный период этого ответа не позволяет считать его первичным, а область, в которой он регистрируется, не является, очевидно, первичной проекционной зоной зрительного анализатора. Длинолатентный ответ на световое раздражение можно расценивать как одну из форм вторичных ответов в ассоциативных областях, окружающих первичную проекционную зону.

Акустическая зона. Исследование реакций коры на акустические разражения — щелчки со спектром до 100 кгц — показало, что область, которую можно считать первичной акустической зоной коры, занимает значительное пространство в средней части супрасильвиевой извилины (рис. 1). Здесь можно зарегистрировать ответы на акустические раздражения с минимальным латентным периодом. Ответ, регистрируемый в поверхностных частях извилины, имеет негативную полярность и латентный период около 6 мсек, причем в более глубоких частях извилины (5-8 мм от поверхности полушария) ответ значительно увеличивается (рис. 2Б, 1 и 2). В еще более глубоких участках извилины негативный ответ может замещаться позитивным ответом с более коротким латентным периодом (4—5 мсек), как видно на рис. 2E, 3. Если электрод погружается в полушарие настолько, что он выходит за пределы извилины (глубже 15-20 мм), то ответы исчезают. Следует отметить, что описанные изменения наблюдались при переходе регистрирующего электрода из одного участка коры в другой (в пределах супрасильвиевой извилины), но при прохождении через поперчник корковой пластинки ответы, как и для зрительной зоны, меняются мало, и не наблюдается феномена реверсии.

Каудальнее и латеральнее этой области, в эктосильвиевой извилине, в ответ на акустические разражения могут регистрироваться более медленные вызванные потенциалы с длительным латентным периодом (рис. 1, рис. 2E, 4). Эти ответы следует рассматривать как вторичные, и область,

в которой они возникают, может быть одной из ассоциативных зон коры. тесно связанной с акустическим анализатором.

Сомато-сенсорная зона. Проекционная зона сомато-сенсорного анализатора опеределялась по реакциям коры на электрическое раздражение различных участков кожи. Область коры, в которой были обнаружены коротколатентные ответы на электрокожные раздражения, непосредственно примыкает к фронтальной борозде на переднем полюсе полушария и может быть обозначена как постфронтальная извилина (рис. 1). Здесь регистрируются ответы негативной полярности с латентным периодом 6-8 мсек (рис. 3). Форма ответов мало зависит от точки отведения. При выходе регистрирующего электрода за пределы указанной области ответы коры исчезают.

Раздражение участков кожи в области грудных плавников и в хвостовой области показало различное расположение возникающих при этом фокусов максимальной активности: ростральные части тела представлены в передне-нижней части извилины, каудальные в верхней части извилины.

Обобщая полученные данные, можно отметить, что первичные проекционные зоны занимают в коре мозга дельфина относительно небольшую площадь, что можно считать признаком высокой организации нервной системы этих животных. Различную величину проекционных корковых зон для трех анализаторов естественно связать с различной ролью этих анализаторов в биологии животного, в том числе с ведущей ролью акустического анализатора в водных условиях обитания — акустическая зона выражена в коре мозга дельфина лучше других проекционных зон.

Точное определение границ исследованных корковых зон затрудняется очень сложной гирификацией коры мозга дельфина. Это же обстоятельство не позволило пока провести более детальные исследования, имеющие целью разделить I и II проекционные зоны коры, установить ретинотопическую и тонотопическую проекции для зрительного и слухового анализаторов, и т. п. Однако расположение и величина проекционных корковых зон у дельфина на основании приведенных данных могут считаться установленными, что открывает возможности дальнейшего детального изучения этих сенсорных центров.

Институт эволюционной морфологии и экологии животных Поступило им. А. Н. Северцова 6 II 1971 Академии наук СССР Москва

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Т. Ф. Ладыгина, А. Я. Супин, Физиол. журн. СССР, 56, 1554 (1970). ² Н. W. Ades, J. Neurophysiol., 6, 59 (1943). ³ Н. W. Ades, R. F. Felder, J. Neurophysiol., 5, 49 (1942); 8, 463 (1945). ⁴ E. D. Adrian, J. Physiol., 98, 16 (1940). ⁵ A. Breathnach, Biol. Rev., 35, 187 (1960). ⁶ F. Bremer, R. S. Dow, J. Neurophysiol., 2, 308 (1939). ⁷ T. H. Bullock, A. D. Grinell et al., Zs. vergl. Physiol., 59, 117 (1968). ⁸ T. Kojima, Sci. Rep. Whales Res. Inst., 6, 49, 72 (1951). ⁹ L. Kruger, In: Whales, Dolphins a Porpoises, 1966, p. 232. ¹⁰ O. R. Langworth y, J. Comp. Neurol., 54, 437 (1932). ¹¹ K. A. Lende, S. Adikman, J. Neurosurg., 29, 445 (1968). ¹² W. H. Marshall, C. N. Woolsey, P. Bard, J. Neurophysiol., 4, 10 (1941). ¹³ W. H. Marshall, S. A. Talbot, H. W. Ades, J. Neurophysiol., 6, 1 (1943). ¹⁴ I. L. O'Leary, C. M. Bishop, Proc. Soc. Exp. Biol., 37, 539 (1937); Arch. Neurol. Psychiatr., 40, 432 (1938). ¹⁵ I. E. Rose, C. N. Woolsey, EEG and Clin. Neurophysiol., 1, 391 (1949). ¹⁶ S. A. Talbot, Am. J. Physiol., 129, 477 (1940), Federat. Proc., 5, 403 (1946). ¹⁸ C. N. Woolsey, Federat. Proc., 2, 55 (1943); 5, 116 (1946). ¹⁹ C. N. Woolsey, Federat. Proc., 3, 53 (1944).