

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕЙРОНОВ ЛАТЕРАЛЬНОГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА, ОБЛАДАЮЩИХ ГЕТЕРОГЕННОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИЕЙ РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ

Б.А. АРУТЮНЯН-КОЗАК*, А.Л. КАЗАРЯН*, Г.Г. ГРИГОРЯН*,
А.А. ЭКИМЯН*, К. ДЕЦ**, Ю.А. КОЗАК*

*Институт прикладных проблем физики НАН Армения, 375014, Ереван

**Институт экспериментальной биологии им. Певецкого, НАН, Варшава

У бодрствующих кошек с претригенуальным сечением ствола мозга была изучена пространственная организация рецептивных полей (РП) с регулярными контурами травицы 64-х нейронов латерального колленчатого тела (ЛКТ). Показано, что 13% их обладают сложной гетерогенной пространственной организацией РП, состоящих из субобластей с качественно различными ответами на стационарные зрительные стимулы. Субобласти каждого РП имели, как правило, асимметричное распределение. Все нейроны с гетерогенной организацией РП имели дирекционально-чувствительные характеристики. Выдвинуто предположение о том, что асимметричная пространственная организация РП нейронов ЛКТ является важнейшим механизмом формирования специфических реакций зрительных нейронов на движущиеся образы.

Ուղեղաբնի պրետրիգենուալ հատվածքով արթուն կառուների մոտ ուսումնասիրվել է կողմնախն ծնկածն ճարմնի (ԿԾՄ) 64 նեյրոնների ընկալման դաշտերի (ԸԴ) տարածական կառուցվածքը. Փորձերի արդյունքները ցույց են տվել, որ հետազոտված նեյրոնների 13%-ը ունեն ընկալման դաշտերի բարդ անհամասեռ տարածական կառուցվածք, կազմված տարբեր ենթաշրջաններից յուրաքանչյուրն իր ուրույն որակապես տարբեր պատասխանով նույն տեսողական գրգռիչի նկատմամբ: ԸԴ-ում ենթաշրջանները, որպես օբյեկտ, տարածականորեն բաշխվում են ասիմետրիկ ձևով: Բոլոր հետազոտված նեյրոնները, օժտված ԸԴ-ի անհամասեռ կառուցվածքով, հատկանշվում էին շարժման ուղղությունը տարբերակելու հատկությամբ: Ներկայացված հետազոտությունների հիման վրա առաջ է քաջվում ենթադրություն, որի համաձայն, ԿԾՄ-ի նեյրոնների անհամասեռ ասիմետրիկ տարածական կառուցվածքը հանդիսանում է այն գլխավոր մեխանիզմը, որի շնորհիվ ձևավորվում են տեսազգայուն բջիջների շարժողական ֆունկցիաները:

The spatial organization of receptive fields (RF) of 64 lateral geniculate nucleus (LGN) neurons in cats of awaken state with the pretectal brain-stem section has been studied. Nearly 13% of investigated neurons had heterogeneous spatial organization of RF which are composed from subregions characterizing with different quality of responses for the stationary visual stimuli. The subregions in each RF were distributed in spatial asymmetric form. All of the neurons with heterogeneous asymmetric organisation of RF pos-

assessed the directional sensitive characteristics. On the base of presented data a conclusion is proposed that the asymmetric spatial organisation of RF of LGN neurons is an important factor in formation of specialized reactions for the moving visual stimuli.

Нейроны ЛКТ: рецептивное поле - пространственная организация

Работами Хьюбела и Визела [2, 3, 4] установлено, что ориентационная и дирекциональная чувствительность является одной из фундаментальных особенностей зрительно-чувствительных нейронов зрительной системы млекопитающих. Предполагается, что эти особенности нейронов необходимы для восприятия формы и направления движения образов в зрительном поле животного. Исторически сложилось так, что происхождение и формирование ориентационных и дирекциональных свойств приписывалось только нейронам зрительной коры. Однако недавние работы Томпсона с соавт. [8,9], Джонса и Силиго [6] представили веские доказательства в пользу того, что и ориентационной, и дирекциональной чувствительностью обладают также нейроны латерального колленчатого тела (ЛКТ), откуда в основном снабжается зрительная кора. Так, согласно Томпсону [8], 32% нейронов ЛКТ являются дирекционально чувствительными, а по данным Джонса и Силиго [6], их количество составляет более чем 50% нейронов ЛКТ. Джонс и Силиго [6] на основании результатов опытов с удалением корковых зрительных областей четко установили, что дирекциональная чувствительность нейронов ЛКТ не обусловлена корковыми влияниями и формируется уже на подкорковом уровне. Однако непосредственный механизм, обеспечивающий специфическую реакцию нейрона ЛКТ на зрительный раздражитель, до сих пор остается невыясненным. Приведенные в настоящей статье результаты опытов подтверждают данные вышеуказанных авторов о присутствии дирекциональных нейронов в ЛКТ и одновременно представляют возможный механизм формирования специфического дирекционально-чувствительного ответа нейрона в ЛКТ.

Материал и методика. Опыты проведены на взрослых кошках. Под эфирным наркозом производили трахеотомию, канюлирование бедренной артерии и претрихемическое сечение ствола мозга [10]. Затем животное переводилось на искусственное дыхание и обездвигивалось дитилином (7 мг/кг веса). Стереотаксические координаты ЛКТ определялись при помощи атласа Джаспера и Аймон-Марсана [5]. Регистрацию активности отдельных клеток осуществляли при помощи вольфрамовых микроэлектродов внеклеточно [11]. Изучение пространственной организации РП и их картирование проводилось на экране периметра при помощи стационарных меридиональных пятен и движущихся зрительных стимулов. Результаты усредняли и анализировали при помощи анализатора АНОП

- 101 по программе постстимульных гистограмм (ПСТГ) на 16 повторений стимула. Контрасты освещения стимулов в отношении фоновое освещение были строго постоянны в течение всего эксперимента. В конце каждого опыта производил коагуляцию точки введения (сила тока - 10 мА, время - 5 сек), после чего мы перфузировали физиологическим раствором и раствором 10%-ого формалина, затем на гистологических срезах толщиной 30 мк проверяли местонахождение микроэлектрода.

Результаты и обсуждение. В целом было исследовано 64 нейрона в ЛКТ, имеющих равномерные, регулярные пространственные конфигурации границ рецептивных полей (РП). Пространственная организация исследуемых РП была изучена стационарным мерцающим стимулом, расположенным в пространственно разных тест-зонах по площади РП, и движущимися светлыми и темными стимулами. Опыты показали, что большинство нейронов ЛКТ обладают однородной пространственной организацией (79%), т.е. из каждой тест-зоны РП вызывается один и тот же тип ответа на стационарно мерцающее световое пятно (ON-OFF или ON-OFF). Эти результаты представлены в отдельной работе. В настоящей статье приведены особенности РП нейронов с гетерогенной пространственной организацией. Из всех исследованных нейронов ЛКТ около 13% их имели сложную пространственную организацию РП, состоящих из отдельных субобластей, по-разному отвечающих на зрительный стимул. Эти РП были определены как гетерогенные РП. Пространственное распределение субобластей в таких РП отличается от нейрона к нейрону, и какой-либо закономерности в распределении субобластей в РП нами не наблюдалось, что, очевидно, объясняется асимметричным расположением субобластей в нем. Важнейшей особенностью, характеризующей сложные РП, является дирекциональная чувствительность этих нейронов к движущимся зрительным стимулам. Ответы одного из нейронов со сложным, гетерогенным РП на стационарные и движущиеся стимулы представлены на рис. 1. Пространственная организация РП нейрона, представленного на рисунке, была исследована стационарно мерцающим светлым пятном ($0,5^\circ$ угловой величины), расположенным в 20 тест-зонах в РП и окружающем его пространстве (рис. 1А). Как видно из рисунка, восемь тест-зон в РП отвечают на стационарный стимул (рис. 1Б), из которых две тест-зоны (рис. 1А, Б - 6, 12) в левой части РП отвечают OFF реакцией на мерцающее световое пятно, затем пять тест-зон (рис. 1А, Б - 7, 8, 13-15) - ON-OFF реакцией и одна тест-зона (рис. 1А, Б - 9) в правом верхнем углу РП - OFF реакцией. Как видно из рис. 1Г, все тест-зоны, расположенные вне границ исследуемого РП, не реагируют на

зрительное раздражение. Из рис. 1Б четко видно асимметричное расположение субобластей в РП. Движение темного пятна (3° угловой величины) вдоль горизонтальной оси РП вызывает четкий дирекционально-чувствительный ответ нейрона (рис. 1В) с предпочтительным направлением слева-направо. Движение темного пятна в нулевом направлении вызывает малое число разрядов (рис. 1В). Движение светлого пятна вызывает хорошо выраженный дирекциональный ответ клетки также с предпочтительным направлением слева-направо (рис. 1Д), тогда как в нулевом направлении (справа-налево) разряды нейрона полностью отсутствуют. Результаты опытов показали, что все изученные нами дирекционально-чувствительные нейроны ЛКТ (13%) обладают асимметричной пространственной организацией РП.

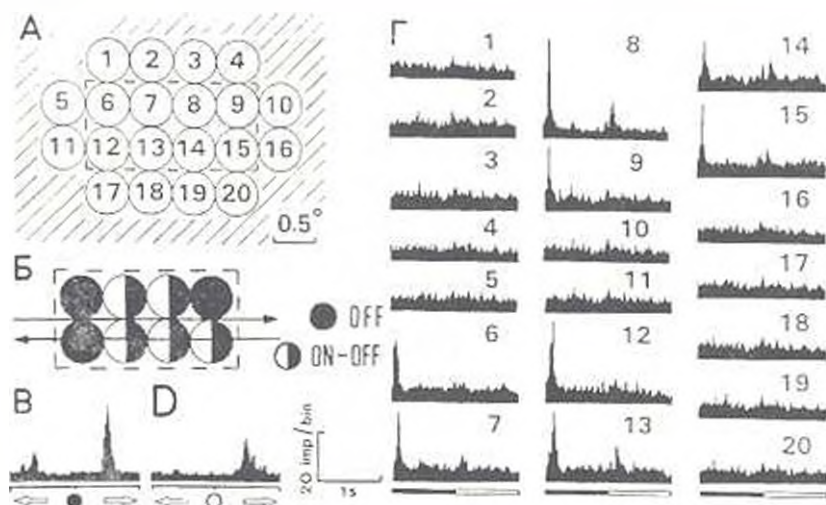


Рис. 1 - Ответы нейрона с гетерогенной пространственной организацией РП.

А - расположение тест-зон в РП и окружающем его пространстве. Б - расположение субобластей в РП. В, Г - дирекционально-чувствительные ответы нейрона на движение темного (В) и светлого (Д) стимулов 3° угловой величины по горизонтальной оси РП. Г - постстимульные гистограммы ответов того же нейрона на стационарный зрительный стимул ($0,5^\circ$ угловой величины), расположенный в последовательных тест-зонах РП и окружающего пространства. По оси абсцисс - время раздражения (2 сек), по оси ординат - число импульсов в бине (ширина бина 4 мс). Число повторений - 16. Белые полосы под гистограммами обозначают фазу света (ON), темные - фазу темноты (OFF). Стрелки указывают направления движения.

Наряду с нейронами со сложной пространственной организацией РП в ЛКТ наблюдались нейроны (около 8%), существенно отличающиеся от остальных, они имели чрезвычайно малые размеры РП, так что практически ответ на зрительный стимул исходил только от одной точки в зрительном поле, поэтому эти РП были названы точечными РП. Кроме того, оказалось, что чувствительность их к стимулам малых величин низкая, а для ответа необходимо применять зрительные стимулы

относительно больших величин - до 3° угловой величины. Например, нейрон, представленный на рис. 2, не реагировал на стационарно мерцающее пятно 1° и 2° угловой величины, и ответы возникали только начиная от 3° угловой величины мерцающего пятна, расположенного в центральной тест-зоне РП (рис. 2А, 1). Как видно из рис. 2А, В, окружающее РП пространство не реагирует на мерцающее световое пятно (рис. 2В, 2-5). Однако применение стационарного стимула большой величины (15° угловой величины), покрывающего всю поверхность РП тормозит OFF реакции нейрона. Этот факт подтверждает правильность наблюдений Судака с соавт. [7], согласно которым некоторые РП ганглиозных клеток имеют окружение с общим тормозным влиянием на ответы нейрона из центра РП. Как правило, все наблюдаемые нами нейроны с точечным РП на движение темных и светлых пятен по РП отвечали дирекционно-нечувствительными ответами, как представлено на рис. 2Д, Е.

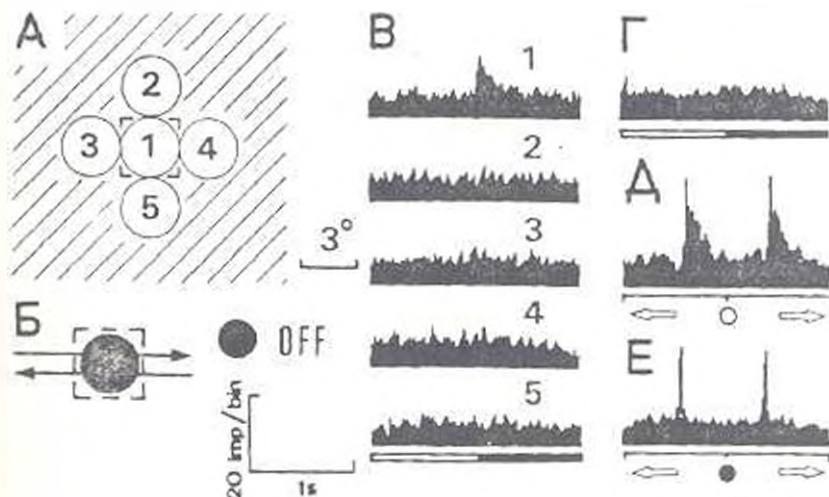


Рис. 2 - Ответы нейрона с точечным РП.

А - расположение тест-зон в РП нейрона и окружающем пространстве. Б - точечный РП. В - постстимульные гистограммы ответов нейрона на стационарный зрительный стимул 3° угловой величины из пяти тест-зон РП и окружающего его пространства. Г - отсутствие ответа нейрона на стационарный стимул 1° угловой величины. Д, Е - ПСТГ ответов того же нейрона на движущиеся светлые (Д) и темные (Е) стимулы 3° угловой величины вдоль горизонтальной оси РП. Остальные обозначения те же, что из рис. 1.

Результаты проведенных исследований показывают, что в ЛКТ определенная группа нейронов обладает гетерогенной пространственной организацией РП, состоящей из пространственно отдельных субобластей с качественно различными ответами на зрительные стационарные стимулы. Недавно Судак и др. [7] представили данные, согласно которым некоторые РП X- и Y-ганглиозных клеток сетчатки обладают сложной пространственной организацией, состоящей из отдельных субобластей

с качественно разными свойствами. Есть все основания полагать, что именно эти ганглиозные клетки конвергируют в дальнейшем на соответствующие нейроны ЛКТ. Более того, наши опыты показали, что именно асимметричное пространственное расположение качественно различных субобластей является важнейшим фактором в механизме формирования специфических ответов зрительно-чувствительных нейронов. Доказательством тому являются приведенные данные о том, что все нейроны в ЛКТ с асимметричной пространственной организацией РН имели высокую степень дирекциональной чувствительности. На основании представленных результатов опыта выдвинуто предположение о том, что специфические ответы зрительно-чувствительных нейронов на движение образов формируются на основе балансирования суммарной активности асимметричных афферентных входов на нейрон по траектории движения зрительного стимула. Что же касается функционального значения нейронов с точечными РН, то, на наш взгляд, такое строение РН указывает на отсутствие конвергенции от ганглиозных клеток сетчатки на нейроны ЛКТ, что доказывается фактом невозможности расщепления РН на субобласти. Таким образом, эти нейроны осуществляют один к одному передачу зрительной информации от сетчатки к центрам головного мозга. Возможно, такая немодулированная информация является носителем триггер-функций зрительной системы, необходимых при осуществлении быстрых ориентационных функций зрительно-управляемого поведения животных.

Работа выполнена в рамках научной темы под номером 96-709, финансируемой из государственных централизованных источников РА.

ЛИТЕРАТУРА

1. Hubel D.H. Science, 125, 3247, 549-550, 1957.
2. Hubel D.H., Wiesel T.N. J. Physiol., 148, 3, 547-591, 1959.
3. Hubel D.H., Wiesel T.N. J. Physiol., 160, 1, 106-154, 1962.
4. Hubel D.H., Wiesel T.N. J. Physiol., 195, 1, 215-243, 1968.
5. Jasper H.H., Ajmone-Marsan C. The National Council, Canada, 1954.
6. Jones H.E., Sillito A.M. J. Physiol., 479, 3, 475-486, 1994.
7. Soodak R.E., Shapley R.M., Kaplan E. Visual Neuroscience, 6, 3, 621-628, 1991.
8. Thompson K.G., Zhou Y., Leventhal A.G. Visual Neuroscience, 11, 5, 927-938, 1994.
9. Thompson K.G., Leventhal A.G., Zhou Y., Liu D. Visual Neuroscience, 11, 5, 939-951, 1994.
10. Zernickl B. Arch. Ital. Biol., 124, 3, 133-196, 1986.

Получено 30.VIII.1996