

Ф. А. АТА-МУРАДОВА, Т. И. БЕЛОВА

**ФИЛО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СОЗРЕВАНИЯ
КОРТИКО-ПЕТАЛЬНЫХ ПРОЕКЦИЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ***(Представлено академиком П. К. Анохиным 4 I 1971)*

В процессе исторического развития животных зрительный аппарат и волокна зрительного тракта были связаны сначала с филогенетически более древними структурами среднего мозга, а затем и с более молодыми образованиями межоточного мозга. Такая последовательность филогенетического развития обусловлена усложняющимися анализом зрительных воздействий внешнего мира, который требовал все более усложняющихся структурных надстроек над первичным зрительным трактом.

Вместе с тем интегративная структура зрительной функции такова, что каждый последующий уровень ее развития неизбежно использует свойства предыдущего уровня (¹). Задачей настоящего исследования было выяснение того, каким образом отражаются в онтогенетическом развитии структурные и функциональные усложнения зрительной системы.

Выяснение особенностей онтогенетического созревания зрительных проекций имеет, таким образом, не только специальное значение, но представляет интерес и для решения общебиологических проблем фило-онтогенетического характера. Ранее было показано, что для сенсо-моторной коры характерна резкая гетерохронность в созревании восходящих возбуждений, и она связана с гетерохронией коры и подкорковых ядер (^{2, 3}). Критерием прихода в кору зрительного возбуждения служил вызванный потенциал (в.п.) в ответ на вспышку света (50 мсек) у крольчат различного возраста: от 1 до 20 дней жизни (нембуталовый наркоз 20—30 мг/кг). В.п. отводился шариковым электродом с поверхности мозга.

Для выяснения генеза определенных компонентов в.п. применялось отсасывание мозгового вещества через пипетку с различным диаметром кончика с последующим морфологическим контролем разрушения. Одновременно на препаратах, окрашенных по Нисслию, Гольджи, Буке-Бильшовскому, Петерсу и Шпильмейеру, была изучена последовательность созревания определенных структур зрительного пути.

Вызванный ответ на вспышку регистрируется в зрительной коре крольчонка на 4—5 день жизни. Он представлен одиночной отрицательной волной незначительной амплитуды (15—25 мВ), длительностью до 180 мсек. Латентный период достигает 260 мсек. (рис. 1а, 4 день).

Локальность отведения, отрицательная поляриность ответа и небольшая амплитуда свидетельствуют о том, что структурно эта система представляет собой небольшой пучок волокон, восходящий к плексиморфному, филогенетически наиболее древнему, слою зрительной коры (^{4, 5}). Этот длиннотентный потенциал имеет мезенцефалическое происхождение (рис. 1а, б), так как отсасывание ретикулярной формации на уровне верхних холмов четверохолмия полностью его устраняет (⁶). Этот потенциал мы обозначили буквой *D*, так как в процессе дальнейшего развития созревают еще три компонента зрительного ответа (*C + B + A*).

На 6—7 день жизни созревает второй компонент *C*. Он предшествует компоненту *D*, имеет амплитуду 25 мВ, более короткий латентный период (140—150 мсек). Таким образом, вызванный потенциал уже состоит из двух отрицательных компонентов (*C + D*) (рис. 1а, 6 день) и генерируется, как показали наши опыты, в претектальной области.

Итак, к 7 дню постнатальной жизни зрительная информация приходит в кору мозга уже по двум каналам, которые связывают поверхностный слой зрительной коры с двумя различными подкорковыми структурами.

На 9 день и более постоянно на 10 день жизни появляется третье отрицательное колебание зрительного вызванного потенциала — компонент *B* (латентный период 55—70 мсек.) (рис. 1а, 9 день). Его появление указывает на созревание третьей системы восходящих возбуждений к зрительной коре. Она начинается в вентральной части латерального коленчатого тела (CGLV), так как его разрушение вызывает избирательное устранение компонента *B* из комплекса в.п.

Положительный компонент первичного ответа *A* появляется на 13—14 день жизни в виде небольшого зубца перед отрицательным колебанием (рис. 1а, 12 день). Его происхождение, несомненно, связано с дорзальным отделом латерального коленчатого тела (CGLD) и его разрушение устраняет полностью положительный компонент.

К моменту появления первичного положительного колебания происходят значительные изменения в общей конфигурации вызванного ответа, связанные с процессом окончательного созревания. Отрицательное колебание *B*, созревающее последним, становится самым высоким по амплитуде и его нарастающая синхронизация с компонентом *C* приводит к тому, что оба они сливаются в общую отрицательную фазу (*B + C*). Длиннолатентный компонент *D* может частично маскироваться вторичным подставным колебанием и следует за ним.

Таким образом, вызванный ответ зрительной коры мозга кролика является по своей природе весьма сложным образованием (*A + B + C + D*), состоящим из возбуждений различной физиологической природы. В процессе онтогенетической эволюции компоненты его созревают гетерохронно, и это отражает гетерохронное созревание восходящих к коре зрительных возбуждений. В основе такой резко выраженной функциональной гетерохронии лежит структурная гетерохрония подкорковых зрительных систем (рис. 2). Полученный нами при гистологическом исследовании материал свидетельствует о том, что волокна зрительного тракта, подходящие и к среднемозговым структурам, и к ядрам межучточного мозга, начинают созревать уже у 22-дневного плода, а в 25 дней эмбриональной жизни зрительный тракт представляется окончательно зрелым. По-видимому, с 22 по 25 день эмбриональной жизни волокна зрительного тракта гетерохронно подрастают к зрительным ядрам различного филогенетического возраста.

Структуры, принимающие волокна зрительного тракта в эмбриональном периоде развития, находятся на самых различных стадиях архитектурной и цитологической дифференцировки. За критерий начала цитологической дифференцировки нейробласта мы принимали так называемый критический период появления глыбок первичного тигроида (¹⁰).

Средний мозг. В отдельных нейронах мезенцефалического отдела ретикулярной формации первое появление тигроида наблюдается уже у 10—11-дневного плода кролика. Ядро зрительного тракта и оливарное мезенцефалическое ядро (претектальная область) вступают в фазу интенсивного цитологического развития в 22 дня эмбриональной жизни. Так же рано созревают и волоконные системы претектальной области: у 25—27-дневного плода дорсолатеральная продольная и дорсолатеральная дугообразная система (dorsolateral longitudinal system, dorsolateral arciform fibers) (¹¹) уже вполне зрелые.

Средний и глубокий слои верхних бугорков четверохолмия начинают цитологическую дифференцировку у 27—28-дневного плода.

Нейроны специфического зрительного слоя Stratum griseum superficiale верхних холмиков поздно вступают в фазу цитологического созревания — на 2 день постнатальной жизни.

Зрительные центры межучточного мозга созревают поздно и вступают в критический период в следующей последовательности: а) раньше всего цитологическая дифференцировка начинается в заднем латеральном ядре (LP) и прилежащей к нему части ретикулярного таламического ядра (23—24 дня эмбриональной жизни); б) примерно в то

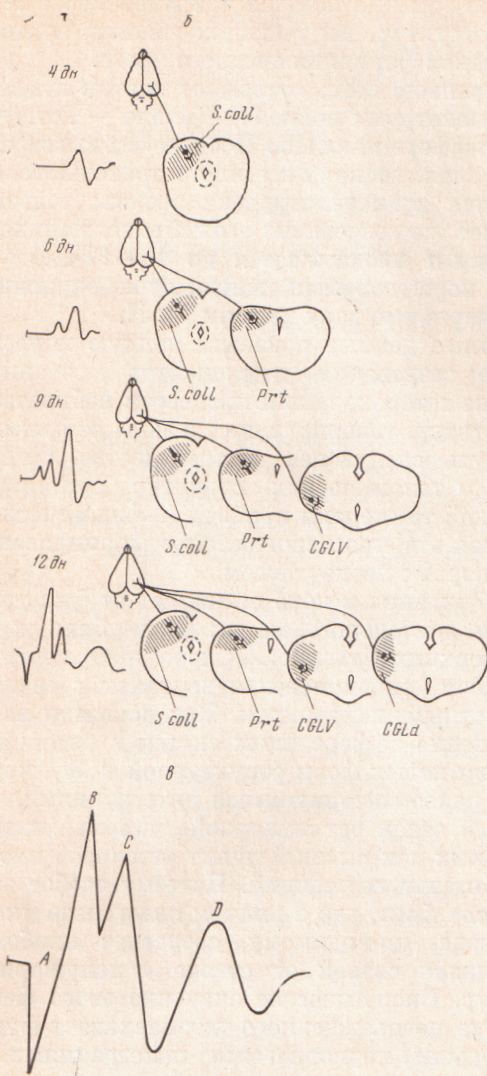


Рис. 1

Рис. 1. Последовательность созревания компонентов вызванного ответа коры как отражение функциональной гетерохронии в созревании зрительных подкорковых центров; а — эволюция вызванных ответов зрительной коры, б — схема подкорковых локализаций возбуждений, формирующих компоненты коркового ответа, в — условные обозначения компонентов вызванного ответа (последовательность созревания от $D \rightarrow C \rightarrow B \rightarrow A$)

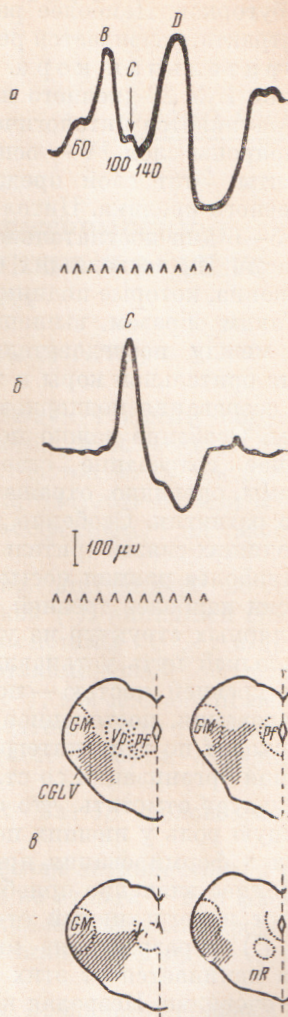


Рис. 2

Рис. 2. Избирательное устранение отрицательного компонента В из комплекса в.п. после отсасывания вентрального ядра; а — фон, потенциал на 12 день жизни, б — потенциал после отсасывания, в — схема протяженности разрушения колеччатого тела, А, В, С, D — компоненты зрительного ответа коры, цифры — латентные периоды, стрелкой обозначен претектальный компонент С

же время начинается созревание каудального отдела CGLV, образованного CGLViv и крупноклеточной частью CGLVe (классификация CGLV дана по (12)); в) несколько позже (24—25 дней эмбриональной жизни) появляется первичный тигроид в оральной части CGLViv; г) еще позже (у 24—25-дневного плода) в остальных двух подразделениях CGLV: CGLVe и CGLVid; д) основная масса клеток CGLD начинает цитологическое созревание в поздние сроки эмбриогенеза.

Следовательно, в целом первичные зрительные центры межуточного мозга цитологически дифференцируются несколько позже зрительных

центров претектальной области, но заметно раньше нейронов коры верхних бугорков. Наиболее рано из структур, получающих волокна зрительного тракта, развивается ретикулярная формация среднего мозга.

Зрительная кора. Здесь раньше всего созревают клетки и волокна слоя I. У 20-дневного плода в некоторых нейронах Кахала — Ретциуса уже начинается цитологическая дифференцировка. Позднее всего созревают нейроны слоя IV — основного слоя, воспринимающего зрительные афференты. Этот слой представляется архитектурно зрелым только у 7-дневного кролика. Цитологическое же созревание его нейронов начинается с 5—6 дня постнатальной жизни и продолжается до 10—12-дневного возраста. Из восходящих систем коры первыми появляются одиночные волокна, которые поднимаются через всю кору к слоям I и II.

Таким образом, вышеприведенные данные показали полную корреляцию между последовательностью созревания компонентов вызванного ответа зрительной коры и таким же гетерохронным процессом избирательного созревания подкорковых структур, генерирующих в коре эти компоненты. Особенно важно подчеркнуть следующее обстоятельство. Гетерохронное созревание стволовых и таламических структур зрительной системы, очевидно, отражает в какой-то степени процесс ее филогенетического развития. Особенно отчетливо это прослеживается в формировании восходящих связей зрительных центров с неокортексом.

Наиболее ранняя посылка возбуждения к коре возникает от филогенетически наиболее древней области зрительного мозга: из глубинных ретикулярных структур на уровне верхних бугорков. В коре этот нервный зрительный путь устанавливает свои синаптические контакты с ее наиболее древней частью — поверхностным нейропилем. Как показали наши исследования, постепенное усложнение афферентных систем в онтогенезе происходит по типу интегрирования новых форм структурной и функциональной организации со старыми, ранее сложившимися интеграциями.

Следует отметить, что оральный отдел ретикулярной системы играет ведущую роль у низших позвоночных как высший пункт стволовой интеграции и формирования приспособительных реакций. Поэтому особое эволюционное значение приобретает тот факт, что в раннем онтогенезе именно этот интегративный отдел ствола, по-видимому, созревает наиболее рано⁽⁸⁾, и разрастание восходящих связей от ствола к полушариям мозга начинается от этих структур. Биологическое значение этого феномена очевидно. Незрелая кора мозга новорожденного устанавливает функциональные контакты с уже готовыми подкорковыми интеграциями, и только на этой основе строится в дальнейшем зрительный опыт взрослого животного.

Институт нормальной и патологической физиологии
Академии медицинских наук
Москва

Поступило
19 XI 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. К. Анохин, В кн. Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы, М., 1964. ² П. К. Анохин, Биология и нейрофизиология условного рефлекса, М., 1968. ³ Ф. А. Ата-Мурадова, Матер. I научн. конф., посв. пробл. физиологии, морфол., фармакологии и клиники ретикул. форм. мозга, М., 1960, стр. 14. ⁴ Ф. А. Ата-Мурадова, Физиол. журн. СССР, 29, 7, 781 (1963). ⁵ Ф. А. Ата-Мурадова, Принципы онтогенетического развития восходящих систем коры мозга, автореф. докторской диссертации, М., 1968. ⁶ Ф. А. Ата-Мурадова, Т. И. Белова, В кн. Зрительный и слуховой анализаторы, морфологический, физиологический и клинический аспекты, матер. симпозиума, М., 1967, стр. 7. ⁷ Т. И. Белова, Бюлл. эксп. биол. и мед., № 9, 108 (1968). ⁸ Т. И. Белова, В кн. Общая нейрофизиология и экспериментальная патология нервной системы, Инст. норм. и патол. физиол. АМН СССР, матер. конф., М., 1970, стр. 18. ⁹ F. Ata-Muradova, T. I. Belova, Proc. of the Intern. Union of Physiol. Sci., 7, XXIV Intern. Congr., Washington, 1968, p. 20. ¹⁰ L. B. Flexner, In: Genetic Neurology, Chicago, 1950, p. 194. ¹¹ H. Kuhlenbeck, R. N. Miller, J. Comp. Neurol., 76, № 2, 323 (1942). ¹² K. Niimi, T. Kanaseki, T. Takimoto, J. Comp. Neurol., 121, № 3, 313 (1963).