

А. С. Батуев

**Нейрофизиология коры головного мозга:
модульный принцип организации
(курс лекций)**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 61
ББК 5
А11

А11 **А. С. Батуев**
Нейрофизиология коры головного мозга: модульный принцип организации: (курс лекций) / А. С. Батуев – М.: Книга по Требованию, 2023. – 216 с.

ISBN 978-5-458-38942-6

Книга содержит основные сведения по микро- и макроструктуре высшего отдела головного мозга - коры больших полушарий. Дается характеристика клеточного и субклеточного уровня, электрических и химических механизмов взаимодействия нейронов, закономерностей созревания коры мозга в индивидуальном развитии организма, роли коры головного мозга в приеме и переработке сенсорной информации, программировании и организации целенаправленных двигательных актов.

ISBN 978-5-458-38942-6

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

В-третьих, технический арсенал исследовательских возможностей сегодняшней нейроморфологии и нейрофизиологии позволил создать предпосылки для изучения внутренней микроорганизации коры мозга. Примечательно, что первый период изучения коры в данном направлении характеризовался практически независимыми поисками нейроморфологов и нейрофизиологов, и при этом казалось справедливым, что внутренняя организация коры мозга отвечает вероятностно-статистическому принципу связей. Однако использование различных приемов морфофизиологического анализа с одновременной идентификацией корковых элементов все более настойчиво приносило сведения об упорядоченности кортикальной организации не только в плане модальных различий, определяемых топографией проекций таламических образований, но и тех связей между собственно кортикальными элементами, которые обеспечивают выполнение внутрикорткальных операций.

В-четвертых, знаменательным для современной физиологии мозга является тот факт, что все большее внимание исследователей обращается к процессам внутрикорткального торможения, которые играют существенную роль как в организации сенсорных входов и взаимодействия корковых нейронов, так и формирования кортико-фугальных выходов. Существенна структурная классификация корковых тормозных интернейронов, их связей с эфферентными пирамидными клетками, оценка эргичности их синаптических влияний в сочетании с нейромодуляторами и нейропептидами тормозного действия. Внутрикорткальное торможение рассматривается в качестве фактора, определяющего тонкую динамику корковой организации.

В-пятых, решение многих задач нейрофизиологии мозга оказалось невозможным без строгого анализа ее сенсорных входов и моторных выходов. Стало ясно, что далеко не вся информация, поступающая на вход сенсорной системы, достигает коры мозга, ее специфических сенсорных полей. Более того, в значительно интегрированном виде информация направляется к высшим ассоциативным полям неокортекса, чтобы быть использованной для формирования биологически адекватных кортикальных влияний к различным исполнительным системам головного и спинного мозга. В строгом смысле слова процессы, происходящие в любом кортикальном образовании, направлены к задаче выполнения сенсомоторной интеграции.

В-шестых, наряду с выявлением относительно стабильных внутрикортковых отношений важное значение придается исследованию тонких пластических перестроек, возникающих в коре больших полушарий бодрствующего животного в процессе выполнения определенной поведенческой задачи. Такой подход позволяет приблизиться к пониманию тех операций, которые выполняются различными корковыми отделами применительно к работе целостного мозга. Пластические перестройки нейрональной

активности неокортекса в динамике обучения, закрепление следов в краткосрочной памяти в сравнении с изменениями активности нейронов глубоких структур мозга позволяют оценить удельную роль корковых формаций в реализации таких сложных форм деятельности мозга, как формирование программ целенаправленных актов.

Выделенные нами факторы, конечно, не являются исчерпывающими, но служат весомым основанием для формирования самостоятельного научного направления — нейрофизиологии коры головного мозга, которая может рассматриваться в качестве фундамента для анализа мозгового обеспечения сложных форм высшей нервной деятельности.

КОРКОВЫЙ НЕЙРОННЫЙ МОДУЛЬ (структурные аспекты)

В изучении структурно-функциональной организации коры мозга все отчетливее обнаруживается тенденция к поискам определенной упорядоченности межнейрональных отношений. Попытка сопоставить функциональные свойства различных полей неокортекса лишь с их цитоархитектоническими особенностями не привела к ожидаемым результатам. Оказалось, что объяснить специфическую деятельность мозга, исходя из строения цитоархитектонического поля коры, весьма трудно. Продолжающиеся поиски привели к необходимости учитывать всю систему связей той или иной корковой зоны и прежде всего особенность распределения проекционных путей из ядер таламуса. Однако, как бы тщательно не описывались таламо-кортикальные входы, эта система знаний еще не способна объяснить те внутренние механизмы, которые присущи коре как самостоятельному отделу мозга.

1.1. КОЛОНЧАТАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОРЫ

Наиболее перспективными явились исследования по выявлению закономерностей внутренних связей между корковыми клетками. Наряду с горизонтальными связями в пределах одного слоя были обнаружены связи по вертикали между слоями. На радиальное расположение нейронов обратил внимание еще фон Экономо, которому принадлежит термин «колонка» применительно к корковой организации. Позже при использовании метода ретроградного транспорта было установлено, что у кошек кортико-спинальные нейроны располагаются гнездами по 5—10 клеток на участке среза 300—500 мкм. Этот же принцип оказался справедливым для организации каллозальных и ассоциативных кортико-кортикальных проекций, выходы и входы которых образуют радиальные колонки. Характерной чертой любой кортикальной колонки явились организованные в пучки таламо-кортикальные волокна и пучки апикальных дендритов пирамидных нейронов. Создавалось впечатление, что горизонтальная сло-

истость коры определяется клеточными мишенями, на которые проецируются выходящие волокна; вертикальная организация колонки задается спецификой афферентного входа, а нейроны внутри колонки переключают входящую в слой IV таламо-кортикальную импульсацию и распространяют ее в вертикальном направлении. Используя метод Ф. Ниссля, С. Экономо и Дж. Коскинас в 1925 г. обнаружили, что гигантские пирамидные клетки Беца в слое I сенсомоторной коры группируются в гнезда по три и более клеток, регулярный интервал между такими гнездами равен в среднем 380 ± 50 мкм. Лоренте де Но в 1937 г. с помощью импрегнационных методов показал, что оперативной единицей коры является вертикально организованная группа клеток, теснее связанных вдоль вертикальной оси, чем по горизонтали. В. Маунткасл в 1957 г. отмечал, что соматосенсорная кора кошек организована в «элементарные функциональные единицы» — колонки клеток, ориентированные перпендикулярно поверхности коры и вовлекающие все клеточные слои. Диаметр вертикальной колонки, по его мнению, составляет 500 мкм, а все нейроны, входящие в нее, обладают одинаковыми свойствами. Выдвинутая им гипотеза колончатой организации неокортекса получила широкое распространение и была подтверждена применительно к затылочной, височной, моторной и другим корковым зонам. Напомним основные принципы этой гипотезы:

- 1) все нейроны колонки отвечают на одну и ту же модальность стимуляции;
- 2) все нейроны имеют почти одинаковые периферические рецептивные поля;
- 3) на периферическую стимуляцию все нейроны отвечают с одинаковым латентным периодом;
- 4) колонки нейронов, отвечающие на различные модальности стимуляции, пространственно разнесены;
- 5) активация одной колонки вызывает торможение соседних колонок.

Развивая свою гипотезу колончатой организации неокортекса, В. Маунткасл частично изменил некоторые свои прежние положения. В своих последних работах он пишет, что каждая колонка или модуль могут представлять собой локальную нервную цепь, которая обрабатывает информацию, передает ее со своего входа на выход и при этом подвергает ее трансформации, определяемой общими свойствами структуры и ее внешними связями. В активности такой колонки могут отражаться несколько переменных признаков сигналов, распределенных на двумерной матрице. Между упорядоченными группами колонок в коре и подкорковых структурах существуют специфические связи и топологические отношения. Причем признаки, по которым происходит идентификация колонок и групп колонок, для разных областей коры могут различаться. Колончатость строения коры допус-

кает частичное перекрытие афферентации топографически близких рецептивных полей на периферии. Дивергенция выходов одной колонки обеспечивает селективную обработку определенных параметров конвергирующих входных сигналов той же колонки.

Основной единицей коры мозга В. Маунткасл считает миниколонку, представляющую собой вертикальный цилиндр диаметром около 30 мкм и содержащую около 110 клеток. Более крупное объединение — макроколонка диаметром от 500 до 1000 мкм содержит несколько сот миниколонок. Применительно к зрительной коре, например, одна миниколонка служит единицей картирования параметра ориентационной специфичности в каждой доминантной по глазу половине пары, составляющей макроколонку стриарной коры. Благодаря интрамодульным связям (многочисленным избирательным и специфичным) возникают более обширные объединения нескольких структур мозга, названные распределенными системами. Последние состоят из множества модульных элементов, связанных между собой в «эшелонированные» параллельные и последовательные объединения со многими входами и выходами. Функция распределенной системы не локализуется ни в одной из ее частей, она представляет собой динамическую активность самой системы как таковой.

Итак, казалось бы, наличие колонок в коре получает строгое функциональное объяснение, которое может быть использовано для рассмотрения корковых механизмов и сенсорной дискриминации и коркового контроля произвольных движений.

Однако некоторые факторы заставляют внести существенные коррективы в наше представление о конструкции коры, которое сложилось за многие годы развития так называемой топографической гипотезы. Согласно этой гипотезе сенсорное картирование на поверхности коры обеспечивается строго по топографическому принципу. Например, применительно к соматической сенсорной системе — это так называемый гомункулюс, который впервые описан У. Пенфилдом и И. Расмуссеном и представляет собой несколько искаженное изображение человеческого тела, наложенное на поверхность соматосенсорной коры. Между топографической и колончатой гипотезами существуют противоречия относительно модальной специфичности, подобия рецептивных полей, сходства латентных периодов, а также по невозможности различения границ колонок. Отмечается, что если колонкообразные структуры и существуют, то их трудно определить нейрофизиологическими методами. Противоречивость теоретических концепций усиливается благодаря терминологической путанице, что произошло и с «колончатой» гипотезой, которая базировалась на ряде постулатов, не подтвердившихся современными исследованиями. Употребление терминов «колонка», «цилиндр», «пул», «ансамбль» и других, без разъяснения того, какое содержание вкладывается автором, не дает возможности срав-

нивать разные исследования корковой организации. Тем не менее концепция модульной организации неокортекса, которая более строго обоснована морфологическими наблюдениями, принимается многими авторами. Если физиологические трактовки корковых колонок как самостоятельных дискретных функциональных единиц коры вызывают сомнения или возражения, то функциональная роль структурных корковых модулей еще ждет своей расшифровки.

Кроме того, колончатая гипотеза недостаточно учитывает наличия широкой конвергенции к одному и тому же корковому нейрону афферентных влияний различных модальностей и субмодальностей. Исследования на бодрствующих животных показали, что процент мономодальных узкоспецифичных корковых нейронов весьма незначителен. Этого и следовало ожидать, если принять во внимание множество аппаратов докорковой интеграции. Однако при этом нельзя исключить случаев выраженной функциональной специализации и структурной дифференциации корковых нейронов той или иной сенсорной сферы. Например, в соматосенсорной коре грызунов описаны выраженные структурные объединения типа бочонков с их высокой специализацией при иннервации вибрисс. Как правило, в коре млекопитающих мы имеем дело с сенсорной интеграцией высшего порядка, и поиски однозначной связи структурных единиц — корковых модулей и актов сенсорной дискриминации должны проводиться, по крайней мере, с большой осторожностью.

Несмотря на расхождения исследователей в оценке количественных структурных или функциональных параметров, а иногда и в понимании физиологической роли корковых модулей, модульный принцип организации неокортекса следует признать весьма перспективным и наиболее обоснованным открытием последних десятилетий.

Поэтому нельзя не согласиться с В. Маунткаслем, что *«главная задача, которую нужно разрешить, чтобы понять функцию новой коры и, следовательно, большого мозга, состоит в раскрытии внутренней структуры и функциональной организации неокортикального модуля»* [Маунткасл, Эдельман, 1981, с. 25, курс. мой. — А. Б.].

1.2. КОНСТРУКЦИЯ КОРКОВОГО МОДУЛЯ И ДЕНДРИТНЫХ ПУЧКОВ

Вертикальные цилиндрические нейронные объединения, с нашей точки зрения, удобнее всего именовать структурными корковыми модулями, принимая во внимание, что унитарный ответ группы кортикальных нейронов может иметь место только при условии их объединения в единую систему. Это последнее особенно четко прослеживается при изучении тонкой организации сенсомоторной коры, представляющей собой интегративный аппа-

рат с множеством афферентных входов и ограниченным числом выходов — кортикальная шеррингтоновская воронка. В сенсомоторной коре кошки описаны скопления пирамидных нейронов III—VI слоев. Причем центральное положение занимают гигантские пирамидные клетки, вокруг них располагаются 2—3 крупные или средние пирамиды, дендриты которых идут пучком, приближаясь друг к другу по мере удаления от тела клетки (рис. 1.1.).

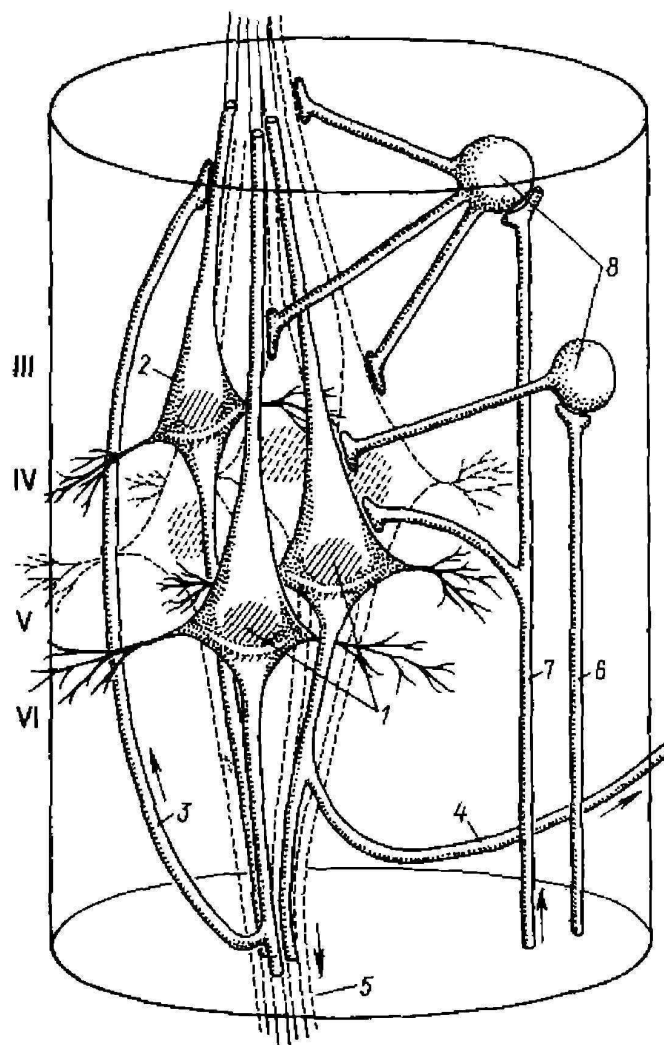


Рис. 1.1. Принципиальная схема структурного модуля сенсомоторной коры, имеющего форму цилиндра (по Батуеву и Бабминдре).

1 — кортико-спинальные клетки (быстрые и медленные) на уровне слоев V и VI, 2 — кортико-рубральные клетки на уровне слоя III; 3 — возвратная коллатераль аксона, обеспечивающая облегчающие влияния в пределах модуля; 4 — возвратная коллатераль аксона, вступающая в контакт с тормозным интернейроном; 5 — пучок аксонов, выходящий за пределы колонки; 6 — афферентный вход, контактирующий с интернейроном, 7 — афферентный вход, образующий, кроме того, терминали на пирамидных нейронах, 8 — интернейрон.

Основанием для выделения из всей массы нейронов какой-либо группы послужило прежде всего гнездное расположение клеток, чаще всего представляющее собой объединение из 5—6 нейронов. Иногда наблюдаются плотные прилегания мембран

двух рядом лежащих пирамид. Расстояние между отдельными клеточными группами колеблется и варьирует в пределах 50—60 мкм. Взаимопроникновение дендритов из одного модуля в другой, несомненно, облегчает формирование синаптических контактов с одним и тем же афферентным волокном и таким образом способствует объединению этих групп нейронов в более крупную целостную систему. Таким образом объединение корковых нейронов, имеющее форму вертикальных цилиндров, способное к относительно автономной деятельности, снабженное афферентными входами и определенной системой внутрикорковых межнейронных связей, включая тормозные интернейроны, а также эфферентными выходами, осуществляемыми через группу пирамидных клеток, будем называть структурным корковым модулем. Отмечающиеся нами структурные модули составлены из пирамидных клеток среднего и большого размера. В слое V нейроны в модулях располагаются либо в одной плоскости, либо уступами друг над другом, либо цепочкой по вертикали. Одним из наиболее простых объединений нейронов по вертикали является группа, состоящая из пирамидных клеток разных слоев, образующих межнейронные связи в радиальном направлении, и из звездчатых клеток, аксоны которых также ветвятся в вертикальном направлении. Ими могут быть как возбуждающие, так и тормозные интернейроны. Назовем подобное объединение микромодулем. Горизонтальное ветвление аксонов специфических таламо-кортикальных афферентов, апикальных дендритов пирамидных клеток, их аксонных коллатералей, аксонов звездчатых нейронов формируют более крупные нейронные объединения, состоящие из нескольких различных микромодулей и имеющие размер 300—600 мкм. Такие объединения построены в значительной мере на функциональной основе, носят динамический характер и именуются функциональными корковыми модулями (рис. 1.2).

Одним из существенных факторов объединения разных типов пирамидных клеток являются вертикально ориентированные пучки апикальных дендритов, расстояние между которыми равно в среднем 50 мкм. Дендриты, входящие в состав пучков, берут начало от гнезда средних и крупных пирамид, по мере приближения к плексиморфному слою сближаются, и если их проксимальные участки отстоят на расстояние не более 5—10 мкм, то дистальные нередко прямо контактируют между собой. Поскольку вид пучка дендритов одинаков на взаимно перпендикулярных вертикальных срезах коры, можно полагать, что они имеют форму цилиндров, диаметр которых лишь несколько увеличивается в верхних слоях коры.

В схематическом изображении дендритный пучок представляется в виде микросистемы, предназначенной, по-видимому, для синхронной работы вертикально организованного объединения

нейронов, в состав которого входят различные корковые эфферентные нейроны и интернейроны.

Электронномикроскопический анализ взаимоотношений дендритов в пучках показал, что соседние дендриты иногда могут быть отделены друг от друга нейропильной массой, но в то

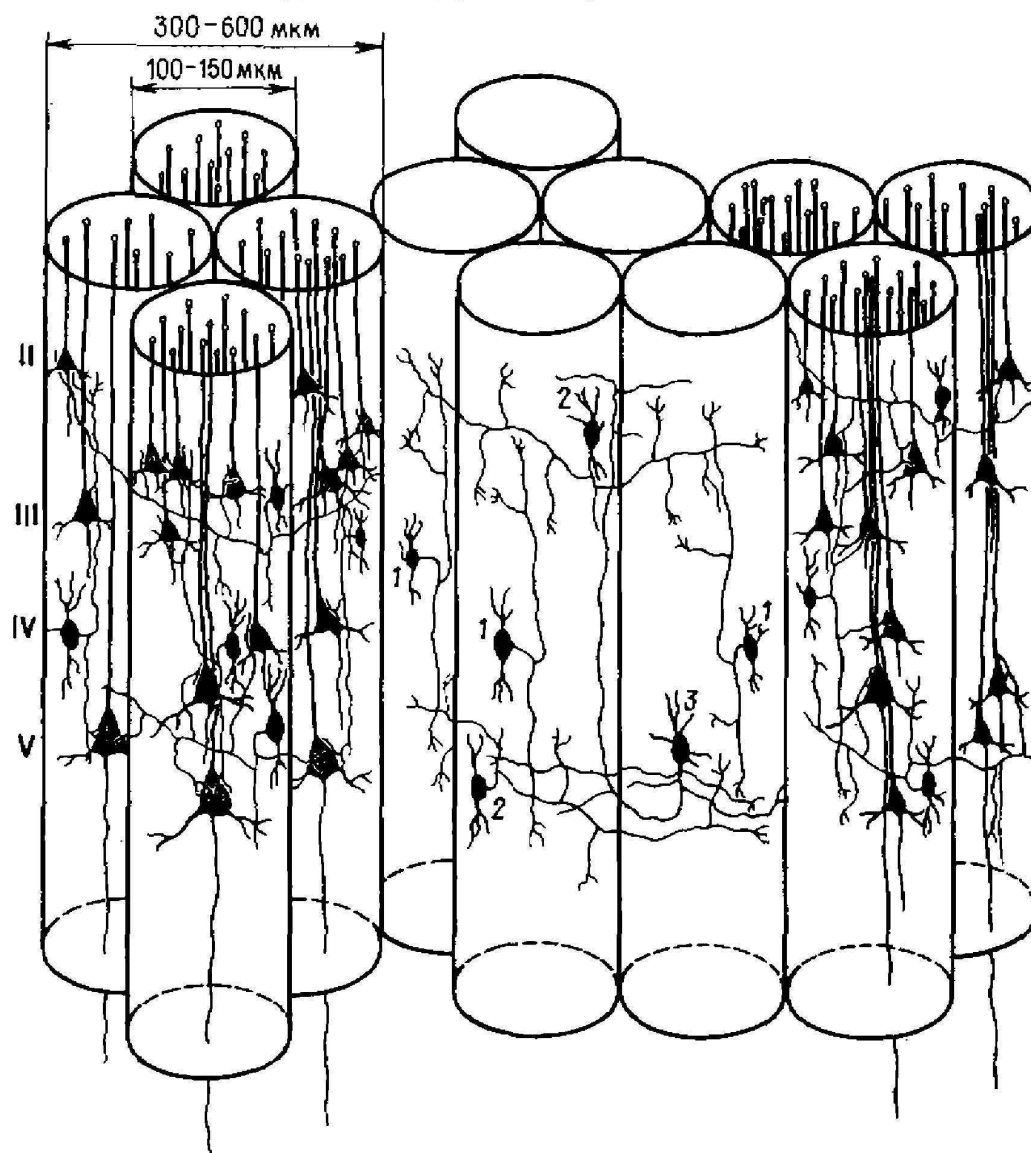


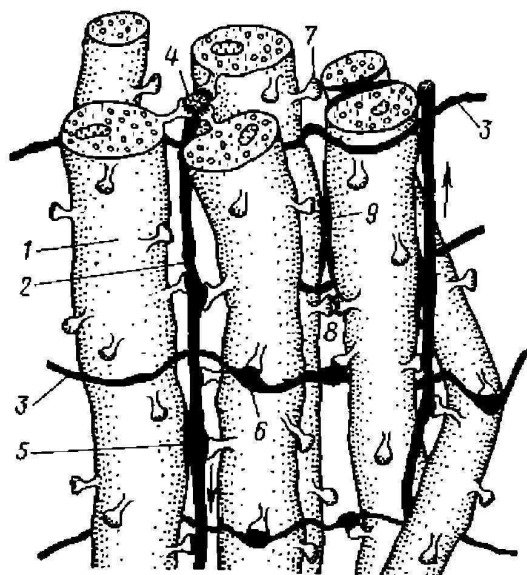
Рис. 1.2. Схема взаимоотношений модулей и микромодулей в коре мозга низших приматов, основанная на внутрикорковом торможении (по Батуеву и Демьяненко).

100—150 мкм — диаметр микромодулей; 300—600 мкм — диаметр модулей. Показаны три разновидности звездчатых корзинчатых нейронов: 1 — с вертикальным; 2 — с горизонтальным; 3 — с вертикально-горизонтальным ветвлением аксонов.

же время в пучке может быть множество случаев теснейшего анатомического контакта стволов рядом расположенных дендритов (рис. 1.3). Иногда они отделяются друг от друга на значительном расстоянии только двумя мембранами. В ряде случаев между соседними дендритами наблюдались контакты типа дес-

мосом с соответствующим симметричным осмиофильным утолщением мембран. Последнее свидетельствует о возможности существования в пределах дендритного пучка электротонических, а быть может, и ионообменных взаимоотношений, имеющих важное значение для синхронизации работы комплекса нейронных элементов.

Дальнейшие исследования установили существование в пределах дендритного пучка как таламо-кортикальных, так и интра- и транскортикальных афферентов, причем нередко аксональная терминаль устанавливает синаптические контакты с двумя и тремя соседними дендритами. С помощью электронной микроскопии выявлено множество аксональных входов, оканчивающихся на соматодендритной мембране одного и того же нейрона. Причем касательные синапсы встречались во много раз чаще, чем концевые. Наряду с аксо-дендритическими отмечено большое число аксо-шипиловых контактов. Основная масса проекционных афферентов и аксонов внутрикорковых клеток контактирует с базальными и апикальными дендритами пирамид. Вышесказанное может рассматриваться как структурная предпосылка для конвергенции множества пространственно разнесенных входов к одному нейрону или нейронному модулю.



Таким образом, объединение нейронов по вертикали в форме колонки или цилиндра рассматривается в качестве структурного нейронного модуля. Последний характеризуется

Рис. 1.3. Схема тонкой структуры дендритного пучка в сенсомоторной коре мозга кошек (по Батуеву и Бабминдре).

1 — стволы апикальных дендритов, снабженных шипиками; 2 — восходящие и нисходящие аксоны, 3 — аксоны, идущие в поперечном пучку направлении; 4 — дендритные контакты одного аксона с шипиками трех соседних дендритов; 5 — то же с телом одного и шипиком другого дендрита; 6 — касательные контакты поперечных аксонов со всеми дендритами данного пучка; 7 — шипико-дендритный; 8 — шипико-шипиловый; 9 — десмосомо-подобные дендро-дендритические контакты.

гнездным расположением эфферентных пирамид, дендритными пучками и наличием всех предпосылок (в том числе, вероятно, и возвратным облегчением) для синхронной активации всех его элементов и формирования эфферентного импульсного залпа.

1.3. ВНУТРЕННИЕ СВЯЗИ ЭЛЕМЕНТОВ КОРКОВОГО МОДУЛЯ

Нельзя сказать, чтобы мнения морфологов относительно внутренней организации связей в пределах коркового модуля полностью совпадали. Так, Е. Джонс (1975) выдвинул собственную