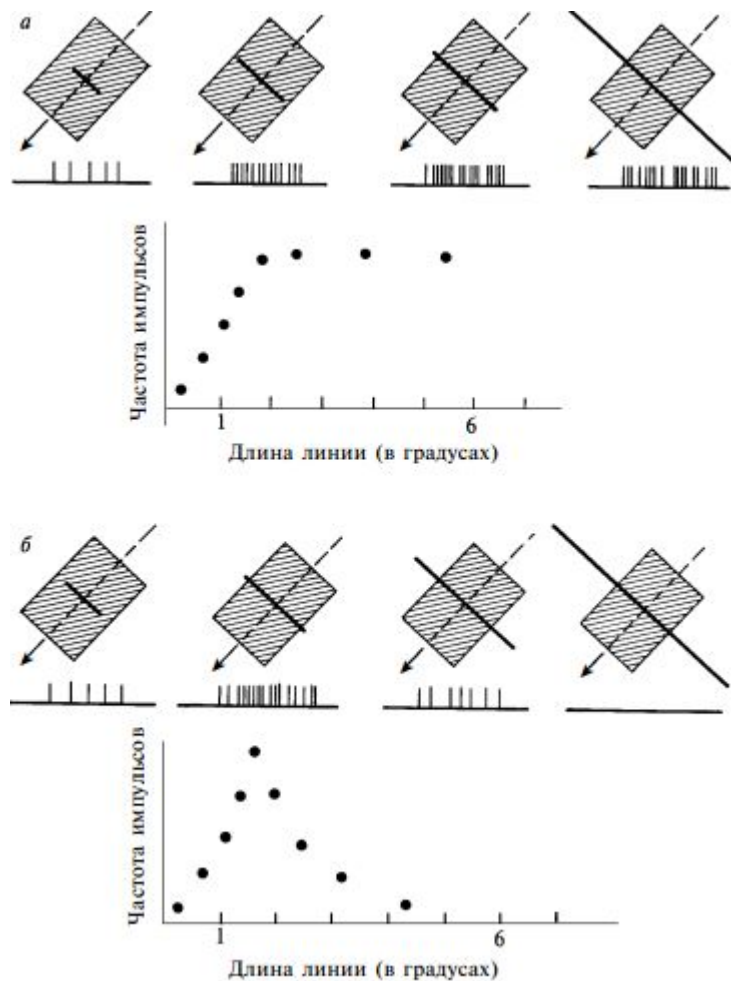


Нейронные механизмы восприятия

Презентацию подготовили студентки 1 курса группы ФПБ-11
Смирнова Алена и Федотова Ксения

Сведения, накопленные за последние десятилетия о нейронах сенсорных систем, подтверждают детекторный принцип нейронной организации самых разных анализаторов. Для зрительной коры были описаны нейроны-детекторы, избирательно отвечающие на элементы фигуры, контура – линии, полосы, углы.

Американские ученые Д. Хьюбел и Т. Визель (Hubel D., Wiesel T.) разработали классификацию нейронов-детекторов зрительной коры, селективно чувствительных к различной ориентации линий и их размеру, связав их с простыми, сложными и сверхсложными рецептивными полями. За эти работы, а также за открытие сенситивного (критического) периода, в течение которого под влиянием сенсорных воздействий происходит закрепление запрограммированных свойств нейронов-детекторов и их изменение за счет избирательной сенсорной депривации, в 1981 г. исследователи получили Нобелевскую премию.



Крупным событием явились работы С. Зеки показавшего существование детекторов цвета, селективно настроенных на различные оттенки цветов. В слуховой коре летучих мышей Н. Суга (N. Suga) открыл нейроны детекторы, которые осуществляют локацию окружающей среды с помощью отраженных ультразвуковых сигналов, излучаемых самой мышью. Обладая избирательной чувствительностью к отраженным звуковым сигналам, они реагируют на определенную локализацию и величину объектов.

Важным шагом в развитии теории сенсорных систем явилось открытие константных нейронов детекторов, учитывающих, кроме зрительных сигналов, сигналы о положении глаз в орбитах. В теменной коре реакция константных нейронов детекторов привязана к определенной области внешнего пространства, образуя константный экран (Пигарев И.Н., Родионова Е.Н., 1985). Другой тип константных нейронов детекторов, кодирующих цвет, открыт С. Зеки в экстрастриарной зрительной коре, в поле V4. Их реакция на определенные отражательные свойства цветовой поверхности объекта не зависит от условий освещения.

Изучение вертикальных и горизонтальных связей нейронов детекторов различного типа привело к открытию общих принципов нейронной архитектуры коры. В. Маунткасл (V. Mountcastle) – ученый из медицинской школы Университета Джонса Гопкинса – в 60х годах впервые описал вертикальный принцип организации коры больших полушарий.

Исследуя нейроны соматосенсорной коры у наркотизированной кошки, он нашел, что они по модальности сгруппированы в вертикальные колонки.

Одни колонки реагируют на стимуляцию правой стороны тела, другие – левой, а два других типа колонок различались тем, что одни из них избирательно реагировали на прикосновение или на отклонение волосков на теле (т.е. на раздражение рецепторов, расположенных в верхних слоях кожи), другие – на давление или на движение в суставе (на стимуляцию рецепторов в глубоких слоях кожи). Колонки имели вид трехмерных прямоугольных блоков разной величины и проходили через все клеточные слои. Со стороны поверхности коры они выглядели как пластины размером от 20-50 мкм до 0,25-0,5 мм. Позже эти данные подтвердились и на наркотизированных обезьянах.

В. Маунткэсл формулируя основные положения своей теории о колончатой организации коры, отмечал, что «основной единицей активности в новой коре служит вертикально расположенная группа клеток с множеством связей между этими клетками по вертикальной оси и малым их числом в горизонтальном направлении». Кортикальная колонка представляет собой обрабатывающее устройство со входом и выходом. Расположение в виде колонок делает возможным картирование одновременно нескольких переменных на двумерной матрице поверхности коры. Между корковыми колонками и их группами существуют специфические связи.

Второй метод, который был применен для изучения колонок глазодоминантности во всей толщине коры, связан с использованием меченой дезокси глюкозы. Метод предложен в 1976 г. Л. Соколоффым (L. Sokoloff) в Национальном институте здоровья в Бетезде. Дезокси глюкоза по химической структуре близка к обычной глюкозе, которая интенсивно поглощается в качестве источника энергии возбужденными нейронами. Однако меченая дезокси глюкоза не может быть полностью расщеплена нейроном. Она накапливается в нем и может быть обнаружена с помощью радиоавтографии. Чтобы получить радиоавтограф, делают горизонтальный срез коры и покрывают его фотоимпульсией, на которой после длительной экспозиции возникает карта распределения радиоактивной дезокси глюкозы. При стимуляции одного глаза меченая дезокси глюкоза будет накапливаться в колонках зрительной коры, связанных с этим глазом.

Кроме колонок глазодоминантности, в зрительной коре разных животных (обезьяна, кошка, белка) обнаружены ориентационные колонки. При вертикальном погружении микроэлектрода через толщу зрительной коры все клетки в верхних и нижних слоях (кроме IV слоя) избирательно реагируют на одну и ту же ориентацию линии. При смещении микроэлектрода картина остается той же, но меняется предпочитаемая ориентация, т.е. кора разбита на колонки, предпочитающие свою ориентацию. Радиоавтографы, взятые со срезов коры после стимуляции глаз полосками, определенным образом ориентированными, подтвердили результаты электрофизиологических опытов. Соседние колонки нейронов выделяют разные ориентации линий. В зависимости от степени сложности обрабатываемой информации в зрительной коре выделено три типа колонок.

Микроколونки реагируют на отдельные градиенты выделяемого признака, например на ту или другую ориентацию стимула (горизонтальную, вертикальную или другую).

Макроколонки объединяют микроколонки, выделяющие один общий признак (например, ориентацию), но реагирующие на разные значения его градиента (разные наклоны – от 0 до 180°).

Гиперколонка, или модуль, представляет локальный участок зрительного поля и отвечает на все стимулы, попадающие на него.

Модуль – вертикально организованный участок коры, выполняющий обработку самых разнообразных характеристик стимула (ориентации, цвета, глазодоминантности и др.). модуль собирается из макроколонок, каждая из которых реагирует на свой признак объекта в локальном участке зрительного поля

а – микроэлектрод, проникающий в кору перпендикулярно ее поверхности, регистрирует только клетки, отвечающие за одну ориентацию линий (кроме клеток IV слоя, имеющих концентрические рецептивные поля и не реагирующие на ориентацию). При тангенциальном продвижении электрода (вдоль поверхности коры) нейроны отвечают за разные ориентации линий;

б – зависимость предпочитаемой ориентации нейронов от глубины погружения электродов при продвижении вдоль поверхности коры;
 в – чередование колонок с разной глазодоминантностью и выделяющих разные ориентации линий; 1 – колонка с доминированием правого глаза, 2 – с доминированием левого глаза (по А.Л. Крылову, А.М. Черноризову, 1987).

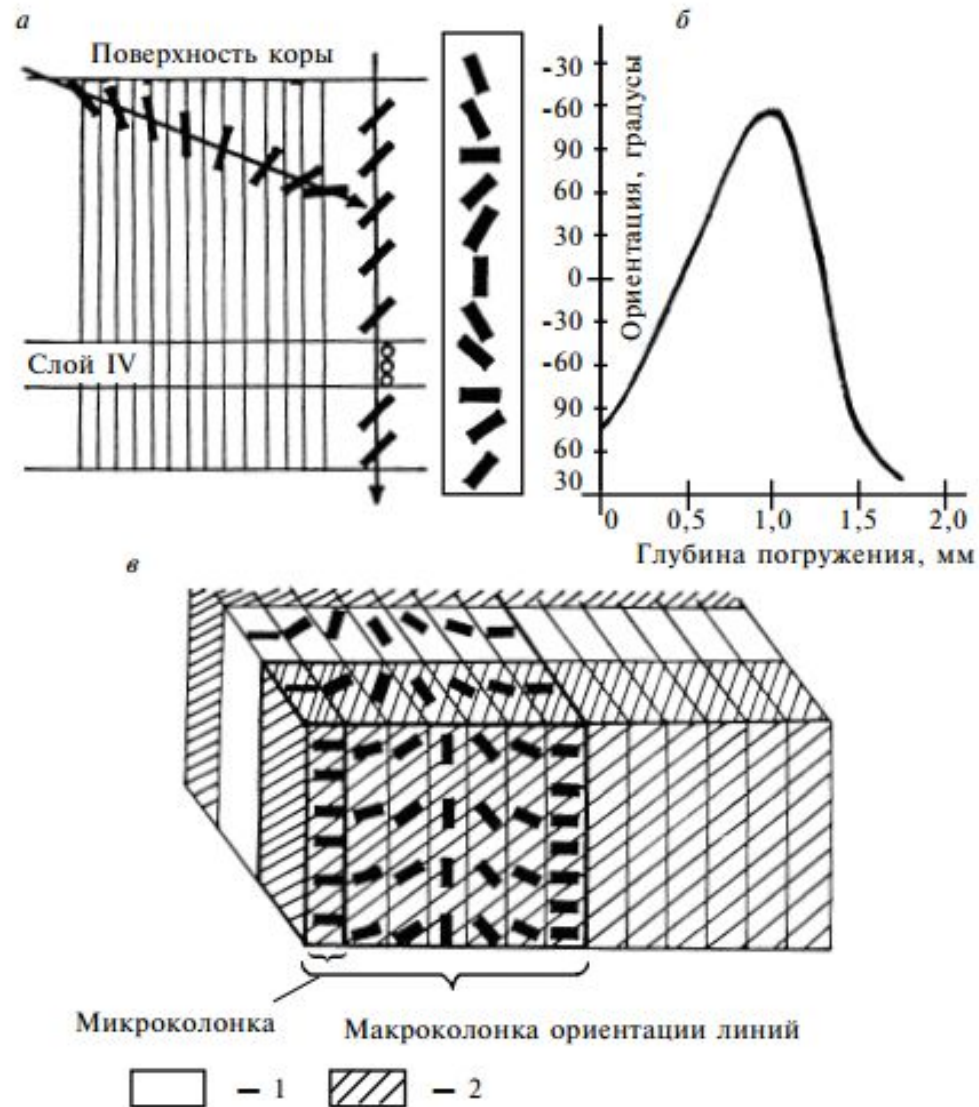


Рис. 9. Колонки глазодоминантности и ориентации линий в зрительной коре мозга.

Членение коры на мелкие вертикальные подразделения не ограничивается зрительной корой. Оно присутствует и в других областях коры (в теменной, префронтальной, моторной коре и др.). В коре существует не только вертикальная (колончатая) упорядоченность размещения нейронов, но и горизонтальная (послойная). Нейроны в колонке объединяются по общему признаку. А слои объединяют нейроны, выделяющие разные признаки, но одинакового уровня сложности. Нейроны детекторы, реагирующие на более сложные признаки, локализованы в верхних слоях. Таким образом, колончатая и слоистая организации нейронов коры свидетельствуют, что обработка информации о признаках объекта, таких, как форма, движение, цвет, протекает в параллельных нейронных каналах. Вместе с тем изучение детекторных свойств нейронов показывает, что принцип дивергенции путей обработки информации по многим параллельным каналам должен быть дополнен принципом конвергенции в виде иерархически организованных нейронных сетей. Чем сложнее информация, тем более сложная структура иерархически организованной нейронной сети требуется для ее обработки.