Вклад зрительной системы в познавательную деятельность мозга

Введение

У человека и животных восприятие окружающего мира зависит от функциональной активности различных анализаторов. Потому они во многом определяют когнитивную деятельность в целом. Однако вклад в нее отдельных анализаторов неодинаков.

Для людей по нескольким причинам особую значимость имеет зрительная система. Во-первых, это связано с исключительной социальной ролью зрения в организации работы человеческого мозга, поскольку с помощью глаз он получает львиную долю (отдельные исследователи оценивают ее в 90%) афферентной информации. Во-вторых, сетчатка глаза и центральные звенья зрительного анализатора функционируют посредством многообразных нейромедиаторных механизмов, что позволяет на разных уровнях и различными (в том числе фармакологическими) способами вмешиваться в их активность. В-третьих, воспринимаемый сетчаткой свет служит внешним датчиком времени, обусловливая формирование циркадианного периодизма и нестационарность мозговых процессов во времени.

1. Зависимость эффективной деятельности мозговых структур от состояния зрительного восприятия

Оно базируется на нескольких группах вполне очевидных фактов. В частности, зрительная стимуляция оказывает активирующее влияние на ЭЭГ неокортекса. усиливая десинхронизационные явления и психические процессы. Зрение участвует в формировании адекватного приспособительного поведения, облегчает формирование условнорефлекторных двигательных актов у животных и выполнение психофизиологических задач людьми. Напротив, ослабление зрения, ограничение внешней освещенности и притока зрительной информации ведет к понижению функционального состояния мозга, возрастанию сонливости. В экспериментах это обнаруживается в увеличении латентного периода и числа ошибок при выработке и выполнении условных реакций.

Для познавательной активности мозга чрезвычайно важна связь зрения с памятью. Зрительная память служит обязательным элементом успешного обучения, а понимание ее механизмов один из ключевых моментов физиологии не только зрения, но и высшей нервной деятельности в целом. Сложная иерархическая организация системы зрительной памяти базируется на интегративных механизмах, которые объединяют в функционально единый феномен работу зрительной и других церебральных систем. Эти интегративные процессы начинаются уже на уровне сетчатки и окончательно формируются при взаимодействии неокортекса с подкорковыми структурами (ДудкинК.Н.,1985).

Надо также отметить, что зрительное восприятие и память в определенной степени зависят от уровня психической активности, эмоционально мотивационного стрессирование, появление настороженности (бдительности) обостряют и улучшают эти процессы, тогда как резкий стресс, высокий уровень тревоги зачастую дают обратный результат. Интересно, что сдвиги в эмоциональной сфере отражаются на латентности и амплитуде вызванных зрительных потенциалов в соответствующих воспринимающих зрительную информацию мозговых образованиях, меняется также их гемодинамика (Шабурян А.А., 1979; Fredrikson, Fischer, 1997; Janelle, 2002).

За эффективное восприятие несут ответственность все звенья периферические и центральные зрительного анализатора. Разумеется, существенное, порой решающее значение приобретает работа сетчатки и ее сложный в структурном и функциональном отношении аппаратам, ниже). Воспринятая и первично обработанная зрительная информация поступает в промежуточный мозг, переключаясь в области наружных коленчатых тел. Последние имеют полинейронную организацию, благодаря чему после дальнейшей переработки зрительные импульсы направляются в первичную (проекционную) зону неокортекеа. У человека таковой является затылочная стриатная кора. Отсюда зрительная информация через вторичные (ассоциативные) зоны, расположенные в височной и теменной областях новой коры, для окончательной обработки и реализации в виде целостных поведенческих программ адресуется в премоторную и моторную кортикальные области. Необходимо учитывать, что часть зрительной импульсации достигает коры экстрагеникулятным путем и что того и другого происхождения зрительные сигналы прямо либо опосредованно поступают также в гиппокамп, полосатое тело и ряд других субкортикал ьных образований (Бетелева Т.Г., 1983; Дудкин К.Н. и др., 2002; Черкес В.А., 1988).

2. Начальный этап восприятия и переработки зрительной информации

Мозг целиком зависит от деятельности глаза, точнее его сетчатой оболочки. Сетчатка, как известно, имеет многоуровневую конструкцию и состоит из нескольких слоев морфологически и функционально различных клеточных элементов, вступающих в сложные отношения между собой. Характер этих отношений определяется свойствами вовлекаемых нейромедиаторных механизмов. Здесь обнаружено значительное чисто передатчиков (более 20) и нейромодуляторов, по составу которых сетчатка позвоночных не уступает головному мозгу (см. Арушанян Э.Б., Ованесов К.Б., 1997; Вызов А.Л., 1993; Yazulla. 1986). И уже лишь по такой причине она может служить первичным объектом для фармакологического вмешательства.

Большая часть ретинальных синапсов (по некоторым сведениям до 90°/)) обеспечивается всего тремя медиаторами глутаматом, ГАМК и глицином. ГАМК выступает в роли типичного тормозного передатчика и за счет гиперполяризации мембраны фоторецепторов способствует повышению светочувствительности глаза. Кроме того, аминокислота обеспечивает обратную связь от горизонтальных клеток к фоторецепторам, широко участвует в регуляции метаболических процессов, коль скоро концентрация ее чрезвычайно высока в глиальных Мюллеровских клетках. Заложенные во внутреннем слое сетчатки амакриновые клетки, выполняющие интегративную функцию, также содержат много ГАМК, причем зачастую в сочетании с другими передатчиками, подобными ацетилхолину и глутамату. Последний с его возбуждающей миссией является едва ли ни единственным медиатором прямого пути от фоторецепторов к биполярам, а затем ганглиозным клеткам. Кстати, синаптические контакты тех в наружном коленчатом теле тоже, очевидно, глутаматергические.

Важное место в регуляции светочувствительности сетчатки принадлежит дофамину и его специфическим рецепторам. При ярком освещении происходит защитное усиление синтеза медиатора, вызывающего деполяризацию горизонтальных клеток и снижение реакции на свет. В основном дофамин связан с палочками, в тех же зонах сетчатки, где преобладают колбочки, содержание его существенно ниже. Способность дофамина участвовать в регуляции функций палочковой системы и тем самым процессов светотемновой адаптации в значительной мере зависит от сопряженных изменений в состоянии других нейромедиаторных механизмов. Стимуляция Д2 рецепторов, например, тормозит высвобождение таких возбуждающих аминокислот как аспартат и глутамат. Но особый функциональный смысл, повидимому, приобретают антагонистические отношения дофамина и мелатонина.

3. Мелатониновые рецепторы

В сетчатке этот гормон имеет не эпифизарное, а чисто местное происхождение. Тут обнаружен весь набор ферментов, которые участвуют в его образовании и деградации, специфические мелатониновые рецепторы. Синтез ретинального мелатонина, подобно эпифизарному, демонстрирует четкий циркадианный периодизм с максимумом в темновую фазу суточного цикла и запускается ионами кальция. Они, проникая в фоторецепторы через потенциалзависимые каналы, при участии цАМФ включают каскад метаболических превращений, завершающихся образованием мелатонина. Тот в противоположность дофамину обеспечивает повышение светочувствительности сетчатки. В условиях постоянной темноты возрастает не только концентрация ретинального гормона, но и аффинность к нему специфических рецепторов.

Контроль за нормальным световосприятием во многом зависит от сопряженных отношений дофамина и мелатонина, с одной стороны, и ГАМК и мелатонина, с другой. В частности, показано, что мелатонин, имитируя эффекты темноты, вызывает удлинение колбочек, тогда как дофамин, воспроизводящий действие света, напротив, сокращает их размеры (Pierse, Besharse, 1985). Световая регуляция активности дофаминергических элементов может осуществляться посредством амакриновых клеток, содержащих мелатонин. В то же время с ГАМК у последнего существуют синергичные отношения, поскольку стимуляция ГАМК рецепторов ведет к усилению его синтеза.

Таким образом, не касаясь иных аспектов нейрохимии сетчатки, можно констатировать, что ее клетки в процессе регуляции световосприятия вступают между собой в сложное взаимодействие, вследствие чего одни нейромедиаторы и нейромодуляторы (например, ГАМК, мелатонин) повышают, другие же (дофамин), наоборот, ограничивают ретинальную светочувствительность.

Признавая несомненную важность для зрения явлений, происходящих непосредственно в сетчатке, необходимо отметить, что ретиноцеребральное взаимодействие носит обоюдный характер: если при участии сетчатки модулируется работа мозга, то и он в свою очередь вносит поправки в процесс зрительного восприятия. О том свидетельствует, например, изменение зрения при сдвигах в психоэмоциональной сфере, что, конечно, может быть следствием внутрицентральных отношений. Однако не исключена вероятность запуска из центра прямых ретинопетальных проекций, идентифицированных функционально и морфологически (Веселкин Н.П., Реперан Ж., 1987; РзаеваН.М.,1997).

4. Эффективность зрительного восприятия

ЭЗР зависит от состояния не только самой сетчатки, но и центральных звеньев зрительного анализатора. К их числу принадлежат наружные коленчатые тела, первичные проекционные и ассоциативные зоны неокортекса, подкорковые структуры, участвующие в реализации зрительных двигательных программ и хранении зрительной памяти. Все они, начиная с коленчатых тел, имеют комплексную морфофункциональную организацию, работают с привлечением самых разных нейромедиаторных механизмов, а потому на различных уровнях подвергаются модуляции в условиях патологии и при действии лекарственных средств (Дудкин К.Н. и др., 1999, McCormick. 1992, Matsuoka, Aigner, 1996).

Значение зрительного аппарата для познавательной деятельности состоит еще и в обеспечении ритморганизующих свойств света. Коль скоро дизритмия и, в частности, нарушение суточного периодизма веде! к ухудшению когнитивных процессов, а стабильные биоритмы нужны для их оптимизации (в. 5), данный аспект проблемы нельзя игнорировать. В этой связи здесь следует лишь напомнить об особой роли хронобиологической оси глаз супрахиазматические ядра гипоталамуса эпифиз.

Не останавливаясь на деталях, которые описаны уже отдельно, вкратце смысл ее работы можно свести к следующему. Информация о внешней освещенности от фоторецепторов сетчатки через ретиногипоталамический тракт поступает к водителям суточного ритма супрахиазматическим ядрам, откуда после ряда переключений достигает эпифиза. Железа ритмично, с циркадианным периодом секретирует основной гормон мелатонин, который через специфические мелатониновые рецепторы обеспечивает суточные флюктуации активности периферических органов и эндокринных желез, а также мозговых структур. Чрезвычайно важно, что эпифизарный гормон, кроме главного хронотропного действия, обладает рядом ценных свойств, позволяющих ему выступать в роли естественного ноотропного фактора (в. 40).

Следовательно, с разных позиций зрительный анализатор оказывается необходим для полноценной психической, в том числе когнитивной деятельности. Разумеется, в этом оказываются заинтересованы и остальные экстерорецептивные механизмы, прежде всего орган слуха. Следует принимать в расчет также обоняние и осязание. Однако, по сравнению со зрением, другие анализаторы, безусловно, вносят гораздо меньший вклад в познавательные процессы и малоперспективны в качестве мишени для фармакологического вмешательства.

5. Зависимость познавательной деятельности от фактора времени

В этом не приходится сомневаться. Известно, что все показатели мозговой активности, как впрочем, и любые биологические процессы, испытывают периодические колебания во времени. Это касается и основных слагаемых когнитивной деятельности способности к обучению, памяти, восприятия и внимания. Частота таких биоритмических флюктуации варьирует в широких пределах. Они могут совершаться с периодом от нескольких часов до нескольких месяцев и даже лет. Среди различных биоритмов самым важным для жизнедеятельности всяких организмов является околосуточный или циркадианный ритм (см. Арушанян Э.Б., 2000). Существенный вклад он вносит и в колебания психофизиологических показателей у человека и животных.

Начало углубленному изучению циркадианной ритмики познавательной активности у здоровых и психически больных людей положено еще в конце XIX века классическими работами Lombard и Kraepelin. Достаточно интенсивно оно продолжалось в первые десятилетия XX столетия в ряде североамериканских исследовательских центров (Freeman, Hovland, 1934; Gates, 1916; Kleitman, 1933). Критический анализ этих и появившихся позднее фактов свидетельствовал о том, что различные формы интеллектуальной деятельности (обучение, запоминание, решение мнестических задач и т.п.), а также физическая работоспособность в зависимости от времени тестирования обнаруживают неодинаковую выраженность в утренние, дневные и вечерние часы (Колькюхунь П., 1984; La vie, 1980; Monk et al., 1997).

Результаты экспериментальных исследований целиком подтвердили сведения, полученные первоначально у людей. Не только на протяжении суток, но и в течение всего периода бодрствования у животных различных видов показаны колебания темпов выработки условных рефлексов, количества проб, необходимых для формирования избегательного или пассивнооборонительного навыка, латентности поведенческих ответов и числа ошибочно совершаемых действий (Poirel, 1978; Rusak, Zuker, 1975; Zuker, 1983).

6. Ритмичное выражение

Необходимо подчеркнуть, что в норме у здоровых индивидуумов подобная ритмичность выражена крайне слабо и подчас требуются специальные усилия для ее выявления. Вероятно, и по этой причине порой существенно расходятся выводы отдельных исследователей о локализации на протяжении дневного бодрствования человека максимумов некоторых психофизиологических показателей. По одним наблюдениям, оптимумы запоминания и обучаемости приходятся на утренние часы, по другим, умственная деятельность может, напротив, прогрессивно улучшаться к вечеру. Разумеется, получаемые данные зависят от большого числа переменных факторов экзогенной и эндогенной природы, особенностей используемых тестов, системы получения и оценки фактов и пр. Признавая многообразие таких причин, полагаем нужным обратить внимание на два обстоятельства.

Во-первых, люди, как и животные, заметно разнятся по своим хронотипическим свойствам, и за этим могут стоять определенные генотипические различия. В некоторой части обследуемой популяции (1020%) всегда обнаруживаются особи с более высокими показателями когнитивной деятельности утром ("жаворонки") и примерно в таком же проценте случаев особи, успешнее работающие вечером ("совы"). Между этими полярными группами располагается более многочисленная третьяиндифферентная, представители которой гибко перестраивают свою поведенческую программу во времени (Доскин В. А., Лаврентьева Н. А., 1991; Home, Ostberg, 1976). Действительно, по нашим наблюдениям, "жаворонки" при утренних определениях демонстрируют наибольший объем зрительной памяти, тогда как у "сов" он оказывался выше в конце дня (Арушанян Э.Б. и др., 2003). Отсюда игнорирование индивидуальных хронотипических особенностей, естественно, может приводить к существенному искажению и расхождению результатов.

Во-вторых, когнитивная деятельность в определенной степени зависит от интенсивности поступающей в головной мозг сенсорной информации (в. 4). Ее ведущим источником для человека является зрительный аппарат, принимающий самое активное участие в организации суточного периодизма. Колебания внешней освещенности либо изменение свето и цветовоспринимающей функции глаз способны существенно отразиться на флюктуациях психических процессов во времени. Между тем возбудимость фоточувствительных элементов сетчатки обнаруживает отчетливые колебания на протяжении световой фазы суток (Арушанян Э.Б., Шикина И.Б., 2003; Веклич O.K., Матюхин В.А., 1977; O'Keefe, Baker, 1987).

Слабо выраженные в нормальном состоянии биоритмы в психоэмоциональной сфере становятся более заметными при патологии. Мало того, первичная или вторичная дизритмия служит компонентом многих психоневрологических заболеваний (в. 17).

Наряду с периодом активного бодрствования, вторым важным слагаемым циркадианного ритма покой-активность служит сон. Теперь общепризнанно, что это не пассивное состояние, когда происходит только восстановление энергетического потенциала нервных клеток, а часть естественной продуктивной работы мозга. Помимо прочего на протяжении сна не прекращается и психическая деятельность, отображением которой, безусловно, являются сновидения.

7. Нейрофизиологическая и нейрохимическая конструкция сна

Не затрагивая в целом сложную проблему нейрофизиологической и нейрохимической конструкции сна, ранее описанную достаточно полно (Вейн A.M., Хехт К., 1989; Власов Н.А. идр., 1983; Липовенко СП. идр., 1991), следует отметить лишь несколько моментов. Прежде всего сам сон типичный колебательный феномен. Он складывается из последовательно сменяющих друг друга фаз медленного (по ЭЭГ оценкам) и быстрого сна. У человека за ночь отмечается 46 таких циклов. Интересно, что ту же периодичность, хоть и в более сглаженном виде, удается проследить и в динамике дневного бодрствования. Поломка естественных ночных флюктуации мозговой деятельности неизбежно приводит к нарушениям в психоэмоциональной сфере и в дневные часы (в. 17).

Вместе с тем сейчас представляется очевидным и другое обстоятельство: сон обладает столь же сложной, полимедиаторной нейрохимической организацией как и психические процессы во время бодрствования. В его формировании активно участвуют многие нейромедиаторные системы, оперирующие посредством моноаминов (норадреналина, дофамина, серотонина), ацетилхолина, ГАМК. В это вовлекаются и различные регуляторные пептиды (субстанция Р, пептид, индуцирующий дельтасон, опиоиды и пр.), разного рода гормоны, цитокины. В контексте обсуждаемой проблемы чрезвычайно важно, что сон имеет непосредственное отношение к механизмам памяти и обучения. На его протяжении осуществляются процессы запоминания и переработки информации, вводимой в мозг не только в часы бодрствования, но даже во время самого сна, вследствие чего в прошлом возник метод обучения во сне.

Особое значение в мнестических процессах придается фазе парадоксального (REM) сна. Ее роль, как полагал известный Нобелевский лауреат Френсис Крик, заключается в стирании ненужной, второстепенной информации и поддержании, так называемого, реверсивного обучения. О значимости данной фазы говорит укорочение ее латентного периода при выполнении людьми интенсивной умственной работы, непосредственная связь со сновидениями. Мало того, задачи, связанные с концентрацией внимания и усилением интеллектуальной деятельности, ведут к увеличению представленности REMстадии. В детстве, когда познание окружающего мира протекает наиболее интенсивно, процент REMсна также гораздо выше, чем у лиц среднего возраста (Куликовский В.В., 1985; Смирнов В.М., Будылина СМ., 2003; Липовенко СН. и др., 1991).

8. REM-стадия

Обратить внимание на REM-стадию сна побуждают и результаты нейрохимических исследований. Еще в начале 60х годов ЭрнандецПеон (HernandezPeon) описал возможность индукции сна путем введения ацетилхолина в различные структуры мозгового ствола и особенно легко при химической стимуляции основания переднего мозга, что и послужило поводом, чтобы идентифицировать здесь один из гипногенных центров (HernandezPeon, 1962; HernandezPeon, Chavez Ibarra, 1963). Согласно высказанным позднее представлениям, холинергические нейроны гигантоклеточного поля вентральной покрышки (ядра Мейнерта) в тесной кооперации с восходящими проекциями других стволовых ядер (голубого пятна и ядер шва) вносят решающий вклад в запуск и поддержание REMсна, модулируя активность гиппокампа и его мнестическую функцию. На то же указывают нейрохимические, прежде всего холинергические. сдвиги в данной структуре, наблюдаемые в REMстадию. Вмешательство в нейрональный белковый синтез именно в этот период времени ведет к наиболее грубым нарушениям памяти (Graves et al., 2001; Hobson, 1977; Riemann et al., 1994).

Понимание генеза колебаний высшей нервной деятельности в разные фазы цикла сон-бодрствование необходимо, чтобы представлять хронобиологическую природу когнитивных расстройств и в последующем использовать эти знания для разработки адекватной фармакотерапии органической умственной недостаточности. В здоровом организме циркадианный периодизм определяется целым рядом экзогенных (в первую очередь геофизических) и эндогенных факторов. Среди последних особое внимание привлекают центральные аппараты управления суточной ритмикой, коль скоро прямое вмешательство в их функцию открывает самые реальные перспективы для борьбы с хронопатологическими явлениями в виде опасной дизритмии. К числу такого рода аппаратов в мозгу высокоорганизованных животных принадлежат водитель (пейсмекер) циркадианных биоритмов супрахиазматические ядра гипоталамуса, их эндокринный посредник мозговая железа эпифиз, а также некоторые образования со вторичными осцилляторными свойствами.

Вопрос о морфофункциональной организации главных биологических часов в виде единого хронобиологического блока супрахиазматические ядра эпифиз в прошлом нами рассматривался достаточно подробно в серии обзорных публикаций (АрушанянЭ.Б., 1991,1996,а; АрушанянЭ.Б. идр., 1988; Арушанян Э.Б., Бейер Э.В., 2000). Вкратце смысл работы этого блока сводится к следующему. Супрахиазматические ядра не столько запускают циркадианные колебания различных физиологических функций, сколько сопрягают, синхронизируют их между собой и с внешней освещенностью. По этой причине механическое либо химическое разрушение ядер приводит к тяжелым хронобиологическим нарушениям, проявляющимся в аритмичном поведении животных. На таком фоне отчетливо страдает адекватное приспособительное поведение, ухудшается выработка различных условных реакций, возникают мнестические нарушения, инсомния, растет чувствительность к стрессу.

Не обладая собственным выходом к исполнительным органам, свое влияние на поведение ядра реализуют при помощи мозговых структурпосредников. Ведущим среди них, несомненно, является эпифиз. При обязательном участии ядер он получает информацию о состоянии внешней освещенности, которую первично воспринимают фоторецепторные элементы сетчатки глаза. Надо подчеркнуть, что функциональная ось глазсупрахиазматические ядра эпифиз занимает особое место в циркадианной ритмике. В соответствии с ее активностью во времени организуется секреторная деятельность железы: максимум выработки основного эпифизарного гормона мелатонина происходит в темноте и резко падает на свету. Посредством гормона осуществляется, с одной стороны, обратный контроль за пейсмекерным супрахиазматическим механизмом, с другой формирование циркадианных колебаний функции различных эндокринных желез и мозговых образований. Основное назначение мелатонина состоит в синхронизации суточного периодизма и одновременно защите всего организма от неблагоприятных, дестабилизирующих циркадианную ритмику влияний экзо и эндогенного происхождения. Через мобилизацию специфических мелатониновых рецепторов гормон с помощью самых разных воздействий может выступать в роли эндогенного ноотропного средства (в. 40).

9. Флюктуация

зрительный нейрофизиологический флюктуация нервный

Для осуществления суточных флюктуации высшей нервной деятельности, в том числе когнитивных процессов, важным моментом, на наш взгляд, служит формирование при участии супрахиазматических ядер особого рода функциональных хронобиологических блоков с рядом мозговых структур. Значение подобных блоков для адекватной временной организации как психической, так и двигательной активности было показано нами ранее на примере отношений ядер со стриатумом (Арушанян Э.Б., 1996,6). Сходные функциональные блоки, вероятно, складываются у пейсмекера за счет прямых и опосредованных связей с фронтальной корой и лимбическими ядрами, в первую очередь гиппокампом. Имеющиеся факты позволяют рассматривать последний и полосатое тело в качестве весьма значимых вторичных осцилляторных образований головного мозга, разнонаправленр контролирующих циркадианную динамику различных форм поведения.

Каждая из указанных структур непосредственно участвует в организации познавательной деятельности (в. 2 и 3). Потому интересно их сопоставление с хронобиологических позиций. Как свидетельствует проведенный анализ результатов литературных и наших собственных наблюдений, стриатум и гиппокамп обладают несомненной хронотропной активностью, в которой есть черты сходства, но и существенных различий (см. АрушанянЭ.Б., 1998,1999;АрушанянЭ.Б.,БейерЭ.В.,2001,а).

Сходство состоит в том, что они, подобно большинству мозговых образований, демонстрируют четкие ритмические (циркадианные) колебания в своей работе. У дневных животных и человека электрографические, нейрохимические и поведенческие критерии повышенного функционального состояния этих структур приходятся на светлое, а у ночных животных (хищных, грызунов) на темное время суток. Как полосатое тело, так и гиппокамп связаны с организацией сна, однако, их вклад в его ритмику заметно разнится.

У стриатных ядер показаны отчетливые гипногенные свойства в виде запуска сноподобного состояния в ответ на низкочастотную электростимуляцию головки хвостатого ядра у приматов, собак и кошек. Включение ядра провоцирует в коре высокоамплитудные, синхронизированные ("сонные") каудатные веретена, удлинение фазы медленного сна. Каудатэктомия, напротив, ведет к усилению подвижности животных в любую фазу цикла сонбодрствование, превалированию десинхронизационных явлений на ЭЭГ.

10. Повышение активности гиппокампа

На ЭЭГ неокортекса также сопутствует развитие высокоамплитудной ритмики, впрочем, имеющей совсем иной функциональный смысл. Возникающий при этом тетаритм ассоциируется с ориентировочным рефлексом, вниманием, порой его принимают за коррелят процессов памяти и обучения. Гиппокампальная стимуляция поиному отражается и на картине сна, легче индуцируя REMфазу. Кстати, возникновение тетаритма в зрительной коре и самом гиппокампе совпадает с повышением напряжения в них кислорода, как и при парадоксальном сне (Виноградова О.С, 1975; МеликовЭ.М., 1987;СаркисоваК.Ю.,КоломийцеваИ.А., 1990). В противоположность эффектам стриатэктомии локальное повреждение ткани гиппокампа сопровождается отчетливой синхронизацией циркадианной ритмики.

Следовательно, стриатные механизмы ответственны в основном за ритмстабилизирующие, синхронизационные процессы в мозге, а гиппокампальные, наоборот, за дестабилизацию биоритмов. За счет такого рода реципрокных отношений в норме обе структуры обеспечивают большую гибкость, хронопластичность мозговой деятельности, необходимую для адекватного поведенческого реагирования. Смещение в одну какуюлибо сторону естественного равновесия этих разнонаправленных влияний неизбежно должно повлечь за собой дизритмию в форме гиперсинхронных или, напротив, десинхронизационных явлений, в любом случае способных вызывать когнитивные нарушения (в. 17).

Как видно из приведенных выше сведений, различные формы поведенческой активности (когнитивные, в частности) носят нестационарный, колебательный характер, обнаруживая прямую зависимость от фактора времени. И в значительной мере такая ритмичность, определяемая функциональным состоянием центральных аппаратов управления биоритмами, является гарантом устойчивости познавательных процессов.