

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ НЕЙРОНОВ ЛАТЕРАЛЬНОГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА КОШКИ

В.А. АРУТЮНЯН-КОЗАК, А.Л. КАЗАРЯН, Г.Г. ТРИГОРЯН,
А.А. ЭКИМЯН, К. ДЕН, Ю.А. КОЗАК

*Институт прикладных проблем фитики НАН Армении, 375014, Ереван
Институт экспериментальной биологии им. Пешковского, НАН Варшавы*

На кошках с претрементальным сетешем стволы мозга исследована пространственная организация рецептивных полей (РП) нейронов латерального колленчатого тела (ЛКТ) посредством точечного применения стационарного стимула. Показано, что РП нейронов ЛКТ обладают как гомотеплым, так и гетеротеплым строением. Подробно изучены нейроны с гомотеплым строением РП, с однополюсными ON, OFF или ON-OFF ответами по всей поверхности РП. Оказалось, что в условиях бодрствования подавляющее большинство нейронов не имеет "центр-окружение" концентрической структуры РП, как это наблюдается в опытах на паркинсонизированных животных. Кроме того, нейроны с гомотепльной структурой РП обладают слабым механизмом, формирующим специфические реакции нейронов в ответ на зрительные стимулы, такие как диспропорциональная чувствительность. Сделано предположение о том, что в естественных условиях детекторные функции зрительной системы осуществляются на базе структур РП без концентрической организации.

Օգտագործելով կետային տեսողական զգողիչներ ուղեղաբնի պրետրիգենդինալ հատվածքով կատուների մոտ ուսումնասիրվել են կողմնային ճնկածև մարմնի (ԿՑՄ) նեյրոնների ընկալման դաշտերի (ԸԴ) տարածական կառուցվածքը առավելապես բնական պայմաններում, առանց օգտագործելու ցավագրկող դեղամիջոցներ: Ցույց է տրվել որ ԿՑՄ-ի նեյրոնների ընկալման դաշտերը ունեն տարածական համասեռ և ոչ համասեռ կառուցվածքներ: Մանրամասն ուսումնասիրվել են համասեռ կառուցվածքով ԸԴ-ի նեյրոնները դաշտի ամբողջ մակերեսով նույնատիպ ON, OFF կամ ON-OFF պատասխաններով: Պարզվել է որ բնական պայմաններում ԿՑՄ-ի նեյրոնների մեծ մասը չունեն կոնցենտրիկ կառուցվածք, որը նկարագրվել էր մինչև այդ անգոյացման ենթարկված կենդանիների մոտ: Բացի դրանից, հստակաբերվել է նաև, որ համասեռ ընկալման դաշտերում քույլ են այն մեխանիզմները, որոնք ձևավորում են տեսողական բջի յուրահատուկ ռեակցիաները համապատասխան զգողիչին: Ինչպիսին է շարժման ուղղության ընկալումը: Ներկայացված տվյալները քույլ են տալիս եզրակացնել, որ բնական պայմաններում տեսողական համակարգի շարժողական ֆունկցիաները իրագործվում են ոչ կոնցենտրիկ հատիկային կառուցվածքով ընկալման դաշտերի հիմքի վրա:

The spatial organisation of receptive fields (RF) of lateral geniculate nucleus (LGN) neurons of the cats with the pretectal brain-stem section

by the use of stationary visual stimuli has been investigated. The homogeneous and heterogeneous structures of RF of LGN neurons were revealed. The neurons of homogeneous RF with the same characteristics of ON, OFF or ON-OFF responses to flash-light spots were investigated in detail on the whole surface of RF. The most part of LGN neurons had not the "centre-surrounded" concentric structure of RF in cats of awoken state, as it was observed in the experiments on the narcotized cats. The neurons with homogeneous organization of RF had weak mechanisms forming the specific reactions of neurons to visual stimuli as is the directional sensitivity. A conclusion is proposed that the detector functions of visual system are being realized at natural conditions on the base of RF structures without concentric organization.

Нейроны ЛКТ-рецептивные поля -пространственная организация

Пространственная организация рецептивных полей (РП) зрительно-чувствительных нейронов была изучена Куффлером [9] на ганглиозных клетках сетчатки. Согласно полученным данным, пространственно РП клеток организованы в "центр-окружение" структуру с противоположными реакциями на мерцающее пятно (концентрические РП). Впоследствии эти данные были подтверждены рядом авторов [5, 12, 14]. Дальнейшее изучение пространственной организации РП зрительно-чувствительных нейронов выявило концентрическую организацию РП также у нейронов латерального коленачатого тела (ЛКТ) [6, 10, 13, 15]. Однако все эти данные были получены на наркотизированных животных. Между тем, Поджио и Маушкел [11] в свое время показали, что анестетики существенно влияют на активность нейронов в соматосенсорной системе, а ряд работ, проведенных на зрительной системе, четко указали на изменение нейронной активности под их влиянием [1, 18]. Таким образом, изучение пространственной организации РП нейронов ЛКТ в условиях, приближенных к естественным, без применения фармакологических обезболивающих средств имеет важное значение для правильного понимания механизмов переработки и кодирования зрительной сенсорной информации нейронами одного из важнейших подкорковых зрительных центров-ЛКТ.

Материал и методика. Опыты проведены на взрослых кошках. Под эфирным наркозом производили трахеотомию, канюлирование бедренной артерии и преприемильное сечение ствола мозга [17]. Затем животное переводили на искусственное дыхание и обездвиживали дилитином (Тмикс). Стереотаксические координаты ЛКТ определялись при помощи атласа Джаспера и Аймон-Марсана [7]. Регистрацию активности отдельных клеток осуществляли экстраклеточно при помощи полифраммовых микроэлектродов. Пространственную организацию РП и их картирование изучали на экране периметра при помощи стационарных мерцающих пятен и движущихся зрительных стимулов. Результаты зрительно-

вызванной электрической активности отдельных клеток усреднили и анализировали при помощи анализатора АНОПС-101 по программе постстимульных гистограмм. Контрасты освещения стимулов в отношении фонового освещения были строго постоянны. В конце каждого эксперимента проводили коагуляцию регистрируемой точки (10 мс/сек), после чего мочу перфузировали физиологическим раствором и раствором 10%-ного формалина. Местонахождение микроэлектроды проверяли на гистологических срезах толщиной 30 мк.

Результаты и обсуждение. В целом было изучено 76 нейронов ДКТ. Вся поверхность РП каждого нейрона была исследована стационарным мерцающим пятном точка за точкой, как в пределах РП, так и в окружающем его пространстве. Такой методический подход позволил определить пространственное распределение ответов нейрона по всей поверхности его РП (response-profile), а также конфигурации грани отдельных РП. Оказалось, что нейроны ДКТ обладают большим разнообразием пространственной конфигурации грани РП. Были определены две большие группы РП с регулярными конфигурациями грани и РП с нерегулярными конфигурациями. Все нейроны, обсуждаемые в этой статье, принадлежат к первой группе нейронов с регулярными конфигурациями грани, чаще всего овальной или квадратной формы.

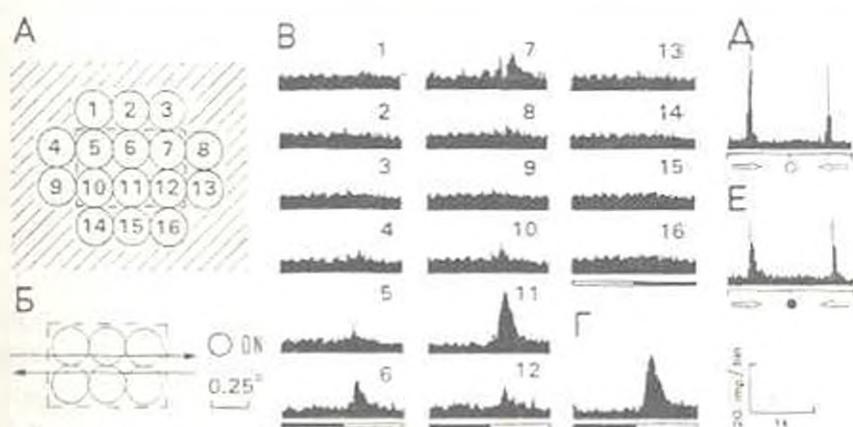


Рис. 1. Ответы нейрона с ON-гомогенным стрипином РП. А - схема РП, в кружках указаны исследованные тест-зоны. Б - Гомогенное ON-рецептивное поле. В - PSTГ ответа на стационарное мерцающее световое пятно величиной 0,25°, расположенное в последовательных тест-зонах по поверхности РП. Цифры на каждой гистограмме указывают место светового пятна в РП и соответствуют цифрам, указанным на схеме А. Г - PSTГ ответа нейрона на морцание светового пятна диаметром 3°, расположенного в геометрическом центре РП. Д - PSTГ ответа нейрона на движение светового пятна величиной 3° по горизонтальной оси РП. Е - PSTГ ответов нейрона на движение темного светового пятна величиной 3° по горизонтальной оси РП. По оси абсцисс - время раздражения (2 сек); по оси ординат - число импульсов в бине (ширина бина 4 мс). Число повторений - 10. Белые полосы под гистограммами обозначают фазу света (ON), темные - фазу темноты (OFF). Стрелки указывают направление движения.

Большинство нейронов с регулярными РП (79%) при подробном

исследовании распределения ответов на мерцающий свет по площади РП имеют гомогенное строение с одинаковыми ответами во всех тест-зонах РП (ON, OFF или ON-OFF). Нейроны с ON ответами составляют 11% из всех исследованных. Пространственное распределение ответов на мерцающее световое пятно ($0,25^\circ$ угловой величины) в РП и окружающем пространстве одного из ON нейронов представлено на рис. 1. Как видно из рисунка, нейрон отвечает только на включение света (ON) во всех тест-зонах РП (рис. 1В 5-7, 10-12). Мерцающее световое пятно, расположенное в окружающем РП пространстве, не вызывает реакции нейрона (рис. 1А, В 1-4, 8, 9, 13-16). Расположение тест-зон в зрительном поле представлено на рис. 1А, а рис. 1Б представляет величину и пространственную конфигурацию исследуемого РП. Этот же нейрон отвечает на стационарный мерцающий свет, покрывающий все РП, также ON ответом (рис. 1Г), а на движущиеся светлые и темные зрительные стимулы (3° угловой величины) вдоль горизонтальной оси РП вызывается дирекционально нечувствительный ответ (рис. 1Д, Е). Около 39% нейронов отвечали только на выключение светлого пятна, расположенного в РП (OFF нейроны). Среди нейронов с гомогенной пространственной организацией наиболее многочисленной была группа нейронов (45%), отвечающая как на включение, так и на выключение стационарного зрительного стимула (ON-OFF нейроны). Ответы одного из нейронов этой группы представлены на рис. 2, из которого видно, что нейрон отвечает четкой ON-OFF реакцией на мерцание светового пятна размером $0,1^\circ$ угловой величины во всех тест-зонах (рис. 2А, Б, В). Из тест-зон окружающего РП пространства реакции нейрона отсутствуют (рис. 2В 1-4, 8, 9, 13-16). Расположение тест-зон в РП показано на рис. 2А, а рис. 2Б представляет качественное распределение ответов из отдельных тест-зон и конфигурацию исследуемого РП в пространстве. В связи с малой величиной стационарного зрительного стимула ($0,1^\circ$ угловой величины) исключается возможность участия супервизии ON и OFF зон РП в генерации ON-OFF ответов нейрона. На стационарный зрительный стимул, освещающий всю поверхность РП и окружающее его пространство, нейрон отвечает также четкой ON-OFF реакцией с меньшей интенсивностью ответа (рис. 2Г), что указывает на общее тормозное влияние окружающего пространства на РП нейрона. Светлые (рис. 2Д) и темные (рис. 2Е) движущиеся стимулы вдоль горизонтальной оси РП (на рис. 2Б указано стрелками) вызывают недирекциональный ответ нейрона. Нейроны, обладающие более-менее концентрической структурой РП, составили всего 5% из всех исследованных нейронов.

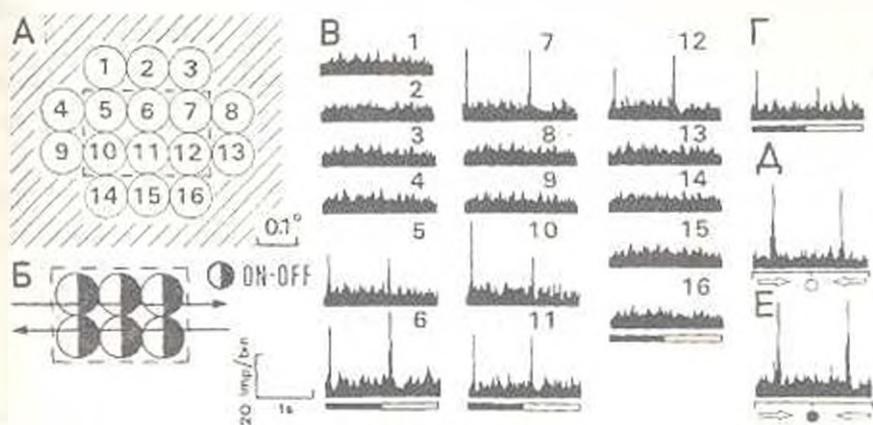


Рис. 2. Ответы нейрона с однородным ON-OFF рецептивным полем. А-схема РП, в кружках указаны исследованные тест-зоны. Б-однородное ON-OFF рецептивное поле. В-пространственное распределение ПСТГ ответов нейрона на стационарные световые пятна величиной $0,1^\circ$, цифры на каждой гистограмме указывают место светового пятна и соответствуют цифрам на схеме А. Г-ПСТГ ответов нейрона на световое пятно диаметром 2° , расположенное в центре РП. Д и Е- ПСТГ ответов нейрона на движение светлого (Д) и темного (Е) пятен величиной 3° по горизонтальной оси РП. Остальные обозначения те же, что на

Результаты проведенных опытов показывают, что пространственная организация РП нейронов ЛКТ у бодрствующих кошек существенно отличается от таковой у наркотизированных животных. Хотя и наблюдается некоторая вариабельность паттернов ответов от нейрона к нейрону, что подтверждает данные Козака с соавт. [8], в целом организация РП нейронов ЛКТ имеет больше общего с РП зрительно-чувствительных нейронов среднего мозга [2-4]. Таким образом, оказалось, что в условиях бодрствования подавляющее большинство нейронов ЛКТ не имеет "центр-окружение" концентрической структуры РП, описанной в свое время рядом авторов [5,6,14]. Одним из возможных объяснений результатов представленных опытов, очевидно, является отсутствие фармакологических влияний, в отличие от предыдущих исследований. В ранних исследованиях Макливея [10] уже указывалось на определенное влияние барбитуратов на активность нейронов ЛКТ. Дальнейшие исследования подтвердили эти данные и показали, что обезболивающие препараты существенно угнетают спонтанную активность и чувствительность нейронов к зрительным стимулам [1,16,18]. Результаты опытов указывают также на то, что нейроны ЛКТ с однородным строением РП, как правило, не обладают механизмом, формирующим специфические реакции нейронов к зрительным стимулам, на что указывает факт отсутствия дирекциональной селективности у этих нейронов при применении движущихся зрительных стимулов. Таким образом, в естественных или

приближенных к естественным условиям детекторные функции зрительной системы осуществляются на базе структур РП без концентрической организации, что способствует более точному воспроизведению свойств зрительных образов в силу зернистой пространственной организации РП.

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

ЛИТЕРАТУРА

1. Dec K., Sarna M. *Acta Neurobiol. Exp.*, 43, 3, 329-336, 1983.
2. Grigorian G.G., Hekimian A.A., Harutiunian-Kozak B.A., Dec K., Kazarian A.L. *Acta Neurobiol. Exp.*, 49, 2-3, 93-104, 1989.
3. Harutiunian Kozak B.A., Kozak W., Dec K. *Acta Neurobiol. Exp.*, 30, 2, 233-262, 1970.
4. Harutiunian Kozak B.A., Dec K., Wrobel A. *Acta Neurobiol. Exp.*, 34, 2, 127-143, 1974.
5. Hubel D.H., *J. Physiol.*, 150, 1, 91-104, 1960.
6. Hubel D.H., Wiesel T.N. *J. Physiol.*, 155, 3, 385-398, 1961.
7. Jasper H.H., Ajmonc Marsan C. The National Council, Canada, 1954.
8. Kozak W., Rodieck R.W., Bishop P.O. *J. Neurophysiol.*, 28, 1, 19-47, 1965.
9. Kuffler S.W. *J. Neurophysiol.*, 16, 1, 37-68, 1953.
10. McIlwain J.T. *J. Neurophysiol.*, 27, 6, 1154-1173, 1964.
11. Poggio G.F., Mountcastle V.B. *J. Neurophysiol.*, 26, 5, 775-806, 1963.
12. Rodieck R.W., Stone J. *J. Neurophysiol.*, 28, 5, 819-832, 1965.
13. Spear P.D., Smith D.C., Williams L.L. *J. Neurophysiol.*, 40, 2, 390-409, 1977.
14. Stein A., Mullikin W., Stevens J.K. *J. Exp. Brain Res.*, 49, 3, 341-352, 1983.
15. Stevens J.K., Gerstein G.J. *J. Neurophysiol.*, 39, 2, 213-238, 1976.
16. Wrobel A., Sarna M.F., Dec K., Turnecki R. *Acta Neurobiol. Exp.*, 44, 1, 73-81, 1984.
17. Zernicki B. *Arch Ital. Biol.*, 124, 3, 133-196, 1986.
18. Zernicki B., Michalski A. *Acta Neurobiol. Exp.*, 34, 6, 697-712, 1974.

Получена 30 VIII 1996