

УДК 612.822+611.81:612.014.42

ФИЗИОЛОГИЯ

А. Б. КОГАН, А. Э. ТАМБИЕВ

О СТРУКТУРЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ АНСАМБЛЕЙ НЕЙРОНОВ В ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЕ МОЗГА КРЫСЫ

(Представлено академиком И. С. Бериташвили 25 XII 1970)

Исследованиями последних лет (^{4, 5, 11}) показано, что прием и переработка информации, поступающей по афферентным путям в проекционные поля высших отделов мозга, осуществляется ансамблями нейронов, действующими как функциональные единицы. Подобные ансамбли выявлены в крыше среднего мозга и мозжечка лягушки (^{10, 11}), в зрительной коре морской свинки (⁶). По-видимому, с этим можно связать так называемое колонное группирование нейронов, обнаруженное в сенсомоторной и зрительной областях коры мозга кошки (^{7, 15-18}). Пространственные параметры ансамблей оказались весьма различными в зависимости от вида животного, исследуемых отделов мозга, функционального состояния и ряда других факторов. Целью настоящего исследования было выяснение некоторых пространственно-временных характеристик нейронных ансамблей, возникающих при световом раздражении в зрительной коре мозга крысы. Особое внимание было уделено изучению взаимоотношений активности нейронов, последовательно регистрируемых одним микроэлектродом при вертикальном погружении в кору.

Опыты проводились на курарезированных белых крысах с применением искусственного дыхания. Импульсная активность нейронов зрительной коры мозга регистрировалась внеклеточно двумя или тремя стеклянными микроэлектродами с диаметром кончика около одного микрона. Расстояние между микроэлектродами 100—250—500 м. Одновременно с поверхности коры регистрировалась э.к.г. В качестве раздражителя использовалась вспышка света длительностью 2,5 мсек. Число стимулов при исследовании каждого нейрона не менее шести. Регистрация велась на энцефалографе 4-ЭЭГ с применением триггерного устройства, преобразующего импульсы в посылки тока для записи пером. Всего зарегистрировано более 700 нейронов. Из них попарно около 600 нейронов. 60 нейронов исследованы при одновременной трехканальной регистрации. Пройдено 48 треков, с числом нейронов в треке от четырех до шестнадцати. Анализу подвергалась, как фоновая, так и вызванная активность нейронов, с учетом их пространственных отношений.

А. Фоновая активность нейронов зрительной коры. Выделены три типа фоновой импульсации: 1-й тип — одиночное аритмичное следование импульсов, 2-й тип — пачечные разряды, 3-й тип — смешанный, аритмичное следование одиночных импульсов и пачечных разрядов. Первый тип разрядов имели 39,0% нейронов. Второй тип фоновой импульсации встречался у 10,5% нейронов. Наиболее часто, 50,5%, встречались нейроны, имеющие третий тип фоновой активности. Оказалось, что нейроны, расположенные на разном уровне по ходу погружения микроэлектрода, которые мы в дальнейшем будем называть нейронами одного трека, имеют преимущественно один тип фоновой импульсации. Так, например, 12 треков состояли из нейронов, обладающих только одним типом разрядов (1-й или 3-й). В 18 треках число нейронов, имеющих один тип фоно-

вой ритмики, было равно или превышало 75%. Частота встречаемости каждого из типов фоновой активности в треках представлена на рис. 1. В то же время, не было обнаружено достоверной связи между средними частотами импульсации у нейронов одного трека. Средняя частота импульсации варьировала, в пределах одного трека, от 0,1 до 40 имп/сек.

Б. Вызванная активность нейронов зрительной коры. Из общего числа зарегистрированных нейронов реакция на вспышку света получена в 36% случаев. Выделены четыре вида распределения разного типа реакций в треках нейронов: А-вид — нейроны не изменяют частоты импульсации при вспышке света; Т-вид — нейроны тормозятся при действии света; В-вид — нейроны, возбуждающиеся при действии света; С-вид составляют треки, в состав которых входят нейроны с различными по знаку реакциями (рис. 2).

Приводим частоту встречаемости различного вида треков:

Виды треков	А	Т	В	С
Число треков данного вида	20	13	7	8
Процент от общего числа	41,7	27,1	14,6	16,6

Необходимо отметить, что активирующиеся нейроны в С-треках встречались, как правило, в верхних слоях коры. В более глубоких слоях коры преобладали тормозные ответы. Интенсивность ответов нейронов, в треках всех видов, значительно варьировала на повторные стимулы. Иногда мы наблюдали нейроны, изменяющие знак реакции на противоположный при многократной стимуляции. Чаще это были нейроны с нечеткими размытыми ответами. Одновременная регистрация импульсной активности нескольких нейронов, расположенных на определенном расстоянии друг от друга, позволяет судить о размерах нейронных ансамблей. Так, в ходе опытов, при отведении активности одновременно тремя отдельными микроэлектродами, расположенными по оси на расстоянии 100 м друг от друга, более чем в половине случаев тормозные и возбужденные зоны непосредственно переходили друг в друга (рис. 3). Иногда как с возбужденной, так и с тормозной зонами соседствовала группа А-нейронов. В то же время, не было ни одного случая, где бы у всех трех нейронов встречались ответы одного знака. Анализ взаимосвязи как отдельных нейронов, так и функциональных колонн показал, что диаметр возбужденного ядра нейронного ансамбля, равно как и тормозный периферии, составляет менее 150 м. Функциональные колонны с однотипным реагированием вытянуты от верхних слоев коры к нижним. Об этом свидетельствует тот факт, что нейроны одного вида в функциональных колоннах встречались по всей глубине коры, от верхних слоев до границы с подкорковыми областями.

В настоящее время имеются многочисленные не только функциональные, но и морфологические указания на колонное расположение первых элементов в коре мозга (^{7, 8, 9, 12, 14, 19}). Сопоставив морфологическую карти-



Рис. 1. Распределение типов фоновой ритмики в треках. 1 — первый тип импульсации, 2 — второй тип импульсации, 3 — третий тип импульсации. Стрелками показано распределение соответствующих типов фоновой активности в целом по коре

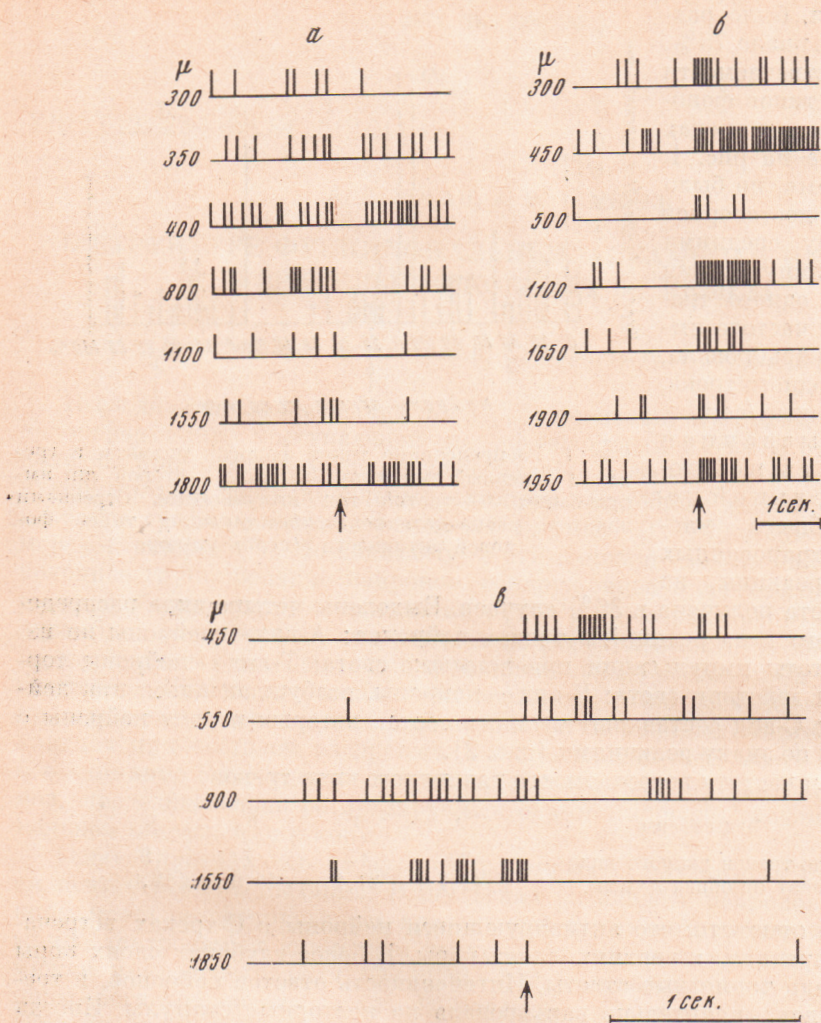


Рис. 2. Виды распределения нейронов в треках. *а* — реакции нейронов Т-трека, *б* — реакции нейронов В-трека, *в* — реакции нейронов С-трека. Цифры — глубина погружения кончика микроэлектрода от поверхности коры. Стрелки — отметка раздражения

пу с результатами, полученными при нейрофизиологических исследованиях, логично предположить, что именно вертикальные колонны клеток являются стержнями формирующихся при функционировании зрительной коры нейронных ансамблей. Такое строение предполагает преобладание внутренних связей между нейронами колонн. Возможно, что этим объясняется однородность типа фоновой активности в треках. Как известно, афферентный залп приходит к воспринимающим нейронам верхних слоев коры (^{1,14}), и, далее, распространение активности по многочисленным межнейронным путям создает не только очаги возбуждения, но и зоны окружающего торможения (^{7,18}). В результате этого импульсные потоки проходят по узким каналам, что важно для функции анализа стимулов. И. С. Беритов (¹) объясняет кольцевое торможение активацией дендритов нейронов соседних нервных кругов, что вызывает анэлектротоническую блокаду клеточных синапсов, тормозящую активность нервных кругов. Юнг (¹³) счи-

тает, что в основе образования мозаики реакций лежат законы реципрокного торможения антагонистических нейронов одного и того же рецептивного поля. Маунткасл (^{7,18}) придает большое значение афферентному торможению, хотя и не отрицает участия других моментов в создании ограничивающего коркового торможения. Различие типов нейронных реакций в С-треках может быть объяснено либо конвергенцией корковых рецептивных полей, либо конусовидной, сужающейся книзу формой функциональных колонн (¹⁸). Вероятно, что зоны возбуждения и торможения несколько варьируют по величине, что может зависеть от мощности стимулов, плотности расположения клеточных элементов и характера разветвлений нервных отростков, а также от функционального состояния объекта (^{2,41}).

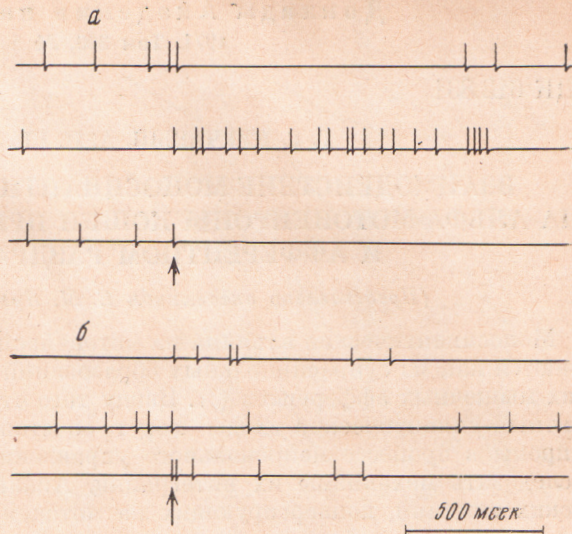


Рис. 3. Виды функциональных взаимоотношений трех одновременно зарегистрированных нейронов. Расстояние между микроэлектродами по оси 100 м. *a* — активирующий нейрон в окружении тормозных нейронов, *б* — тормозной нейрон в окружении активирующихся нейронов. Стрелка — отметка раздражения

Ростовский
государственный университет

Поступило
8 XI 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. С. Беритов, Структура и функции коры большого мозга, М., 1969. ² В. Д. Глезер, В. А. Иванов, Т. А. Щербач, Нейрофизиология, 1, 1, 90 (1969). ³ М. Гуревич, Г. Быховская, Я. Урановская, В сборн. Высшая нервная деятельность, 3, 1929. ⁴ А. Б. Коган, ДАН, 181, № 4, 1021 (1968). ⁵ А. Б. Коган, Нейрофизиология, 1, 2, 123 (1969). ⁶ Г. С. Клепач, О структурно-функциональной организации нейронов зрительной коры мозга морской свинки. Кандидатская диссертация, Ростов-на-Дону, 1968. ⁷ В. Маунткасл, Некоторые функциональные свойства афферентной системы, в кн. Теория связи в сенсорных системах, М., 1964, стр. 185. ⁸ В. М. Светухина, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 42, 2, 31 (1962). ⁹ С. А. Саркисов, Очерки по структуре и функции мозга, М., 1964. ¹⁰ Фам Хыу Хоан, Функциональная организация системы клеток Пуркинье мозжечка лягушки, Кандидатская диссертация, Ростов-на-Дону, 1968. ¹¹ О. Г. Чораян, Нейронная организация центрального отдела зрительного анализатора лягушки, Ростов-на-Дону, 1969. ¹² Е. Г. Школьник-Яррос, Нейроны и межнейронные связи, Зрительный анализатор, Л., 1965. ¹³ Р. Юнг, Интеграция в нейронах зрительной коры и ее значение для зрительной информации, в кн. Теория связи в сенсорных системах, М., 1964, стр. 375. ¹⁴ M. Colonnier, Arch. Neurol., 16, 6, 651 (1967). ¹⁵ D. Hubel, T. Wiesel, J. Physiol., 160, 106 (1962). ¹⁶ D. H. Hubel, T. N. Wiesel, J. Physiol., 165, 3, 559 (1963). ¹⁷ D. H. Hubel, T. N. Wiesel, J. Neurophysiol., 28, 2, 229 (1965). ¹⁸ Mountcastle, J. Neurophysiol., 20, 4, 408 (1957). ¹⁹ D. A. Sholl, J. Anatomy, 89, 1, 33 (1955).