

**НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНА
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ им. А.И. КАРАЕВА**

На правах рукописи

ПАНАХОВА ЭЛЬМИРА НУРЕТДИНОВНА

**НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
ЦЕНТРИФУГАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЗРИТЕЛЬНОЙ
ПЕРЦЕПЦИИ**

2411. 01 – Физиология человека и животных

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
доктора наук по биологии

Баку - 2013

Диссертация выполнена в лаборатории «Нейрофизиология зрительного анализатора» Института Физиологии им. А.И.Караева НАН Азербайджана

Научные консультанты:

Лауреат Госпремии Азербайджана,
заслуженный деятель науки,
доктор биологических наук, профессор

Н.А.Гаджиева

доктор биологических наук, профессор,
член-корр. НАН Азербайджана

Т.М. Агаев

Официальные оппоненты:

Член АМН Российской Федерации
доктор биологических наук, профессор
доктор биологических наук, профессор
доктор биологических наук

**А.М.Мамедов
Г.Д.Кузнецова
Э.К.Рустамов**

Ведущая организация

Национальный Центр Офтальмологии им. академика
Зарифы Алиевой

Защита состоится « 22 » 05 2013 г. в ____ часов на заседании
Диссертационного Совета Д 01. 051 по присуждению ученой степени
доктора наук и доктора философии при Институте Физиологии им. А.И.
Караева НАН Азербайджана.

Адрес: AZ 1100, г. Баку, ул. Шарифзаде, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
Физиологии им. А.И.Караева НАН Азербайджана

Автореферат разослан « ____ » _____ 2013 г

Ученый секретарь
Диссертационного Совета Д.01.051,
кандидат биологических наук

Е.О. БАЙРАМОВА

Актуальность. Развитие современной физиологии и появление новых направлений, связанных с нейрофизиологическими исследованиями, свидетельствуют о том, что в общей проблеме работы мозга ведущее место занимает исследование его интегративной деятельности. Анализ нейрофизиологических механизмов межсистемной интеграции зрительного анализатора с эмоциогенными структурами мозга является перспективным и ценным для раскрытия принципов формирования функциональной системы, обеспечивающей реализацию адекватного познавательного зрительно контролируемого поведения. В механизме последнего важная роль принадлежит амигдаларному (АМ) комплексу, в частности, ее базолатеральному (БЛА) и кортикомедиальному (КМА) отделам. При нейрофизиологическом подходе к изучению механизмов регуляции и оценки функционального состояния корковых и подкорковых структур мозга проводятся специальные электрофизиологические исследования, основанные на предложенном В.С. Русиновым (1969) экспериментально и теоретически разработанном методе, базирующемся на представлениях А.А. Ухтомского о значении изолабильности мозговых центров для организации и реализации двигательного поведенческого акта. Данная концепция вытекает из представления о существовании как специфических закономерностей, характерных каждому уровню ЦНС, включая кору большого мозга, так и общих модификаций, свойственных всем отделам ЦНС, их отдельным нейронам и целым нейрональным констелляциям. Функциональным базисом процесса восприятия зрительного образа служит формирование сложных межструктурных взаимоотношений, обусловленных рядом свойств и факторов внешней и внутренней среды. Длительное время в научной и практической медицинской литературе амигдалу не воспринимали как полифункциональную структуру, и тем более не рассматривали в связи с когнитивными и перцептивными механизмами, опосредуемыми зрительным анализатором. Лишь в последнее десятилетие в ведущих научных центрах мира отмечается активный всплеск научного интереса к амигдале - вплоть до признания значимости этого образования в качестве «маяка мозга» (Ku a. Kandel, 2002; Usunoff, 2006 - 2009 и др.), осуществляющего мониторинг сенсорной информации, поступающей из не всегда благоприятной внешней среды.

Центрифугальные (ЦФ) эфферентные влияния на сетчатку со стороны эмоциогенных и моторных структур мозга и их постоянно действующий контроль обеспечивают четкую регуляцию функции сетчатки и других структур зрительного анализатора, что поддерживает баланс их генетически детерминированного взаимодействия. Давно известно, что существует прямая и обратная связь ганглиозных клеток сетчатки с мозговыми структурами. В частности, это утверждает Александров (2003), подчеркивая, что

активность ганглиозных клеток и поведение при закрытых глазах обуславливаются эфферентными влияниями. Еще Cajal (1895) был убежден в том, что центробежные эфферентные влияния регулируют возбудимость рецепторов, и акцентировал мысль на взаимосвязи их функции с механизмами внимания. О функциональной мобильности и ЦФ регуляции рецепторов Снякиным (1947, 1948) и Шевелевым (1973) были разработаны представления, рассматривавшие модуляцию их перцептивных механизмов как процесс «настройки» и «преднастройки» на восприятие специфических либо неспецифических стимулов. Значимость ЦФ влияний покоилась на этих представлениях весьма длительное время, а их механизмы не подвергались конструктивному анализу. В то же время модуляция активности ганглиозных клеток сетчатки (Александров, 2003), биполярных и амакриновых нейронов (Molotchnikoff и др., 1983, 1990 a, b, 1994) - при отсутствии адекватных стимулов специфической модальности - позволяют высказать предположение о том, что функция эфферентных влияний не может рассматриваться исключительно как парадигма изменений паттерна ответов периферических сенсорных структур на специфические раздражения (световые вспышки) и ограничиваться этими представлениями. Вопрос о регулирующей функции амигдалы в отношении различных экстерорецепторов, в том числе фоторецепторного слоя зрительного анализатора, долгое время оставался открытым. Признание АМ в качестве полидифференцированной многофункциональной структуры (Агаев и др., 2009), нейрофизиологические особенности которой определяют (в отношении влияния на зрение) различные по функции нейрональные ансамбли, позволят по-новому подойти к вопросам как морфоструктурного, так и нейрофункционального плана (Usunoff, 2006, 2007). На основании современных данных делается заключение, что АМ является сложной полифункциональной структурой, имеющей непосредственное отношение к реализации мотивированного поведения, контролируемого зрением. Выявление новых фактов, устанавливающих взаимодействие структур АМ с различными отделами зрительной системы, безусловно, расширит и углубит существующие представления как о конкретно зрительной функции, так и о путях становления и последующего осуществления контроля зрительной перцепции. В свете новых достижений в раскрытии функций АМ были установлены конкретные образования, которые представляют собой ЦФ регулирующие представительства в отношении структур зрительной системы. Недавно было выдвинуто предположение (Usunoff, 2007, 2009) о существовании мультисинаптических путей из сетчатки в амигдалу через верхние бугры и подушку таламуса.

Следует отметить, что лишь в последнее время накопилось некоторое количество работ, посвященных изучению различных ракурсов функциона-

льной деятельности АМ комплекса и указывающих на причастность отдельных ядер данного образования мозга и нарушения его функций к возникновению ряда нейродегенеративных синдромов (болезней Альцгеймера и Паркинсона, синдрома Клювера- Бюси, аутизма и др. (Esiri et al,1990; Hao et al, 2005; Yan et al, Basso et al, 2006; Bonetti, 2007; 2005; Asensio-Sanchez et al, 2006), оказывающих существенное воздействие как в целом на процесс зрительного опознания и когнитивные механизмы, так и дифференцированно на отдельные структуры зрительной системы (сетчатку- Valenti, 2010, зрительную кору (ЗК) –Newberg et al, 2003, Lee et al, 2004; Mc Kee et al, 2006 и др.). Современные, хорошо аргументированные результаты были получены в новом аспекте исследований ЦФ влияний различных структур мозга на функцию сетчатки (Reperant et al, 2006). Противоречивые сведения в этой области все еще способствуют проведению дискуссий относительно существования ретинопетальных волокон, проникающих во внутренние ретинальные слои (Piggins 1966, Vatter, 1967; van Hasselt, 1969; Molotchnikoff et al., 1989; Веселкин и Реперан, 1987; Zhana et al, 2002; van Rongen et al, 2004; Reperant et al, 2006, 2007, Gastingер, 2006,2007 Современный, более обоснованный взгляд позволяет по-новому подойти к решению вопроса о роли мотивационных и двигательных центров в ЦФ системе, регулирующей зрительный сенсорный афферентный поток и производящей отбор биологически значимых, актуальных зрительных сигналов. Последнее представляется важным для осуществления организмом (Тамар, 1976, Fernandes et al, 2007) конечного приспособительного эффекта.

Целью работы является исследование нейрофизиологических механизмов межструктурных взаимоотношений амигалды и структур зрительной системы, а также выяснение возможной роли РФ ствола мозга в реализации ее влияния.

Указанная проблема является одной из наиболее актуальных, но слабо изученных направлений в нейрофизиологии зрительного анализатора и его роли в прикладной физиологии, и в данном труде послужили в качестве основного предмета их изучения. Представленное исследование является результатом раскрытия нейрофизиологических механизмов становления либо нарушения интегративной деятельности мозга в связи с формированием (либо целенаправленным нарушением) корково-подкорковых взаимоотношений зрительных, двигательных и эмоциогенных центров.

В работе решались следующие задачи:

1. Установить характер влияния импульсной стимуляции РФ на генерацию вызванной фотостимулом электроретинограммы (ЭРГ).
2. Изучить особенности формирования осцилляторных потенциалов (ОП) ЭРГ и определить степень их корреляции с вызванной активностью

центральных структур зрительной системы при предъявлении адекватных и экстремальных вспышек света.

3. Исследовать нейродинамику формирования ОП и экстраклеточной нейрональной активности в различных структурах зрительной системы при воздействии адекватных и сверхъярких вспышек света.

4. Выяснить механизмы формирования коротколатентных ответов во всех структурах зрительного анализатора: сетчатке, зрительной коре, верхних буграх четверохолмия и наружном коленчатом теле. Раскрыть особенности генерации коротколатентных потенциалов, возникающих в ответ на предъявление сверхъярких экстремальных фотостимулов, и выявить механизм их появления.

5. Исследовать влияние очагов повышенной возбудимости в эмоциональных и моторных зонах мозга на нейродинамику вызванной активности различных уровней зрительного анализатора, и определить их возможную роль в формировании зрительно контролируемой реакции.

6. Изучить характер влияния избирательного функционального «выключения» (блокады) АМ, мезенцефалической РФ либо двигательной коры на зрительную функцию.

7. Исследовать возможное влияние неионизирующего излучения на функцию периферического и центральных отделов зрительной системы бодрствующих кроликов.

8. Изучить роль зрительного анализатора в процессе формирования и нарушения пространственной памяти и поведения в водном бассейне Морриса.

9. Исследовать роль быстропроводящих магноцеллюлярных путей в проведении зрительной информации в экстремальных условиях освещения и дать анализ коротколатентных ответов в структурах зрительной системы.

10. Провести сравнительную оценку дифференцированного полифункционального фазического влияния БЛА и КМА на деятельность центральных структур зрительного анализатора.

Научная новизна. Впервые в хронических опытах на бодрствующих животных исследовались нейрофизиологические механизмы участия АМ и РФ в регуляции зрительной функции. Получены новые данные о неоднозначном избирательном фазическом влиянии импульсной стимуляции БЛА и КМА на всех уровнях зрительной системы. Установлено, что роль АМ в зрительном восприятии не ограничивается регуляцией его перцептивных и когнитивных процессов: она принимает непосредственное участие в контроле отбора и проведения информации по всему зрительному пути с участием основных каналов поступления специфических сигналов в зрительную кору большого мозга – ретиногеникулокалькаринного и тек-

тального). Проведен сравнительный анализ фазического и тонического влияния БЛА и КМА на зрительные структуры, выявивший сложное полифункциональное взаимодействие АМ со зрительной системой.

Доказано, что по характеру влияния на структуры зрительного анализатора каждый из двух неоднородных в филогенетическом плане отделов амигдалы (более молодого - БЛА и более древнего - КМА), находящихся в оппонентных взаимоотношениях, может оказывать как тоническое, так и фазическое разнонаправленное воздействие на эти структуры.

Выявлено дифференцированное воздействие (тоническое и фазическое) БЛА и КМА на ЗК, НКТ и ВБЧ и показано, что первая облегчает вызванную активность в ЗК и НКТ и угнетает таковую в ВБЧ, осуществляя в конечном счете актуализацию зрительного сигнала, а последняя – реципрокно угнетает вызванную активность ЗК и НКТ и облегчает ее в ВБЧ, что в итоге приводит к снижению значимости зрительного стимула.

Осуществлен сравнительный анализ разнонаправленного фазического (быстрого) влияния двух отделов амигдаларного комплекса (БЛА и КМА) на функцию зрительной системы. Установлена структурно-функциональная организация амигдаларных эффектов на зрение, рассмотрены возможные пути реализации этих влияний. Дифференцированы особенности фазических (магноцеллюлярных) влияний БЛА и КМА на зрительную функцию и доказана разнонаправленность и полифункциональность этих влияний.

Проведено систематическое изучение особенностей функционирования структур зрительной системы в норме и в условиях экстремальной фотостимуляции сверхъяркими вспышками света с применением различных методических приемов.

Зарегистрированы коротколатентные ответы во всех структурах зрительной системы и установлена их нейрофизиологическая связь с ретинальными процессами. Доказано вовлечение магноцеллюлярных (прямых) путей в экстренное проведение экстремальной информации из сетчатки в кору.

В электрофизиологических экспериментах доказано существование ЦФ влияний РФ на сетчатку, включая ее рецепторные элементы, участвующие в генерации ранних компонентов ЭРГ. Получены отчетливые модуляции характера паттерна ЭРГ и а-волны, выражавшиеся в значительном угнетении либо облегчении ее формирования (парадигма амплитудных параметров) и свидетельствовавшие о существовании у млекопитающих центрбежных влияний, достигающих не только биполярно-амакринового комплекса, но также фоторецепторного слоя сетчатки.

Изучено воздействие на зрительную посылку БЛА и КМА: выявлено, что первая облегчает восприятие зрительной информации, приводя к ее ак-

туализации, а последняя блокирует проведение сигнала в кору по основному - ретиногеникулокалькаринному - пути. Предполагается, что нарушение полифункционального воздействия структур амигдалярного комплекса на зрительную функцию может играть негативную роль и приводить к развитию нейродегенеративных процессов.

Зарегистрирован коротколатентный амигдалоретинальный потенциал, возникающий исключительно при наличии не одного, а нескольких очагов повышенной возбудимости: фазического - в амигдале, тонического - в среднем отделе гипоталамуса.

Получены новые данные, показавшие четкую пространственную структуру ЦФ контроля функции различных отделов зрительного анализатора при стимуляции БЛА, РФ и НРТ. Установлено, что регулирующее влияние БЛА и КМА в основном не опосредуется через РФ.

В электрофизиологических экспериментах показан негативный характер длительной экспозиции неионизирующего излучения на функцию сетчатки, ВБЧ и зрительной коры бодрствующих кроликов.

Исследована роль зрения в процессе формирования пространственной памяти и поведения в водном бассейне Морриса. Установлено, что создание пенициллинового (эпилептического) очага повышенной возбудимости в зрительной зоне коры приводит к необратимому нарушению пространственной памяти и поведения, выработанных в эксперименте.

Научная и практическая значимость. Анализ полученных экспериментальных результатов, теоретическое обобщение собственных и литературных данных являются существенной предпосылкой для создания теоретической основы существования независимого дифференцированного участия БЛА и КМА в регуляции и контроле функции зрительного анализатора в свете классической теории восприятия, передачи и переработки информации в его различных звеньях. На этих представлениях базируется выдвинутое нами понятие многостороннего разнонаправленного полифункционального фазического амигдалярного воздействия в аспекте формирования перцептивных и когнитивных процессов в зрительных центрах, и формулируется теоретическая основа перспективных исследований функционального «тандема» амигдала - зрение. Понятие о принципе двойственного – возбуждающего и тормозного - модулирующего влияния каждого из отделов амигдалы конкретно на зрительное восприятие способствует расширению и углублению существующих представлений о физиологических механизмах регуляции этого процесса, обосновывая возможность контроля и управления зрительной функцией. Это позволит предсказать новые возможности решения данной проблемы, что особенно важно в условиях нарушения нативного генетически детерминированного зрительно-амигдаляр-

ного взаимодействия. Важность значения результатов исследований заключается также в том, что они открывают путь новому научному направлению - познанию малоизученного аспекта функции амигдалы в зрительной сенсорике, перспективе нового ракурса изучения центрифугального контроля зрительной функции, а также предупреждения и коррекции возможных нарушений механизмов зрительной перцепции.

Полученные данные являются важными для клиницистов, поскольку характер взаимоотношений амигдалы со структурами зрительной системы свидетельствует о том, что к развитию патологических агностических синдромов и нейродегенеративных заболеваний (болезни Альцгеймера, синдрома Клювера-Бюси), приводящих к ухудшению здоровья и нарушению перцептивных и когнитивных процессов в мозге, может быть причастно нарушение межструктурных зрительно - амигдалярных взаимоотношений.

На основании анализа данных проведенного исследования выдвинуты конкретные рекомендации по использованию методов как функциональной стимуляции, так и ингибирования для временной функциональной декортикации и «выключения» ряда подкорковых структур при исследовании функции зрительной системы (в условиях деструктивных процессов в амигдале при нейродегенеративных заболеваниях). Эти рекомендации основаны на подробном пространственно-временном анализе нейродинамики паттернов и модуляций различных компонентов ВП, что вносит существенные поправки в устоявшиеся представления и привычную схему известных экспериментальных приемов.

В результате исследования воздействий экспериментально созданных очагов повышенной возбудимости либо блокады нейрональной активности в БЛА, РФ и СМК на функцию зрительной системы приняты конкретные выводы и положения об их роли в процессе формирования функциональной системы, обуславливающей реализацию зрительно контролируемого целенаправленного познавательного поведения.

Наряду с функциональной значимостью, исключительно важным является также практическое значение полученных данных. Результаты могут быть применены в качестве модели нейрофизиологических исследований в психиатрической практике при анализе различных нарушений перцептивных и когнитивных функций - для предупреждения, своевременной диагностики и лечения указанных выше заболеваний, а также в офтальмологии для их доклинической идентификации.

Основные положения, выносимые на защиту. Исследование в основном посвящено изучению амигдалярного контроля зрительной перцепции.

1. Получены данные о существовании центрифугальных эфферентных влияний со стороны РФ на сетчатку, достигающих ее дистальных (фоторе-

цепторных) элементов и приводящих к генерации нового потенциала, предшествующего α - волне ЭРГ.

2. В электрофизиологических экспериментах, проведенных на бодрствующих кроликах, доказано существование регулирующего ретикулярного, амигдаларного и гипоталамического влияния на функцию зрения.

3. Установлена полифункциональная роль амигдалы в регуляции зрительной перцепции. Выявлена противоположная направленность влияний со стороны БЛА и КМА на проведение зрительного сигнала по основному-ретинокалькаринному (ретиногеникулокортикальному) пути. БЛА оказывает активирующее воздействие на корковом и геникулярном уровне, и напротив, тормозное – на уровне ВБЧ. КМА реципрочно оказывает тормозное влияние на кору и НКТ, но облегчающее – на верхние бугры. Также установлена противоположная направленность и двойственность воздействия каждого из отделов АМ на разные структуры зрительной системы.

4. Коротколатентные ответы во всех структурах зрительного анализатора могут свидетельствовать о вовлечении быстропроводящих магноцелюлярных путей в экстренную передачу в корковый отдел информации о сверхярких сигналах экстремального значения.

5. Выдвинута новая гипотеза: формирование коротколатентных потенциалов в структурах зрительной системы, свидетельствующих о генерации дополнительного возбуждения, может дать нейрофизиологическое объяснение малоизученным и сложным галлюцинаторным и иллюзорным феноменам, появляющимся у операторов в первые минуты после экстремальной световой стимуляции.

6. В электрофизиологических опытах выявлена негативная направленность действия больших доз неионизирующего излучения на все структуры зрительной системы бодрствующих кроликов – по пути проведения световых сигналов.

7. Определена превалирующая роль зрительного анализатора в формировании пространственной памяти и поведения крыс в водном бассейне Морриса в условиях гемидекортикации (при распространяющейся депрессии, создании эпилептического очага), гипотермии, а также при бинокулярном и монокулярном зрении.

Апробация работы. Представленные в диссертации материалы были доложены на: V Всесоюзной с международным участием конференции «Проблемы нейрокибернетики» (Ростов-на Дону, 1973); на конференции по биологической и медицинской кибернетике (Ленинград, 1974), VI, VII, IX, X Всесоюзной с международным участием конференции «Проблемы нейрокибернетики» (Ростов-на-Дону, 1976, 1980, 1983, 1989, 1993); XIII Съезде Всесоюзного физиологического общества им. И.П.Павлова (Алма-Ата,

1979); I Конференции молодых физиологов Закавказья (Тбилиси, 1977); II конференции молодых физиологов Закавказья (Баку, 1979): конференции Адаптивные и компенсаторные процессы в головном мозге (Махачкала, 1986); XXVII совещании по проблемам высшей нервной деятельности (Ленинград, 1981); VIII Всесоюзной с международным участием конференции Проблемы нейрокибернетики (Ростов-на-Дону, 1983); XIV Съезде всесоюзного физиологического общества (Баку, 1983), Международной коллегии высшей нервной деятельности (C.I.A.N.S) (Чехословакия, Оломоуц, 1983); Всесоюзной конференции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности человека и животных, посвященной памяти Л.Г.Воронина (Москва, 1989); IX и X конференциях Проблемы нейрокибернетики (Ростов-на-Дону, 1989, 1992); Международном симпозиуме Восстановительная неврология-2 (1993), Иркутск-Москва, 1993; I Съезде физиологов Азербайджана (1994); XI Конгрессе по фармакологии и физиологии, Иран, Тебриз, 1993; 5-ом конгрессе по нейронаукам (IBRO), Израиль, Иерусалим, 1999; 25-ом Конгрессе Турецкого физиологического общества, Турция, г. Элазиг, 1999 (получена награда и диплом за лучшую работу); Конференции Нейрональная пластичность, Канада, Кананаскис, 2000; 3-ем Форуме Европейских нейронаук (FENS) Франция, Париж, 2002; 26-ом конгрессе Турецкого физиологического Общества, Турция, Эскишехер, 2000; 1-ом конгрессе физиологов стран СНГ, Сочи, 2005; 1-ой и 2-ой научно-практических конференциях Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам, Россия, Челябинск, 2006, 2008; Конгрессе Российского физиологического Общества, г. Казань, 2007; 2, 3, 4, 6-ой Международном междисциплинарном конгрессе Нейронаука для медицины и психологии, Украина, Судак, 2006, 2007, 2008, 2010; Биеннале когнитивной науки, Россия, Москва, 2008; Конференции по вопросам офтальмологии, посвященной 85-летию со дня рождения академика З.А. Алиевой, г.Баку, 2008; конференции азербайджанских неврологов с международным участием, 2010, г. Баку; Симпозиуме Биологическая подвижность: от фундаментальных достижений к нанотехнологиям, Россия, Пушкино, 2010; 2-ом Конгрессе физиологов СНГ, 2011, Россия, Сочи.

По результатам исследований опубликовано 79 печатных работ, из которых 40 статей (7- на английском языке), в том числе 1 монография (584 с).

Структура и объем диссертации. Диссертация написана по традиционной схеме и состоит из введения, глав литературного обзора, материалов и методов исследований, результатов исследований, обсуждения, заключения, выводов. Материалы диссертации изложены на 378 страницах машинописного текста. Работа содержит 79 рисунков и 4 схемы. Список цитируемой литературы включает 471 источник, из которых 82– на рус

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проводились на двух видах животных – годовалых кроликах породы «серая Шиншилла» весом 2,5 – 3 кг (всего 997) и трехмесячных кашононных крысах породы Drakrey весом 180-250г (всего 230). Большая часть экспериментов была поставлена на бодрствующих (необездвиженных ненаркотизированных) животных в условиях хронических экспериментов (либо близких к хроническим). Основным методом являлась регистрация ВП и ОП, отводимых от макроэлектродов, а также метод экстраклеточной импульсной активности нейронов, как моно-, так и мультинейрональной, отводимой посредством стеклянных микроэлектродов, изготовленных из пирекса. Электроретинограмму регистрировали посредством снабженной векорасширителями линзы с вмонтированным в нее стальным электродом. Регистрировались ответы сетчатки, ЗК, ВБЧ, НКТ и ОП, вызванные фотостимулами и импульсной стимуляцией БЛА, КМ и РФ. Для изучения суммарной биоэлектрической активности мозга кролика под этиминаловым наркозом в указанные выше структуры имплантировали биполярные электроды из хлорированной серебряной проволоки в стеклянной изоляции (Москва, Баку) либо из нихрома в заводской изоляции (Баку), а также из золота (Прага) в соответствии со стереотаксическими координатами (Sawyer et al., 1954): БЛА (AP=-1-1; L=5; H=17,5) и КМА (AP=1-1,5; L=6-7; H=15), соответственно; РФ (P=9; L=2,3-2,7; H=16,5); ВМЯ ГПТа (AP=0, L=0,5; H=14-15); ВБЧ (AP=12; L=2,5; H=8); НКТ (AP=5; L=2,5; H=9-11); ЗК (AP =9; L=6,5-7; H=1,5-2); СМК (AP=0,5; L=5; H=0,5-1,5). В РФ или АМ вживляли биполярный хемод для интраструктурного введения 2% раствора стрихнина либо 10-25% раствора хлористого калия. Применялись одиночные световые стимулы длительностью 0,5-1,5 мс энергией в основном 1,4 Дж, а при экстремальных фотостимулах ширина диапазона вспышек света составляла 0,001- 400 Дж. В специальной серии с помощью стеклянных микроэлектродов регистрировали экстраклеточную активность ЗК, ВБЧ и НКТ. Для введения микроэлектрода использовали механический микроманипулятор конструкции А.А.Мелеховой и В.Л.Дьяконова, который крепился к черепной кости посредством фосфат-цемента. Конструкция микроманипулятора позволяла проводить регистрацию отдельной клетки в течение 3-5 часов. В эмоциогенных либо моторных структурах мозга химическим путем или посредством поляризации создавали очаг повышенной либо «пониженной» возбудимости путем интраструктурной инстилляции либо аппликацией 2% раствора стрихнина и 25% раствора КСl соответственно. В ряде случаев (в опытах на крысах в бассейне Морриса) формирование очага повышенной

возбудимости вызывалось применением натриевой соли пенициллина (Америка)– при аппликации ее на фронтальную либо окципитальную поверхность мозга в условиях создания эпилептического очага в одном из полушарий. Для функциональной декортикации использовали метод распространяющейся депрессии (РД)-по Lea (1944) и Bures et al (1974). В соответствии с другой задачей, посвященной изучению зрительно контролируемой пространственной памяти и целенаправленного поведения в эксперименте, использовали электрофизиологический метод регистрации иктальной и интериктальной активности (для тестирования поведенческих реакций животных в бассейне Морриса, заполненном непрозрачной водой, окрашенной молоком). В бассейне располагали невидимую платформу, погруженную на 1,5 см от поверхности водной глади, расположение которой крысы запоминали, используя в качестве ориентиров окружающие предметы. Поляризация АМ или РФ производилась по методу В.С.Русинова - посредством приставки, имеющей высокое внутреннее сопротивление. Использовали анод постоянного тока. Плотность поляризующего тока составляла 1-1,5 мкА/мм. Для регистрации движения передней конечности применялся пьезокристалл, соединенный с входом усилителя переменного тока.

Для микроволнового облучения применяли терапевтическую установку «Волна-2» (параметры - 460 МГц, 60 Вт).

После операции по вживлению электродов их локализация определялась по функциональному тестированию (паттернам ответов). По завершении работы у каждого кролика определяли локализацию кончиков отводящих и стимулирующих электродов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Центрифугальные влияния мезенцефалической ретикулярной формации на формирование электроретинограммы

Попытки пересмотра существующих представлений функционирования зрительной сенсорики предпринимались неоднократно (Шевелев, 1971; Прибрам, 1975, Piggins, 1966 и др.). Вызывались они необходимостью переосмыслить догму упрощенного понятия: вход (рецепторы)- выход (зрительная область коры большого мозга). Многочисленные факты, подтверждавшие наличие контроля со стороны ЦНС (предварительный мидриаз зрачка), наблюдавшегося до повторного предъявления фотостимула (Снякин, 1947, Piggins, 1966; Шевелев, 1971; Прибрам, 1975; Хьюбел, 1990), явления «настройки» и «преднастройки», - убедительно доказывали существование такого контроля. При изучении центрифугальных влияний РФ на формирование ЭРГ предполагалось, что одновременная регистрация классической ЭРГ с

осцилляторными потенциалами предоставит дополнительные возможности для дифференцированного суждения о состоянии возбудимости не только фоторецепторных и биполярных, но также и амакриновых элементов сетчатки, поскольку считается, что в генезе ОП значительное участие принимают именно амакриновые клетки (Ogden, 1968; Molotchnikoff et al., 1983, 1986), на которые, как полагают, и конвергируют (Веселкин и др. 1985) эфферентные входы сетчатки. Как показывают экспериментальные данные, при электрической стимуляции РФ одиночным импульсом тока в сетчатке формируется характерный потенциал, состоящий из позитивно-негативно-позитивного компонентов общей длительностью 10-12 мс. Этот потенциал нами был назван ретикулоретинальным ответом (РРО). Регистрируется он при пороговой величине стимулирующего тока 0,5 В и становится весьма выраженным при интенсивности стимула 1,5-2 В. Латентный период (ЛП) РРО обычно находится в пределах 1,8-2,5 мс. Учитывая известные данные о больших скоростях проведения возбуждения (Chang, 1956, Lennok, Hoffman, 1972, Granit, Marg, 1958) по магноцеллюлярным волокнам зрительного нерва (Livingston a. Hubel, 1988, Vidyasahar, 2007, Vatanabe a. Nishida, 2007, Laycock, 2008), отмеченный выше ЛП формирования РРО кажется вполне допустимым. С увеличением интенсивности стимула конфигурация РРО усложняется формированием дополнительных компонентов (рис.1). Изменение полярности тока не оказывало влияния на характер ответа. О том, что РРО является истинным физиологическим

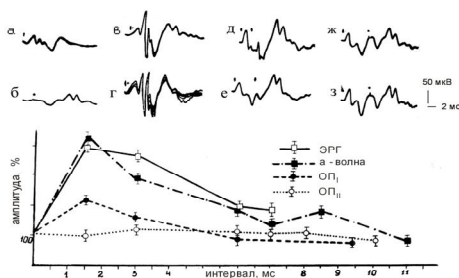


Рис.1. Влияние одиночной импульсной стимуляции (надпороговой интенсивности-1,5В) РФ на формирование ЭРГ; ответы сетчатки, вызванные: а) стимуляцией РФ и светового стимулов при отставлении последнего от ретикулярного на 0,5 мс, 2, 3, 6, 8 мс. ЭРГ и ее компонентов (а-волны, ОП-1 и ОП-2)-зависимость от интервалов между стимулами.

ответом, свидетельствуют и данные с ритмической стимуляцией ретикулярной формации: РРО не «выдерживает» высокой частоты стимуляции и при 45-50 Гц полностью элиминируется (Гаджиева Н.А., 1974). Интравитреальное введение Строфантина-К, подавляющего активность Na-K-АТФазы, приводило к угнетению как РРО, так и ЭРГ.

Следующей задачей настоящего исследования являлось выяснение воз-

возможного влияния РРО на формирование ответа сетчатки, вызванного световым стимулом, а также влияние светового стимула на формирование РРО. Иными словами, представлялось важным исследовать факт существования и характер взаимодействия светового и ретикулярного стимулов на уровне дистальных отделов сетчатки, принимающих участие в формировании ЭРГ. Опыты показали, что при допороговых интенсивностях стимула (до 0,5 - 0,7 В), предъявленного РФ, отчетливо выраженный РРО не регистрируется (рис.2 а, б). В то же время предъявление светового стимула интенсивностью 1 Дж одновременно или через 0,5 мс после указанного ретикулярного приводило к характерному изменению формирования ответа сетчатки на световой стимул. Ответ начинался с небольшой (25 ± 2 мкВ) позитивной волны, предшествовавшей а - волне ЭРГ, за которой следовали увеличенные по амплитуде а - и b - компоненты ЭРГ (рис.2 з). Выявлен также факт влияния светового стимула на реализацию центрифугальной посылки,

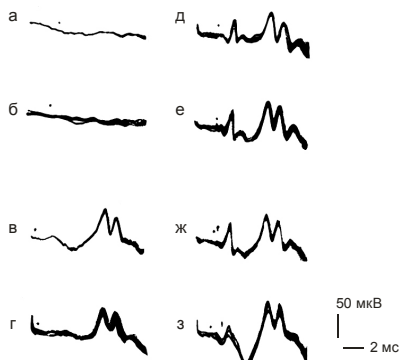


Рис. 2. Формирование ретикулоретикулярного ответа на допороговый (при изолированном применении) ретикулярный стимул в условиях одновременного (или с отставлением 0,3 – 2 мс) предъявления световой вспышки

в частности, на формирование РРО. Во всяком случае, можно предположить, что конечный результат центробежного влияния будет в значительной степени зависеть от функционального состояния и текущей деятельности самой сетчатки.

1.1. Возможные механизмы передачи сигналов в сетчатке

Известно, что нейрональный аппарат среднего мозга принимает участие в регуляции мезенцефального безусловного зрачкового рефлекса. Он исключается тем обстоятельством, что зрачок животного в наших экспериментах находился в состоянии мидриазиса и был расширен максимально. Это наводит на мысль, что зарегистрированное нами чрезмерное облегчение а-волны ЭРГ может опосредоваться снятием - по нисходящей - тормозного воздействия РФ на нейрональные элементы сетчатки - вплоть до ее дистального

участка– рецепторного слоя. Аналогичный эффект центробежных влияний был получен на собаках Valter (1965). Автор показал, что стимуляция сетчатки световой вспышкой и эфферентным электрическим импульсом одновременно приводит к существенному облегчению формирования а- волны ЭРГ и восходящей части b– волны. Наши данные с подпороговыми интенсивностями стимуляции РФ, не приводящими к формированию РРО, но существенно изменяющими формирование определенных компонентов ЭРГ, по-видимому, могут рассматриваться как возможная модель существования парвоцеллюлярного тонического (не исключено - и магноцеллюлярного фазического) ЦФ влияния на дистальные отделы сетчатки, принимающие участие в формировании ЭРГ.

2. Новый аспект исследований осцилляторных потенциалов

Исследовалась корреляция в функционировании периферического отдела зрительной системы (сетчатки) и одного из ее центральных звеньев – ВБЧ, НКТ либо ЗК- в условиях предъявления экстремальных фотостимулов. В условиях стимуляции световыми вспышками (нормальной и экстремальной интенсивности) была проведена одновременная (попарная) регистрация ОП сетчатки и ЗК, ВБЧ либо НКТ. В ходе экспериментов было выявлено, что по мере увеличения интенсивности светового стимула (от 0,001 до 400 Дж) отмечались динамические модуляторные процессы в паттерне ответов– модулировались и временные, и пространственные характеристики вызванных ОП. При этом формирование ОП претерпевало значительную трансформацию: в ответ на яркие вспышки появлялся ранний рецепторный потенциал (РРП), резко возрастала а- волна при почти стабильных амплитудных параметрах ОП. В сетчатке формировался РРП, переходящий в а-волну ЭРГ, за которой после длительного плато следовало два высокоамплитудных ОП и третий– низкоамплитудный. В ВБЧ в ответ на экстремальный фотостимул формируется позитивное колебание с несколькими переключениями, после которого следует ряд ОП. Весь ответ нового типа в ВБЧ (рис.3, е), генерируемый на предъявление экстремального фотостимула, представляет собой измененное (по отношению к фону) колебание, на котором переключения протекают более быстротечно, чем при слабых стимулах, однако число переключений остается сохранным. Последний факт свидетельствует об ускоренном процессе передачи сигнальной информации по магноцеллюлярным волокнам ВБЧ в условиях предъявления фотостимулов чрезвычайной яркости. В настоящее время не существует обобщающей информации о вреде «ослепляющих» воздействий на зрительную функцию. В определенных ситуациях зрительная функция связана с чрезвычайной освещеннос-

тью, превышающей пороговую на несколько порядков. В таких случаях глаз подвергается сверхсильной нагрузке, в результате чего происходит модуляция перцепции и изменение энграммы перцептируемого объекта. Применение (Шостак, 1969) световых стимулов экстремального значения (до 10-12 порядков выше порогового) показало, что зрительный анализатор большинства животных в состоянии дискриминировать фотовспышки от подпороговых до повреждающих.

На основании электрофизиологических данных нами было показано, что полная реабилитация активности нейрональных ансамблей исследуемых структур и их стабилизация наблюдались уже через 10-15мин после экстремальной стимуляции.

ОП ЭРГ+ ОП ВБЧ

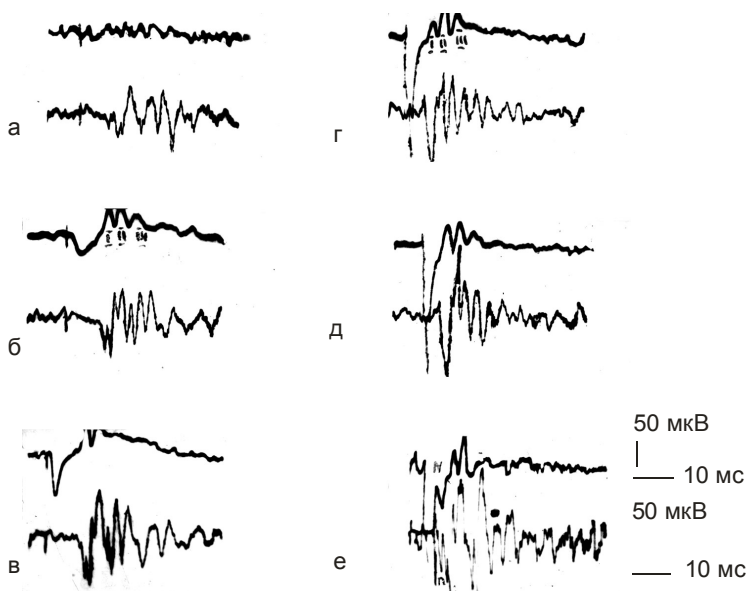


Рис.3. Соотношение ОП сетчатки (верхние осциллограммы) с осцилляциями ВБЧ (нижние осцилляции). Предъявление фотостимулов осуществлялось в широком диапазоне интенсивностей стимулов - от подпороговых для сетчатки (а) до экстремальных для обеих структур (б-е)

Характерное изменение уровня фона может отражать приспособительную модулированную реакцию в экстремальной ситуации. Возрастанием уровня фоновой активности зрительных структур и возникновением позитивных коротколатентных (п - на рис.3, е, нижняя осциллограмма) можно,

вероятно, объяснить механизм таких феноменов, как иллюзии и галлюцинации, появляющихся как у оператора в первые минуты после экстремальной стимуляции, так и у пациентов с БА (Ku et al., 2008).

2. 1. Осцилляторные потенциалы и коротколатентные ответы в структурах зрительной системы

Обобщая все аспекты представленного материала, нужно заметить, что для проведения сопоставительного анализа коротколатентных ответов отдельных нейронов и таковых в режиме регистрации классических вызванных и осцилляторных потенциалов, несущих большую смысловую информацию, для интерпретации полученных результатов необходимо учитывать этиологию указанных коротколатентных ответов, полученных в различных условиях эксперимента. Проведенный анализ показал, что единичные спайки нейронной активности, возникающие в ответ на фотостимул и - что особенно важно - в ответ на сочетанное раздражение РФ и сетчатки одновременно электрическим стимулом и вспышкой - потенциалы в коре и сетчатке имеют чрезвычайно короткий латентный период и возникают практически моментально по завершении стимулов. По этой причине мы назвали эти ответы коротколатентными. По-видимому, первые импульсы, которыми нейрон отвечает на фотостимул (подразумевается реагирующая клетка, генерирующая регулярный единичный спайк в первоначальные миллисекунды после стимуляции) ответственны за восприятие световых раздражений, выходящих за пределы нормы. Возможно, именно эти единичные спайки лежат в основе генерации ранних, названных нами «коротколатентными», ответов. Последние, возникая в ответ на «ослепляющие» стимулы, либо на электростимуляцию незрительных структур одновременно со вспышкой, могут, по всей вероятности, обуславливать (как упоминалось выше) появление таких феноменов, как иллюзии и галлюцинации. Установлено, что ОП всех регистрируемых структур коррелируют с отдельными разрядами нейронов, что свидетельствует о возможном участии в генерации осцилляторных потенциалов отдельных нейрональных элементов либо целых клеточных популяций.

2. 2. Корреляция фокальных потенциалов с нейронной активностью в структурах зрительной системы

Представление о характере взаимоотношений импульсной активности нейронов с медленными колебаниями биопотенциалов мозга сформировано на результатах экспериментов при изучении разных стадий развития вызванных ответов (ВО) в разнообразных экспериментальных ситуациях. Исследования проводились на бодрствующих животных, во время наркотического сна, а также в опытах с изолированной и интактной корой. Методом

выделения сигнала из шума установлена корреляция моментов разряда отдельного нейрона с определенной фазой волны фоновой ЭЭГ (Жадин, 1984). Нами установлено сходство волнообразных процессов мозговых структур с осцилляторными потенциалами сетчатки. Частота ОП всех структур зрительного анализатора остается практически неизменной во всем широком диапазоне стимулов и является индивидуальной для каждой исследуемой структуры. Возрастание интенсивностей световых стимулов (от 0,001 до 400 Дж) избирательно сопровождается укорочением ЛП потенциалов, возрастанием количества осцилляций и их амплитудных параметров. Фотостимулы экстремальных «ослепляющих» яркостей приводят к формированию коротколатентных ответов. Осцилляторные потенциалы, регистрируемые в НКТ, ВБЧ и ЗК кролика, как правило, коррелируют с отдельными разрядами нейронов этих структур.

3. Влияние амигдалярных очагов на вызванную электрическую активность структур зрительной системы

Центральная роль в формировании мотивационно-эмоционального поведения, долгосрочной памяти и мышления принадлежит амигдале (Бериташвили, 1974; Прибрам, 1975; Мгалаблишвили, 1999; Tsvetkov et al, 2002; Kim, et al, 2008). Амигдала, связанная, по мнению этих авторов, с механизмами эмоционально-мотивационного подкрепления, участвует также в организации определенных поведенческих реакций в соответствии с актуальными потребностями организма. Вопрос об участии амигдалы в оценке биологического значения раздражителей получил интенсивное развитие в лаборатории П.В.Симонова (1981).

Нами получены данные, свидетельствующие о том, что БЛА вовлечена в центральный механизм регуляции функции структур зрительного анализатора на кортикальном, таламическом и среднемозговом уровнях, и оказывает на них длительное тоническое влияние. Локальные очаги возбуждения и торможения в БЛА приводят, соответственно, к достоверному усилению и ослаблению формирования ответов на свет в ЗК и НКТ, и к реципрокной реакции - в переднем двухолмии. Имеются особенности в характере влияния БЛА на уровне ретиногеникулокортикального и ретиноколликuloгеникулокортикального каналов проведения информации, которые проявляются в большей степени выраженности в отношении изменений зрительных ВП и ОП на ЗК и НКТ (при их сопоставлении с таковыми на уровне ВБЧ, а также в отсутствии на тектальном уровне - в ВБЧ- второй (облегчающей) фазы влияния БЛА. Как показали клинические исследования, патогенез различных нейродегенеративных заболеваний непосредственно связан с частичным либо тотальным поражением АМ и нарушением зри-

тельного восприятия (Asensia Sanchez et al, 2006). В настоящее время имеются лишь единичные работы по доклиническому и клиническому распознаванию болезни Альцгеймера на базе зрительной патологии (Valenti, 2010), посредством нейрофизиологических исследований (Koizet et al, 2009; Fernandes et al, 2002), позитронно-эмиссионной томографии (Kadir et al, 2005); f MRI (Hao et al, 2005; Kadizi 2005, Hornek et al, 2006) и нейроофтальмологической идентификации зрительного варианта БА (Lee a. Martin, 2004). Иногда оба синдрома (Клювера-Бюси и БА) диагностируются одновременно у одного пациента (Kile et al, 2009). Экспериментальная длительная стимуляция АМ либо «выключение», блокада ее различных отделов позволила выявить в нашей работе механизмы медленных тонических влияний АМ на зрительную функцию.

4. Формирование коротколатентных ответов в структурах зрительной системы на импульсную стимуляцию амигдалы

Известно, что существенные нарушения зрительной анализаторной функции (Lee et al, 2004, 2009 Coizet, et al, 2009; Kluver a Bucy, 1937, 1938; Riddle et al, 2001; Naito et al, 2008; Pericot- Niegra et al, 2009; Wong et al.,2009), приводящие к нарушению идентификации и дискриминации зрительных образов, наблюдаются в психиатрических клиниках у пациентов с различными неврологическими отклонениями, в частности, с синдромом Клювера- Бюси (Hayman, 1999; Gayl et al,2007; Ozdemir a Rezaki, 2007; Naito, 2008), а также при болезнях с рядом агностических синдромов, включая БА (Esiri M. et al, 1990; Ceccaldi et al, 1996; Martinelli et al, 1996; Basso et al, 2006; Bouteti et al, 2007; Chupin et al, 2007, Hao et al, 2005), сопровождающихся деструкцией как когнитивных, так и перцептивных функций. При исследовании модели БА на кроликах многими авторами был также получен большой экспериментальный материал о патогенетических механизмах БА (Zamorra E. et al, 2002; Woodruff-Paket al, 2007, Zarra P. et al, 2007 и др).

4.1. Фазические и тонические реакции в структурах зрительной системы на стимуляцию амигдалы

Факт установления разнонаправленного тонического влияния (как возбуждательного, так и тормозного характера) АМ на ЗК, НКТ и ВБЧ послужил предпосылкой для изучения срочных фазических реакций в зрительной системе, возникающих в ответ на электрическую стимуляцию амигдалы. Эти двухэтапные фазические реакции могут быть опосредованы магноцеллюлярными путями по У-каналу проведения зрительной информации. Полученные результаты показали, что раздражение БЛА электрическим импульсом приводит к формированию в ЗК и ВБЧ коротколатентного по-

тенциала (в основном позитивной направленности). Негативный компонент, как правило, был низкоамплитудным (рис 4,б). На рис.4. б-ж показан эффект амигдаларной стимуляции в интервалах между стимулами, составляющими 0,10, 20, 30, 60 и 90 мс, а на рис.4,а) иллюстрируются ВП ЗК (верхние осциллограммы) и ВБЧ (нижние осциллограммы) в ответ на изолированное предъявление фотовспышки. Ответ ВБЧ до конца не восстанавливался, сохраняя пониженные амплитудные параметры (рис.4 е, ж).

Формирование коротколатентного ВП ЗК объясняется поступлением возбуждения с АМ по прямым амигдаларным входам, анатомическое доказательство наличия которых представлено на кошках Chen et al(2010). В реализацию мощного возбуждения на втором этапе (облегчение позитивной фазы) включаются аксосоматические механизмы на уровне пирамидных нейронов III-IV слоев, а элиминация негативности может обуславливаться аксо-дендритическими механизмами поверхностных слоев (Анохин,1964). Установлено существование амигдаларных входов в глубокие и поверхностные слои первичной зрительной коры (Freese a. Amarel, 2005, 2006).

Следующей задачей наших исследований было изучение возможного воздействия светового сигнала на амигдаларный ответ. Было показано обратное влияние световой вспышки на генерацию ВП в ЗК и ВБЧ на импульсную стимуляцию БЛА. Это влияние является возбуждительно-тормозно-возбуждительным. В отличие от эффекта электростимуляции БЛА, свет

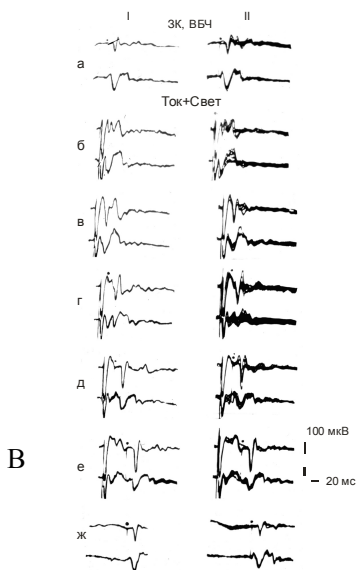


Рис.4. Влияние импульсной стимуляции амигдалы (БЛА) на формирование вызванной активности в зрительной коре (вверху) и верхних буграх четверохолмия (внизу). Стимуляция БЛА приводит к формированию в ЗК и ВБЧ коротколатентных ответов длительностью 50-60 мс вступающих в истинное взаимодействие с ответом на световую вспышку. Ответы в ЗК и ВБЧ генерируются в реципрокных отношениях. Максимальное активизирующее воздействие регистрируется в интервалах 30-90 мс. Аксосоматическое воздействие приводит к облегчению ВП зрительной коры до 200% и более.

На рисунке: а– контроль; б–интервал между стимулами 0 мс; в– 10 мс, г– 20 мс, д– 30 мс, е– 60 мс, ж– 90 мс; I– ответы на одиночное предъявление раздражителей; II– суперпозированные ответы

обладает двойственным эффектом, который отражает сложный трехэтапный механизм влияния специфического сигнала на амигдалярную посылку. Вначале (при интервале 0 мс) световая вспышка облегчает формирование амигдалокортикального (АКорО) и несколько подавляет амплитуду амигдалоколликкулярного (АКолО). Далее, в интервалах 20-30 мс, фотостимул оказывает тормозное воздействие на нейронную активность ЗК, облегчая при этом формирование АКолО. Начиная с интервала между стимулами в пределах 40 мс и завершая интервалом 90 мс, отчетливо прослеживался обратный процесс: облегчение ответов в ЗК строго коррелировало с подавлением ответов в ВБЧ на ток. Следует подчеркнуть, что в реализацию обратного влияния фотостимула на формирование АКорО и АКолО вовлечены, по-видимому, несколько иные механизмы, что находит свое подтверждение в характерных нюансах генерации паттерна вызванных током электрических ответов. В частности, предъявление фотостимула и импульсного раздражения БЛА первоначально приводило к облегчению ответов в ЗК и ВБЧ. Более детальный анализ показал, что отставление электрического стимула от светового на 10 мс провоцировало пролонгированное снижение амплитуды первичного позитивного и негативного компонентов ЗК, а также - реципрокно- облегчение позитивной фазы АКолО. По мере отставления стимулов друг от друга наблюдалось ослабление воздействия фотостимула на стимуляцию БЛА током, а в интервалах 30-90 мс регистрировалось постепенное восстановление ответа ЗК на раздражение БЛА током до исходных параметров. При этом ответы ВБЧ возвращались к исходным показателям уже в интервале 40 мс и оставались стабильными по своим амплитудным параметрам вплоть до 80-ой мс. Амплитуда ВП ЗК в контроле составляла 350 ± 20 мкВ, в интервалах между стимулами соответственно: 0 мс– 350 ± 10 мкВ, 10 мс– 150 ± 10 мкВ, 20 мс– 200 ± 15 мкВ, 30 мс– 250 ± 15 мкВ, 40 мс– 250 ± 10 мкВ, 50 мс– 325 ± 10 мкВ, 80 мс– 300 ± 10 мкВ, 90 мс – 350 ± 10 мкВ.

Раздражение БЛА оказывало также существенное влияние и на ответы НКТ. Для наглядности сопоставления мы производили регистрацию активности НКТ одновременно с ЗК. В отличие от ответов ВБЧ, проявивших реципрокный характер реакции по отношению к ЗК, выявляется однонаправленное воздействие БЛА на корковый и таламический центры. Отмечается облегчение как первичных, так и поздних компонентов ЗК и НКТ.

Таким образом, было установлено, что БЛА оказывает отчетливое физическое воздействие на ЗК, ВБЧ и НКТ. При этом на стриарный канал проведения зрительной информации она оказывает стимулирующее влияние, а на таламический канал, напротив – тормозное. Полученные факты являются существенным обоснованием и предпосылкой для выдвижения нового концептуального представления о существовании (см. схему 1) избирательного

амигдаларного контроля зрительной функции, обуславливающего генерацию как медленных парвоцеллюлярных (тонических), так и срочных магноцеллюлярных (фазических) реакций на ее стимуляцию. Факт регистрации «препотенциала» в ответ на световую вспышку в структурах зрительного анализатора при стимуляции амигдалы корректно интерпретируется в свете данных Снякина (1947) и Шевелева (1966, 1971) о явлении «настройки» и «преднастройки» в зрительной системе. Выявлено взаимовлияние специфического и неспецифического стимулов на формирование ответов в ЗК и ВБЧ (показано выше). Изучение связей АМ со зрительной корой и ВБЧ выявило наличие их сложного взаимодействия в условиях изолированного применения светового и амигдаларного стимула, а также их прямого и обратного сочетания. На основании этого можно говорить о существовании опосредуемых магноцеллюлярными путями быстрых, фазических эффектов БЛА на структуры зрительного анализатора. Полученные данные послужили предпосылкой для составления гипотетической схемы зрительно-амигдаларного взаимодействия. Тонкие фазические магноцеллюлярные механизмы реализации этих влияний позволяют установить, что зрительно-амигдаларное взаимодействие опосредуется чрезвычайно сложными механизмами многофазного характера. Тонические влияния амигдалы, сами по

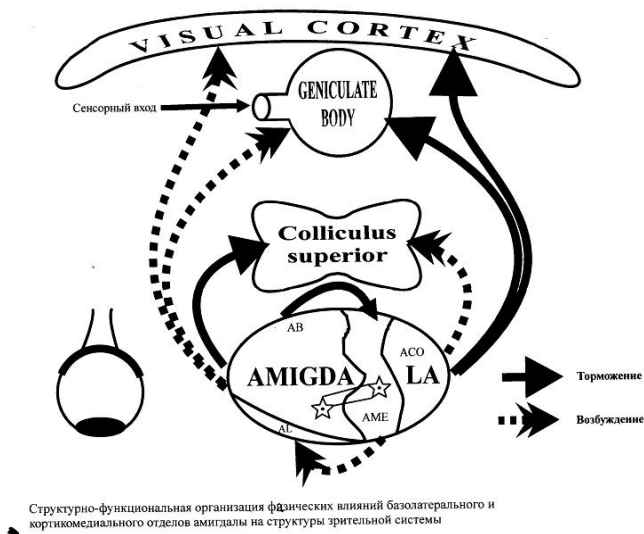


Схема 1. Фазическое влияние амигдалы на структуры зрительного анализатора

себе весьма непростые, несмотря на их идентичную направленность с фазическими, эффектом, не обеспечивали возможности для дискриминированной детализации указанных эффектов. В то же время выявленные посредством изучения фазических реакций тонкие нейрофизиологические показатели могут отражать особенности и биологическую целесообразность амигдалярных влияний на зрение.

5. Влияние неионизирующего излучения на зрительную систему

Модулированное функциональное состояние, вызванное облучением электромагнитными волнами, электрографическое выражение которого в отношении всех структур зрительной системы обсуждалось выше, сочеталось с существенными модуляциями клинических проявлений по всем имеющимся признакам и параметрам, соответствовавшим характеристикам припадка первой стадии по шкале R.Racine (1972). Получены данные о негативном влиянии электромагнитных микроволн - 460 МГц (тесно коррелирующем с длительностью экспозиции) как на корковый и периферический отделы зрительного анализатора, так и на подкорковые структуры мозга-АМ и НРТ. Стимуляция стрихнином вентромедиального ядра гипоталамуса, облегчавшая генерацию b- волны ЭРГ и угнетающая формирование ее а-компонента, свидетельствует о распространении амигдало - и гипоталамо-ретинальных влияний до дистального отдела сетчатки– ее рецепторного аппарата. Эксперименты показали, что электрическая стимуляция КМА приводит к формированию коротколатентных ответов, вступающих во взаимодействие с ответами на световые стимулы и существенно отличающихся по своему паттерну от таковых при стимуляции БЛА. Исследуемые отделы амигдалы оказывают разнонаправленное, реципрокное воздействие на формирование вызванной активности в зрительной зоне коры. Freese a. Amarel (2005, 2006), с использованием электронной микроскопии, выявили, что магноцеллюлярный отдел базального ядра АМ имеет входы в первичную зрительную кору и в основном (первоначально) влияет на пирамидные нейроны глубоких слоев.

Анализ структурно-функциональной организации и механизма реализации влияния амигдалярного комплекса на зрительный процесс (учитывая все уровни зрительной системы) приводит к выводу о том, что он может опосредоваться (см. схему 2) через конечную полосу, гипоталамические структуры (супрахиазматические, латеральные, вентромедиальные ядра) и подушку таламуса с вовлечением в этот процесс прилежащего ядра - nucleus Accumbens. Делается заключение, что фазические магноцеллюлярные механизмы реализации этих влияний позволяют установить факт наличия зрительно - амигдалярного взаимодействия, опосредуемого чрезвычайно сложными ме-

ханизмами многофазного характера. Периодичность возбудительных и тормозных фазических реакций в ЗК и ВБЧ на стимуляцию амигалды может свидетельствовать о взвешенном подходе зрительных структур к перцепции и анализу сигналов, одновременно поступающих как извне (световая вспышка), так и при стимуляции нейрональных констелляций АМ и РФ одиночным электрическим импульсом. Особенно важным результатом признается реципркная разнонаправленность реакций двух, как предполаглось ранее, «независимых, параллельных» парвоцеллюлярного и магноцеллюлярного путей проведения зрительных сигналов в кору. На существование взаимоотношений и «конкурентности» между указанными путями указывают также данные Parry et al (2012); Denison N.R. et al (2012). В нашей работе значительно раньше было выявлено, что ретинокалькаринный и тектальный каналы проведения сенсорной информации в зрительную кору находятся в оппонентных взаимоотношениях.

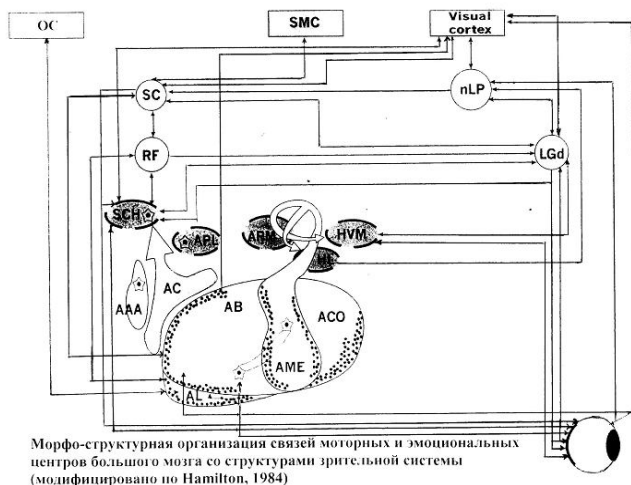


Схема 2. Морфо-структурная организация амигаларных влияний на зрительные, эмоциогенные и моторные структуры мозга

(Агаев и др.,2009), находятся в оппонентных, реципркных взаимоотношениях. Разнонаправленность воздействия мозговых структур на перцепцию зрительной информации может иметь важную и глубокую биологическую значимость, предназначенную для постоянного контроля и анализа не всегда позитивных воздействий окружающей среды на организм в поиске максимально адекватной и наиболее безопасной реакции на эти воздействия. Нейрофизиологические исследования показали, что зрительная сис-

тема имеет мощные, хорошо согласованные функциональные взаимоотношения со всеми структурами амигдаллярного комплекса. Нарушение функции выявленного нами «тандема» амигдала- зрение чревато нарушениями идентификации и дискриминации поступающей информации и ее адекватной оценки в механизме становления перцептивных и когнитивных процессов зрительного восприятия и опознания.

6. Вызванные ответы зрительной коры на специфические и неспецифические стимулы

Характер генерации ВП зрительной коры по слоям показал, что развитие поверхностно-позитивного и поверхностно-негативного компонентов ПО осуществляется не исключительно в дипольных отношениях, поскольку их временные параметры не совпадают и не являются «зеркальными». Наличие коротколатентных ответов в коре в ответ на стимуляцию РФ свидетельствует о существовании моносинаптических путей, идущих из РФ в кору (Albe-Fessard, 1957, D.Purpura, 1957, П.К.Анохин, 1973). Поверхностный вызванный потенциал представляет собой коротколатентную позитивно-негативную волну с поздними позитивно-негативными компонентами. Такая конфигурация вызванного ответа многократно описана в литературе (В.Б.Полянский 1963; А.Я.Супин, 1967; Nakatake et al, 1993; Sitizyo et al, 1993; Okuno et al, 2002; Mikhailova et al., 2008 a, 2008 b; Kamenkovich a. Shevelev, 2009). Следует обратить особое внимание на расщепление коротколатентного негативного компонента. Поздние компоненты генерируются за счет одновременного поступления афферентации по всей глубине коры. Этих взглядов исследователи придерживаются и в настоящее время (Mikhailova et al., 2008; Miki et al., 2009; Dikker et al., 2009; Tu et al. 2009 и др.).

7. Формирование поведения и памяти в водном бассейне

Исследование формирования пространственной памяти в водном бассейне выявило важную роль зрительной системы в образовании навигационной памяти. Функциональная унилатеральная гемидекортикация, создание эпилептического фокуса, гипотермия, а также высокочастотная фотостимуляция при моно- и бинокулярном зрении в экспериментах на капюшонных крысах показали, что характер памяти не существенно зависит от таких показателей, как охлаждение, моно- либо бинокулярное зрение в процессе становления зрительно контролируемого поведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главной задачей настоящей работы было изучение и раскрытие принци-

пов структурно- функциональной организации зрительно – амигдаллярного и зрительно- моторного взаимодействия, и складывающихся на его основе механизмов интеграции, на которых базируется формирование контролируемой зрением поведенческой реакции. В этом плане возникает вопрос о возможной роли мотивационных и двигательных центров в центрифугальной системе, регулирующей формирование зрительно контролируемой двигательной реакции. Представлено также обобщение собственных экспериментальных данных и литературных сведений о ретикулярной регуляции зрительного восприятия. Дается анализ новых (впервые зарегистрированных) коротколатентных потенциалов в сетчатке, полученных в ответ на раздражение ретикулярной формации и фотостимулы - как при их изолированном, так и сочетанном предъявлении. Рассматривается всесторонне доказанное в электрофизиологических экспериментах реальное существование центрифугального контроля функции сетчатки, распространяющегося до дистальных отделов сетчатки - фоторецепторного слоя (парадигма а- и b-компонентов ЭРГ). Выяснение характера формирования и нарушения интегративной деятельности мозга, связанной с нарушением корково- подкорковых взаимоотношений зрительных, мотивационно - эмоциогенных и двигательных центров, может иметь принципиально важное значение в неврологической клинике. Этиология нейродегенеративных заболеваний базируется на частичном либо полном поражении амигдалы и деструкции зрительного восприятия. Природа такого рода поражений, а также нарушение механизмов перцептивных и когнитивных процессов, лежащее в их основе, все еще оставались неизученными. Данные, полученные в отношении зрительной коры, необходимо рассматривать как конечный результат совокупного влияния базолатеральной и кортикомедиальной амигдалы, а также ретикулярной формации на интегральный механизм коркового конца зрительного анализатора, складывающийся в результате взаимодействия геникулокалькаринного и тектального каналов. Изучение механизма, направленности и путей реализации эффектов указанных центров на структуры зрительной системы, а также выяснение роли исходного функционального состояния ЦНС в осуществлении этого эффекта, позволяет значительно расширить и углубить существующие представления о характере функционирования зрительного анализатора. В нашей работе проведено фундаментальное изучение современных данных о нейрофизиологических механизмах центрифугального контроля зрительной функции. Представлено обобщение собственных экспериментальных данных и проанализированы литературные сведения о регуляции зрительного восприятия (ретикулярной, амигдаллярной и гипоталамической). На основании полученных результатов было установлено существование полифункционального эффекта амигдаллярного комплекса на все структуры зри-

тельной системы. В работе также подробно рассматривается и анализируется эфферентное влияние ретикулярной формации на перцептивную функцию сетчатки, включая ее дистальный отдел. Обсуждается участие ретикулярной формации в механизме переработки информации отдельными нейронами либо нейрональными ансамблями сетчатки. Высказывается предположение, что механизм генерации осцилляторных потенциалов может базироваться на вызванной нейрональной активности, о чем свидетельствует выявленная корреляция их формирования.

Все возрастающее число людей, страдающих болезнью Альцгеймера и синдромом Клювера-Бюси, требует фундаментального подхода не только к их ранней диагностике, но и к выявлению восстановительных механизмов и методов доклинического определения патогенеза этих синдромов, приводящих к деструктивному нарушению когнитивных функций и частичной либо полной потере памяти. Хорошо известны данные об участии амигдалы в актуализации и оценке биологической значимости зрительных сигналов, их дискриминации и идентификации. Нарушение функций амигдалы может приводить к простому копированию энграммы образа с галлюцинаторными перцепциями, а амигдалэктомия - к нарушению психонервных процессов запоминания и идентификации зрительных образов, утере их биологической значимости, что сопровождается серьезными нарушениями адекватности поведенческих реакций. Наиболее выраженные изменения биологических, социальных и гностических потребностей наблюдаются при билатеральной деструкции амигдалы. Считается, что подобные расстройства являются следствием прекращения влияния амигдалы на структуры гипоталамуса. Коротколатентные ответы, полученные в наших опытах при раздражении амигдалы, могут быть проявлением дополнительного возбуждения в зрительной системе и лежать в основе возникновения галлюцинаций и иллюзий. С нашей точки зрения, описанные факты позволяют предполагать возможное участие амигдалы в регуляции функции всех структур зрительного анализатора, что в нейрофизиологическом плане до последнего времени не исследовалось. На основании многолетних всесторонних исследований интегральной деятельности большого мозга и центрифугальной регуляции зрительной функции было установлено, что эфферентные влияния эмоциогенных и моторных структур могут распространяться до фоторецепторов. Современные методологии и исследования, предоставляющие более широкие возможности для рассмотрения интегративной деятельности мозга в плане зрительно-амигдаларного взаимодействия, дают основание для нового подхода к вопросам нейрофизиологии центрифугальных регулирующих влияний на зрительную функцию.

Анализ полученных экспериментальных результатов, теоретическое об

общение собственных и литературных данных являются концептуальной предпосылкой для создания теоретической основы существования независимых механизмов дифференцированного участия базолатерального и кортикомедиального отделов амигдалы в контроле функции зрительного анализатора в свете классической теории восприятия, передачи и переработки зрительной информации в его различных звеньях. На этих представлениях базируется выдвинутое нами понятие многостороннего разнонаправленного амигдаларного воздействия на генерацию перцептивных и когнитивных процессов в зрительных центрах, и формулируется теоретическая основа перспективных исследований функционального «тандема» амигдала - зрение. Установлено, что воздействие амигдалы на зрительный анализатор может быть опосредовано по магноцеллюлярным путям за счет прямых (моно - либо олигосинаптических) связей между указанными структурами. Нарушение зрительной аналитической функции сопровождается нарушением идентификации и дискриминации зрительных образов. Аналогичные явления наблюдаются в психиатрических клиниках у пациентов с различными неврологическими отклонениями, в частности, с синдромом Клювер-Бюси и болезнью Альцгеймера - с характерной деструкцией перцептивных и когнитивных функций. Всестороннее раскрытие нейрофизиологических механизмов генерации эмоциогенно - мотивированной зрительно контролируемой двигательной реакции позволит вплотную приблизиться к их пониманию и выработке оптимальных режимов и условий для трудовой деятельности человека, а также выявлению его физиологических резервов. В перспективе это должно способствовать формированию надежных критериев оценки перцепции, опознания и профессиональной пригодности оператора к осуществлению предельно точных двигательных функций в условиях дефицита времени в различных ситуациях (не исключая экстремальных). Учитывая, что указанные эмоциогенные структуры могут принимать определенное участие в центральной регуляции зрительной функции, следует рассматривать их возможную причастность к процессам нарушения перцептивных и когнитивных механизмов восприятия, опознания, анализа и дискриминации зрительных образов. Развитие в них ряда патологических агностических феноменов может приводить к нарушению отбора зрительной афферентации и идентификации сигнала. Нейрофизиологические исследования влияния экспериментальных очагов возбуждения либо избирательного «выключения» структур мозга на функцию ЦНС животных тесно связаны с клиническими исследованиями различных патологических состояний. Моделирование патологических очагов в эксперименте может быть успешно экстраполировано и использовано для интерпретации механизмов, лежащих в основе патогенеза различных поражений мозга человека, приводя-

щих к возникновению целого ряда нейродегенеративных агностических синдромов.

ВЫВОДЫ

1. Доказано существование однонаправленного фазического механизма амигдалярного контроля функции зрительной коры и наружного коленчатого тела. Стимуляция амигдалы одиночным электрическим импульсом приводит к генерации в них коротколатентного трехфазного амигдало-коркового и амигдало-геникулярного ответа, оказывающего однонаправленное двухэтапное воздействие на формирование вызванного световой вспышкой потенциала. Двухэтапность воздействия амигдало-кортикального и амигдало-геникулярного ответов на вызванные потенциалы коры и наружного коленчатого тела находилась в прямой зависимости от интервалов между стимулами. Первоначально наблюдалась фаза полного подавления ответа на свет, которая быстро сменялась пролонгированной фазой мощного облегчения генерации позитивной волны первичного ответа, появлением «препервичного» компонента в ответе зрительной коры - при тотальной элиминации первичного негативного компонента.

2. Установлен противоположный фазический механизм амигдалярного контроля функции верхних бугров четверохолмия. Импульсная стимуляция амигдалы приводит к формированию в них противофазного - реципрокного в отношении зрительной коры коротколатентного двухфазного амигдало-колликкулярного ответа, который оказывает двухэтапное влияние на ответ, вызванный зрительным стимулом: в отличие от коры, в них первоначально наблюдается облегчение первичного компонента ВП на свет, с его постепенным подавлением в последующих интервалах.

3. На основании модуляции паттернов осцилляторных потенциалов установлено, что фотостимул также воздействует на формирование ответов на стимуляцию амигдалы. Это свидетельствует о существовании обратного эффекта зрительного стимула на генерацию амигдалокортикального, амигдалоколликкулярного и амигдалогеникулярного ответов и указывает на существование механизма физиологического взаимодействия амигдалярных входов с реакцией на зрительный стимул.

4. Амигдала оказывает на зрительную кору, наружное коленчатое тело и верхние бугры четверохолмия не исключительно срочное фаз-

ическое воздействие – она осуществляет также и длительное тоническое влияние на указанные структуры. Выявлено существование хорошо скоординированного механизма фазического и тонического амигдаларного контроля зрительной перцепции. Показано, что по характеру влияния на зрительную систему два отдела амигдалы находятся в реципрокных взаимоотношениях и оказывают на нее фазическое воздействие противоположной направленности. Имеются особенности в проявлениях фазических и тонических амигдаларных влияний, выраженные в существенной инерционности медленных тонических эффектов.

5. Установлено, что облегчающее тоническое влияние базолатеральной амигдалы наиболее выражено в отношении поздних компонентов вызванных потенциалов зрительной коры, ответственных за анализ поступающей информации, и приводит к их возрастанию, а также к появлению двигательной реакции контралатеральной конечности в ответ на ранее индифферентный фотостимул. Напротив, тотальное подавление поздних компонентов вызванных потенциалов зрительной коры в условиях ингибированной активности нейронального аппарата базолатеральной амигдалы сопровождалось отсутствием характерной двигательной реакции на световой стимул. Доказано, что роль амигдалы не ограничивается регуляцией ею перцептивных и когнитивных процессов – она принимает непосредственное участие в контроле проведения информации по всему зрительному пути обоих (парвоцеллюлярного и магноцеллюлярного) каналов, находящихся в оппонентных взаимоотношениях.

6. В сетчатке при экстремальной фотостимуляции зарегистрирован потенциал негативной направленности, развивающийся на плато перехода а-волны в b-волну ЭРГ, который находит свое отражение во всех структурах зрительной системы в виде позитивных потенциалов, опережающих по времени развития первичные ответы.

7. В структурах зрительной системы – коре большого мозга, наружном коленчатом теле, верхних буграх четверохолмия и сетчатке на предъявление экстремальных фотостимулов зарегистрированы новые коротколатентные потенциалы, которые могут лежать в основе дополнительного возбуждения. Формирование коротколатентных потенциалов свидетельствует о возможности поступления в кору афферентного сигнала по прямым магноцеллюлярным путям, включение которых может осуществляться при передаче сигналов экстремального значения. В структурах зрительной системы экстремальные вспышки света приво-

дят к однонаправленным модуляциям пространственно-временных характеристик осцилляторных потенциалов: укорочению латентного периода и возрастанию амплитудных параметров.

8. Доказано реальное существование центрифугальных влияний на сетчатку со стороны различных структур мозга (амигдалы, ретикулярной формации и гипоталамуса). Эти влияния приводят к генерации в ней потенциалов, вступающих во взаимодействие с ответами на свет и оказывающих на них модулирующее функциональное воздействие.

9. Определена роль и степень участия стационарных очагов повышенной – возбудимости в эмоциогенных зонах мозга в формировании зрительно контролируемой реакции. Исследована специфика воздействия модифицированного неионизирующим излучением функционального состояния амигдалы и среднего гипоталамуса на нейродинамику вызванной электрической активности зрительной системы - от периферического отдела до коркового. В электрофизиологических опытах показано, что длительная экспозиция неионизирующего излучения оказывает негативное влияние на генерацию вызванной активности во всех структурах зрительного анализатора.

10. Влияние амигдалы на зрительную функцию в основном не реализуется через мезенцефалическую ретикулярную формацию. Об этом свидетельствует разнонаправленность влияний на нее очагов повышенной и «пониженной» возбудимости, создаваемых в амигдале и ретикулярной формации: введение хлористого калия в амигдалу угнетает генерацию первичного ответа в зрительной коре, а его инъекция в ретикулярную формацию, напротив, приводит к облегчению первичного ответа.

11. Установлен истинный физиологический характер взаимодействия светового стимула с ретикулярным и показана его роль в генерации электроретинограммы и осцилляторных потенциалов сетчатки. Выявлены возможные механизмы центрифугальных влияний и регулирующего воздействия мезенцефалической ретикулярной формации на формирование ЭРГ. Доказано существование эфферентного контроля перцептивной функции сетчатки, распространяющегося вплоть до ее дистальных структур, участвующих в генерации а-волны. Предъявление допорогового ретикулярного стимула приводит к облегчению формирования на свет а-волны ЭРГ. Световой стимул также модулирует формирование ответа сетчатки на ретикулярный стимул.

12. Адренергический аппарат играет важную роль в реакции сетчатки на световой раздражитель. Выявлено наличие обратного влияния би-

поляр-амакриновой системы на формирование а-волны. Усиление холинореактивных структур на фоне резкого угнетения адренореактивного субстрата аминазином сопровождалось тотальным блокированием формирования b-волны ЭРГ и одновременно возрастанием а-волны. Облегчение амплитудных параметров а-волны и увеличение ее длительности свидетельствует о наличии эфферентного влияния биполяр-амакриновой системы на рецепторный аппарат сетчатки.

13. Послойная регистрация вызванных потенциалов зрительной коры выявила, что их формирование не базируется исключительно на дипольных отношениях. Об этом свидетельствует отсутствие четких «зеркальных» отношений глубинного и поверхностного ответов на специфический стимул, и расхождение значений их латентных периодов. Поверхностный первичный негативный потенциал имеет большую длительность, чем глубинный, а также отличается наличием расщепления.

14. Установлена корреляция между вызванными светом осцилляторными потенциалами и экстраклеточными реакциями зрительной коры, наружного колеччатого тела и верхних бугров. По мере увеличения интенсивности вспышек укорачиваются латентные периоды, возрастают амплитудные параметры осцилляторных потенциалов и число импульсных разрядов клеток, что свидетельствует о возможном участии нейрональных элементов в генерации осцилляций.

15. Усиление импульсации ретикулярной формации приводит к блокированию активности промежуточных нейронов верхних бугров, которые, вовлекаясь в механизм возвратного постсинаптического торможения, формируют тормозные паузы в ответе нейронов на свет. Верхние бугры раньше, чем зрительная кора, включаются в процесс формирования временной связи: длительное возбуждение на свет трансформируется в ответ с чередованием фаз возбуждения и торможения. Это свидетельствует об устойчивости паттерна ответа - чередования фаз возбуждения и торможения- в зрительной коре и, напротив, лабильности нейронного аппарата верхних бугров.

16. В поведенческих экспериментах, проведенных в водном бассейне Морриса, установлена превалирующая роль зрительной системы в процессе формирования пространственной памяти в условиях функциональной гемидекорткации, гипотермии, а также при моно- и биполярном зрении. На фоне нарушения памяти в основе реализации следовых процессов лежит необходимость воспроизведения зрительных когнитивных механизмов и энграмм пространственной памяти.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Рябинина М.А., Панахова Э.Н. Динамика нейрональных процессов в зрительной зоне коры кролика при наличии суммационного очага в ретикулярной формации среднего мозга. // Журн. высшей нервной деятельности, 1972, т. 22, в. 4, с. 831-837.
2. Панахова Э.Н. Исследование нейронной активности зрительной коры большого мозга кролика при применении раздражителей различной модальности. // Электрическая активность головного мозга при образовании простых форм временной связи. М.: Наука, 1972, с. 188-199.
3. Рябинина М.А., Панахова Э.Н. Нейронная активность сенсомоторной и зрительной коры кролика при создании очага в ретикулярной формации. // Журн. высшей нервной деятельности, 1973, т. 23, в. 4, с. 823-832.
4. Гасанов Г.Г., Панахова Э.Н. Амплитудно-временные характеристики вызванных потенциалов зрительной коры на раздражение ретикулярной формации. / 5-ая Всесоюзная с международным участием конференция по нейрокибернетике, Ростов-на-Дону, 1973, с. 63
5. Панахова Э.Н. Перестройки нейрональных реакций в зрительной коре кролика при взаимодействии светового и ретикулярного стимулов. / 5-ая Всесоюзная с международным участием конференция по нейрокибернетике, Ростов-на-Дону, 1973, с. 233.
6. Панахова Э.Н., Гасанов Г.Г., Рябинина М.А. Суммационный рефлекс и нейрональные реакции зрительной коры и наружного коленчатого тела в процессе его формирования. / 24 Всесоюзное совещание по проблемам высшей нервной деятельности, посвященное 125-летию со дня рождения И.П.Павлова, Москва, 1974, с. 227-228.
7. Гасанов Г.Г., Гаджиева Н.А., Панахова Э.Н. Торможение а зрительной системе и наружном коленчатом теле в условиях формирования суммационного рефлекса. 24 Всесоюзное совещание по проблемам высшей нервной деятельности, посвященное 125-летию со дня рождения И.П.Павлова, Москва, 1974, с. 221-222
8. Гасанов Г.Г., Гаджиева Н.А., Панахова Э.Н., Родионов В.П. Влияние световой и ретикулярной стимуляции на уровне наружного коленчатого тела и зрительной коры кролика. Проблемы нейрокибернетики. / Ростов, 1976, с. 43-44.
9. Абдуллаев Г.Б., Гаджиева Н.А., Родионов В.П., Панахова Э.Н. Изменение нейрональных реакций и вызванных ответов на световые стимулы в структурах изолированной сетчатки при воздействии некоторых соединений селена. // Селен в биологии, Баку, 1976, с. 28-31.
10. Абдуллаев Г.Б., Эфендиев Н.М., Гасанов Г.Г., Гаджиева Н.А., Не

сруллаева Г.М., Мелик-Асланова И.С., Джафаров А.И., Бадалов Э.Н., Панахова Э.Н. Изучение влияния селенсодержащих пищевых экстрактов на зрительную функцию при дистрофиях сетчатки. // Селен в биологии, Баку, с. 1-23.

11. Панахова Э.Н. Особенности проявления характера ретикулярного влияния на формирование ответной деятельности наружного коленчатого тела и зрительной коры. / Матер. 1 конференции молодых физиологов Закавказья, 1977, Тбилиси, с. 58-59.

12. Панахова Э.Н. Коротколатентные реакции верхних бугров четверохолмия и наружного коленчатого тела на предъявление экстремальных стимулов. / Матер. 2-ой конференции Молодых физиологов Закавказья, Баку, 1979, с. 14.

13. Панахова Э.Н. О корреляции осцилляторных потенциалов с нейрональной активностью в структурах зрительной системы. / 12 Всесоюзный Съезд физиол. общества, Алма-Ата, 1979, с. 150

14. Панахова Э.Н., Гаджиева Н.А. Соотношение осцилляторных потенциалов с нейрональной активностью в некоторых структурах зрительного анализатора. / Всесоюзная с междунар. участием конф. по нейрокибернетике, Ростов-на-Дону, 1980, с. 61.

15. Панахова Э.Н., Кулиева Ф.Б. Электрофизиологическое исследование взаимоотношений периферического и центрального отделов зрительного анализатора в различных условиях его функционирования. / 8-ая Всесоюзная конференция по электрофизиологии ЦНС, Ереван, 1980, с. 391-192.

16. Панахова Э.Н., Кулиева Ф.Б. Осцилляторные потенциалы верхних бугров четверохолмия и их корреляция с сетчаточными процессами при темновой адаптации. / Адаптивные функции головного мозга, Баку, 1980, с. 136.

17. Панахова Э.Н., Кулиева Ф.Б. Влияние очагов повышенной возбудимости в сенсомоторной коре и мезенцефалической ретикулярной формации на функцию верхних бугров четверохолмия. / 27-е Совещание по проблемам высшей нервной деятельности, Л., 1981, с.

18. Панахова Э.Н., Халатаи Ш.С., Кулиева Ф.Б. Динамика пластических реакций зрительной коры в условиях создания локального очага возбуждения в базолатеральной амигдале. // Механизмы пластичности мозга, Л. - Баку: Наука, 1982, с. 59-60.

19. Панахова Э.Н., Халатаи Ш.С., Кулиева Ф.Б., Гасанов Э.Н. Ретикуло-ретикулярные ответы и их взаимодействие с осцилляторными потенциалами сетчатки. /14 Всесоюзный Съезд физиол. об-ва, Баку, 1983, с.196- 197.

20. Panakhova E.N., Buresova O., Bures J. Persistence of Spatial Memory in the Morris Water Tank Task. // International Journal of Psychophysiology,

Elsevier, 1984, v. 2, p. 5 - 10.

21. Панахова Э.Н., Гаджиева Н.А., Кулиева Ф.Б. Осцилляторные потенциалы верхних бугров четверохолмия при создании локального очага повышенной возбудимости в мезенцефалической ретикулярной формации и верхних бугров четверохолмия. // Журнал Высшей нервной деятельности, 1984, в. 4, т. 34. с. 115-123.

22. Panakhova E.N., Buresova O., Bures J. The effect of hypothermia of the rat's spatial memory in the Water Tank Task. // Journal Behavioral and Neural Biology. Academic Press, 1984, v. 42, p. 191-196.

23. Panakhova E.N., Buresova O., Bures J. Functional Hemidecortication by Focal Epileptic Discharge Disrupts Spatial Memory in Rats. // Journal Behavioral Processes, 1985, v. 10, p. 387-398.

24. Панахова Э.Н. Осцилляторные потенциалы сетчатки и верхних бугров четверохолмия и их корреляция с нейрональной активностью. // Физиологический журнал СССР им. И.М Сеченова, 1985, т. 71, № 6, с. 698-705.

25. Buresova O., Panakhova E.N., Bures J. Post-trial Flicker Stimulation Interference With Spatial Memory in Morris Water Maze. // Neuroscience Letters, 1986, v. 56, p. 359-363.

26. Panakhova E., Buresova O., Bures J. The effect of binocular and monocular viewing conditions on performance of rats in the Morris water maze. // Physiol. Bohemoslov., 1986, v. 35, N. 1, p. 53- 61.

27. Гаджиева Н.А., Панахова Э.Н., Дмитренко А.И., Рзаева Н.М. Роль базолатеральной амигдалы и различных структур гипоталамуса в регуляции функции зрительного анализатора как фактор адаптации последнего к конкретным потребностям организма. / Адаптивные и компенсаторные процессы в головном мозге, Москва, 1986, с. 55-58.

28. Алиева Л.Р., Панахова Э.Н. Об участии базолатеральной амигдалы в процессе восприятия зрительной информации. / Сравнит. Физиология человека и животных, ч. 1, Москва, с. 6-8.

29. Панахова Э.Н. Нейрофизиологическое исследование межструктурных взаимоотношений зрительной коры большого мозга кролика с базолатеральной амигдалой и мезенцефалической ретикулярной формацией. / 3-я Всесоюзная конференция по нейронаукам., Киев, 1990, с. 147-148.

30. Панахова Э.Н., Халатаи Ш.С. Электрофизиологическое исследование роли амигдалы в регуляции проведения зрительных сигналов в кору больших полушарий головного мозга. // Труды Института физиологии АМН-ЕА, Баку: Элм, 1991, с. 167- 179.

31. Гаджиева Н.А., Панахова Э.Н. О нейрофизиологических механизмах взаимоотношений зрительной системы и базолатеральной амигдалы.

Международ. Симпозиум Восстановительная неврология- 2., Москва- Иркутск, 1992, с. 121.

32. Panakhova E.N. Electrophysiological study of superior colliculus function in formation of local focus in the sensorimotor cortex. // 11-th Iranian Congress of Pharmacology, Tebriz., 1993, p. 180.

33. Панахова Э.Н. Влияние импульсной стимуляции базолатеральной амигдалы на функцию структур зрительной системы. / Республиканская Конференция Проблемы генетики и селекции, Баку, 1996, с. 168.

34. Панахова Э.Н., Алиева Л.Р. Сравнительные аспекты влияний кортикомедиальной и базолатеральной амигдалы на функцию зрительной коры. / Республиканская конференция Проблемы генетики и селекции, Баку, 1996, с. 169.

35. Panakhova E.N., The neurophysiological mechanisms of amygdala – visual interrelations. // 25-th Congress Of the Turkish Physiol. Sci. Turkey, Elazig, 1999, p. 163.

36. Bures J. Panakhova E.N. Spreading depression or focal epileptic disrupts spatial memory of rats. // 25-th Congress Of the Turkish Physiol. Sci., Turkey, 1999, p. 58.

37. Panakhova E.N. The effect reticular regulation of retina's function and mechanisms of its realization. 5th IBRO World Congress of Neuroscience, Jerusalem, Israel, 1999, p. 80.

38. Panakhova E.N., Bures J., Buresova O. The effect of hypothermia on the spatial memory. / 26-th Congress of the Turkish Phys. Society, Eskishehir, Turkey, 2000, p.180.

39. Panakhova E.N., Gajiyeva. The study of evoked oscillatory potentials of retina and colliculus superior in memory generation. / 26-th Congress of the Turkish Phys. Society, Eskishehir, Turkey, 2000, p. 181.

40. Panakhova E.N., Halatai Sh. The visual system and amygdala. / 26-th Congress of the Turkish Phys. Society, Eskishehir, Turkey, 2000, p. 183.

41. Панахова Э.Н., Роль амигдалы в формировании перцептивных и когнитивных процессов. // Вопросы физиологии и биохимии, Труды Института физиологии, т. 19, Баку, 2000, с. 188- 195.

42. Panakhova E.N. Electrophysiological studies of oscillatory potentials and their correlation with neuronal activity. / Conference. "Neuronal Plasticity: The key "to stroke Recovery", Kananaskis, Alberta, Canada, 2000, p. II. 60

43. Panakhova E.N. Appearance of Kluver-Bucy Syndrome and Alzheimer Disease—disturbance of interstructural (amygdala-vision) and interamygdala interrelations? / The 3 Forum of European Neuroscience (FENS), Paris, France, 2002, p. 221.

44. Панахова Э.Н., Гаджиева Н.А., Садиева А.А. и др. О некоторых

малоизученных и спорных аспектах ретикулярной регуляции формирования электроретинограммы и возможных путей ее реализации. / Материалы научной конференции, посвященной 80- летнего юбилея академика Тагиева Ш.К. Баку, 2002, с. 219-226.

45. Садиева А.А., Панахова Э.Н. Исследование влияния дециметровых электромагнитных волн на формирование вызванной активности в структурах зрительного анализатора. // Вопросы физиологии и биохимии, Труды Института физиологии, Баку, 2003, 21, с. 343-352.

46. Панахова Э.Н., Садиева А.А. Исследование влияния дециметровых электромагнитных волн на формирование вызванной активности в структурах зрительного анализатора. // Вопросы физиологии и биохимии, Баку, 2004, т. 22, с. 290-297.

47. Панахова Э.Н., Садиева А.А., Нейрофизиологическое исследование перцептивной функции сетчатки и вызванной активности центральных структур зрительной системы в различных условиях при микроволновом облучении. // The Modern Problems of Comparative Physiology and biochemistry. / Proceedings of 3-rd Symposium of Azerbaijan Physiological Society dedicated to the 95- th Anniversary of Acad. A.I. Garayev, 2005, p. 406- 428

48. Панахова Э.Н., Садиева А.А. Нейрофизиологические механизмы центрифугального контроля зрительной перцепции / Научные труды I- го Съезда физиологов СНГ, т. 2, 2005, с. 67

49. Гаджиева Н.А., Рзаева Н.М., Дмитренко А.И., Панахова Э.Н.и др. Нейрофизиологическое исследование участия гипоталамуса и амигдалы в механизме регуляции функции различных отделов зрительной системы / Научные труды I- го Съезда физиологов СНГ, т. 2, 2005, с. 67- 68

50. Панахова Э.Н., Садиева А.А. Нейрофизиологические исследования амигдалярных и гипоталамических влияний на перцептивную функцию сетчатки и центральных структур зрительной системы (при неионизирующем излучении). // Известия Национальной Академии Наук Азербайджана, серия биологических наук, 2005, № 5, с. 180- 195.

51. Панахова Э.Н., Садиева А.А. Амигдалярные и гипоталамические влияния на функции сетчатки и центральных структур зрительно й системы (при неионизирующем облучении). // Известия Национальной Академии Наук Азербайджана, серия биологических наук, 2006, № 1-2, с. 78-90.

52. Дмитренко А.И., Рзаева Н.М., Панахова Э.Н. Нейрофизиологические исследования механизмов взаимодействия кортикальных, гипоталамических и амигдалярных влияний на функцию сетчатки, верхних бугров четверохолмия и наружного коленчатого тела. / Материалы Международного Конгресса «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, Украина, 2006, с. 82 – 83.

53. Панахова Э.Н. Влияние неионизирующего излучения на взаимоотношения нейрофизиологического тандема амигдала- зрение и его роль в зрительной перцепции. / Материалы 1 –го Международной научно- практической конференции «Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам». Челябинск, Россия, 2006, с. 388- 393

54. Панахова Э.Н. Нейрофизиологические исследования пластичности зрительной системы и роль амигдаларного комплекса в зрительной перцепции. // Материалы конференции «Структурно- функциональные и нейрхимические закономерности асимметрии и пластичности мозга», Россия, Москва, 2006, с. 226- 230

55. Садиева А.А., Панахова Э.Н. Нейрофизиологическое исследование влияния микроволнового облучения глаза кролика на формирование вызванной электрической активности в сетчатке и зрительной зоне коры. / Конгресс Российского физиологического Общества, посвященный 100-летию Бехтерева, Казань, Россия, 2007, с. 223-224.

56. Panakhova E.N., Agayev T.M., Dmitrenko A.I., Rzaeva N.M. Neurophysiological studies of retinal function under exposure to blinding photostimuli and revealing compensatory mechanisms of its recovery. / The Secondary International Congress of Neuroscience for medicine and psychology, Ukrain, Sudak, 2007, p. 83-84.

57. Панахова Э.Н., Садиева А.А. О характере взаимодействия амигдало ретинального ответа с фотостимулами на ретинальном уровне при формировании электроретинограммы / Конгресс Российского физиологического Общества, посвященный 100-летию Бехтерева, Казань, Россия, 2007, с. 206

58. Панахова Э.Н. Исследование роли амигдало-ретинального ответа в формировании электроретинограммы / Конгресс Российского физиологического Общества, посвященный 100-летию Бехтерева, Казань, Россия, 2007, с. 206. .

59. Панахова Э.Н., Садиева А.А. Сравнительный анализ тонических и фазических реакций на гипоталамические влияния (при микроволновом облучении) // Вопросы физиологии и биохимии. Баку, 2007, с. 320 – 327.

60. Панахова Э.Н. Нейрофизиологическое исследование амигдаларной регуляции воспринимающей функции структур зрительной системы и центрифугального контроля перцептивных ретинальных функций. / Неврологический вестник, 2008, т. 40, с. 75-78.

61. Панахова Э.Н. Гипоталамические и амигдаларные механизмы активации мозга и их роль в организации зрительного восприятия. // Вопросы физиологии и биохимии. Труды Института физиологии НАНА, Баку, 2008, с. 310- 315.

62. Нейрофизиологическое исследование когнитивных процессов по-

средством изменения характера зрительно-амигдаллярного взаимодействия. / Биеннале когнитивной науки. Материалы 3 Международной конференции по когнитивной науке. Москва, Россия, 2998, с. 253-254.

63. Агаев Т.М., Панахова Э.Н. О существовании центрального контроля зрительной функции – парадигма перцепции и модуляции ретино-ретикулярного взаимодействия / Akademik Zərifə Əliyevanın 85 illiyinə həsr olunmuş beynəlxalq konfrans Oftalmologiyanın aktual problemləri, Məqalələr toplusu, Bakı, Azərbaycan, 2008, с. 28-31.

64. Панахова Э.Н. Электроретинограмма и роль амигдаллярного комплекса в ее формировании. // Akademik Zərifə Əliyevanın 85 illiyinə həsr olunmuş beynəlxalq konfrans Oftalmologiyanın aktual problemləri, Məqalələr toplusu, Bakı, Azərbaycan, 2008, с. 314-317.

65. Панахова Э.Н., Мустафаева Н.Н. О возможных механизмах влияния микроволнового облучения на зрительный анализатор / Россия, Челябинск, 2008. С. 74- 76.

66. Агаев Т.М., Панахова Э.Н. Характер воздействия неионизирующего облучения на вызванную активность зрительной коры и сетчатки. / Материалы II Международной конференции по адаптации к окружающей среде. Россия, Челябинск, 2008, с. 60-64.

67. Panakhova E.N., Agaev T.M., Karayeva G.G. et al. The neurophysiological indicator of visual systems functions and amygdala hypothalamic and microwave effect on visual perception. / Fourth International Interdisciplinary Congress Neuroscience for medicine and psychology, Ukraine, Sudak, 2008, p. 225.

68. Панахова Э.Н. О возможных путях и механизмах ретинопетальных / центрифугальных влияний на сетчатку. // В сб. НАНА Труды Института физиологии им. А.И. Караева и общества физиологов Азербайджана, Баку, 2009, Т. 27, С. 270-273.

69. Т.М.Агаев, Э.Н. Панахова. Амигдаллярная регуляция зрительной перцепции. Нейрофизиологические и биохимические механизмы // 2009, Баку, ЭЛМ, 584 с.

70. Panakhova E.N. The Alzheimer's Disease and Cognitive Mechanisms and Amygdala-Visual System Interactions. // 6th International Congress on Vascular Dementia, Spain, Barselona, 2009, p. 709.

71. Панахова Э.Н. Новые представления о механизмах зрительной перцепции / Proceedings of the 4th Symposium of Azerbaijan Physiological Society, Baku, 2010, p.156-159.

72. Новый взгляд на гипоталамо-амигдаллярную регуляцию зрительного восприятия / Proceedings of the 4th Symposium of Azerbaijan Physiological Society, Baku, 2010, p. 89-90.

73. Agayev T.M., Garayeva G.G., Mustafayeva N.N. et al. New inside into

character of retinopetal/ centrifugal interactions of visual cortex on retina's function. / Sixth International Interdisciplinari Congress "Neuroscience for medicine and psychology", Sudak, Ukraine, 2010, p. 40-41.

74. Панахова Э.Н. Коротколатентные ответы в структурах зрительной системы и механизмы центрифугальных/ретинопетальных влияний на сетчатку. / Akademik A.Qarayevin anadan olmasının 100 illik yubileyinə həsr olunmuş "XXI əsrdə Biologiyanın aktual problemləri" mövzusunda respublika elmi konfransının materialları. Bakı. 2010, s. 89 -90.

75. Panakhova E.N., Garayeva G.G. Amygdalar-visual control of motor function / Biological Motility. From Fundamental Achievements to Nanotechnologies. Pushchino, Russia, 2010, p. 200- 204

76. Агаев Т.М., Панахова Э.Н. Галлюцинации и иллюзии: о роли нарушения зрительно-амигдалярного взаимодействия в их возникновении // Вопросы физиологии и биохимии. 2010., Баку, с .124 -129.

77. Мехтиев А.А., Панахова Э.Н., Мехтиева А.А. Купирование эпилептических судорог у кроликов с помощью серотонинмодулируемого антиконсолидационного белка /Beynəlxalq mutəxəssilərin iştiləri ilə Azərbaycan nevroloq larinin IV konferesinin əqalələrinin toplusu, Bakı, 2010, s. 220-222.

78. Рзаева Н.М., Агаев Т.М., Дмитренко А.И., Гаджиева Н.А., Панахова Э.Н. Исследование зрительной перцепции в условиях экстремальных световых воздействий. // Успехи физиологических наук, 2011, т. 42, № 1, с. 67 - 96.

79. Панахова Э.Н., Аллахвердиева А.М., Мехтиева А.А. и др. Участие серотонин-модулируемого антиконсолидационного белка в супрессии судорожной активности у кроликов. / Научные труды 3 Съезда физиологов СНГ, Москва- Ялта, 2011, с. 269- 270.

ELMİRA NURƏTDİNOVNA PƏNAHOVA
GÖRMƏ PERSEPSİYASININ SENTRİFUQAL TƏNZİMİNİN
NEYROFİZİOLOJİ TƏDQIQI
XÜLASƏ

Təqdim olunan dissertasiya işində görmə funksiyasına sentrifugal nəzarətin neyrofizioloji mexanizmləri haqqında elmi ədəbiyyatda mövcud olan məlumatların ilk fundamental işi verilir. Dissertasiya işində görmə-amiqdalyar və görmə-motor əlaqələrinin struktur- funksional təşkili prinsiplərinin öyrənilməsi və araşdırılması sayəsində qurulan və görmə sistemi tərəfindən nəzarət olunan davranış reaksiyasının yaranmasının asılı olduğu inteqrasiya mexanizmləri və görmə qavrayışının retikulyar tənzimi barədə çoxillik şəxsi eksperimental dəlilləri və ədəbiyyat materialları ümumiləşdirilmişdir. Görmə sisteminin strukturlarına amiqdalyar kompleksin polifunksional təsirinin mövcud olunması sübut edilmişdir. Görmə sisteminin mərkəzi strukturlarının ayrı-ayrı neyron və onların ansabıllarına daxil olan informasiyanın təhlil olunması mexanizmlərində beyinin həmin strukturların iştirakı iştirakı müzakirə olunur. Bundan əlavə görmə sisteminin bütün strukturlarında ekstremal fotostimulların təsirinə qarşı qarşı yaranan yeni qısalatentli cavabların təhlili, gözün torlu qişasının funksiyasına retinanın distal şöbələrinə fotoreseptorlara kimi yayılan (ERQ-ın a-b komponentlərin paradiqması) sentrifugal nəzarətin mövcudluğu görmə sistemi ilə amiqdala arasındakı əlaqənin destruksiyası, görmə analizatorunun perseptiv-koqnitiv funksiyalarının pozulması və aqnostik sindromu ilə müşayiət olunan neyrodegenerativ xəstəliklərin patogenezinə və görmə sistemi tərəfindən nəzarət olunan məqsədyönlü hərəkət aktının icra olunması tədqiq edilir. Amiqdalan görmə analizatoruna təsirinin göstərilən strukturlar arasındakı birbaşa əlaqələr hesabına maqnosellulyar yollar vasitəsilə (mono- və ya oliqosinaptik) həyata keçməsi müəyyən olunmuşdur. Görmə analizator funksiyasının pozulması görmə surətlərinin identifikasiyası və diskriminasiyasının pozulması ilə müşayiət olunur. Bu hadisələr psixiatrik klinikalarda müxtəlif nevroloji sapmaları olan xəstələrdə, xüsusilə də perseptiv və koqnitiv funksiyaların xarakter destruksiyasının baş verdiyi Klyuver-Byusi sindromlu və AX xəstələrdə müşahidə olunur.

Torlu qişada retikulyar formasıyanın qıcıqlandırılmasının və fotostimulyasiyanın istər təcrid olunmuş halda, istərsə də birgə təsirləri şəraitində ilk dəfə registrasiya olunmuş qısalatentli potensialların analizi verilmiş və torlu qişanın funksiyasının SF tərəfindən distal uclarına- fotoreseptorlara qədər çatan nəzarətinin elektrofizioloji tədqiqatlarda hərtərəfli sübut olunmuş mövcudluğu nəzərdən keçirilmişdir (ERQ-nin α və β -komponentlərinin paradiqması). Beynin görmə, motivasiya- emosiojen və hərəkət mərkəzlərinin qabıq-qabıqaltı əlaqələrinin, pozulmasından asılı olaraq inteqrativ fəaliyyətinin yaranması və pozulması xarakterinin aydınlaşdırılması nevroloji klinikada mühüm prinsiplial əhəmiyyət kəsb edə bilər.

PANAKHOVA ELMIRA NURETDINOVNA

**THE NEUROPHYSIOLOGICAL INVESTIGATION OF CENTRIFUGAL
REGULATION OF VISUAL PERCEPTION
S U M M A R Y**

The first comprehensive work concerning neurophysiological mechanisms of centrifugal control over the visual function, containing a general account of the experimental data and publications pertaining to the amygdalar regulation of visual perception and the proof of existence of a multifunctional effect exerted by the amygdalar complex on the centrifugal impact of the amygdala, mezencephalic reticular formation and ventromedial hypothalamus on the perceptive function of the retina, including its distal part (photoreceptors). The participation of the mentioned structures in the mechanism of information processing by individual neurons or neuronal ensembles in the central structures of the visual system is also considered.

The mechanism of oscillatory potentials generation may relay on neuronal activity, which indicated by a certain correlation that has been found in their generation. Classic and oscillatory evoked potentials in the board spectrum of intensity (0.001– Jouls), as well as focal and neuronal electrical activity of the brain evoked activity of the brain evoked potentials by a flash of light or by amygdalar and reticular stimulation were simultaneously recorded from one microelectrode at all levels of the visual system for the first time in chronic experiments on awake (non-immobilized, non-narcotized) animals. Presented in the dissertation is an analysis of the short-latency responses to ultra-bright (extreme, temporary blinding) light stimuli that were recorded for the first time in all structures of the visual system, and a discussion of the centrifugal control over the retinal functions extending to the distal part of the retina (the paradigm of a- and b-components in the – ERG) that was proved for the first time in the electrophysiological experiments. Also discussed is the disturbance of the intersystem vision - amygdalar interaction in conjunction with the pathogenesis of neurodegenerative disorders accompanied by the agnostic syndrome and an impairment of the perception and cognition functions of the visual analyzer in the specific visual - controlled cognitive motor act. The destruction of the genetically determined physiological link between the amygdala and vision may hinder the identification and discrimination between visual images and the analyses of the biological relevance.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АколО	Амигдалоколликулярный ответ
АКорО	Амигдалокортикальный ответ
АМ	Амигдала
АРО	амигдалоретинальный ответ
БА	болезнь Альцгеймера
БЛА	базолатеральный отдел амигдалы
ВБЧ	верхние бугры четверохолмия
ВМЯ	вентромедиальное ядро гипоталамуса
ВО	вызванные ответы
ВП	вызванные потенциалы
ЗК	зрительная кора
КМА	кортикомедиальный отдел амигдалы
ЛП	латентный период
МЦ	магноцеллюлярный
НКТ	наружное коленчатое тело
НРТ	гипоталамус
ОП	осцилляторные потенциалы
ПЦ	парвоцеллюлярный
РРО	ретикулоретинальный ответ
РРП	ранний рецепторный потенциал
РФ	мезенцефалическая ретикулярная формация
СМК	сенсомоторная кора
ЦФ	центрифугальный
ЦФВ	центрифугальные влияния
ЭРГ	электроретинограмма

**AZƏRBAYCAN MİLLİ ELMLƏR AKADEMİYASI
A.İ.QARAYEV adına FİZİOLOGİYA İNSTİTUTU**

Əlyazması hüququnda

ELMİRA NURƏTDİNOVNA PƏNAHOVA

**GÖRMƏ PERSEPSİYASININ SENTRİFUQAL
TƏNZİMİNİN NEYROFİZİOLOJİ TƏDQIQI**

2411.01- İnsan və heyvan fiziologiyası

Biologiya üzrə elmlər doktoru elmi dərəcəsi almaq üçün təqdim
edilmiş dissertasiyanın

A F T O R E F E R A T I

BAKİ - 2013