24344446 002 эрелероператовер иниэроры: 243408466 чероненский 246960 АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. ХХУ, № 6-7, 19/2

УДК 612.822.825.5

А. Б. КОГАН, О. Г. ЧОРАЯН, С. А. ЧЕБКАСОВ

ОБ ЭВОЛЮЦИИ НЕЙРОННЫХ АНСАМБЛЕЙ В ПРОЕКЦИОННЫХ ПОЛЯХ ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА

Одной из основных задач эволюционной физиологии является исследование механизмов развития и совершенствования функций— функциональной эволюции [4]. Одной из важных проблем функциональной эволюции нервной системы является изучение принципов формирования

из отдельных нервных клеток рабочих конструкций мозга, изучение того, «...как складываются координационные отношения при наличии диффузной по существу нервной системы, допускающие безграничное перераспределение очагов возбуждения и торможения, их неуклонное и неустанное изменение от момента к моменту» [4].

Некоторые подходы к пониманию принципов формирования этих рабочих конструкций намечаются при учете того, что в сложной системе, состоящей из очень большого числа компонентов, возникает тенденция к их функциональному объединению некоторые компоненты, характеризующиеся сильным взаимодействием, организуются таким образом, что выступают как единое целое по отношению к остальной части системы [1]. При микроэлектродном исследовании зрительных долей мозга лягушки было показано, что при действии адекватных световых раздражений в центральном отделе зрительного анализатора формируются функциональные объединения нейронов—вероятностные нейронные ансамбли [6]. Функциональные взаимоотношения клеток нейронных ансамблей определяются локальным синергизмом внутри группы и ангагонизмом между группами нейронов, образующих вероятностно-статистическую мозаичную организацию [2].

Такая клеточная мозаика центрального возбуждения и торможения

находит отражение в знаке корреляционной связи между импульсацией нейронов, расположенных на разном расстоянии друг от друга. Так, центральная зона синергично возбужденных нейронов обычно занимает участок диаметром около 200 мк и оказывается окруженной группой заторможенных нейронов в зоне диаметром 200—500 мк (табл. 1).

Как видно из таблицы, действие адекватного раздражения приводит к существенным изменениям в абсолютном значении коэффициента корреляции при сохранении его знака. Это, видимо, свидетельствует о некоторой исходной предопределенности типа функциональной взаимосвязи в нейронном ансамбле.

Габлица ј

Коэффицченты корреляции импульсных реакций пары нейронов крыши среднего мозга лягушки при световом раздражении

	Расстояние между микроэлектродами			
Статистические параметры	менее 200 мк		200-500 мк	
	фоновая активчость	вызванная активность	фоновая активность	вызванная активность
Средняя величина	0.12	0,33	0,17	0,41
Средняя ошибка	± 0.007	$\pm 0,024$	+0,02	±0 ,05
Достоверность разли- чия	P<0.01		P<0,01	

При анализе параметров клеточных реакций нейронного ансамбля обращаєт на себя внимание наличие в последнем элементов двух типов: клеток с относительно стабильными и более вариабельными формами реакций (рис. 1). Стабильность реакции нейронов оценивалась по коэффициенту вариации (ковариация) как латентных периодов, так и временного узора межимпульсных интервалов. Стабильными считались реакции нейронов, у которых ковариация не превышала 10%. Число элементов со стабильными реакциями по показателю латентного периода—14%, а по показателю дисперсии межимпульсных интервалов—5% от общегс числа клеток данного нейронного ансамбля.

С целью выявления структурных основ формирования нейронных ансамблей в центральном отделе зрительного анализатора лягушки изучалась цитеархитектоника крыши среднего мозга на сериях срезов, окрашенных серебром по Дейнека [5].

Гистологическая картина крыши среднего мозга хорошо соответствует описанной ранее Лазаром и Сцекели [9] схеме клеточных элеменгов и слоев. В крыше среднего мозга лягушки основными типами нервных клегок являются пирамидные, ганглиозные, звездчатые и биполярные. Большинство волокон зрительного нерва, входящего в крышу среднего мозга, образует область ветвления, в которой встречаются дендритные ветвы 10-20 нейронов зрительной покрышки. Дендритные отростки пирамидных клеток, расположенных 5 слоях 2, 4, 6, образуют в вертикальной плоскости конусовидные разветвления диаметром 160-180 мк. Ганглиозные клетки, расположенные в 6 и 8 слоях, делятся на 2 подгруппы одни характеризуются широким разветвлением дендритного дерева в горизонтальной плоскости диаметром 250-800 мк, другие-в вертикальной плоскости диаметром 150-500 мк. Большинство дендритов звездчатых нейронов, лежащих в слое 9, разветвляются в тангенциальной плоскости, их окончания удается проследить на расстоянии до 500-600 мк. Дендриты биполярных клетск, расположенных в слое 9, разветвляются в горизонтальной плоскости в пределах 300-400 мк.

Об эволюции нейронных ансамблей



8

Рис. І. Стабильные и вариабельные реакции нейронов крыши среднего мозга лягушки на световое раздражение. Обозначения: А—«off»-реакции 2 нейронов, расположенных на расстоянии 150 мк друг от друга, Б—«off»-

реакции 2 нейронов, расположенных на расстоянии 300 мк друг от друга. Верхняя и средняя кривые—внеклеточная запись потенциалов действия, нижняя кривая—запись поверхностной электрограммы крыши среднего мозга. Появление отметок времени (20 мсек)—отметка выключения света.

Вертикальный ход дендритов и преимущественно вертикальная ориентация концевых разветвлений зрительного нерва указывает на структурную организацию крыши среднего мозга в виде вертикальных колонок клеток, по-видимому образующих интегративные единицы деятельности этого отдела мозга. Горизонтальные короткие аксоны обеспечивают взаимные соединения между близкорасположенными клетками, они, очевидно, как указывают Лазар и Сцекели [9], могут оказывать коллатеральное торможение.

В целях проверки параметров ансамблевой схемы функциональной организации центрального отдела зрительного анализатора лягушки была предпринята попытка рассмотрения ее на примере математической модели. Модель описывает связь между вероятностью регистрации определенной формы взаимосвязи клеточных реакций с радиусом центральной возбужденной и окружающей заторможенной зон нейронов, а также расстоянием между регистрирующими электродами:

$$R_{2} = e \left[1 + \frac{1}{\cos^{2} \left(\frac{\pi + \varphi}{3} \right) (2qP_{1, 2})^{2/3}} \right]^{1/2}$$

где

$$\frac{0}{3} = \frac{1}{3} \operatorname{arc} \cos q, \quad q = \frac{1}{(1/2 + \frac{P_{1}}{1})} < 1$$

P1,2/

Р_{1.1} — вероятность попадания двух микроэлектродов в зону синергично возбужденных клеток,

Р_{1, 2} — вероятность попадания одного микроэлектрода в зону возбужденных нейронов, другого — в зону заторможенных.

При выведении формулы сделаны следующие допушения:

I<R, где 21 — расстояние между электродами;</p>

q>21, где d—минимальное расстояние от сферы радиусом R₁ до сферы радиусом R₂;

R₁. R₂—соответственно радиусы сферы центральных возбужденных нейронов и окружающих заторможенных клеток.

В трех сериях опытов с межэлектродным расстоянием 50, 80 и 100 мк результаты экспериментов отличались от теоретически рассчитанных величии соответственно на 12, 20, 17%, что, очевидно, следует рассматривать как достаточно хорошее соответствие при подобного рода сравнениях средних значенк⁴⁴ данных, полученных из эксперимента и из теоретических моделей.

Сопоставление полученных таким образом пространственных характеристик с изучением таковых для нейронных ансамблей в зрительной коре головного мозга морской свинки выявило существенные особенности последних, отражающие эволюцию зрительного анализатора. Это изучение проводилось путем последовательного прохождения участка коры микроэлектродом с шагом 50 мк через ячейки наложенной на поверхность мозга сетки, дающей плоскостные координаты.

Оценка реакции осуществлялась либо по суперпозиции ответов, либо по постстимульной гистограмме. Анализ вызванной импульсации нейронов проводился как по суммарной реакции клетки на диффузиую вспышку света, так и по отдельным фазам сложных полифазных реакций. В последнем случае в основном учитывались параметры первичной активации, т. е. реакции, возникающей в фазу первичной активации, Об эволюции нейронных ансамблей

длящейся около 50 мсек. Распределение исследованных нейронов с разными типами реакций представлено в табл. 2.

Таблица 2

Соотношение нейронов с разными типами реакций в зрительной коре морской свинки

Тип нейсения	Количество нейронов (процентное содержание)		
тип неиронов	суммарная реакция	лервичная акти- вация	
Клетки с возбудительной реакцией	357 (54%)	145 (17%)	
Клетки с тормозной реакцией	181 (27°/ _o)	320 (38°/ ₀)	
Нейроны, не реагирующие на свет	122 (19%))	381 (45%))	

Изменение соотношения возбудительных и тормозных реакций при разных способах оценки ответа соответствует описанным в литературе данным [3, 7, 8].

157

Рассмотрение фрагментарной топографии области первичного возбуждения (рис. 2) показало, что первично возбуждающиеся нейроны распределены в коре больших полушарий неравномерно (при достоверности различая P<0,01).



Рис. 2. Фрагментарная топография исследуемой области зрительной коры морской свинки. Обозначения: клетки соответствуют ячейкам сети, нало-

женной на поверхность мозга; белыми клетками показаны ячейкч, где на треке отводился хотя бы один первично возбужденный нейрон; черные клетки зона невозбужденных клеток.

В тех случаях, когда исследованная область первичного возбуждения занимает зону большую, чем одна клетка, можно выделить ячейку максимальной активности, где на треке прохождения микроэлектрода регистрируется максимальное количество первично возбуждающихся нейронов. В экспериментах с регистрацией нейронов на разном расстоянии от ячейки максимальной активности установлено, что радиус, на котором регистрируются нейроны с первичной активацией, не превышает 100—140 мк. В предположении, что область первичного возбуждения

характеризуется радиальной симметрией, означает, что диаметр области первичного возбуждения в среднем не превышает 200-280 мк.

В ряде случаев удается уже по результатам отведения импульсной активности нейронов на одном микроэлектродном треке показать, что ячейка максимальной активности соответствует участку, где первично возбуждающиеся нейроны образуют колонку клеток, уходящих вглубь коры. В других случаях для реконструкции такой колонки клеток требовалось сопоставление топографии зарегистрированных нейронов на 2 или 3 микроэлектродных треках.

Интересно отметить, что реконструкция первично возбуждающихся нейронов падает по мере удаления от ячейки с максимальной активностью. Фокус первично возбуждающихся нейронов в зрительной коре морской свинки занимает область, не превышающую области отведения одного микроэлектрода, 60-80 мк.

Область первичного возбуждения представляет собой локальную зону в тангенциальном направлении до 240 мк.

Полученные данные свидетельствуют о том, что область первичного возбуждения имеет сложную структуру и состоит из колонки первично зозбуждающихся нейронов шириной в 1-2 клеточных диаметра.

Таким образом, развитие нейронных ансамблей в корковых анализаторных структурах характеризуется изменением размеров и конфигурации ансамбля, формированием более сложных типов клеточных реакций (первичная и вторичная активация), что, в свою очередь, определяет усложнение структуры вероятностного нейронного ансамбля за счет временной дисперсии фаз сложного ответа.

ПИИ нейрокибернетики и кафедра физиологии человека и животных Ростовского госуниверситета

ЛИТЕРАТУРА

- І. Кастлер Г. Теория информации в биологии. 183, М., 1960.
- 2. Коган А. Б. Нейрофизиология, 1. 123, 1969.
- 3. Коган А. Б. Современные проблемы нейрофизиологии центральной нервной системы. 138, M., 1967.
- 4. Орбели Л. А. Избранные труды, 1, 298, М.-Л., 1961.
- 5. Роскин Г. И. Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М., 1957.
- 6. Чораян О. Г. Нейронная организация центрального отдела зрительного анализатора лягушки. Изд. Ростовского ун-та, 1969.
- 7. Creutzfeldt O., Posina A., Yto M., Probst W. J. Neurophysiol., 32, 127, 1969. 8. Mandle J. J. Neurophysiol., 33, 812, 1970.
- 9. Lasar Gy., Szekely Gy. Golgi studies on the optic center of the frog. J. Hirnforsh, 9. 329, 1967.