

11. Azzena B., Melis F. et al. Arch. Italiennes de Biologie, 131, 127-136, 1993.
12. Balaban C.D., Beryozkin G. Exp. Brain Res., 98, 2, 200-212, 1994.
13. Balaban C.D. Exp. Brain Res., 108, 3, 367-381, 1996.
14. Cottle M.K., Calaresu F.R. J. Comp. Neurol., 161, 1, 143-152, 1975.
15. Ito I., Honje Y. Acta Otolaryngol. (Stockh.), 110, 379-385, 1990.
16. Katafuchi T. et al. Neuroscience, Suppl. to V.22, 2-nd World Congress of Neuroscience (IBRO). Abstracts, 1987.
17. Lin F. et al. Eur. Arch. Otorhinolaryngol., 254, 2, 95-100, 1997.
18. Spence S.J., Saint-Lyr J.A. J. Comp. Neurol., 268, 375-388, 1988.

Поступила 10.III.1997

Биолог. Журн. Армении, 1-2 (51), 1998

УДК 612.85

ДВОЙНЫЕ РЕЦЕПТИВНЫЕ ПОЛЯ НЕЙРОНОВ ЛАТЕРАЛЬНОГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА КОШКИ

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

*Институт прикладных проблем физики НАН Армении, 375014, Ереван

**Институт экспериментальной биологии им. Ненцкого, ПАН, Варшава

На бодрствующих кошках с претрентемминальным сечением ствола мозга были исследованы пространственная организация РП нейронов ЛТК с двойными РП и функциональные особенности ответов этих нейронов на зрительные раздражения. Из исследованных 160 нейронов 7 реагировали на зрительные стимулы из двух пространственно отдельных областей в поле зрения (РП-1 и РП-2). Два РП одного и того же нейрона отличаются друг от друга своими конфигурациями, функциональной организацией и порогом возбуждения. Как правило, РП-2 нейрона обладает значительно более высоким порогом по сравнению с РП-1 и, очевидно, вовлекается в активность при появлении в поле зрения больших предметов. Выдвинуто предположение о том, что нейроны с двойными РП могут играть определенную роль в формировании оборонительных поведенческих реакций животного.

Պրետրենդինալ հատումով արթուն կենդանիների մոտ ուսումնասիրվել են կողմնային ծնկաձև մարմնի այն նեյրոնների ընկալման դաշտերի տարածական և ֆունկցիոնալ կառուցվածքը, որոնք ունեն երկու առանձին ընկալման դաշտեր: Ուսումնասիրված 160 նեյրոններից 7-ը օժտված են երկուական տարածական առանձին ընկալման դաշտերով (ԸԴ-1 և ԸԴ-2): Պարզվել է, որ նույն նեյրոնի երկու դաշտերը տարբերվում են միմյանցից ինչպես իրենց տարածական ուղվագծերով, ֆունկցիոնալ կառուցվածքով, այնպես էլ գրգռման շեմքով: Որպես օրենք, նեյրոնի ԸԴ-2-ը օժտված է ավելի բարձր գրգռման շեմքով, համեմատած ԸԴ-1-ի հետ և, հավանաբար, գործողության մեջ է ընդգրկվում տեսողատու մեծ չափսերի առարկաների հայտնվելու դեպքում: Կարելի է ենթադրել, որ տեսողական համակարգի կրկնակի դաշտերով նեյրոնները ընդգրկված են կենդանու պաշտպանողական ֆունկցիաների կարգավորման պրոցեսներում:

The spatial organization and functional properties of double-field lateral geniculate body (LGB) neurons have been investigated on cats of awaken state with pretrigeminal brain-stem section. The results showed that from 160 investigated neurons 7 had two spatially separated receptive fields (RF-1 and RF-2). Two RF-s of the same neuron were differed from each other by their spatial configurations, functional organization and excitation thresholds. As a rule, the neuron of RF-2 possesses the higher excitation thresholds in comparison with the RF-1, and probably is involved into activity when large visual objects appear in the visual field. It is supposed that the double-field neurons of the visual system are participating in regulation of defensive reactions of animals behaviour.

Латеральное колеччатое тело - рецептивное поле - переработка зрительной информации

Латеральное колеччатое тело (ЛКТ) является одним из ключевых образований зрительной системы, нейроны которого обеспечивают непосредственную передачу зрительной информации из сетчатки в проекционную зрительную кору. Нейроны ЛКТ осуществляют обработку и передачу зрительной информации к корковым структурам благодаря определенной организации рецептивных полей (РП). Таким образом, организация РП отдельного нейрона ЛКТ является тем важнейшим фактором, который определяет соответствующую обработку первичной зрительной информации. Согласно многочисленным исследованиям, посвященным изучению организации РП нейронов зрительной системы [4,5,8,10-12,14,15], каждый зрительно-чувствительный нейрон обладает одним РП. Однако уже в середине шестидесятых годов МакИлвейн [9] обнаружил, что ганглиозные клетки сетчатки и нейроны ЛКТ могут иметь боковые дополнительные связи, раздражение которых моделирует ответы нейрона, вызванные из его РП. Он назвал это "периферическим эффектом", что было первой предпосылкой получения данных о существовании нейронов с двойными РП. В дальнейшем появились работы Хьюбела и Визела [7], а также Берман и Цинадера [1], где были представлены прямые доказательства существования в зрительной системе нейронов с двойным РП. Однако исследования указанных авторов были проведены на спящих кошках, зрительная система которых имеет аберрационные внутрисистемные связи с сетчаткой. В дальнейшем исследования Стивенсона и Герштайна [13] показали, что в ЛКТ нормальных кошек существуют нейроны с двойными РП. Тем не менее до сих пор в литературе отсутствуют какие-либо данные, касающиеся подробной организации РП нейронов с двойными РП. По нашему мнению, для полного понимания функциональной роли этих нейронов в центральной обработке зрительной информации необходимо в первую очередь подробное изучение структур обоих РП нейронов с двойным РП. В настоящей статье представлены результаты наших экспериментов, посвященных изучению пространственной организации РП нейронов ЛКТ с двойными РП и функциональных особенностей ответов этих нейронов на зрительные раздражения.

Материал и методика. Опыты проводили на взрослых кошках. Под эфирным наркозом производили трахеотомию и фиксирование головы животного в стереотаксическом аппарате. Болевую чувствительность устраняли при помощи претригеминального сечения ствола мозга [17]. Животных обездвигивали дитилином (7мг/кг) и переводили на искусственное дыхание (21/мин). Левое полушарие обнажали над проекционной областью

ЛКТ и после удаления твердой мозговой оболочки поверхность мозга заливали теплым воском во избежание пульсации. Зрачки расширяли 0,1%-ным раствором атропина, роговицы покрывали контактными линзами (диоптрическая сила равна нулю) для защиты от высыхания. Температуру тела поддерживали в пределах $37-38^{\circ}$ электрической грелкой. Состояние животного контролировали по показателям ЭЭГ и ЭКГ. Артериальное давление, измеряемое в бедренной артерии при помощи манометра, составляло 90-110 мм рт. ст. Электрическую активность одиночных нейронов отводили посредством вольфрамовых микроэлектродов [6] через 3-4ч после прекращения эфирного наркоза. Границы РП одиночных нейронов определяли на экране периметра, помещенного на расстоянии 1м от нодальных точек глаза. Расположение area centralis проецировали на экран по методу Фернальда и Чейза [3]. В качестве зрительных стимулов применяли светлые и темные пятна (диаметр $1^{\circ}-20^{\circ}$), стационарно мерцающие и движущиеся со скоростью 40-60°/сек. Освещенность светлых зрительных стимулов составляла 8лк на фоне 2лк, темных - 2лк на фоне 8лк. Таким образом, сохранялся постоянный контраст стимулов с фоновым освещением. В конце опытов производили коагуляцию точки местонахождения кончика электрода, после чего мозг перфузировали 10%-ным раствором формалина. Локализацию места отведения проверяли гистологически на срезах толщиной 30-40мкм.

Результаты и обсуждение. Исследовали пространственную организацию РП 160 нейронов ЛКТ. Для каждого из них, после определения границ и

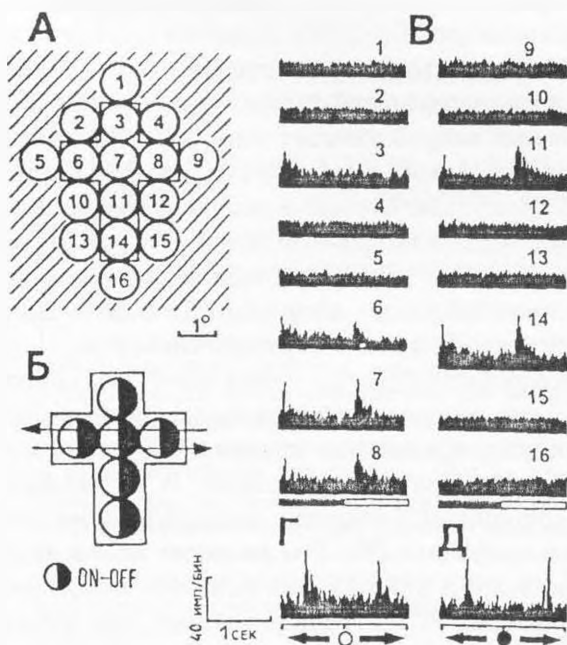


Рис. 1. Распределение ответов нейрона с двойным РП по поверхности рецептивного поля РП-1. А - распределение тест-зон в поле зрения, в кружках указаны исследованные тест-зоны. Б - однородная ON-OFF организация РП-1. В - постстимульные гистограммы (ПСТГ) ответов нейрона на стационарно мерцающее световое пятно величиной 1° , располагающееся в последовательных тест-зонах по поверхности РП-1. Г и Д - ПСТГ ответов того же нейрона на движение светлого (Г) и темного (Д) пятен величиной 3° по горизонтальной оси РП-1. По оси абсцисс - время раздражения: 2сек, по оси ординат - число импульсов в бине (ширина бина - 4мсек). Число повторений - 16. Белые полосы под гистограммами обозначают фазу света (ON), темные - фазу темноты (OFF). Стрелки указывают направление движения. Для остальных рисунков объяснения те же.

пространственной локализации РП, при помощи темных ручных стимулов проверяли все пространство поля зрения с целью обнаружения возможных отрезков поля зрения вне РП нейрона, раздражение которых может вызвать активность или изменение активности нейрона, находящегося под наблюдением. Результаты опытов показали, что подавляющее большинство исследованных нейронов ЛКТ (153 из 160) обладают одним единственным РП в поле зрения. Таким образом, всего 7 нейронов, согласно нашим данным, проявляли способность реагировать на зрительные стимулы из двух пространственно отдельных областей в поле зрения. Для трех нейронов из семи после определения границ одного РП не удалось определить пространственные границы области поля зрения вне РП

нейронов, раздражение которой, тем не менее, вызывало ответы нейрона. Границы этих областей были довольно нечеткими, и влияние на нейрон можно было обнаружить при применении больших зрительных стимулов с движениями по большим траекториям. Таким образом, эти нейроны больше были подобны описанным МакИлвейном [9], который назвал этот феномен "периферическим эффектом". У четырех нейронов нам удалось определить и подробно исследовать как собственное РП нейрона, которое мы назвали РП-1, так и дополнительное второе РП, названное РП-2. Эти нейроны в ЛКТ с большой уверенностью можно назвать нейронами с двойными РП. Изучение пространственной организации и конфигураций обоих РП одного и того же нейрона выявило интересную особенность: и по своей организации, и по конфигурациям в пространстве они существенно отличаются друг от друга. Так, у трех нейронов каждое из двух РП одного и того же нейрона имело совершенно разные конфигурации контуров в поле зрения. Четвертый нейрон, хотя и обладал двумя РП идентичной конфигурации, тем не менее расположение горизонтальной оси в координатах поля зрения было смещено на 90° (рис. 1 и 2). Оказалось также, что РП-1 и РП-2 отличаются друг от друга своей функциональной организацией. Как видно из рис.1, РП-1 данного нейрона имеет однородную ON-OFF организацию (рис.1Б), т.е. из каждой тест-зоны РП стационарно мерцающего пятно величиной в 1° вызывает ON-

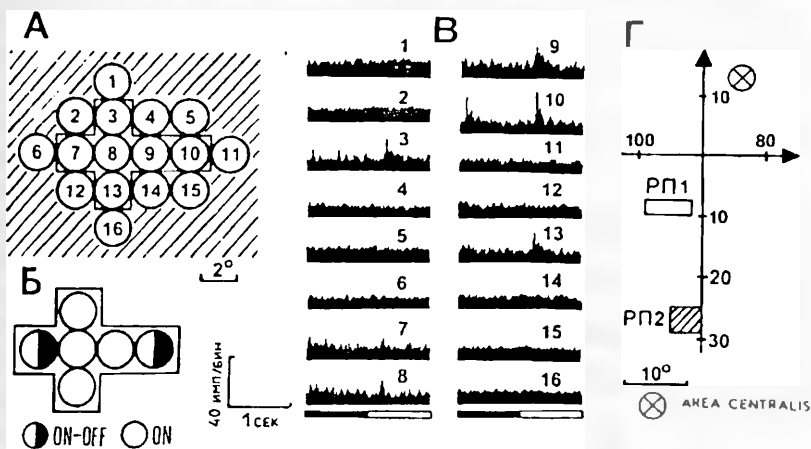


Рис. 2. Ответы нейрона, представленного на рис.1, вызванные раздражением второго РП (РП-2). А - распределение исследованных тест-зон в поле зрения. Б - конфигурация и функциональная организация РП-2. В - ПСТГ ответов нейрона на стационарно мерцающее световое пятно величиной $2'$, располагающееся в последовательных тест-зонах на поверхности РП-2. Г - расположение РП-1 и РП-2 нейрона в координатах поля зрения.

OFF ответ (рис.1В). Второе РП (РП-2) этого же нейрона (рис.2Б) имеет неоднородную организацию, а именно центр его отвечает ON-реакцией на мерцающий свет, тогда как периферические тест-зоны реагируют ON-OFF ответами (рис.2В). Однако наиболее существенной, на наш взгляд, является разница в пространственных порогах между двумя РП. Оказалось, что у всех исследованных нейронов с двойными РП, как правило, одно (РП-1) имеет низкий порог возбуждения подобно всем другим нейронам ЛКТ, где

мерцающее световое пятно может быть эффективным даже при очень небольших угловых величинах ($0,1^{\circ}$ - 1°), второе (РП-2) для активации нейрона требует применения зрительных стимулов больших угловых величин (1° - 8°). Этот факт четко иллюстрирует рис.3, на котором представлено РП-2 другого нейрона. Как видно из рисунка, ответы на мерцающее пятно возникают при стимуле диаметром 8° . Стимулы меньшей величины вообще не вызывали реакции этого нейрона, тогда как РП-1 этого же нейрона реагировало на стимулы величиной $0,5^{\circ}$ - 1° . Этот нейрон был интересен также тем, что имел дирекциональные характеристики ответов на движение зрительного стимула по горизонтальной оси РП-2, причем ответы возникали только при движении большого берега, покрывающего все РП. Между тем, этот же нейрон отвечал недирекциональной реакцией на движение зрительных стимулов по всему РП-1. Несмотря на большой интерес исследователей в последнее время к пространственным характеристикам РП зрительно-чувствительных нейронов [2,10,12,16], проблема нейронов с двойными РП, тем не менее, недостаточно исследована. Возможно, это объясняется малочисленностью таких нейронов в проекционной зрительной системе и трудностями в определении пространственных границ РП-2. У наркотизированных животных, надо

полагать, ослабевают боковые связи нейронов, что в значительной мере может затруднить их выявление. Таким образом, очевидно, что эту проблему необходимо исследовать на ненаркотизированных животных, у которых максимально сохранены естественные боковые связи нейронов и их синаптический аппарат. МакИлвейн [9] и Стивенс и Герштайн [13], которые первыми обнаружили нейроны в ЛКТ, обладающие двойными РП, тем не менее не дали исчерпывающих объяснений, касающихся их функционального значения в процессах переработки зрительной информации. Между тем результаты наших экспериментов указывают на присутствие значительно более высокого пространственного порога РП-2 по сравнению с РП-1. Это обстоятельство

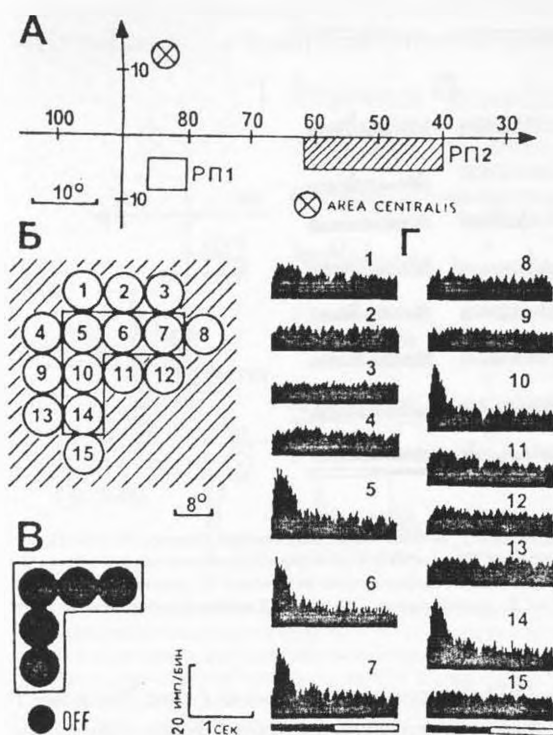


Рис. 3. Ответы нейрона с двойным РП, вызванные раздражением РП-2. А - расположение РП-1 и РП-2 нейрона в координатах поля зрения. Б - схематическое представление РП-2 с распределением тест-зон. В - однородная OFF организация РП-2. Г - ПСТГ ответов нейрона на стационарно мерцающее световое пятно величиной 8° , располагающееся в последовательных тест-зонах по поверхности РП-2.

может указывать на то, что второе РП зрительно-чувствительного нейрона вовлекается в активность только при появлении в поле зрения больших предметов, которые могут быть восприняты животным как фактор угрозы. Это может иметь определенное значение в формировании и реализации сложных поведенческих реакций животного, в частности, в реакции избегания опасности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Berman N., Cynader M. J. *Physiol.*, 224, 2, 363-389, 1972.
2. De Angelis G.C., Ohzawa I., Freeman R.D. *TINS*, 18, 10, 451-458, 1995.
3. Fernald R., Chase R. *Vis. Res.*, 11, 1, 95-96, 1971.
4. Hammond P. J. *Physiol.*, 242, 1, 99-118, 1974.
5. Hartline H.K. *Amer. J. Physiol.*, 130, 4, 690-699, 1940.
6. Hubel D.H. *Science*, 125, 3247, 549-550, 1957.
7. Hubel D.H., Weisel T.N. *J. Physiol.*, 218, 1, 33-62, 1971.
8. Kozak W.M., Rodieck R.W., Bishop P.O. *J. Neurophysiol.*, 28, 1, 19-47, 1965.
9. Mellwain J.T. *J. Neurophysiol.*, 27, 6, 1154-1173, 1964.
10. Jones H.E., Sillito A.M. *J. Physiol.*, 479, 3, 475-486, 1994.
11. Rodieck R.W., Stone J. *J. Neurophysiol.*, 28, 5, 819-832, 1965.
12. Soodak R.E., Shapley R.M., Kaplan E. *Vis. Neurosci.*, 6, 3, 621-628, 1991.
13. Stevens J.K., Gerstein G.J. *J. Neurophysiol.*, 39, 2, 213-238, 1976.
14. Thompson K.G., Zhou Y., Levental A.G. *Vis. Neurosci.*, 11, 5, 927-938, 1994.
15. Thompson K.G., Levental A.G., Zhou Y., Liu D. *Vis. Neurosci.*, 11, 5, 939-951, 1994.
16. Xing J., Gerstein G.J. *J. Neurophysiol.*, 75, 1, 200-216, 1996.
17. Zernicki B. *Br. Res.*, 9, 1, 1-14, 1968.

Поступила 11.XI.1996