Биолог. журн. Армении, 1-2 (55), 2003

УДК 612.84

ОРИЕНТАЦИОННАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ НЕЙРОНОВ ЛАТЕРАЛЬНОГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА КОШКИ

А.А. ЭКИМЯН, Д.К. ХАЧВАНКЯН, Л.В. МАРТИРОСЯН, Г.А.ОРБЕЛЯН, К.Э. ПОГОСЯН, Б.А. АРУТЮНЯН-КОЗАК

Институт прикладных проблем физики НАН Армении, 375014, Ереван

На бодрствующих кошках с претригеминальным сечением ствола мозга были исследованы особенности ориентационночувствительных нейронов латерального коленчатого тела (ЛКТ). Из исследованных 86 нейронов 38 проявляли ориентационную чувствительность на предъявление разных ориентаций контура и направления движения зрительного стимула. Опыты показали, что около половины (44%) нейронов этой группы реагируют на изменение ориентации стимула не количественно, а качественно, соответственно меняя характеристику всего паттерна ответа на данную ориентацию. Такая особенность нейронов ЛКТ указывает на то, что они обладают сложным, комплексным механизмом дифференциации ориентации предметов в поле зрения.

Գլխուղեղի բնի պրետրիգեմինալ հատումով ցավազրկված կատուների մոտ ուսումնասիրվել են կողմնային ծնկածև մարմնի (ԿԾՄ) տեսազգայուն նեյրոնների պատասխանները տեսադաշտում ներկայացված տարբեր անկյան տակ շարժվող գրգռիչներին: Փորձերը ցույց են տվել, որ հետազոտված 86 նեյրոններից 38-ը օժտված են գրգռիչի շարժման անկյունը տարբերակելու հատկությամբ (օրիենտացիոն զգայունություն): Համաձայն ներկայացված փորձերի արդյունքների, այս նեյրոնների մոտ (44%) օրիենտացիոն զգայունությունը նեյրոնի պատասխաններում արտահայտվում է ոչ միայն քանակական, այլև որակական փոփոխություններով: Այսպիսով, ԿԾՄ-ի նեյրոնները, ամենայն հավանականությամբ, օժտված են տարբերակման բարդ կոմպլեքսային մեխանիզմներով, որոնք հնարավորություն են տալիս նրանց որոշելու առարկաների ճշգրիտ տեղադրությունը տեսողական դաշտում:

On pretrigeminal unanesthetized cats the orientation sensitivity of LGN neurons was investigated. The results of experiments showed that 38 neurons of 86 investigated revealed orientation sensitivity reacting differently to different orientation of moving stimuli through its receptive field. Nearly half (44%) of orientation sensitive LGN neurons reacted to different orientations of visual stimulus movement by changing their responses not only quantitatively, but also qualitatively. Thus, the neurophysiological mechanisms of visually sensitive neurons specialized in orientation perception processes appeared to be more complex.

Нейрон - рецептивное поле - ориентационная чувствительность

В начале 60-х годов Хюбел и Визел [3], изучая особенности нейронов зрительной коры, обнаружили группу нейронов, способных дифференцировать ориентацию расположения контуров зрительного стимула в рецептивном поле (РП) нейрона. Впоследствии ряд авторов подтвердил это наблюдение [4-8]. В настоящее время ориентационная чувствительность зрительно-чувствительных нейронов, наряду с дирекциональной чувствительностью, рассматривается как один из основных факторов, обеспечивающих детекторные функции нейрона в процессе зрительного восприятия. Естественно, исследователей интересовала проблема нейрофизиологических механизмов формирования ориентационной

чувствительности зрительного нейрона. Хюбел и Визел [3] в свое время представили концепцию, согласно которой ориентационная чувствительность коркового зрительно-чувствительного нейрона образуется благодаря конвергенции РП нейронов латерального коленчатого тела (ЛКТ), имеющих ON и OFF центры, на один и тот же нейрон зрительной коры. При этом исследователи исходили из существующего тогда положения, что нейроны ЛКТ не обладают ориентационной чувствительностью. Однако исследования, проведенные в последнее время, указывают на то, что нейроны ЛКТ также обладают способностью отличать ориентацию контура зрительного стимула, расположенного в РП нейрона [7, 8]. Согласно приведенным данным [7, 8], некоторые нейроны ЛКТ проявляют оптимальный ответ на определенную ориентацию зрительного стимула в РП нейрона и его движение по РП под определенным углом. Более того, Томпсон с соавт. [8] доказали, что ориентационная чувствительность нейронов ЛКТ не опосредована влиянием зрительной коры, так как эта особенность нейрона сохраняется и после удаления зрительной коры. Результаты наших опытов подтверждают данные вышеуказанных авторов о присутствии ориентационно-чувствительных нейронов в ЛКТ кошки. Оказалось, что 38 нейронов из 86 изученных проявляют способность отличать угол направления движения зрительного стимула, а также угол смещения контура стационарного зрительного стимула в РП исследуемого нейрона. Результаты наших опытов выявили также, что некоторые нейроны ЛКТ обеспечивают информацию об ориентации зрительного стимула в РП нейрона не оптимальным ответом (увеличением числа спайков), а, наоборот, полным торможением ответов на данную конкретную ориентацию или же качественным изменением характеристики ответа нейрона.

Настоящая статья посвящена обсуждению результатов наших исследований, касающихся именно качественных особенностей ориентационно-чувствительных нейронов ЛКТ при предъявлении зрительных стимулов разной ориентации в координатах поля зрения.

Материал и методика. Опыты проводили на взрослых кошках массой 2,5 – 3,5 кг. Под эфирным наркозом производили трахеотомию и фиксирование головы животного в стереотаксическом аппарате. Болевую чувствительность устраняли при помощи претригеминального сечения ствола мозга [9]. Животных обездвиживали дитилином (7 мг/кг) и переводили на искусственное дыхание (21/мин). Левое полушарие обнажали над проекционной областью ЛКТ и после удаления твердой мозговой оболочки поверхность мозга заливали воском во избежание пульсации. Зрачки расширяли 0,1%-ным раствором атропина, роговицы покрывали контактными линзами с диоптрической силой, равной 0, для защиты от высыхания. Температуру тела поддерживали в пределах 37°–38° 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 [2] через 3-4 ч после прекращения эфирного наркоза. Границы РП одиночных нейронов определяли на экране периметра, помещенного на расстоянии 1 м от нодальных точек глаза. Расположение *area centralis* проецировали на экран по методу Фернальда и Чейза [1]. В качестве зрительных стимулов применяли светлые и темные пятна и полоски разной величины, стационарно мерцающие и движущиеся со скоростью 40 – 60°/сек. Освещенность светлых зрительных стимулов составляла 8 лк на фоне 2 лк, темных – 2 лк на фоне 8 лк. Таким образом сохранялся

постоянный контраст стимулов с фоновым освещением. Угол ориентации контура зрительного стимула в РП, а также угол движения стимула по РП определяли при помощи системы вращающейся призмы и зеркал с точностью ±1°. В конце опыта производили коагуляцию точки местонахождения кончика электрода, после чего мозг перфузировали 10%-ным раствором формалина. Локализацию места отведения проверяли гистологически на срезах толщиной 30 – 40 мкм.

Результаты и обсуждение. Ориентационную чувствительность нейронов ЛКТ исследовали как стационарными, так и движущимися зрительными стимулами разной формы и величины, расположенными под разными углами в РП нейрона. В представленной серии опытов изучали сравнительную картину ответов нейрона на движущиеся по разным ориентациям (по поверхности РП) светлые и темные пятна (3°– 9°), а также светлые и темные полосы (5° x 1°, 11° x 2° , 30° x 1°).

В начале опыта тщательно определяли координаты РП нейрона в поле зрения, его величину, контуры и точное расположение центра РП. Угловые величины ориентации зрительных стимулов определяли по отношению к горизонтальной оси РП. Оказалось, что большинство (56%) нейронов ЛКТ не чувствительны к изменению ориентации зрительных стимулов в РП, а у 44% исследованных нейронов наблюдалась четкая дифференциация ответов в зависимости от того, под каким углом движется по РП зрительный стимул или под каким углом расположен контур стационарного стимула в РП. Однако, на наш взгляд, самым интересным является тот факт, что у некоторых ориентационночувствительных нейронов дифференциация угла движения стимула проявляется качественным изменением ответа. До настоящего времени все исследователи, изучающие ориентационную чувствительность, основывались на количественном анализе в ответах нейронов, причем предпочитаемой ориентацией считалась та, при которой вызывалось максимальное количество разрядов клетки.

Наши опыты показывают, что информация об ориентации стимула в РП может быть выражена не только увеличением или уменьшением числа разрядов в ответе нейрона, но и качественным изменением характеристик ответа. На рис.1 приведен пример ответов одного из таких нейронов, который отвечает недирекциональным типом ответа на четыре ориентации (0°, 45°, 90°, 135°) дви-жения светлых (А – Г) и темных (Д - З) круглых зрительных стимулов величиной 9°. Как видно из рисунка, на все ориентации движущегося стимула нейрон отвечает однотипно (недирекционный ответ), кроме движения светлого стимула под углом 45° (рис.1 В), где ответ заторможен и число разрядов с короткими меж-

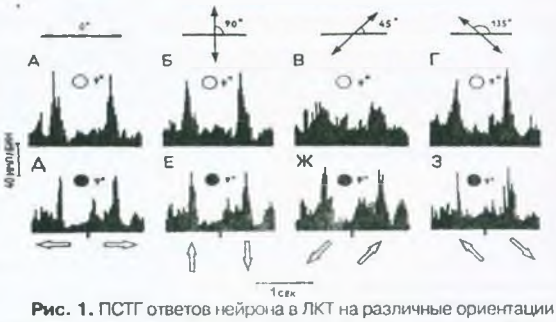

Рис. 1. ПСТГ ответов нейрона в ЛКТ на различные ориентации движения светлых и темных стимулов по РП. А – Г – ответы нейрона на движение светлого пятна 9° по горизонтальной оси РП (А), по вертикальной оси РП (Б) и направлениях движения под углом 45° (В) и 135° (Г). Д – З – ПСТГ ответов того же нейрона на движение темного пятна 9° по тем же ориентациям движения.

По оси абсцисс – время раздражения (2 сек), по оси ординат - число импульсов в бине. Ширина бина – 4 мсек. Стрелки под гистограммами указывают направление движения стимулов.

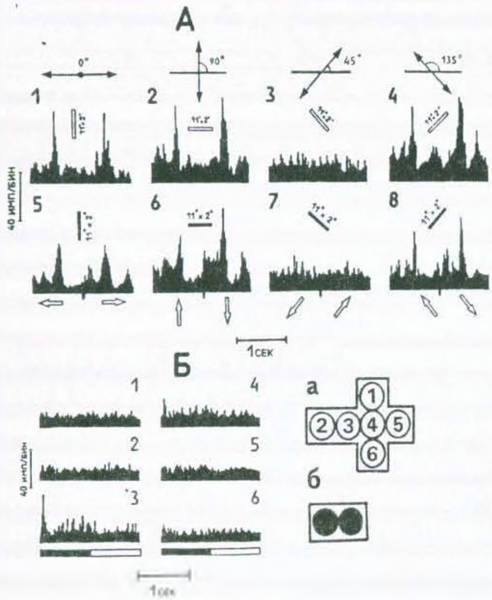

Рис. 2 ПСТГ ответов нейрона, представленного на рис.1, на разные ориентации движения светлых и темных полосок по РП. А 1 – 4 – ответы нейрона на движение светлой полосы 11°x2° в горизонтальном (1), вертикальном (2) и наклонных направлениях движения под углом 45° (3) и 135° (4). А 5 – 8 – ПСТГ ответов того же нейрона на движение темной полосы 11°x2° по тем же ориентациям движения. Б 1 – 6 – ответы нейрона на стационарный мерцающий стимул в тест-зонах по поверхности РП. а – схема РП, номера в кружках указывают расположение тест-зон, б - схема функциональной организации РП. Темная полоса под гистограммами указывает фазу выключения света, светлая – фазу включения света. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

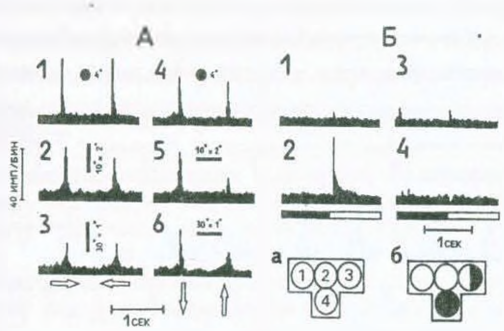

Рис. 3. ПСТГ ответов нейрона на различные ориентации движения светлых и темных стимулов по РП (А) и распределение ответов на стационарный стимул по поверхности РП (Б). А 1 – 3 – ответы нейрона на движение темного пятна 4 и темных полосок (10°x2° и 30°x1°) по горизонтальной оси РП. А 4 – 6 – ответы того же нейрона на движение тех же стимулов по вертикальной оси РП. Б – распределение ответов нейрона на стационарный зрительный стимул по поверхности РП. Б 1 – 4 – ответы нейрона на стационарный мерцающий стимул по поверхности РП. а – схема РП, кружки показывают тест-зоны РП, б - схема функциональной организации РП. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

импульсными интервалами резко уменьшено. Более того, эта особенность нейрона наглядно выявляется при применении прямоугольных полос величиной 11° x 2°. На рис.2 представлены ответы того же нейрона на движение светлой и темной полосок на разные ориентации движения. Как видно из рис., ответ полностью отсутствует при движении стимулов под углом 45° (рис.2 А 3, 7), тогда как на другие ориентации движения зрительного стимула наблюдается интенсивный недирекциональный ответ (рис. 2 А 1, 2, 4-6, 8). Подробное изучение пространственной организации РП данного нейрона выявило гомогенную OFF структуру (рис.2 Б 1-6, б). Другой нейрон, представленный на рис.3, проявляет, помимо количественных, четкие качественные изменения в характере ответов на изменение ориентации движения. Как видно из рисунка, изменение угла движения от 0° на 90° приводит к некоторому торможению ответов (рис.3 А 3, 6), но, что самое главное, недирекциональный ответ нейрона на движение темных полосок 10° x 2° и 30° x 1° превращается в четкий дирекциональный ответ с предпочитаемым направлением сверху вниз (рис. 3 А 5, 6). Изучение пространственной организации РП этого нейрона выявило гетерогенную организацию с

ON, OFF и ON-OFF элементами и сильным ON разрядным центром.

Таким образом, представленные данные указывают на то, что специализированные ориентационночувствительные нейроны ЛКТ, помимо нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих количественные изменения в реакции нейрона на разные ориентации зрительного стимула в РП, проявляют также способность дифференцировать ориентацию зрительного стимула путем качественного изменения ответов. Полученные данные подтверждают факт существования ориентационночувствительных нейронов в ЛКТ, что подтверждает концепцию Томпсона с соавт. [8] о том, что ориентационночувствительные нейроны, кроме зрительной коры [5], наблюдаются также в подкорковых зрительных центрах, в частности в ЛКТ. В последнее время данные, представленные Тавазуа и Ридом [7] указывают на то, что ориентационная чувствительность нейронов ЛКТ обусловлена главным образом определенной конвергенцией ганглиозных клеток сетчатки на нейроны ЛКТ. Однако все предыдущие авторы, исследовавшие ориентационную чувствительность зрительных нейронов, определяли эту особенность нейрона чисто количественно, сравнивая число разрядов нейрона на предъявление зрительных стимулов разной ориентации. Результаты наших опытов четко указывают на то, что информация об изменении ориентации зрительного стимула в координатах поля зрения может формироваться путем качественных изменений в паттернах ответов зрительно чувствительного нейрона. Оказалось, что нейроны ЛКТ обладают способностью формировать информацию об ориентации зрительного стимула в поле зрения путем торможения ответов на определенную конкретную ориентацию. Более того, некоторые нейроны могут трансформировать недирекциональный ответ в дирекциональный при определенной ориентации движения зрительного стимула. Таким образом, оказалось, что нейроны ЛКТ обладают довольно сложным, комплексным механизмом формирования дифференциации и уточнения угла расположения (ориентация) контура зрительного стимула в координатах поля зрения. Такая способность нейронов в ЛКТ безусловно указывает на серьезную аналитическую роль этого подкоркового центра в процессах центральной обработки зрительной информации, формирующих процесс восприятия образов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Fernald R., Chase R.* Vision Res., *11*, 1, 95–96, 1971.
2. *Hubel D.H.* Science, *125*, 3247, 549-550, 1957.
3. *Hubel D.H., Wiesel T.N.* J.Physiol., *160*, 1, 106-154, 1962.
4. *Heggelund P., Albus K.* Vision Res., 18, 1067–1071, 1978.
5. *Heggelund P.* J. Physiol., 373, 277–292, 1986.
6. *Palmer L.A. Davis T.L.* J.Neurophysiol., 46, 260–276, 1981.
7. *Tavazoie S.F. a. Reid R.C.* Nature Neurosci., 3, 608–616, 2000.
8. *Thompson K.G., Leventhal A.G., Zhou Y., Liu D.* Vision Neurosci., 11, 939–951, 1994.
9. *Zernicki B.* Brain Res., 9, 1–14, 1968.

Поступила 29.III.2002