

Evolutiiviset muutokset aivoalueiden rakenteessa, osa 2

21.2. 2006, Nisse Suutarinen

Aivoalueen monimutkaistuminen eriytymällä

- Eriytyminen (segregation) aivojen evoluutiosta puhuttaessa on tapahtuma, jossa jokin aivoalue jakautuu erillisiksi itsenäisiksi alueiksi.
- Alueiden erilaisuuden mittana ovat nyt solutyypit, hermosolujen väliset yhteydet ja toiminta.
- Termin eriytyminen ottivat ensimmäisenä käyttöön Ramón-Moliner ja Nauta vuonna 1966 kuvatessaan aivojen kehitystä alkionkehityksen aikana.

Esimerkki eriytymisestä: selkäpuolen talamus

- Selkärangalliset jakautuvat vesikalvollisiin (amniotes) ja vesikalvottomiin (anamniotes).
- Nämä ryhmät eroavat toisistaan selkäpuolen talamuksen sisältämien solutyyppeiden suhteen.
- Vesikalvollisilla solutyyppejä on useampia.

Esimerkki eriytymisestä: selkäpuolen talamus

- Eroavuuksista ei löydy homologisia pareja vesikalvollisten ja vesikalvottomien välillä.
- Ann Buttler: (1994, 1995) ”Selkäpuolen talamus koostuu kaikilla selkärankaisilla lemnotalamuksesta ja kollotalamuksesta, joista edellinen saa syötteitä pääosin verkkokalvolta ja jälkimmäinen keskiaivojen katosta.”
- Buttlerin hypoteesin mukaan vesikalvollisten lemnotalamuksen lukuisat solutyypit ovat syntyneet eriytymällä yhden solutyypin lemnotalamuksesta.

Esimerkki eriytymisestä: selkäpuolen talamus

- Buttlerin hypoteesi on sikäli uskottava, että homologisia pareja ei löydy.
- Selkäpuolen talamus ei kuitenkaan välttämättä aina kehity kahdesta alkionosasta – esimerkiksi jäniksellä osia on kolme.

Esimerkki eriytymisestä: PGC-alue viuhkaeväisillä kaloilla

- PGC-alue (preglomerular complex) on ainoastaan viuhkaeväisiltä kaloilta löytyvä takakyhmy (posterior tuberculum) osa.
- PGC-alueen solutyypin lukumäärä on kasvanut viuhkaeväisillä kaloilla evoluution kuluessa.
- Viuhkaeväisten PGC-alueen solutyyppejä ei voida jakaa uusiin ja vanhoihin säilyneisyyden mukaan, vaan ne vaikuttavat kaikki yhtä lailla uusilta.
- Monimutkaistuminen lienee siis tapahtunut eriytyessä.

Muutokset eriytymisen yhteydessä

- Eriytymisen yhteydessä voidaan havaita uusien ominaisuuksien tai piirteiden syntymistä.
- Ainoastaan kalvollisilla selkärankaisilla selkäpuolen talamuksella on molemminpuolisia yhteyksiä selkäpuolen palliumin kanssa.
- Varsinaisilla luukaloilla PGC-alueen hermosolut sijaitsevat muihin viuhkaeväisiin verrattuna epätavallisen kaukana aivokammioista.

Muutokset eriytymisen yhteydessä

- Oravakalojen PGC-alue kehitti omintakeisen kerrosrakenteen, jolla on molemminpuolisia yhteyksiä etuaivojen kanssa.

Uusien alueiden ilmaantuminen

- Aivoihin voi kehittyä uusia alueita (addition), joita ei voi pitää homologisina aikaisemmille alueille ja jotka eivät ole seurausta eriytymisestä.
- Syynä tähän on muutos kehitystä säätelevässä geen(e)issä. Sekä säätelytekijän mukaantulo tai poisjääminen voi aiheuttaa uuden alueen kehittymisen.
- Kehityksellisen muutoksen tapahtuminen ei vaikuta alkion muun osan kehitykseen.

Nisäkkäiden neokorteksin rakenteellinen evoluutio

- Neokorteksi on jaettu alueisiin solutyypin, hermosolujen yhteyksien ja fysiologian perusteella.
- Neokorteksin alueiden lukumäärä vaihtelee lajien välillä ja kädellisten evoluutiossa se on lisääntynyt ajan myötä.

Nisäkkäiden neokorteksin monimutkaistuminen eriytymällä

- Lende esitti vuonna 1969, että primaarinen motorinen alue ja primaarinen tuntoalue sijaitsivat päällekkäin ja tämän seurauksena tapahtui eriytymistä.
- Lende väitti myös, että päällekkäisyydestä seuraava eriytyminen on yleinen mekanismi neokorteksin monimutkaistumiselle.
- Tämä ei liene täysin totta; esimerkiksi yksinkertaisella neokorteksilla varustettujen siilien kuulo-, näkö- ja tuntoalue ovat selvärajaiset.

Nisäkkäiden neokorteksin alemman tason aisti- ja motoriset alueet

- Nisäkkäiden neokorteksissa aistialueet ovat jakautuneet eriytyneisiin primaariseen ja sekundaariseen alueeseen.
- Motoriset alueet eivät jakaudu yhtä selkeästi primaariseen ja sekundaariseen, mutta esimerkiksi useimmilla istukallisilla on primaarinen motorinen alue.
- Näyttäisi siis siltä, että nisäkkäiden neokorteksin alemman tason aisti- ja motoriset alueet ovat evolutiivisesti vanhaa perua.

Nisäkkäiden neokorteksin ylemmän tason aisti- ja motoristen alueet

- Korkeamman tason aisti- ja motoriset alueet eivät ole säilyneet alemman tason alueiden tapaan.
- Esimerkiksi visuaalisen alueen rakenne vaihtelee eri nisäkäsryhmillä; joiltakin yksinkertaisemmilta puuttuu tertiaarinen alue.

Nisäkkäiden neokorteksin ylemmän tason aisti- ja motoristen alueet

- Ylemmän tason alueiden kehittyminen saattaa liittyä alemman tason alueiden väliseen tilaan.
- Varhaisten nisäkkäiden uskotaan olleen pieniä, jolloin alemman tason alueiden välille jäi niukasti tilaa.
- On siis epätodennäköistä, että korkeamman tason alueet ovat kehittyneet alemman tason alueiden välisistä osista yksinomaan eriytymällä.
- Korkeamman tason alueet ovat kehittyneet neokorteksiin ilmaantumalla?

Moduulien yhdistyminen selityksenä alueiden ilmaantumiseksi

- Krubitzerin (1995) hypoteesin mukaan uusia alueita voi syntyä itsenäisten moduulien yhdistymisen kautta.
- Aivoalue voi jakautua moduuleihin uudentyyppisten syötteiden seurauksena.
- Alkionkehityksessä neokorteksin talamuksesta saamat syötteet vaikuttavat alueiden muotoutumiseen.
- Näyttöä moduulien yhdistymisestä ei kuitenkaan ole.

Alueiden kahdentuminen selityksenä uusille alueille

- Allman ja Kaas (1971) esittivät, että uusia alueita on syntynyt kahdentumalla.
- Alueen kahdentumiseen ei riittäne yhden geenin kahdentuminen, vaan tarvitaan suurempia muutoksia geenien ilmenemisessä.
- Uusia alueita on onnistuttu kasvattamaan keinotekoisesti laittamalla kasvua säätelevä geeni päälle paikassa, jossa se ei normaalisti ilmene.

Kasvun vaikutus neokorteksin rakenteeseen

- Neokorteksin kasvua säätelevät molekyylit vaikuttavat sen reunoilla.
- Jos näiden morfogeenien diffuusiivinen liikkumavara kudoksessa on pieni, aivojen kasvaessa keskelle syntyy alueita, joihin morfogeenit eivät enää vaikuta.
- Uudet alueet syntyvät neokorteksin keskelle?

Kasvun vaikutus neokorteksin rakenteeseen

- Uudet alueet näyttäisivät syntyneen vanhojen väliin.
- Rosan (2002) hypoteesin mukaan jotkin neokorteksin vanhoista alueista, erityisesti primaarinen näköalue ja MT-alue (medial tempora), lähettävät ympäristönsä muotoutumista ohjaavia morfogeenejä.
- Jos aivojen kasvaessa alueiden kehitystä ohjaavat keskukset erkanevat toisistaan, jää väliin enemmän tilaa uusille alueille.