

9. Д. Мэзия. Митоз и физиология клеточного деления. М., Изд-во иностран. лит., 1963.
10. Г. Корн, Т. Корн. Справочник по математике. М., «Наука», 1968.
11. О. И. Епифанова, В. В. Терских. Периоды покоя и активной пролиферации в жизненном цикле клетки.— «Журн. общ. биол.», 1968, т. 29, № 4.
12. P. N. Rao and J. Engelbert. Effects of temperature on the mitotic cycle of normal and synchronised mammalian cells.— In: Cell Synchrony. New York — London, Acad. Press, 1966, p. 332.
13. В. В. Терских, А. М. Зосимовская. Синтез ДНК и пролиферация при длительном культивировании клеток китайского хомячка.— «Цитология», 1971, т. 11, с. 1379.
14. D. W. Ross and Sinclair. Cell cycle compartment analysis of chinese hamster cells in stationary phase cultures.— “Cell Tissue Kinet.”, 1972, vol. 5, p. 1.
15. A. Howard, S. R. Peс. Synthesis of desoxyribonucleic acid in normal and irradiated cells and its relation to chromosome breakage.— Suppl. “Symposium on chromosome breakage”. Cambridge, Cambridge University Press, 1953, p. 261.
16. H. Quastler, F. G. Sherman. Cell population kinetics in the intestinal epithelium of the mouse.— “Exptl. Cell Res.”, 1959, vol. 17, p. 420.
17. R. F. Kimball, S. W. Perduc and F. H. Y. Chu. Cell cycle and cell protein content of chinese hamster cell grown in culture with daily renewal of medium.— “Exptl. Cell Res.”, 1974, vol. 84, p. 111.

Поступила в редакцию 19 апреля 1975 г.

УДК 57+61:62.506.2

В. Н. КРУТЬКО
(Москва)

СПОСОБ ОБРАБОТКИ СИГНАЛОВ, РЕГИСТРИРУЕМЫХ ВЕСТИБУЛЯРНЫМИ РЕЦЕПТОРАМИ, В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Вестибулярный аппарат животных и человека представляет собой совокупность рецепторов (полукружных каналов и сенсорных поверхностей отолитового аппарата) или датчиков, реагирующих на перемещения и положения тела в окружающем пространстве. Исследование процессов обработки информации, поступающей от этих рецепторов, нервной системой организма представляет интерес как для общей биологии и физиологии вестибулярного анализатора, так и для конструкторов приборов, обеспечивающих автоматическое управление движением и положением различных технических систем.

В предлагаемой работе рассматривается вопрос о возможном способе (схеме) обработки в центральной нервной системе потоков активности от отдельных датчиков с целью получения информации о внешнем сигнале в виде, пригодном для осуществления ответной реакции организма.

Механика вестибулярного аппарата такова [1—4], что каждый полукружный канал регистрирует компонент угловой скорости вращения головы $\vec{\omega}$, ортогональный плоскости канала, т. е. изменение активности J^i , измеряемой в условных единицах, в нерве, идущем от i -го канала, равно скалярному произведению $\vec{\omega} \cdot \vec{n}^i$, где \vec{n}^i — вектор, перпендикулярный плоскости этого канала. Модуль \vec{n}^i равен величине изменения активности, выраженной в условных единицах, в нерве при единичном изменении угловой скорости, действующей по направлению \vec{n}^i . Аналогично можно считать [5, 6], что каждая из рецепторных клеток отолитового аппарата регистрирует проекцию линейного ускорения на направление

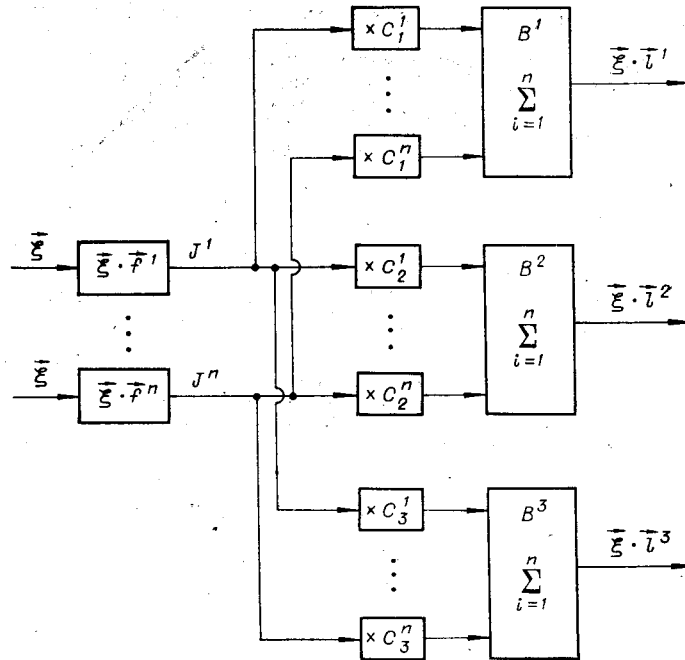


Схема взаимодействия вестибулярных рецепторов:

$\vec{\xi}$ — вектор входного воздействия; \vec{p}^i — вектор i -го регистрирующего датчика; J^i — сигнал (активность), идущий от i -го датчика; B^j — выходные блоки схемы; C_j^i — коэффициент, на который умножается сигнал с i -го датчика, поступающий в j -й выходной блок; $\vec{\xi} \cdot \vec{l}^j$ — выходной сигнал (активность) с блока B^j .

вектора поляризации данной клетки \vec{p}^i , т. е. изменение активности в нервном волокне, идущем от этой клетки, равно в условных единицах выражению $\vec{a} \cdot \vec{p}^i$. Будем считать, что потоки активности должны обрабатываться таким образом, чтобы внешнее воздействие (вектор $\vec{\omega}$ или \vec{a}) обуславливало в определенных участках нервной системы (выходные или эффекторные блоки B^j рисунка) наличие активностей, величины которых равны в условных единицах проекциям вектора воздействия на оси некоторой связанной с организмом системы координат, т. е. осуществлялось бы отражение внешнего сигнала нервной системой организма. Рассмотрим прямоугольную декартову систему координат XYZ [7] с ортами \vec{l}^j ($j=1, 2, 3$), где \vec{l}^3 направлен вверх, \vec{l}^1 направлен вперед, \vec{l}^2 образует с \vec{l}^1 и \vec{l}^3 правую систему координат (направлен влево). Так как задача одинакова и для системы полукружных каналов, и для системы датчиков отолитового аппарата, будем в дальнейшем обозначать вектор внешнего воздействия ($\vec{\omega}$ или \vec{a}) общей буквой $\vec{\xi}$, а вектор датчика — \vec{p}^i для обеих систем.

Рассмотрим следующую задачу: Найти простейшую схему обработки множества афферентных сигналов $\{J^i\}$ ($i=1, \dots, n$, где n количество датчиков), поступающих с датчиков при действии на них внешнего стимула $\vec{\xi}$, чтобы при этом в блоках B^j наблюдались бы изменения активностей, равные в условных единицах величинам проекций $\vec{\xi}$ на орты \vec{l}^j , т. е.

$$\vec{\xi} = \sum_{i=1}^n \xi_j \vec{l}^j = \xi_j \vec{l}^j \quad (j=1, 2, 3).$$

Здесь и далее знаки сумм для простоты опускаются, а повторяющийся индекс означает суммирование по этому индексу; нижний индекс обозначает проекцию вектора на соответствующий орт системы XYZ. Простота схемы понимается в том смысле, что сигналы J^i суммируются с некоторыми весами C_j^i ($i = 1, \dots, n; j = 1, 2, 3$). Это предположение основывается на существующих физиологических данных о том, что такие операции возможны и, вероятно, имеют место в системе вестибулярного анализатора [8—12]. Общий вид схемы приведен на рисунке. Необходимо найти выражение для весов C_j^i , с которыми сигналы от i -го датчика должны поступать в j -й выходной блок.

Запишем аналитическое выражение условия отражения внешнего сигнала в выходных блоках. Так как активность в блоке B^j равна $J^i C_j^i$ ($i = 1, \dots, n$), имеем

$$J^i C_j^i \vec{l}^j = \vec{\xi} \quad \text{или} \quad (\vec{\xi}, \vec{f}^i) C_j^i \vec{l}^j = \vec{\xi}. \quad (1)$$

Запишем (1) в виде, не зависящем от $\vec{\xi}$, представив все векторы в проекциях на орты \vec{l}^j системы XYZ. Имеем $\xi_m f_m^i C_j^i = \xi_j$ (для любого ξ_j , $i = 1, \dots, n; j, m = 1, 2, 3$), откуда, положив $\xi_j = \xi_m \delta_{jm}$, где δ_{jm} — символ Кронекера, получаем систему из 9 уравнений с $3n$ неизвестными C_j^i :

$$f_m^i C_j^i - \delta_{jm} = 0 \quad (i = 1, \dots, n; j, m = 1, 2, 3). \quad (2)$$

Система (2) имеет решение, если из множества векторов датчиков $\{\vec{f}^i\}$ найдется хотя бы три некопланарных. Интерес представляет задача для случая $n > 3$, так как вестибулярный аппарат имеет порядка $10^3 \div 10^4$ рецепторных клеток как в системе полукружных каналов, так и в отолитовой системе [13]. При $n > 3$ система (2) имеет бесконечное множество решений, т. е. допустимо бесконечное множество возможных вариантов обработки потоков активности с различных датчиков. Необходимо задаться какими-либо дополнительными требованиями, позволяющими получить однозначное решение. Предположим, что сигнал от каждого датчика сопровождается аддитивным шумом с нулевым средним и дисперсией σ^2 и что шумы различных датчиков независимы. В этих условиях схема должна обеспечивать в выходном блоке B^j минимальный уровень шума при заданном значении полезного сигнала. Величина полезного сигнала в j -м выходном блоке будет равна

$$\xi_j (\vec{f}_j, \vec{C}_j),$$

где $(\vec{f}_j, \vec{C}_j) = \sum_{i=1}^n f_j^i C_j^i$ — скалярное произведение n -мерных векторов \vec{f}_j и \vec{C}_j .

Дисперсия шума на выходе составит $\sigma^2 (\vec{C}_j, \vec{C}_j)$. Необходимо найти вектор \vec{C}_j , обеспечивающий минимум (\vec{C}_j, \vec{C}_j) при выполнении условий (2), т. е.

$$\begin{aligned} (\vec{f}_j, \vec{C}_j) &= 1; \\ (\vec{f}_m, \vec{C}_j) &= 0; \\ (\vec{f}_l, \vec{C}_j) &= 0, \end{aligned} \quad (3)$$

где $j, m, l = 1, 2, 3$.

Задача имеет один и тот же вид для всех j , поэтому далее индекс j можно опустить и ввести новые обозначения: f^i ; f_m^i ; $f_l^i = \alpha^i$; β^i ; γ^i . Воспользуемся методом множителей Лагранжа. Функция Лагранжа

для данной задачи имеет вид

$$\Phi = (\vec{C}, \vec{C}) + \lambda_1 [1 - (\vec{\alpha}, \vec{C})] + \lambda_2 (\vec{\beta}, \vec{C}) + \lambda_3 (\vec{\gamma}, \vec{C})$$

или

$$\Phi = \sum_{i=1}^n (C^i - C^i K^i) + \lambda_1.$$

Здесь $K^i = \lambda_1 \alpha^i - \lambda_2 \beta^i - \lambda_3 \gamma^i$.

Функция Φ имеет минимум при $C^i = K^i/2$. Подставив это значение в (3) и исключив $\lambda_{1,2,3}$, получим

$$C^i = \frac{1}{\Delta} \{ [(\vec{\beta}, \vec{\beta})(\vec{\gamma}, \vec{\gamma}) - (\vec{\beta}, \vec{\gamma})^2] \alpha^i + [(\vec{\alpha}, \vec{\gamma})(\vec{\beta}, \vec{\gamma}) - (\vec{\alpha}, \vec{\beta})(\vec{\gamma}, \vec{\gamma})] \beta^i \times \\ \times [(\vec{\alpha}, \vec{\beta})(\vec{\gamma}, \vec{\beta}) - (\vec{\alpha}, \vec{\gamma})(\vec{\beta}, \vec{\beta})] \gamma^i \} \quad (i = 1, \dots, n), \quad (4)$$

где

$$\Delta = \det \begin{vmatrix} (\vec{\alpha}, \vec{\alpha}) & (\vec{\alpha}, \vec{\beta}) & (\vec{\alpha}, \vec{\gamma}) \\ (\vec{\alpha}, \vec{\beta}) & (\vec{\beta}, \vec{\beta}) & (\vec{\gamma}, \vec{\beta}) \\ (\vec{\alpha}, \vec{\gamma}) & (\vec{\gamma}, \vec{\beta}) & (\vec{\gamma}, \vec{\gamma}) \end{vmatrix}.$$

Решение (4) справедливо для произвольной системы датчиков. Вестибулярный аппарат — симметричный орган. Поэтому, не углубляясь в анализ уравнения (4), получим выражение для весов C_j^i с учетом симметрии анатомии датчиков, которая влечет за собой определенную картину расположения в пространстве векторов датчиков. А именно, можно убедиться, что система векторов правой части черепа является зеркальным отражением от плоскости симметрии (XOZ) системы левой части, причем векторы полукружных каналов ведут себя при отражении как аксиальные векторы, а векторы отолитового аппарата — как полярные. Этот факт аналитически выражается следующими соотношениями для координат векторов датчиков:

$$n_{1,3}^k = -n_{1,3}^{k'}; \quad n_2^k = n_2^{k'}; \quad p_{1,3}^k = p_{1,3}^{k'}; \quad p_2^k = -p_2^{k'}, \quad (5)$$

где k и k' — номера векторов, образующих симметричную пару. Число датчиков четно, поэтому в (5) и далее обозначаем векторы одной стороны индексом k , а другой — k' , где $k=1, \dots, n/2$; ($k'=1', \dots, n'/2$). Выражение $\vec{a} \cdot \vec{b}$ означает далее $a^k b^k$ ($k=1, \dots, n/2$).

Из (4), учитывая (5), найдем веса различных датчиков в различных выходных блоках. Для блоков B^1 ($j=1, m=3, l=2$) и B^3 ($j=3, m=1, l=2$) имеем

$$C^k = \frac{(\vec{\beta}, \vec{\beta}) \alpha^k - (\vec{\alpha}, \vec{\beta}) \beta^k}{2 [(\vec{\alpha}, \vec{\alpha})(\vec{\beta}, \vec{\beta}) - (\vec{\alpha}, \vec{\beta})^2]} \quad (k = 1, \dots, n/2), \quad (6)$$

а для B^2 ($j=2, l=1, m=3$)

$$C^k = \frac{\alpha^k}{2(\vec{\alpha}, \vec{\alpha})} \quad (k = 1, \dots, n/2). \quad (7)$$

Выражение для $C^{k'}$ получаем заменой в формулах (6), (7) индекса k на k' . Формулы (6), (7) справедливы и для полукружных каналов, и для отолитового аппарата. Из этих выражений следует, что вычисление проекции внешнего сигнала на ось OY [блок B^2 , формула (7)], ортогональную плоскости симметрии организма, осуществляется иначе, чем на оси OX, OZ [блоки B^1, B^3 , формула (6)], лежащие в плоскости симметрии. Относительная величина сигнала, поступающего от некоторого датчика в блок B^2 , зависит от величины проекции вектора только

этого датчика на ось OY , тогда как на величины сигналов датчиков в блоках B^1, B^3 сказывается взаимное расположение всей системы датчиков, т. е. учитываются величины проекций всех векторов на оси OX и OZ . Ситуации, когда во всех блоках B^j ($j=1, 2, 3$) относительные величины сигналов от датчиков пропорциональны только проекциям векторов этих отдельных датчиков на соответствующие оси \vec{i}^j ($j=1, 2, 3$), т. е.

$$C_j^k \sim i_j^k, \quad (8)$$

отвечает максимально возможное для данной схемы значение отношения полезного сигнала к шуму. Это есть значение безусловного экстремума, получаемое при решении задачи на максимум без учета условий (3). Такое отношение полезного сигнала к шуму можно получить и с учетом условий (3), но наложив определенные ограничения на возможную ориентацию датчиков в пространстве черепа, а именно условие

$$\vec{\alpha} \cdot \vec{\beta} = 0. \quad (9)$$

Для полукружных каналов условие (9) выполняется, например, если вектор одного из каналов (горизонтального) направлен по оси OZ , а векторы двух других (вертикальные каналы) лежат в плоскости XOY . В реальных организмах положение векторов датчиков, действительно, близко к описанному. Этот факт подкрепляет правомерность предположения, что в конструкции вестибулярного аппарата учитывается критерий оптимальной обработки сигналов на фоне шума.

Если предположить, что сигнал в блоке B^j вызывает ответную компенсаторную реакцию организма на внешний стимул, направленную по j -й оси системы XYZ (например, вращение головы или глаз вокруг оси OY при возникновении активности в блоке B^2), то, исходя из схемы рисунка и формул (6), (7), можно предсказать внешние эффекты отдельных и комбинированных раздражений вестибулярных рецепторов в экспериментальных условиях. Рассмотрим, например, раздражение одиночных полукружных каналов. При раздражении k -го канала ($J^i = \begin{cases} J, & i = k; \\ 0, & i \neq k; \end{cases}$) в блоке B^j возникает активность JC_j^k , обуславливающая внешнюю реакцию $\vec{R}^k = (JC_1^k; JC_2^k; JC_3^k)$. Направление и величина \vec{R}^k описывают направление и величину внешней реакции. При выполнении (9) и, следовательно, (8) направление этой реакции совпадает с направлением вектора датчика, т. е. $\vec{R}^k \parallel \vec{n}^k$. Данной ситуации соответствует известный в вестибулологии закон Эвальда [14] о том, что каждый полукружный канал обуславливает внешнюю реакцию организма в своей плоскости. Рассмотренное выше, с одной стороны, объясняет закон Эвальда, исходя из критерия оптимальной конструкции вестибулярного анализатора, а с другой — показывает его приближенность, так как при $\vec{\alpha} \cdot \vec{\beta} \neq 0$ получаем $\vec{R}^k \neq \vec{n}^k$, хотя в реальных организмах отличия в направлениях \vec{R}^k и \vec{n}^k могут быть незначительными. Так, например, воспользовавшись полученными соотношениями, можно подсчитать, что у кошки углы между плоскостями каналов и плоскостями эффекторных реакций, соответствующих возбуждению этих каналов, лежат в диапазоне $4^\circ \div 6^\circ$ (для расчета брались направления \vec{n}^k по данным работы [15]; чувствительности каналов считались одинаковыми).

Элементам схемы рисунка можно привести в соответствие определенные нейронные образования в системе вестибулярного анализатора. Весам C_j^i , имеющим положительный знак, соответствуют возбуждаю-

щие нейроны, а имеющим отрицательный — тормозные. Для реализации схемы достаточно двунейронной цепи для положительных C_j^i и трехнейронной — для отрицательных. Таким образом, функции блоков B^j могут выполнять уже нейроны 2-го порядка в вестибулярных ядрах. Схема предполагает широкую конвергенцию на этих нейронах активностей из различных рецепторов, что подтверждается экспериментально [16], и позволяет оценить относительные величины этих активностей по формулам (6), (7).

ВЫВОДЫ

Вычисление проекций входного векторного воздействия на оси прямоугольной системы координат путем суммирования выходных сигналов совокупности датчиков со специальным образом выбранными весами обеспечивает максимальное отношение полезного сигнала к шуму.

Такое описание вестибулярного анализатора может быть использовано для объяснения ряда особенностей его функционирования, в частности, закона Эвальда.

ЛИТЕРАТУРА

1. W. Steinhausen. Über die Beobachtung der Cupula ü der Bogengangampullen des Labyrinths des lebenden Hechts.— "Pflug. Arch. ges. Physiol.", 1933, Bd 232, № 4.
2. J. J. Groen. The semicircular canal system of organs of equilibrium.— "Phys. in Med. Biol.", 1957, vol. 1, № 3.
3. И. Ю. Саркисов. Об особенностях действия адекватных раздражителей на рецепторные образования полукружных каналов.— «Биофизика», 1972, т. 17, № 1.
4. И. Ю. Саркисов, А. А. Шипов, Об эквивалентности действия ускорения Кориолиса на рецепторы полукружных каналов некоторому угловому ускорению.— «Космич. биол. и мед.», 1973, т. 7, № 1.
5. C. Fernandes, I. M. Goldberg, W. K. Abend. Response to static tilts of peripheral neurons innervating otolith organs.— "J. Neurophysiol.", 1972, vol. 25, № 6.
6. M. Giesen, R. Klinke. Die Richtcharakteristik Primärer Afferenzen dez Otolithenorgans bei Intakter Efferenter Innervation.— "Acta Oto-Laryng.", 1969, vol. 67, № 1.
7. Y. Fujita, J. Rosenberg, J. P. Secundo. Activity of cells in the lateral vestibular nucleus as a function of head position.— "J. Physiol.", 1968, vol. 196, № 1.
8. Г. И. Горгиладзе. К изучению механизма парной работы вестибулярного аппарата.— «ДАН», 1964, т. 158, № 2.
9. О. Г. Газенко, Н. А. Чехонадский. Восприятие некоторых механических величин, свойственное организму животного.— «Автометрия», 1965, № 2.
10. О. Г. Газенко, Н. А. Чехонадский, А. Н. Разумеев, Б. Б. Егоров. Элементарная модель вестибулярного аппарата.— В кн.: Проблемы космической биологии. Т. 4. М., 1965.
11. H. Shimazu, W. Precht. Inhibition of central vestibular neurons from the contralateral labyrinth and its mediating pathway.— "J. Neurophysiol.", 1966, vol. 29, № 3.
12. H. Shimazu, W. Precht. Tonic and kinetic responses of cat's vestibular neurons to horizontal angular acceleration.— "J. Neurophysiol.", 1965, vol. 28, № 6.
13. Я. А. Винников и др. Рецептор гравитации.— В кн.: Проблемы космической биологии. Т. 12. Л., «Наука», 1971.
14. J. R. Ewald. Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus astavus. Wiesbaden, 1892.
15. H. I. Blanks Robert, I. S. Curthoys, C. H. Markham. Planar relationships of semicircular canal in the cat.— "Am. J. Physiol.", 1972, vol. 223, № 1.
16. I. S. Curthoys, C. H. Markham. Convergence of labyrinthine influences on units in the vestibular nuclei of the cat.— "Brain Res.", 1971, vol. 35, № 2.

Поступила в редакцию 1 октября 1973 г.