

А. Б. КОГАН, Б. М. ВЛАДИМИРСКИЙ, А. Э. ТАМБИЕВ,  
Г. П. ФОМИН

# О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОЗАИКИ НЕЙРОННЫХ АНСАМБЛЕЙ В КОРЕ МОЗГА

(Представлено академиком М. Н. Ливановым 19 XI 1971)

Изучение иерархической организации нервных механизмов от уровня деятельности отдельных клеток до центральных процессов составляет одну из фундаментальных проблем нейрофизиологии. Складывавшиеся при этом функциональные объединения нервных элементов обозначали как констелляции и ансамбли (<sup>1</sup>, <sup>2</sup>), но до последнего времени не конкретизировали в реальных нервных структурах. Недавние исследования латентных периодов реакций корковых нейронов привели к представлению об их последовательном вовлечении в возбуждательный процесс путем образования ветвящихся цепочек, которые обрываются торможением (<sup>3</sup>). Полученные таким образом временные показатели формирования корковой функциональной мозаики ставят на очередь вопрос о ее пространственных характеристиках.

На основе полученных ранее некоторых сведений о размерах и других пространственных характеристиках реальных вероятностных ансамблей нейронов в анализаторных полях коры (<sup>4</sup>) предпринимается попытка определить рисунок того мозаичного узора, который образуется распределением возбуждающихся и затормаживающихся групп клеток на фоне нереагирующих. Трудности прямого экспериментального определения полной конфигурации этого узора привели к использованию математических методов, которые на основании статистики многих экспериментов могли бы дать формальную картину усредненной нейронной мозаики. Для оцен-

Таблица 1

Частота встречаемости (в процентах) комбинаций возбуждающихся (В), тормозящихся (Т) и нереагирующих (Н) нейронов в реакциях пар клеток на вспышку света и число клеток разных реакций

| Функциональное состояние | Расстояние между микроэлектродными | Всего нейронов | Распределение пар нейронов по комбинациям их ответов, % |    |    |    |    |    | В  |      | Т  |      | Н   |      |
|--------------------------|------------------------------------|----------------|---------------------------------------------------------|----|----|----|----|----|----|------|----|------|-----|------|
|                          |                                    |                |                                                         |    |    |    |    |    |    |      |    |      |     |      |
|                          |                                    |                | ВВ                                                      | ТТ | НН | ВТ | ВН | ТН | Н  | %    | Н  | %    | Н   | %    |
| Исходное состояние       | 400                                | 338            | 8                                                       | 12 | 32 | 14 | 17 | 17 | 79 | 23,4 | 93 | 27,5 | 166 | 49,1 |
|                          | 250                                | 204            | 3                                                       | 8  | 39 | 7  | 23 | 20 | 37 | 18,1 | 43 | 21,1 | 124 | 60,8 |
|                          | 500                                | 124            | 5                                                       | 11 | 52 | 5  | 16 | 11 | 19 | 15,3 | 24 | 19,3 | 81  | 65,4 |
| Судорожное состояние     | 100                                | 222            | 9                                                       | 2  | 68 | 3  | 14 | 4  | 39 | 17,6 | 12 | 5,4  | 171 | 77,0 |
|                          | 250                                | 160            | 10                                                      | 4  | 65 | 4  | 12 | 5  | 29 | 18,1 | 13 | 8,1  | 118 | 73,8 |
|                          | 500                                | 76             | 5                                                       | 10 | 74 | 0  | 5  | 6  | 6  | 7,9  | 10 | 13,1 | 60  | 79,0 |
| Период восстановления    | 100                                | 158            | 9                                                       | 9  | 42 | 11 | 18 | 11 | 38 | 24,0 | 32 | 20,2 | 88  | 55,8 |
|                          | 250                                | 130            | 15                                                      | 5  | 43 | 3  | 23 | 11 | 37 | 28,5 | 15 | 11,5 | 78  | 60,0 |
|                          | 500                                | 50             | 24                                                      | 4  | 32 | 0  | 28 | 12 | 19 | 38,0 | 5  | 10,0 | 26  | 52,0 |

Рис. 1. Двумерная реконструкция пространственного распределения нейронов разного типа реакций на световой стимул. *В* — реакция возбуждения, *Т* — реакция торможения, *Н* — отсутствие реакции. Шаг реконструкции (расстояние между изображенными нейронными элементами) 100 м. *I* — исходное состояние, *II* — судорожное состояние, *III* — период восстановления

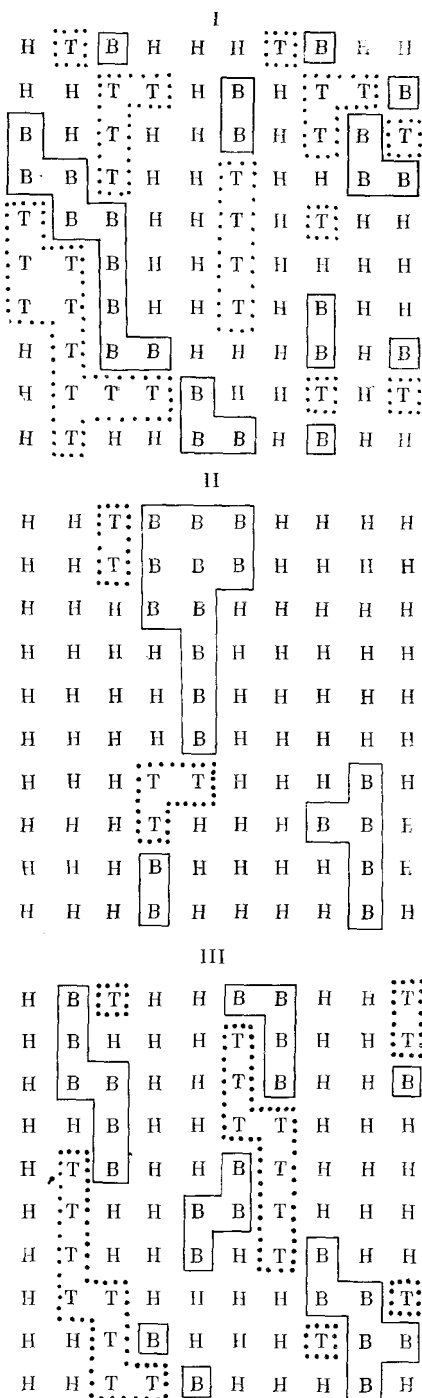
ки физиологического значения показателей такой мозаики сравнивалась ее конфигурация в исходном состоянии и при искусственно вызванном судорожном припадке.

Опыты проводились на обездвиженных тубокурарином белых крысах. Вызванная импульсная активность нейронов зрительной коры мозга регистрировалась одновременно двумя стеклянными микроэлектродами (3М-KCl), располагающимися на различных расстояниях (100; 200; 500 м) друг от друга. В качестве адекватного раздражителя использовалось освещение контралатерального глаза животного источником света мощностью 40 дж с длительностью вспышки 2,5 мсек., находящимся на расстоянии 30 см. Число повторных раздражений колебалось от 5 до 10. При этом наблюдалась вариабельность количественных характеристик ответов, выраженная в разной степени у различных нейронов. Однако тип ответа (возбуждение, торможение, отсутствие реакции), как правило, не изменялся.

Эпилептический приступ вызывался прямым раздражением коры мозга импульсом тока напряжением 10—20 в, длительностью 0,1 мсек. с частотой 10 имп/сек в течение 10—15 сек. Всего было зарегистрировано 666 нейронов в опытах на 73 животных. Регистрация велась от всех слоев коры.

Статистический анализ частоты встречаемости комбинаций пар нейронов, проявляющих реакции разного типа, показывает, что их пространственное распределение не является независимым, а имеет место явно выраженная агрегация элементов одного функционального состояния. Сравнительно, не представлялось возможным получать картину пространственного распределения, используя какую-либо схему чисто случайного выбора.

Поэтому построение модели пространственной организации было разбито на этапы, каждый из которых связан с выбором последовательных



элементов мозаики нейронов, реагирующих возбуждением, торможением или нереагирующих. Таким образом, сложная многомерная задача оптимизации была сведена к последовательному решению одномерных оптимизационных задач.

Исходными данными для этих расчетов служили статистики распределения различных комбинаций типов реагирования нейронов в зависимости от расстояния между ними (табл. 1). Моделируемый участок коры, по глубине которого производилась регистрация пар нейронов (в нашем случае размером  $1000 \times 1000 \mu$ ), разбивался на квадраты размером  $100 \times 100 \mu$ . Нумерация этих квадратов (от 1 до 100) представляла собой последовательные шаги в алгоритме реконструкции. Функциональное состояние нейронов условно принималось однородным для участка размером  $100 \times 100 \mu$ , представляющего или отдельный нейрон, или результирующую взаимодействия нескольких. Кроме того предполагалось, что соотношения числа пар нейронов с разными формами ответа остаются инвариантными при сдвигах и поворотах участка проекционной области коры, который реконструируется. В соответствии с принятым алгоритмом на каждом шаге выбиралось такое функциональное состояние, которое обеспечивало минимум суммы модулей отклонений от распределения полученных в экспериментах частот встречаемости отдельных функциональных состояний и их комбинаций. Таким образом, на каждом этапе подсчитывалось девять таких сумм и находилось три минимальных значения, соответствующих трем возможным функциональным состояниям (возбуждение, торможение, отсутствие реакции) на каждом предыдущем шаге. Для построения окончательной мозаики выбиралась такая последовательность, которая до минимума снижала ошибку за все сто шагов.

В результате вычислений, выполненных с помощью ЭЦВМ, были реконструированы картины мозаичных узоров, представленные на рис. 1. Так как для расчетов использовались частоты, полученные из всех опытов, то мозаики, приведенные на рис. 1, представляют собой обобщенные картины пространственного распределения нейронов разного функционального состояния для любого сечения заданной площади, усредненного по всем слоям коры.

Как видно из рис. 1, в исходном состоянии в ответ на световой стимул образуется дробная мозаика сравнительно небольших групп, возбуждающихся и тормозящихся нейронов, иногда в виде цепочек (от 1 до 9 клеток в каждой группе), между которыми располагаются нейроны, не реагирующие на данный стимул.

Судорожное состояние сопровождается существенным изменением конфигурации нейронной мозаики. Наступает укрупнение групп возбуждающихся нейронов, которые образуют большие конгломераты на фоне обширных полей нереагирующих нейронов. В период восстановления после судорожного припадка происходит постепенное возвращение к более дисперсному характеру распределения активных клеточных групп. Это соответствует данным о возрастании размеров ансамблей корковых нейронов при судорожной активации, полученным на основании статистики результатов мультимикроэлектродных отведений.

Как было подчеркнуто выше, реконструированная таким методом нейронная мозаика является статистическим усреднением многих реальных мозаик, распределенных пространственно на разной глубине коры и по времени на разных этапах корковой реакции. Для реконструкции мозаик, более дифференцированных в пространстве и времени, были использованы статистики, приуроченные или к заданным слоям коры, или к определенным фазам вызванного потенциала (первичное возбуждение, тормозная пауза, вторичное возбуждение).

Дальнейшее дифференцирование условий набора статистик все более приближает формальные картины реконструкции к нейронным мозаикам,

а их совмещение с распределением латентных периодов, выявляющим цепочки возбуждающихся нейронов (<sup>3</sup>), позволяет приблизиться к пониманию закономерностей формирования этих функциональных мозаик.

Ростовский государственный  
университет

Поступило  
16 XI 1971

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> А. А. Ухтомский, Собр. соч., 4, Очерк физиологии нервной системы, Л., 1945. <sup>2</sup> R. Lorente de No, Studies in Nerve Physiology, N. Y., 1947. <sup>3</sup> М. Н. Ливанов, в сборн. Проблемы соврем. нейрофизиол., «Наука», 1965, стр. 37. <sup>4</sup> А. Б. Коган, Нейрофизиология, 1, 120 (1969). <sup>5</sup> Р. Беллман, Динамическое программирование, ИЛ, 1960.