ستون‌های عملکردی قشر مخ

رضا مقدسی
معلم زیست‌شناسی، دانشجوی دکتری نوروفیزیولوژی دانشگاه شهید چمران

دستگاه حرکتی قطعه‌ای، نمونه‌ای از چگونگی عملکرد گروه‌های نورونی کوچک است

مقدمه

مغز انسان از دو نیم‌کره ساخته شده است. این دو نیم‌کره در قسمت‌هایی به یکدیگر متصل‌اند. قشر مخ را سه شیار اصلی به چهار بخش یا لوب تقسیم می‌کنند: پیشانی، آهیانه، گیجگاهی و پس‌سری. در زیر قشر مخ مادهٔ سفید وجود دارد. درون این مادهٔ سفید توده‌های مهم ماده خاکستری، مانند تالاموس، هیپوتالاموس، اجسام مخطط(هستهٔ دم‌دار و هستهٔ عدسی شکل) وجود دارند که همراه هسته‌های آمیگدالوییدِ، عقده‌ها یا هسته‌های قاعده‌ای را شکل می‌دهند. دو نیم‌کرهٔ مغز را رشته‌های عصبی به نام رابط‌های مغزی، مانند جسم پینه‌ای و مثلث مغزی به یکدیگر مرتبط می‌کنند. برخی از نواحی قشر مغز، اعمال اختصاصی معینی دارند. این نواحی با واژه‌های شیار و شکنج و یا اعداد برودمن[1] معرفی می‌شوند[۱].

نورون‌های قشری از نظر اندازه، شکل جسم سلولی، طول، الگوی انشعابات و جهت یابی زواید نورونی با هم فرق دارند. فراوان‌ترین نوع نورون‌های قشری، سلول‌های هرمی[2] هستند. سایر نورون‌های واقع در کورتکس را غیرهرمی می‌نامند. نورون‌های ستاره‌ای یا دانه‌ای که نسبتاً کوچک و چندقطبی هستند، حدود یک سوم جمعیت نورونی قشر مخ را تشکیل می‌دهند. قشر مخ را براساس روش‌های رنگ‌آمیزی اختصاصی، به شش لایه تقسیم می‌کنند: لایهٔ مولکولی، لایهٔ دانه‌دار بیرونی، لایهٔ سلول‌های هرمی، لایهٔ دانه‌دار درونی، لایهٔ گانگلیونی و لایهٔ چند شکلی[۱].

کلیدواژه‌ها: دستگاه عصبی، قشر مخ، ستون‌های عمودی، قشر بینایی

سازمان بندی مدولار دستگاه عصبی

برودال[۳] در کتاب معتبرش[۴] سه اصل مهم را دربارهٔ ساختار دستگاه عصبی بیان می‌کند:

۱. در سازمان‌بندی تشریحی دستگاه عصبی مرکزی، نظم و ترتیب فوق‌العاده دقیقی وجود دارد.

۲. پیشرفت و توسعه در بررسی چگونگی عملکرد دستگاه عصبی، مستلزم بررسی ساختار دقیق این دستگاه است.

۳. دستگاه عصبی مشتمل بر گروه کثیری از واحدهای کوچک‌تر است که هر یک از آن‌ها دارای سازمان‌بندی درونی ظریف و اختصاصی هستند. این واحدها، توسط روابط اختصاصی با یکدیگر مرتبط‌اند. بنابراین، به تعداد واحدهای ساختاری، واحدهای اختصاصی عملکردی وجود دارد[۲].

سازمان‌بندی مدولار دستگاه عصبی از اصول مورد توافق در مغز مهره‌داران و بی‌مهرگان است. به‌عنوان نمونه، می‌توان سازمان‌بندی ستونی نئوکورتکس را نام برد. مناطق مختلف نئوکورتکس از واحدهای ساختاری کوچک‌تری ساخته شده‌اند: مدارهای عصبی موضعی که در مناطق مختلف مغز تکرار می‌شوند[۳]. در هر قطعه از نخاع، دستگاه حرکتی قطعه‌ای وجود دارد. این دستگاه نیز مثال خوبی از طرح مدولار در دستگاه عصبی است. دستگاه حرکتی قطعه‌ای، نمونه‌ای از چگونگی عملکرد گروه‌های نورونی کوچک است. قشر مخچه نیز، از لحاظ نظم، ترتیب و سازمان‌بندی، بی‌نظیر و فوق‌العاده‌ای دارد و دارای ساختاری منظم از اجزای نورونی تکرار شونده (مدول‌ها)ست. بنابراین، اعمال نورونی که به وسیلهٔ مدول‌های قشری مخچه اجرا می‌شوند، همگی مشابه یکدیگرند و همهٔ آن‌ها، به جز یک مورد، عمل مهاری دارند. واحدهای کوچک نورونی دستگاه عصبی را **مدول**[۵] می‌نامند[۲].

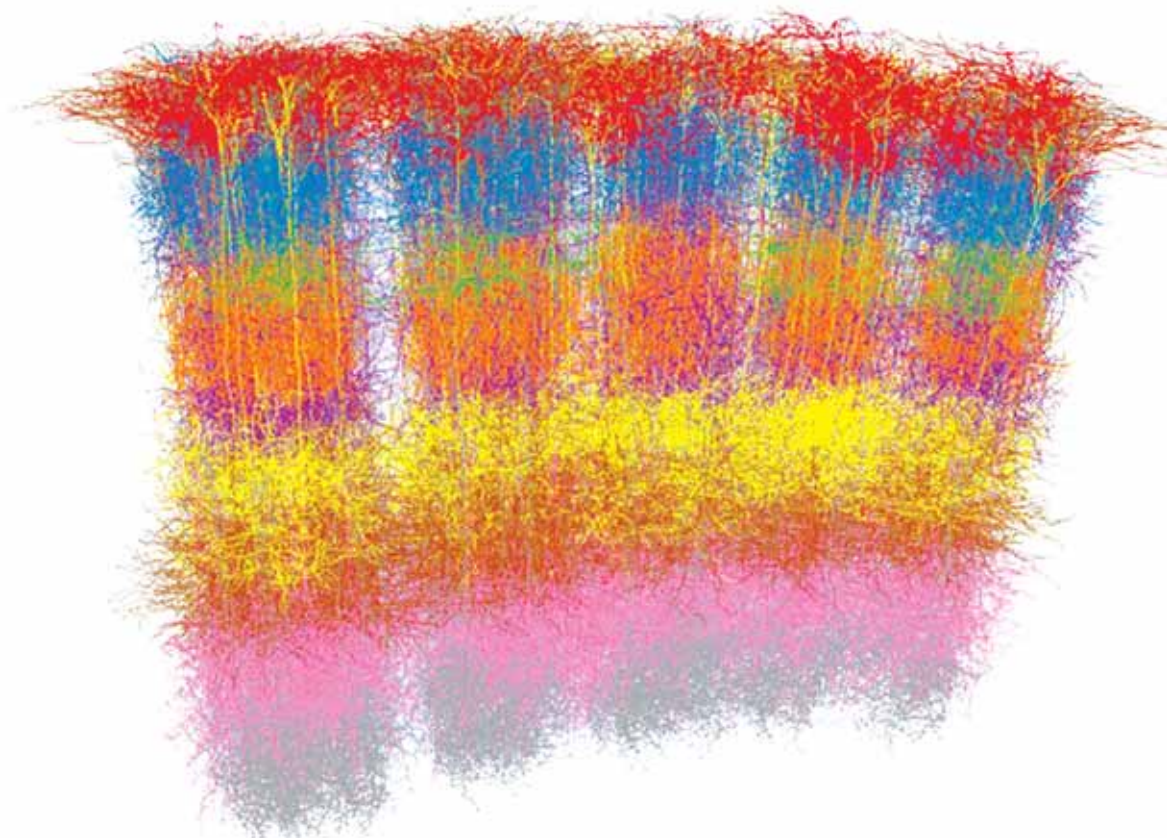
سازمان‌بندی مدولار قشر مغز

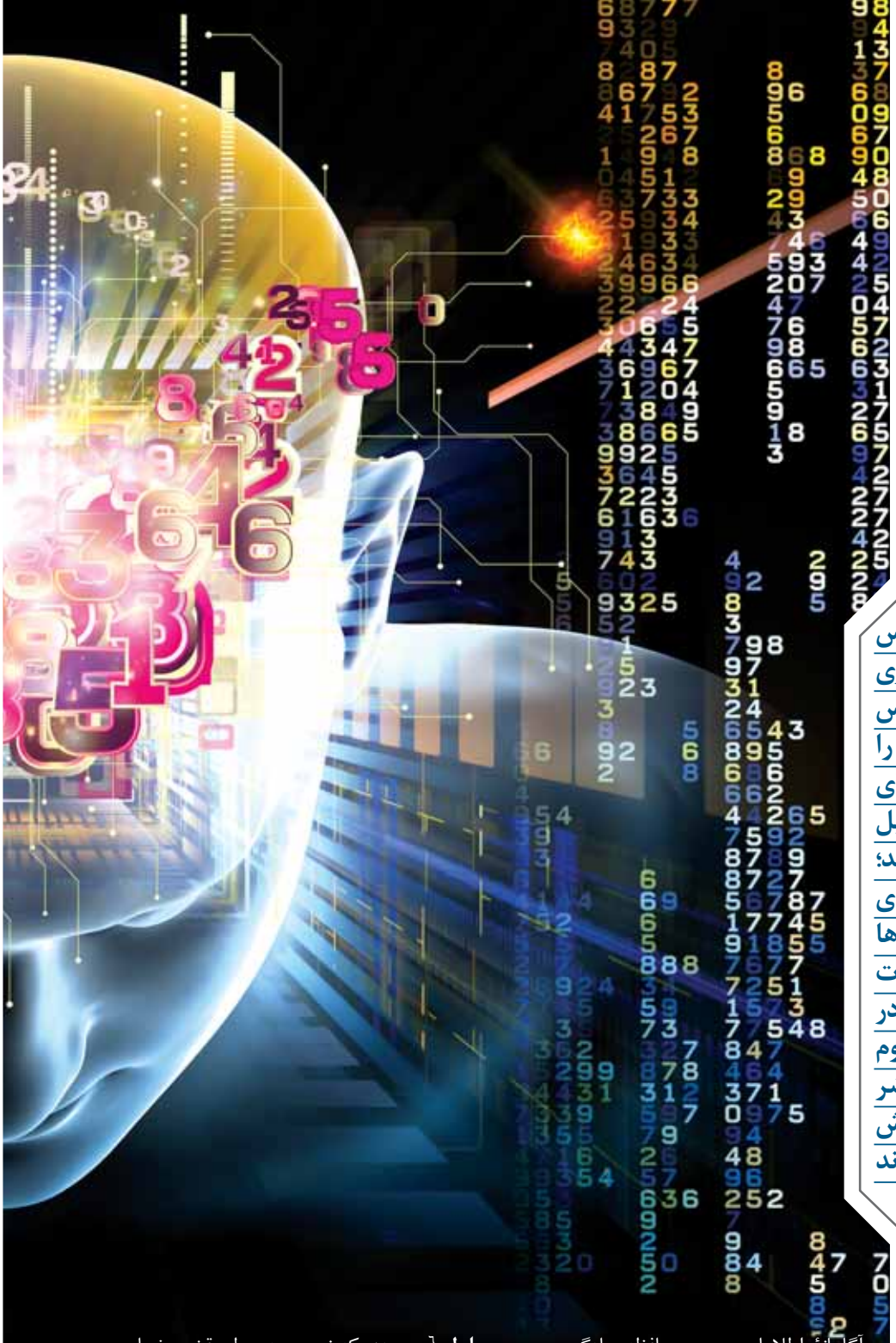
قشر مغز از نظر کالبدشناختی و عملکردی دو ویژگی مهم دارد:

- از نظر عملکردی بهتر است آن را ستون‌های عملکردی کورتکس بدانیم، تا ساختار تیغه‌ای،
- شباهت بین مناطق مختلف قشر مخ، بر حسب اجتماع کل نورونی در واحد حجم کورتکس و بر حسب نسبت نورون‌های هرمی و ستاره‌ای، به مراتب از تفاوت در ساختار تیغه‌ای شاخص‌تر است[۲].

قشر مخ مسئول کنترل حرکات ارادی و درک

نئوکورتکس انسان، لایه‌ای نازک و وسیع به مساحت تقریبی ۲۶۰۰ سانتی‌متر مربع و ضخامت ۳ الی ۴ میلی‌متر است



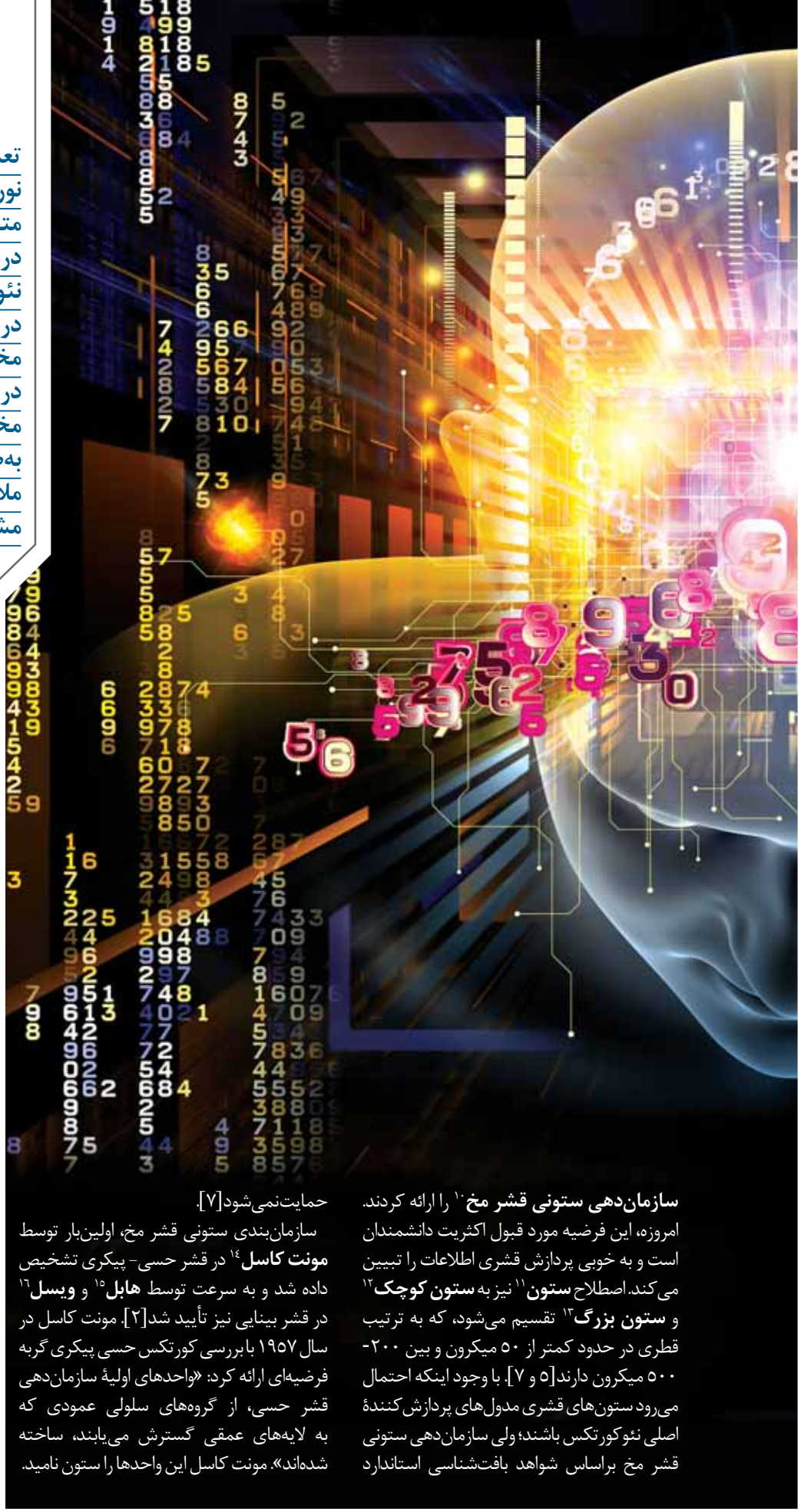


اساس ساختاری نئوکورتکس بالغ را ستون‌های کوچک تشکیل می‌دهند؛ زنجیره‌ای از نورون‌ها که به‌صورت عمودی در لایه‌های دوم تا چهارم قشر مخ گسترش یافته‌اند

آگاهانهٔ اطلاعات حسی، حافظه، یادگیری و تکلم است[۲]. نئوکورتکس انسان، لایه‌ای نازک و وسیع به مساحت تقریبی ۲۶۰۰ سانتی متر مربع و ضخامت ۳ الی ٤ میلی متر است. این لایه بیش از ۲۸ میلیارد نورون و تقریباً به همان تعداد سلول گلیالی دارد. کورتکس به‌صورت افقی به شش لایه تقسیم بندی می‌شود و به‌صورت عمودی نیز به گروه‌های سلولی که ارتباطات سیناپسی بین لایه‌ها با یکدیگر دارند[۳]. به نظر می‌رسد واحد عملی سازمان بندی قشر مخ، **ستون های سلولی**[6] هستند، که نسبت به سطح قشر مخ با زاویهٔ قائمه قرار می‌گیرند. این سازمان‌بندی در مناطق اصلی حسی و حرکتی قشر مخ به خوبی مشاهده‌می‌شود[۲].

رافائل لورنت[7] در اواسط قرن بیستم برای اولین‌بار اصطلاح **واحد قشری عملکردی ابتدائی**[8] را به کار برد. براساس آن، قشر مخ از ستون‌های کوچک عمودی که شامل زنجیره‌ای از نورون‌هاست، ساخته شده است. براساس این پندار اولیه، دانشمندان متعددی[9] در اواسط قرن بیستم فرضیهٔ

تعداد نورون‌های متصل به هم در ضخامت نئوکورتکس در بخش‌های مختلف و در گونه‌های مختلف به‌طور قابل ملاحظه‌ای مشابه است



سازمان‌دهی ستونی قشر مخ[10] را ارائه کردند. امروزه، این فرضیه مورد قبول اکثریت دانشمندان است و به خوبی پردازش قشری اطلاعات را تبیین می‌کند. اصطلاح **ستون**[11] نیز به **ستون کوچک**[12] و **ستون بزرگ**[13] تقسیم می‌شود، که به ترتیب قطری در حدود کمتر از ۵۰ میکرون و بین ۲۰۰-۵۰۰ میکرون دارند[۵ و ۷]. با وجود اینکه احتمال می‌رود ستون‌های قشری مدول‌های پردازش‌کنندهٔ اصلی نئوکورتکس باشند؛ ولی سازمان‌دهی ستونی قشر مخ براساس شواهد بافت‌شناسی استاندارد حمایت‌نمی‌شود[۷].

سازمان‌بندی ستونی قشر مخ، اولین‌بار توسط **مونت کاسل**[14] در قشر حسی- پیکری تشخیص داده شد و به سرعت توسط **هابل**[15] و **ویسل**[16] در قشر بینایی نیز تأیید شد[۲]. مونت کاسل در سال ۱۹۵۷ با بررسی کورتکس حسی پیکری گربه فرضیه‌ای ارائه کرد: «واحدهای اولیهٔ سازمان‌دهی قشر حسی، از گروه‌های سلولی عمودی که به لایه‌های عمقی گسترش می‌یابند، ساخته شده‌اند». مونت کاسل این واحدها را ستون نامید.

او اظهار داشت که هر ستون حداکثر تا ۵۰۰ میکرون قطر دارد و ستون‌ها با آرایش موزاییکی سازمان یافته‌اند. این بلوک‌های بافتی شامل نورون‌هایی‌اند که خواص فیزیولوژیک یکسان دارند[۷].

مونت کاسل اظهار داشت که ستون‌های عمودی قشر مخ از همهٔ لایه‌های قشری تا مادهٔ سفید کشیده شده‌اند. همهٔ نورون‌های داخل یک ستون از یک ناحیهٔ پوست پیام دریافت می‌کنند و به نوع خاصی از گیرنده‌ها پاسخ می‌دهند. اگرچه، میدان‌های گیرندهٔ نورون‌های تشکیل دهندهٔ یک ستون دقیقاً قابل انطباق نیستند، ولی همهٔ آن‌ها یک مرکز مشترک دارند که اغلب در لایه چهار قرار می‌گیرد. بنابراین، هر ستون ساختاری آناتومیک است که خصوصیات محل و مودالیته را حفظ می‌کند. نورون‌های هر ستون یک مدول عملکردی ابتدائی را در کورتکس شکل می‌دهند[۷و۲].

قشر مخ از ستون‌های کوچک عمودی که شامل زنجیره‌ای از نورون‌هاست، ساخته شده است

سازمان‌بندی ستونی، با استفاده از میکروالکترودهایی که از نورون‌های منفرد و یا تعدادی از نورون‌های مجاور یکدیگر علایم ثبت می‌کنند و با انجام ثبت طولانی علایم از نقاط مختلف قشر مغز، آشکار شد. در قشر حسی پیکری، هر ستون عمودی مشتمل بر نورون‌هایی است که به محرک حسی خاصی پاسخ می‌دهند. بعضی از ستون‌ها با حرکات موهای سطح پوست فعال می‌شوند و برخی دیگر با فشار ملایم بر پوست و یا حرکات مفاصل[۲].

بنابراین، اساس ساختاری نئوکورتکس بالغ را **ستون‌های کوچک** تشکیل می‌دهند؛ زنجیره‌ای از نورون‌ها که به‌صورت عمودی در لایه‌های دوم تا چهارم قشر مخ گسترش یافته‌اند (Mountcastle-1978). در پریمات‌ها، هر ستون کوچک دارای تقریبا ۸۰ تا ۱۰۰ نورون است؛ ولی در کورتکس مخطط، تعداد نورون‌ها بیش از دو و نیم برابر است. هر ستون کوچک، دارای همهٔ انواع نورون‌های قشری است که با آرایش عمودی به یکدیگر متصل شده‌اند. هر ستون کوچک در نتیجهٔ تقسیم گروه کوچکی از سلول‌ها (پلی کلون) در نورواپیتلیوم ایجاد می‌شوند[۳].

ستون‌های قشری، را گاهی **مدول**[۱۷] نیز می‌نامند. این ستون‌ها در نتیجهٔ اتصال تعدادی ستون کوچک به‌وسیلهٔ اتصالات افقی کوتاه تشکیل می‌شوند. نورون‌های هر ستون دارای خواص مشترک استاتیک و دینامیک فیزیولوژیک‌اند.

هر ستون قشری، یک واحد بزرگ پردازش کنندهٔ پیچیده است که تعداد زیادی مسیرهای ورودی و خروجی را با زنجیره‌های پردازش‌کنندهٔ داخلی متصل می‌کند[۳]. نورون‌های یک ستون خاص خصوصیات پاسخ‌دهی خیلی مشابه دارند. شاید به این علت که مجموعهٔ نورون‌های هر ستون یک شبکه پردازش محلی را شکل می‌دهند[۷].

امروزه، این نظریه پذیرفته شده است که ستون‌های قشری وسیله پردازش‌کنندهٔ اطلاعات ورودی ـ خروجی است. هر ستون قشری، علاوه بر اطلاعات ورودی از تالاموس، از ستون‌های قشری دیگر (از مناطق متفاوت قشر مغز همان طرف و نیز از کورتکس طرف مقابل) نیز اطلاعات ورودی دریافت می‌دارد. محل ختم این اطلاعات ورودی مرکزرو، لایه‌های قشری متفاوت است. اکسون نورون‌های هرمی، اطلاعات خروجی ستون‌های قشری را حمل می‌کنند. علاوه بر انشعاباتی که به سایر ستون‌های قشری صورت می‌گیرد، بخش عمده اطلاعات خروجی به ساختارهای غیر قشری، به‌ویژه تالاموس، عقده‌های قاعده‌ای، تشکیلات مشبک هسته‌های حسی و حرکتی ساقه مغز و نخاع ارسال می‌شود[۲].

سازمان‌دهی ستونی قشر مخ نتیجهٔ مستقیم مداربندی قشری است. الگوی ارتباطات داخلی قشر مخ به‌صورت عمودی جهت‌گیری شده است (عمود بر سطح قشر مخ). آوران‌های تالاموسی کورتکس اغلب به سلول‌های ستاره‌ای لایهٔ چهار ختم می‌شوند. اکسون‌های ستاره‌ای به‌صورت عمودی به سطح قشر مخ ارسال می‌شوند. دندریت‌های رأسی و اکسون‌های نورون‌های هرمی نیز به همین شکل به‌صورت عمودی و موازی با اکسون‌های سلول ستاره‌ای ارسال می‌شوند. بنابراین، ورودی‌های تالاموکورتیکال به یک ستون عمودی باریک سلول‌های هرمی که دندریت رأسی آن به‌وسیلهٔ اکسون‌های سلول ستاره‌ای مرتبط‌اند، ارسال می‌شوند. بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت که اطلاعات در یک الگوی ستونی در ضخامت قشر به بالا و پایین ارسال می‌شود[۸].

تعداد نورون‌های متصل به هم در ضخامت نئوکورتکس در بخش‌های مختلف و در گونه‌های مختلف به‌طور قابل ملاحظه‌ای مشابه است. بنابراین، با وجود اینکه ضخامت یا سازماندهی ستون‌های قشری در مغز انسان و موش تفاوت

عمده‌ای ندارند، ولی تعداد کلی ستون‌های قشری آن‌ها متفاوت است. گسترش زیاد مساحت سطح قشر مخ انسان باعث افزایش تعداد ستون‌ها و افزایش قدرت محاسباتی آن می‌شود[۸].

همهٔ نورون‌های یک ستون فقط به مودالیته خاصی مانند لمس، فشار، دما یا درد پاسخ می‌دهند. بنابراین، عجیب نیست که مودالیته‌های حسی پیکری مختلف به‌وسیلهٔ مسیرهای عصبی جداگانه‌ای ارسال می‌شوند. گیرنده‌های حسی و نورون‌های حسی اولیه به یک ساب مودالیته مانند فشار یا لرزش واکنش می‌دهند. اگرچه هر یک از چهار ناحیهٔ قشری پیکری اولیه (۲ ;۱ ;۳b ;۳a) از همهٔ مناطق سطح بدن اطلاعات حسی دریافت می‌کنند، ولی در هر ناحیه فقط یک مودالیته غالب است. ناحیهٔ ۳b پیام‌های حسی را از گیرنده‌های مکانیکی پوست دریافت می‌کند. ورودی‌های مجزای پوست به دو سری از ستون‌ها ارسال می‌شوند: گروهی برای رسپتورهای سازشی سریع و سازش آهسته[۸].

هر لایهٔ سلولی با بخش‌های مختلف مغز ارتباط دارد: لایهٔ چهار پیام‌های ورودی از تالاموس دریافت می‌کند، لایهٔ شش به تالاموس پیام می‌فرستد. لایه‌های دو و سه به مناطق دیگر قشری پیام می‌فرستند و لایهٔ پنج به مناطق زیر قشر پیام می‌فرستد. در نتیجه، اطلاعات مربوط به محل محرک و مودالیته آن در هر ستون پردازش و به مناطق مختلف مغز ارسال می‌شود. ستون‌های قشری به‌صورت توپوگرافیک آرایش یافته‌اند و نمایش دقیقی از سطح خارجی بدن را بر سطح کورتکس یا (همونوکلئوس) به‌نمایش می‌گذارند[۷].

پنج نکتهٔ مهم درباره ستون‌های قشری

اصطلاح «ستون» مانند اصطلاح «ژن» تصوری زبانی و ادراکی است. پاسخ به این سؤال که «ستون چیست»؟ واقعاً آسان نیست. ستون‌ها[۱۸]، ساختارهای آناتومیکی کاملاً مشخصی نیستند و اصطلاح ستون مبهم است. اصطلاح ستون علاوه بر ستون‌های کوچک به ستون‌های بزرگ نیز اطلاق می‌شود. ستون برای گروه‌های عملکردی یا ساختاری نورونی قشری به‌کار می‌رود [۷].

فرضیهٔ ستونی اغلب به این شکل بیان می‌شود: «واحد اساسی سازمان‌دهندهٔ قشری که از مجموعهٔ نورون‌های متصل به هم که خواص مشترکی دارند و به‌صورت عمودی گسترش یافته‌اند».

بنابراین، خصوصیات کلیدی هر ستون عبارت‌اند از: مجموعهٔ نورون‌های متصل به هم؛ با ورودی‌های مشترک؛ خروجی مشترک؛ توانایی پاسخ مشترک و فعالیت متابولیک مشخص، مثلاً مناطق با سطح سیتوکروم اکسیداز بالا. البته اثبات این خصوصیات ساده نیست. ولی آزمایش‌های بسیاری سازماندهی عمودی ستون‌ها را ثابت می‌کنند[۷].

ستون‌های غالب بینایی از جمله مثال‌های شاخص سازماندهی ستونی قشر مخ‌اند. تحریک چشم پریمات‌ها باعث فعالیتی مشخص در قشر حسی اولیه می‌شود که به‌صورت آشکار به‌طور افقی نیز گسترش می‌یابد. در مناطق قشری ارتباطی، آشکارسازی فعالیت ستون‌ها و شناسایی آن‌ها مشکل است و براساس ویژگی‌های الکتروفیزیولوژیک است[۷].

❖ **نکتهٔ اول:** ستون‌ها، ساختارهای مشخص و واضحی نیستند.

❖ **نکتهٔ دوم:** هر ستون تقریباً به وسیلهٔ ستون‌های مجاورش مشخص می‌شود. ستون‌های بزرگ در نتیجهٔ به‌هم‌پیوستن[۱۹] چندین نوع حاصل می‌آیند که به عنوان پردازش موازی محسوب می‌شود.

❖ **نکتهٔ سوم:** هر یک از ستون‌های منفرد، درون شبکه‌های پراکنده قرار گرفته‌اند.

❖ **نکتهٔ چهارم:** همه مناطق قشری، به طور حتمی، ساختار ستونی ندارد. مانند قشر بویایی و مناطق لیمبیک

❖ **نکتهٔ پنجم:** ستون‌ها، به عنوان مدول، در بیرون از قشر مغز نیز وجود دارند.

قشر بینایی (قشر بینایی اولیه، ناحیهٔ مخطط، ناحیهٔ ۱۷ برودمن)

قشر بینایی اولیه به مدول‌های عملکردی سازماندهی شده است: نورون‌های قشر بینایی سازماندهی ستونی (شبیه قشرحسی پیکری) دارد و دسته‌های ستون‌ها به عنوان مدول‌های عملکردی نامیده می‌شوند. هر مدول اطلاعات بینایی ناحیهٔ خاصی از میدان بینایی را پردازش می‌کند[۲].

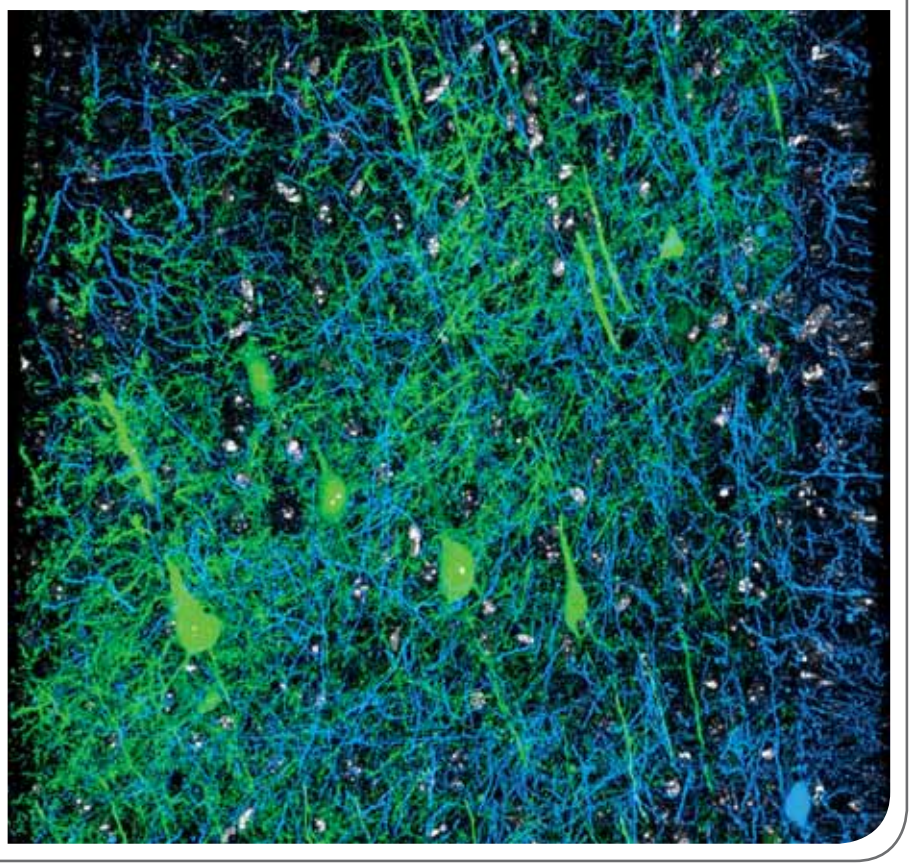
براساس تجربیات هابل و ویسل قشر بینایی اولیه (منطقه۱۷ برودمن) مانند همهٔ مناطق قشری حسی اولیه، به سبک توپوگرافیک

فرضیهٔ ستونی اغلب به این شکل بیان می‌شود: واحد اساسی سازمان‌دهندهٔ قشری که از مجموعهٔ نورون‌های متصل به هم که خواص مشترکی دارند و به‌صورت عمودی گسترش یافته‌اند

(مکان‌نگاری شبکیه) نظم و ترتیب یافته است و محتوی نقشه‌ای از میدان‌های بینایی است. در جانورانی که چشم‌های آن‌ها رو به سمت جلو قرار دارد، قشر هر طرف، نقشهٔ نیمهٔ بینایی طرف مقابل را ترسیم می‌کند. هابل و ویسل دریافتند که سلول‌های قشر بینایی به جای داشتن میدان‌های گیرنده دایره‌ای، معمولاً دارای میدان‌های گیرنده خطی‌اند و مؤثرترین نوع محرک برای آن‌ها محرک‌های میله‌ای، خطی و یا بعضی از انواع لبه است[۲].

هابل و ویسل سلول‌های قشر بینایی را به دو گروه عمده تقسیم کردند: سلول‌های ساده و سلول‌های پیچیده. سلول‌های ساده دارای میدان‌های گیرنده‌ای هستند که در آن‌ها مناطق تحریک کننده و مهارکنندهٔ دارای حدود مشخص و واضح است. این مناطق به طریقه خطی نظم و ترتیب یافته‌اند. به‌منظور ظهور پاسخ در این سلول‌ها تحریک مناسب و کافی نه تنها باید در بخش خاصی از میدان بینایی قرار گیرد، بلکه باید به صورت میله یا شکاف نورانی و دارای جهت صحیحی باشد. تحریک سلول‌های پیچیده نیز مستلزم جهت خاص مرز تاریکی- روشنایی است. این سلول‌ها به تابش منتشر به‌طور ضعیفی پاسخ می‌دهند. علاوه بر این، سلول‌های پیچیده به میزان کمتری وابسته به موقعیت محرک در میدان بینایی هستند و میدان‌های گیرنده آن‌ها فاقد مناطق تحریک‌کننده و مهارکنندهٔ آشکار است. از این رو سلول‌های پیچیده جهت‌ها را بدون ارتباط با موقعیت‌ها استخراج می‌کنند[۲] سلول‌های ساده و پیچیده، آشکارسازهای خاص[۲۰] نامیده شده‌اند، زیرا به بعضی از ویژگی‌های خاص محرک پاسخ داده و آن‌ها را تجزیه و تحلیل می‌کنند. آشکارسازهای خاص در سایر نواحی قشری برای دیگر حواس نیز یافت می‌شوند[٤].

هابل و ویسل با استفاده از میکروالکترودهایی سازمان‌بندی دقیق و تغییر محور از یک ستون به ستون مجاور را نشان دادند. علاوه بر این تزریق ۲-دزوکسی گلوکز (همتای گلوکز) که در صورت تزریق به مغز توسط سلول‌های فعال جذب می‌شود و بعد از برش‌گیری مغز توسط اشعهٔ ایکس آشکار



می‌شود. بنابراین، در صورت ارائهٔ محرک‌های خطی آرایش منظم نوارهای فعال و غیرفعال سلولی در قشر بینایی ایجاد می‌شود. هابل و ویسل ثبت‌های میکروالکترودی سیستماتیک در سرتاسر قشر بینایی میمون بیهوش به عمل آوردند. در این ثبت‌های میکروالکترودی، محرک‌های بینایی (شکاف‌ها و میله‌های نوری جهت‌دار) در میدان بینایی هر دو چشم میمون قرار می‌گرفتند[۲].

هر ستون ۳۰-۱۰۰ میکرون قطر و ۲ میلی متر بلندی دارد و دارای سلول‌هایی در لایهٔ ٤c با میدان‌های گیرنده هم‌مرکزند. در بالا و پایین هر ستون سلول‌های ساده‌ای قرار دارند که میدانِ گیرندهٔ آن‌ها موقعیت شبکیه‌ای یکسانی را تقریباً نشان می‌دهد و محورهای یکسانی در جهت‌گیری دارند. بنابراین، ستون‌های جهت‌دار نامیده می‌شوند. هر ستون جهت‌دار دارای سلول‌های پیچیده نیز هستند. هر سلول پیچیده ستون ارتباطات مستقیمی از سلول‌های ساده ستون دریافت می‌کند. بنابراین، ستون‌های سیستم بینایی دارای ارتباطات بین سلولی موضعی هستند که سلول‌ها را قادر به ایجاد سطحِ انتزاعی جدیدی از اطلاعات بینایی می‌کند؛ مثلاً ستون‌ها سلول‌های قشری را قادر می‌کند که خصوصیات میدان گیرندهٔ خطی از ورودی‌های سلول‌های هسته زانویی جانبی ایجاد کند و به نقاط کوچک نور پاسخ دهد. آن‌ها کشف کردند که قشر بینایی اولیه به سبک ستونی، نظم و ترتیب یافته و ستون‌های سلولی آن به دو دسته عمده تقسیم می‌شوند:

ستون‌هایی که نورون‌های آن‌ها به تحریکات بینایی میله‌ای شکل با جهت خاص (ستون‌های جهت‌دار[۲۱]) پاسخ می‌دهند و ستون‌هایی که به اطلاعات ورودی از یک چشم خاص (ستون‌های غالب بینایی[۲۲]) پاسخ می‌دهند. به عبارت دیگر، ستون‌های جهت‌دار، محتوی سلول‌های ساده و پیچیده‌اند که برای تحریک جهت ویژه‌ای را بر جهت‌های دیگر ترجیح می‌دهند. ستون‌های غالب بینایی، محتوی نورون‌هایی هستند که تحریک از طریق یک چشم را بر تحریک از طریق چشم دیگر ترجیح می‌دهند. این دو دسته ستون، نسبت به یکدیگر، با زاویهٔ قائمه قرار می‌گیرند.

هابل و ویسل پیشنهاد کرده‌اند که واحد عملی قشر بینایی، یک **ستون بسیار بزرگ**[۲۳] است که محتوی تجمع کاملی از ستون‌های جهت-دار (برای ۳٦۰ درجه) و یک سری از ستون‌های غالب بینایی است. به عبارت دیگر، هر دستهٔ کامل از ستون‌ها را که یا به تمام جهت‌ها و یا به اطلاعات دریافتی از هر دو چشم (در محل خاصی از میدان بینایی) پاسخ می‌دهند را یک ستون بسیار بزرگ نامیدند. بنابراین، در این نواحی طرحی وجود دارد که به موجب آن اطلاعات ورودی تولید شده به‌وسیلهٔ محرک‌های دارای جهت مشابه و محرک‌های دارای موقعیت مشابه در میدان‌های بینایی دو چشم می‌توانند به همراه یکدیگر برای پردازش در بخش کوچکی از قشر بینایی اولیه حمل شوند. ستون بسیار بزرگ خصوصیات یک بخش از میدان بینایی را نشان می‌دهد. این نتایج با این اصل همسوست که سیستم عصبی مشتمل بر واحدهای تکرارشونده‌ای است که هر یک به وضوح اعمال مشابهی را انجام می‌دهند. هابل و ویسل اصطلاح ستون بسیار بزرگ را برای مجموعه‌ای از ستون‌های مربوط به خطوط همهٔ جهت‌یابی‌های یک ناحیه مشخص در فضا به‌کار می‌بردند. واحدهای ستونی به‌وسیلهٔ اتصالات عرضی با یکدیگر ارتباط دارند[۲].

ستون‌های جهت‌دار با جهت محرک ارتباط دارند. هر ستون جهت‌دار حدود یک میلی‌متر قطر دارد؛ اما جهت ترجیحی ستون‌های مجاور به یک روش سیستماتیک تغییر می‌کند؛ یعنی در عرض قشر مغز از ستونی به ستون دیگر، تغییرات پلکانی در جهت ترجیحی هر بار به میزان ۵ تا ۱۰ درجه وجود دارد. به این ترتیب می‌توان حدس زد که برای هر میدان گیرندهٔ سلول عقده‌ای در میدان بینایی مجموعه‌ای از ستون‌ها در یک ناحیهٔ کوچک از قشر مغز وجود دارد که نمودار کلیهٔ جهت‌های ترجیحی ممکن به فواصل کوچک در سراسر ۳٦۰ درجه هستند. مغز مجموعه‌ای از ستون‌های جهت‌دار را در ناحیه بزرگی از قشر بینایی با طرحی پیچیده؛ اما با فواصل یکنواخت نشان می‌دهد[٤].

ویژگی دیگر قشر بینایی وجود ستون‌های غالب بینایی است. سلول‌های جسم زانویی، سلول‌های لایهٔ ٤ و سلول‌های ساده ایمپالس‌های ورودی را فقط از یک چشم دریافت می‌کنند و سلول‌های لایهٔ ٤ با سلول‌هایی که از چشم دیگر ورودی دریافت می‌دارند به‌طور یک در میان قرار گرفته‌اند[٤].

در داخل ستون‌های جهت‌دار گروه‌های نورونی دیگری به‌صورت **حباب**[۲٤] سازمان‌دهی شده‌اند. حباب‌ها جهت انتخابی ندارند. حباب‌ها شبیه

ستون‌های عمودی قشر مخ از همهٔ لایه‌های قشری تا مادهٔ سفید کشیده شده‌اند به‌صورت حباب سازمان‌دهی شده‌اند

میخ‌های چوبی در لایه‌های فوقانی و تحتانی قشر هستند و در ارتباط با ستون‌های غالب بینایی‌اند. حباب‌ها محتوی سلول‌های بدون قابلیت تشخیص جهت‌اند. حباب‌ها محتوی نورون‌هایی هستند که برای طول موج خاصی از نور قابلیت انتخاب کننده‌ای از خود نشان می‌دهند. حباب‌ها دارای سازمان‌بندی مرکز محیط‌اند. در این سازمان‌بندی مرکز از خود ویژگی و خصوصیت رنگی متضاد نشان می‌دهد (مثلاً قرمز مرکز/ سبز خارج مرکز). در حالی که محیط به همهٔ طول موج‌های نور پاسخ می‌دهد. بنابراین، چنین به‌نظر می‌رسد که در داخل قشر بینایی اولیه (v1) پردازش سیگنال‌های بینایی ورودی مرتبط با جهت، فرم و حالت، بعضی از جنبه‌های مربوط به تشخیص طول موج نور، حرکت و جابه جایی محرک‌های بینایی و به همین ترتیب جایگاه و محل محرک‌ها در میدان بینایی صورت می‌گیرد. دلیل نتیجه‌گیری فوق وجود نورون‌هایی است که دارای قابلیت انتخاب کننده برای طول موج، جهت‌گیری و حرکت و جابه جایی در لایه‌های مختلف قشر بینایی هستند[۲].

تغییر سیستماتیک محور جهت‌یابی از یک ستون به دیگری اغلب به‌وسیله حباب‌ها قطع می‌شود، حباب‌ها نواحی میخی شکل سلول‌های غالب در لایه‌های ۲ و ۳ از V1 سلول‌های حباب اغلب به محرک‌های رنگی مختلف واکنش می‌دهند و میدان گیرندهٔ آن‌ها شبیه سلول‌های هسته زانویی جانبی جهت خاصی ندارند.

علاوه بر ستون‌های سلول‌های پاسخ‌دهنده به محور جهت‌یابی و حباب‌های مرتبط با پردازش رنگ نوع سومی از دستگاه متناوب ستونی ورودی‌هایی جداگانه دو چشم را پردازش می‌کند. این ساختارها **ستون‌های غالب بینایی** نام دارند که دارای آرایش منظم سلولی هستند و پیام‌ها را از چشم راست یا چپ دریافت می‌کنند و در دید دوبینی مهم‌اند. ستون‌های غالب بینایی با تزریق آمینواسیدهای نشان‌دار به یک چشم قابل مشاهده‌اند. در بررسی اتورادیوگراف‌های عمودی مغز بخش‌هایی از لایهٔ ٤ که با چشم مورد نظر در ارتباط‌اند به شدت نشان‌دار شده‌اند و با بخش‌های چشم دیگر به‌صورت متناوب قرار دارند.

بنابراین، دستگاه‌های عمدهٔ قشربینایی اولیه که به‌صورت عمودی قرار گرفته‌اند، عبارت‌اند از:

۱. ستون‌های جهت‌دار یا جهت‌یابی که دارای نورون‌هایی است که به‌صورت انتخابی به میله‌های نور با محور خاص جهت‌یابی پاسخ می‌دهند.

۲. حباب (قطعات میخ مانند در بالای لایه ـ نه لایهٔ ٤) که شامل سلول‌هایی است که بیشتر مربوط به تشخیص رنگ‌اند تا جهت‌یابی.

۳. ستون‌های غالب بینایی که ورودی‌هایی از یک چشم یا چشم دیگر دریافت می‌کنند.

این واحدهای ساختاری به‌صورت **ستون بسیار بزرگ** سازماندهی شده‌اند که مناطق کوچکی از میدان بینایی را نمایش می‌دهند. دستگاه‌های عمودی قشر بینایی به‌وسیله اتصالات افقی در یک لایه با یکدیگر ارتباط دارند. بنابراین، قشر بینایی دارای دو نوع ارتباط جالب است: الف ـ نوع عمودی که شامل ستون‌های عملکردی در لایه‌های قشری است و ب ـ نوع افقی که اتصال‌دهندهٔ ستون‌های عملکردی با خواص یکسان است[۲].

پی‌نوشت‌ها

1. Brodmanns 2. pyramidal cells 3. Brodal
4. NEUROLOGICAL ANATOMY IN RELATION TO CLINICAL MEDCINE
5. module 6. columns of cell
7. Rafael Lorente(1902-1990)
8. elementary cortical unit of operation
9. Mountcastle V; Hubel D; Wiesel T; Jones T & Rakik P از جمله 10. Columnar organization of neocortex
11. column 12. minicolumn
13. macrocolumn 14. Mountcastle
15. Hubel 16. Wiesel 17. module
18. barrel & patches نیز نامیده می‌شوند
19. interdigitation 20. feature detectors
21. orientation columns 22. ocular dominance columns
23. hypercolumn 24. Blobs

منابع

۱. بیرســـینگ، ایندر، نوروآناتومی انسانی، ترجمه پروین رستمی و محسن هادی، انتشارات اطلاعات، ۱۳۸۱.

۲. براون، ای جی، ســـلول‌های عصبی و سیستم‌های عصبی، ترجمه مرتضی بهنام رسولی، دانشگاه فردوسی مشهد، ۱۳۷٦ .

3. Mountcastle, V. B. (1997) The columnar organization of neocortex. Brain. 120, 701-722

٤. گانونـــگ، ویلیام اف؛ ترجمه فرخ شـــادان و فرشـــته معتمدی؛ انتشارات چهر؛ ۲۰۰۹ .

5. DeFelipe, j. et al. (2012)The neocortical column. Frontiers in Neuroanatomy. 6, 1-2

6. Horton, J. C. & Adams, D. L.(2005) The cortical columns:a structure without a function. Phil. Trans. R. soc. B 360, 837-862

7. Rockland, K. S., (2010) Five point on columns, frontiers in Neuroanatomy. 4, 6-13

8. Kandel, E. R., Schwartz, J. H. & Jessell, T. M. Principles of Neural Science, fourth edition, Mc Graw Hill, 2000.

برای مطالعه بیشتر

9. Shepherd, G. M. The synaptic organization of the Brain,(548-558), Oxford university press. 2004.

10. Kiernan, J. A., The Human Nervous System(p224), wplters kluwer.2009

11. Bear, M. F.et al. NEUROSCIENCE,(P330-345, Williams & wilkins, 1996.