Биолог. ж. Армении, № 1,(43),1990 г. УДК 612.825

ОТВЕТЫ НЕЙРОНОВ ЗАДНЕЙ СУПРАСИЛЬВИЕВОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ КОШКИ НА ЗРИТЕЛЬНЫЕ РАЗДРАЖЕНИЯ

М. Б. ІФРИКЯН, Р. Л. ДЖАВАДЯН, Т. М. МАРКАРЯН, А. А. АВЕТИСЯН

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР, Ереван

Показано, что 49% изученных нейронов ЗСО реагируют ON-OFF физическим ответом на стационарные зрительные стимулы. На движущиеся зрительные стимулы нейроны ЗСО реагируют интенсивно, проявляя при этом определенную степень специфичности. В этой области обнаружены как дирекционно-селективные, так и дирекционно-чувствительные нейроны, а также темно-чувствительные клетки. Отсюда сделан вывод о важном функциональном значении ЗСО в анализе зрительной сенсорной информации.

Ցույց է տրվել, որ ՀՍԾ-ի ուսումնասիրված նեյրոնների մեծամասնությունը ունեն (49 %) ON—OFF ֆազիկ պատասխաններ ստացիոնար տեսողական գրգռիչին։ ՀՍԾ-ի նեյրոնները ինտենսիվ պատասխանում են նաև շարժվող տեսողական գրգռիչներին՝ ցուցաբերելով մասնագիտացման որոշակի աստիճան։ Այս շրջանում հայտնաբերվել են ինչպես դիրեկցիոն-սելեկտիվ, այնպես էլ դիրեկցիոն-զգայուն նեյրոններ, ինչպես նաև մուգ-զգայուն բջիջներ։ Այստեղից հետևություն է արվում ՀՍԾ-ի ֆունկցիոնալ կարևոր նշանակության մասին կեղևում տեսողական սենսոր ինֆորմացիայի մշակման պրոցեսներում։

It has been shown that the minority (49 per cent) of investigated neurones of PSA respond by ON—OFF phasic responses to the stationary visual stimuli. The neurones of PSA react vigorously to the moving visual stimuli, during that displaying a definite degree of specificity. In this area the neurones are found with direction-selective, direction-sensitive and dark-sensitive properties. Thus, a conclusion is made on the important functional significance of PSA in analysis of visual sensory information.

ЗСО коры—нейрон—зрительный стимул—рецептивное поле

Проблема исследования функциональных особенностей нейронов различных экстрастриарных зрительно-чувствительных зон коры привлекает в последнее время все большее внимание. Опыты показывают, что нейроны экстрагеникулатных зрительных областей коры [1—4, 11, 12] отличаются от таковых проекционной коры [6, 7] как строением своих РП, так и паттернами ответов на движущиеся стимулы. Это указывает на определенную фунциональную дифференцнацию относительно центральной обработки зрительного сенсорного сигнала топографически разными областями коры мозга. С этой точки зрения особый интерес представляет исследование функциональных характеристик нейронов ЗСО. В литературе до сих пор отсутствуют данные об особенностях зрительно-чувствительных нейронов ЗСО.

В настоящей работе представлены результаты изучения особенностей ответов нейронов ЗСО на различного типа зрительные раздражения.

Сокращения: ЗСО—задняя супрасильвиевая область; РП—рецептивное поле; ПСТГ—постстимульная гистограмма; ЛСО—латеральная супрасильвиевая область; ДЛС—дорсальная латеральная супрасильвиевая область

Материал и методика. Опыты проведены на 10 кошках. Под эфирным наркозом производили трахеотомию, фиксацию животного в стереотаксическом аппарате и претригеминальное сечение ствола мозга [13]. Затем животное переводили на искусственное дыхание (19/мин, объем вдоха из расчета 20 мл/кг) и внутримышечно вводили дитилин (7 мг/кг веса кошки). Над задней супрасильвиевой извилиной вскрывали костное окно, которое заливали 3%-ным раствором агара. Функциональное состояние животного контролировали по показателям ЭЭГ, ЭКГ и кровяного давления (190—100 мм рт. ст.). Температуру тела животного поддерживали в пределах 37,5—38°.

Электрическую активность одиночных нейронов отводили при помощи стеклянных микроэлектродов [5]. ПСТГ ответов нейронов строили на 16 повторениях раздражения с шириной бина 1 мс.

Зрительные стимулы проецировали на экран периметра, помещенный на расстоянии 1 м от подвальных точек глаза. Светлыми зрительными стимулами служили пятна и полосы освещенностью 7—8 лк на фоне 2 лк, темными стимулами — круглые и прямоугольные тени освещенностью 2 лк на фоне 7—8 лк. Таким образом контраст стимулов оставался постоянным на протяжении всего эксперимента. Скорость движения темных и светлых стимулов составляла 40°/с.

В конце каждого эксперимента производили коагуляцию точки местоположения электрода, после чего мозг перфузировали 10%-ным раствором формалина. Локализацию кончика электрода проверяли гистологически на срезах толщиной 30—40 мкм.

Результаты и обсуждение. Нейроны ЗСО реагируют достаточно четко и интенсивно на зрительные раздражения, тем не менее ответы эти оказались менее стабильными по сравнению с другими зрительно-чувствительными областями коры. Ухудшение общего функционального состояния животного незамедлительно отражалось на вызванной активности клетки в виде ослабления реакции, а иногда и изменения паттерна ответа.

Были изучены ответы 104 нейронов ЗСО на стационарные и движущиеся зрительные стимулы. Большинство нейронов проявляли четкий, интенсивный ответ на предъявление стационарного стимула. Из 80 нейронов 39 отвечали фазическим ON-OFF типом ответа на стационарно мерцающее светлое пятно, расположенное в центре РП нейрона. Ответ одного из таких нейронов представлен на рис. 1 А, из которого видно, что включение и выключение светлого пятна вызывают интенсивные разряды клетки, о чем свидетельствуют пики ответов на ПСТГ. Наряду с этим, были обнаружены нейроны с хорошо выраженными тоническими ответами на предъявление стационарного стимула (рис. 1 В, Г). Необходимо отметить, что этим ЗСО отличается от других кожных зрительных зон, здесь число тонических нейронов относительно больше. Из исследованных 104 нейронов 20 имели тонический тип ответа на стационарно мерцающее светлое пятно. Причем число ON-тонических ответов превалировало (11 нейронов) и сравнительно малое число нейронов (9 из 20) имели OFF-тонический ответ. Рис. 1 В наглядно иллюстрирует ответы OFF-тонического нейрона на стационарно мерцающее пятно (5°), расположенное в центре его РП. На том же рисунке представлены ответы ON-тонического нейрона (рис. 1 Г). OFF-фазические ответы были зарегистрированы у 20 нейронов, ON-фазические — у одного нейрона.

Большинство (58%) клеток проявляло недирекционный ответ на движущиеся через РП круг или полоску, независимо от контраста сти-

мула. Эти нейроны, как правило, отвечали равным количеством разрядов на два противоположных направления движения. Рис. 2 А, Б пред-

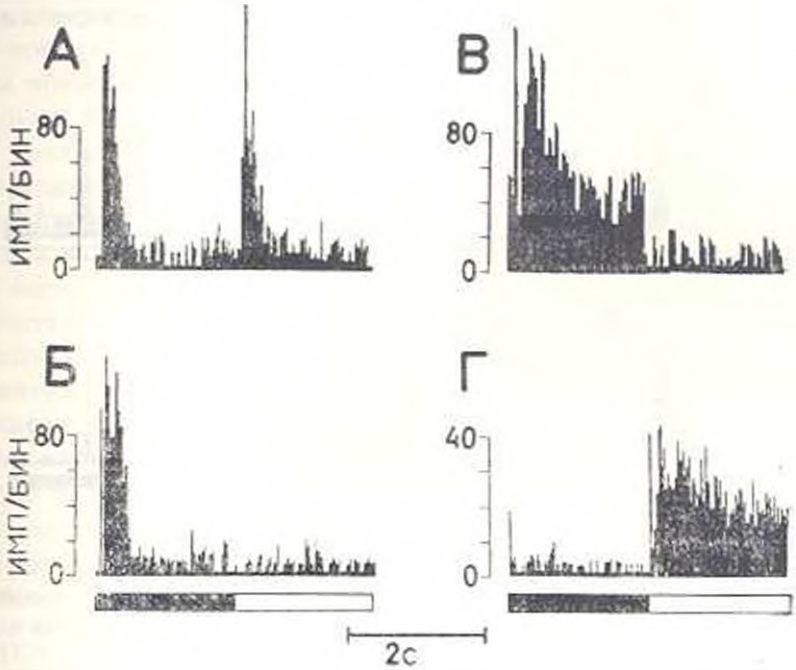

Рис. 1. Ответы четырех разных нейронов ЗСО (А—Г) на стационарно мерцающее пятно (5°), расположенное в центре РП. По оси абсцисс—время раздражения (2 с), по оси ординат—количество импульсов в бине. Ширина бина 4 мс. Светлыми полосками отмечено включение света, темными—выключение.

ставляет ответы недирекционного нейрона на движение темного (рис. 2 А) и светлого (рис. 2 Б) стимулов через РП. Как видно из рисунка, ответы симметричны на оба контраста стимула. Относительно малое число нейронов (5%) проявляло дирекционно-чувствительный тип ответа. Эти нейроны проявляли дирекционные характеристики в ответ на движение одного из контрастов стимула—темный или светлый. Чисто дирекционно-селективными оказались 8 нейронов, причем все они находились в зоне 21а, 21б ЗСО. Ответы одного из таких нейронов приведены на рис. 2, где ПСГП иллюстрируют ответы на движение темного (рис. 2 Г) и светлого (рис. 2 Д) пятен вдоль горизонтальной оси РП. Это дирекционно-селективный ответ с предпочтительным направлением справа-налево. На том же рисунке представлены ответы этих двух нейронов на стационарно мерцающее пятно, расположенное в центре РП (рис. 2 В, Е). У обоих нейронов, как недирекционного, так и дирекционно-селективного, ON OFF фазические ответы. Наглядно видна слабая реакция дирекционного нейрона на стационарный стимул (рис. 2 Е) по сравнению с ответом недирекционного нейрона (рис. 2 В). В этой экстрастриарной области оказались нейроны с большой чувствительностью к движению темных пятен и почти не реагирующие на движение светлых пятен. Ранее такие нейроны были обнаружены нами в ЛСО [3]. На

рис. 3 представлены ПСТГ ответов двух таких нейронов. Как видно из рисунка, нейрон интенсивно отвечает на движение темного пятна четко выраженным дирекционным ответом (рис. 3А). Этот же нейрон проявляет очень слабую реакцию, когда через РП движется светлый сти-

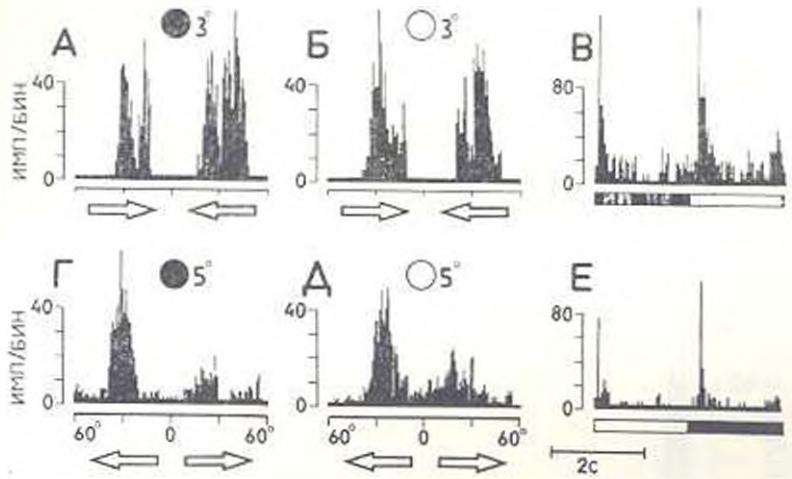

Рис. 2. Ответы двух нейронов на движущиеся пятна и стационарно мерцающее пятно. А—Б—ПСТГ ответов недирекционного нейрона на темный (А) и светлый (Б) движущиеся стимулы. В—ответы того же нейрона на стационарно мерцающее пятно, расположенное в центре РП. Г—Д—ПСТГ ответов дирекционно-селективного нейрона на темный и светлый движущиеся стимулы. Е—ПСТГ ответов того же нейрона на стационарно мерцающее пятно, расположенное в центре РП. Стрелками указано направление движения стимулов по РП. Черным кружком обозначено темное пятно, светлым—светлое. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

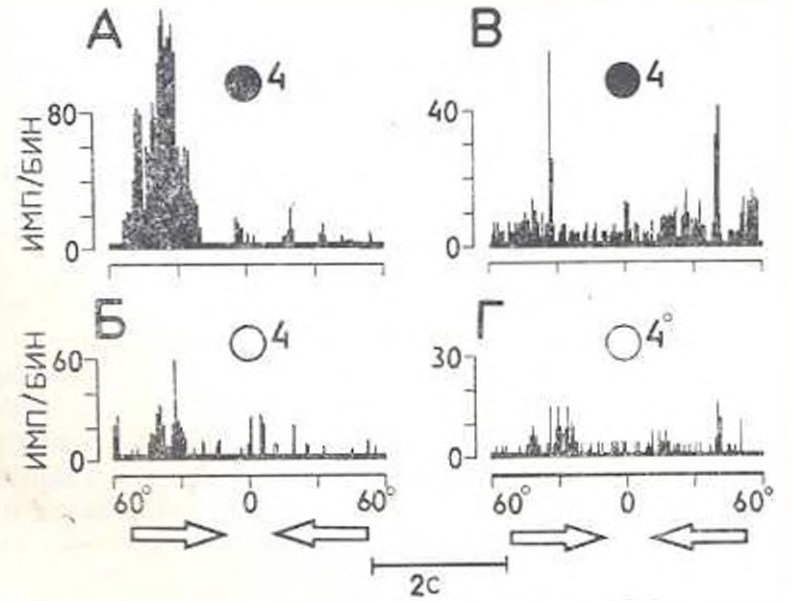

Рис. 3. Ответы двух темно-чувствительных нейронов. А—Б—ответы одного нейрона на темный (А) и светлый (Б) движущиеся стимулы. В—Г—ПСТГ ответов другого нейрона на темный (В) и светлый (Г) движущиеся стимулы.

мул (рис. 3 Б). Второй нейрон, ответы которого представлены на этом же рисунке, является недирекционным (рис. 3 В, Г), однако также проявляет высокую чувствительность к движению темного пятна по сравнению со светлым.

Таким образом, результаты опытов указывают на то, что ЗСО является областью коры, вовлеченной в процессы центрального анализа зрительной сенсорной информации. В литературе до сих пор недостаточно данных относительно организации РП нейронов ЗСО в целом, куда, по нашим исследованиям, входят поля 21а, 21б, 20а, 20б и ДЛС. По данным ряда авторов [8, 10], характерной особенностью этих нейронов поля 21а является наличие ориентационной чувствительности и отсутствие восприятия направления движения. Применение теста реверсии контраста стимула (темный, светлый стимулы) позволило нам точно определить процент дирекционно-селективных нейронов и, кроме того, обнаружить новый тип нейронов, проявляющих большую чувствительность к движению темных объектов (темно-чувствительные нейроны). В целом представленные результаты позволяют сделать предположение о том, что ЗСО по функциональному значению в анализе зрительной информации ближе к ЛСО [3, 4] и несколько отличается от проекционной зрительной коры [6, 7]. Возможно, ЗСО, так же как ЛСО, участвует главным образом в процессах анализа движущихся объектов в поле зрения животного.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Dow B. M., Dubner R.* J. Neurophysiol. 32, 773—784, 1969.
2. *Dow B. M., Dubner R.* J. Neurophysiol., 34, 47—55, 1971.
3. *Harutiunian—Kozak B. A., Davadian R. L., Melkumian A. P.* Vision Res., 24, 189—185, 1984.
4. *Harutiunian—Kozak B. A., Davadian R. L., Afriklian M. S., Khachatrian S. A.* Acta Neurobiol. Exp., 45, 77—90, 1985.
5. *Hubel D. H.* Science, 125, 549—550, 1957.
6. *Hubel D. H., Wiesel T. N.* J. Physiol., *160*, 106—154, 1962.
7. *Hubel D. H., Wiesel T. N.* J. Neurophysiol., *28*, 229—289, 1965.
8. *Mizobe K., Itoi M., Kaihara T., Toyama K.* Brain Res., *438*, 307—310, 1988.
9. *Robertson R. T., Mayers K. S., Tevler T. F., Bettinger L. A., Birch H., Davis J. L., Phillips D. S., Thompson R. F.* J. Neurophysiol., *38*, 780—794, 1975.
10. *Shevelev I. A., Manasyan K. A.* Vision Res., *24*, 1951—1958, 1984.
11. *Spear P. D., Baumann T. P.* J. Neurophysiol., *39*, 1403—1420, 1975.
12. *Turlijski K.* Acta Neurophysiol. Exp., *35*, 189—208, 1975.
13. *Zernicki B.* Arch. Ital. Biol., *124*, 133—196, 1986.

Поступило 3.11.1988 г.