

Биолог. журн. Армении, 4 (55), 2003

УДК 612.85

ОТВЕТЫ НЕЙРОНОВ ОБЛАСТИ 216 КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КОШКИ НА ДВИЖУЩИЕСЯ ЗРИТЕЛЬНЫЕ СТИМУЛЫ

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

Институт прикладных проблем физики НАН Арме-ии, 375014, Ереван

На кошках с претригеминальным сечением ствола мозга были исследованы особенности зрительно-чувствительных нейронов экстрастриарной ассоциативной области 216 коры. Подробно были изучены ответы 176 нейронов на зрительные раздражения и определены расположения рецептивных полей (РП) в зрительных координатах. Опыты показали, что РП большинства нейронов области 216 расположены в верхнем контралатеральном квадранте поля зрения. Примерно 62% изученных нейронов не реагировали на изменение контраста зрительного стимула, тогда как 38% нейронов дифференцировали контраст зрительного стимула, а 39% реагировали на направление движения. Представленные данные подтверждают положение, согласно которому область 216 коры, наряду с другими корковыми центрами, вовлечена в центральный анализ зрительной информации.

Գլխուղեղի բնի պրետրիգեմինալ հատումով կատուների մոտ ուսումնասիրվել են կեղևային արտաստրիար ասոցիատիվ 21բ դաշտի տեսագրայուն նեյրոնների բնութագրերը: Մանրամասն ուսումնասիրվել են 176 նեյրոնների պատասխանները տարբեր գրգռիչներին և նրանց ընկալման դաշտերի տեղադրությունը տեսողական կոորդինատներում: Փորձերը ցույց են տվել, որ 21 բ դաշտի տեսողական դաշտերի ճնշող մեծամասնությունը գտնվում է տեսադաշտի վերին կոնտրալատերալ քառակուսում: Հետազոտված նեյրոնների մոտ 62 % նույնատիպ են պատասխանում տեսողական գրգռիչի տարբեր կոնտրաստներին, իսկ 38% ցուցաբերում են դիֆերենցված պատասխաններ կոնտրաստի փոփոխությանը: Բացի դրանից նեյրոնների 39% օժտված է շարժման ուղղությունը տարբերելու հատկությամբ: Ներկայացված տվյալները հաստատում են այն դրույթը, որ գլխուղեղի 21բ դաշտը, այլ կեղևային կենտրոնների հետ միասին, ընդգրկված է տեսողական ինֆորմացիայի մշակման կենտրոնական պրոցեսներում:

On cats with pretrigeminal brain-stem section the properties of visually sensitive neurones in area 21b of the cortex were investigated. Responses of 176 neurones to visual stimulation were investigated in detail and the localization of their receptive fields (RF) in visual coordinates were determined. Results of the experiments show that almost all RFs of investigated neurones are located on the upper contralateral quadrant of the visual field. About 62% of neurones responded equally to different contrasts of visual stimuli and 38% responded differently, discriminating the contrasts of stimuli. About 39% of neurones in area 21b are direction sensitive. Thus, the presented data confirm the suggestion that area 21b of cat's cortex is an organized visual center involved in the central processing of visual information.

Нейрон - рецептивное поле - экстрастриарная область

Зрительная сенсорная информация из сетчатки достигает коры головного мозга несколькими параллельными путями, проходя через подкорковые зрительные центры [2, 10, 13]. В результате в коре присутствует множество

отдельных корковых областей (примерно 17), вовлеченных в процесс центрального анализа зрительной информации. Среди корковых зрительно-чувствительных структур наиболее исследованными являются первичная зрительная кора (поле 17) и перистриарные зрительные области коры [3-5]. Исследования последних лет показывают, что экстрастриарные зрительно-чувствительные области коры обладают высокой степенью визуотопической организации [2, 7, 8, 10, 14]. Дальнейшие исследования выявили присутствие в экстрастриарных областях коры нейронов, специфически реагирующих на зрительные раздражения [11, 12, 15]. В связи с этим, возникает естественный вопрос о функциональном значении отдельных корковых областей в процессах анализа зрительной информации на уровне коры головного мозга. В этом отношении до настоящего времени наименее исследованной остается область 216 коры, которая расположена на задней супрасильвиевой области коры и граничит с областями 20а и 21а и перистриарной зрительной областью 19. Таким образом, исследование особенностей зрительно-чувствительных нейронов области 216 представляет определённый интерес для выяснения её функционального значения в анализе зрительной сенсорной информации на уровне коры головного мозга. Настоящая работа представляет результаты наших исследований, посвященных изучению особенностей отдельных зрительно-чувствительных нейронов области 216 зрительной коры.

Материал и методика. Опыты проводили на кошках массой 2,5 - 3,5 кг. Начальные хирургические процедуры - трахеотомия, введение канюли в бедренную артерию и претригеминальное сечение ствола мозга проводили под эфирным наркозом. В некоторых случаях дополнительно вводили малые дозы хлоралозы (10 мг/кг) для полного обезболивания. Голову животного фиксировали в модифицированном стереотаксическом аппарате для исследований зрительной системы. Участок черепной кости размером 8x10 мм вместе с твердой мозговой оболочкой удаляли над задней супрасильвиевой и эктосильвиевой извилинами коры, затем костное окно заливали 4%-ным раствором агара. Животных обездвигивали внутримышечным введением миорелаксанта дитилина (дифенилди-дихолин эфира сукциновой кислоты, по 7 мг/кг). Частота искусственного дыхания составляла 19/мин, объём вдоха - 20 мл/кг. Температуру тела поддерживали в пределах 38,0 - 38,5° при помощи согревающего пледа. Зрачки расширялись закапыванием в глаз 0,1%-ного атропина. Роговицы защищали от высыхания контактными линзами с диоптрической силой "0". Артериальное давление поддерживали на уровне 90-100 мм рт.ст., периодически регистрировали ЭЭГ и ЭКГ. Активность одиночных нейронов регистрировали спустя 2-3 ч после прекращения эфирного наркоза. Использовали вольфрамовые микроэлектроды с диаметром кончика 2-5 мкм. Активность нейронов регистрировали и анализировали при помощи анализатора (АНОПС - 101), используя программу построения постстимульных гистограмм. Эпоха анализа составляла 2 сек, ширина бина 4,0 мсек. Обычно анализировали данные 16 реализаций. Рецептивные поля (РП) нейронов определяли на вогнутом экране периметра, который мог перемещаться, перекрывая все поле зрения. Экран периметра находился на расстоянии 1 м от нодальных точек глаза. Расположение *area centralis* определяли по методу Фернальда и Чейза [1]. Зрительную стимуляцию осуществляли с помощью предъявления стационарных и движущихся темных и светлых стимулов разных форм и величин. Освещенность светлых стимулов составляла 8 лк на фоне 2 лк, темных - 2 лк на фоне 8 лк. Таким образом, контраст стимула относительно фона был постоянным во всех опытах.

Результаты и обсуждение. Подробно изучены ответы 176 зрительно-чувствительных нейронов области 216 коры головного мозга. Для каждого зрительно-чувствительного нейрона определяли размеры и точное

расположение его РП в зрительных координатах поля зрения. Опыты показали, что РП большинства исследованных нейронов расположены в верхнем контралатеральном квадранте поля зрения. Определение величин РП нейронов показало, что в области 21б коры преобладают РП относительно больших размеров (от 10 до 200 гр²) по сравнению с таковыми первичной зрительной коры, где, согласно данным Хьюбела и Визела [4], размеры большинства РП находятся в пределах 5 - 10 гр².

Подробно были исследованы также динамические характеристики зрительно-чувствительных нейронов области 21б. Большинство изученных нейронов отвечало равным количеством разрядов на два противоположных направления движения зрительного стимула (пятна и полосы) вдоль горизонтальной оси РП, т.е. проявляло недирекциональные ответы. Эти нейроны были включены в группу недирекциональных нейронов. Примерно 61% их из всех исследованных имели такие характеристики. Наряду с этим были обнаружены и такие, которые интенсивно реагировали на одно направление движения (предпочитаемое направление) и тормозили активность при противоположном направлении движения по РП (нулевое направление), таким образом проявляя специализированный ответ на направление движения. Дирекционально-чувствительные нейроны составили примерно 35% из числа изученных.

Более подробное изучение особенностей дирекционально-чувствительных нейронов выявило интересный факт, а именно 72% нейронов имели ответы с предпочитаемым направлением слева направо (при исследовании правого глаза), т.е. нейроны интенсивно реагировали на направление выхода зрительного стимула из поля зрения, и только 28% интенсивнее реагировали на направление движения справа - налево, т.е. на вхождение зрительного стимула в поле зрения.

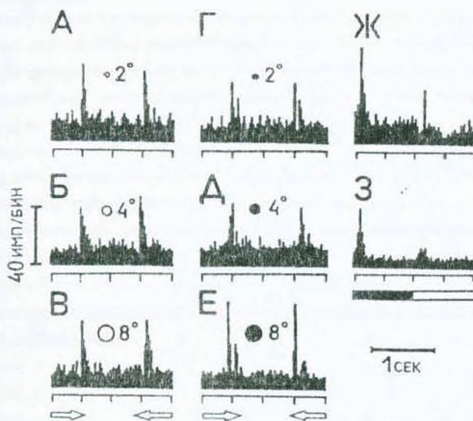


Рис. 1. Ответы нейрона области 21б на движение светлых и темных зрительных стимулов. А-В - ПСТГ ответов нейрона на движение светлых стимулов разных величин (2°, 4°, 8° соответственно) по горизонтальной оси РП. Д-Е - ПСТГ ответов того же нейрона на движение через его РП темных стимулов разных величин (2°, 4°, 8° соответственно). Ж, З - ПСТГ ответов того же нейрона на стационарно мерцающее пятно (1°), расположенное в РП.

По оси абсцисс - время раздражения (2 с), по оси ординат - число импульсов в бине. Стрелки указывают направление движения, темная полоса обозначает фазу темноты, светлая - фазу света. Для остальных рисунков объяснения те же.

Сравнительное изучение реакций нейронов на изменение контраста зрительного стимула (темные и светлые движущиеся стимулы) показало, что большинство (62%) отвечает примерно равной интенсивностью на темные и светлые стимулы, т.е. не отличает контраст предъявленного стимула. На рис. 1 представлены ответы одного из таких нейронов. Как видно из рис., нейрон отвечает почти

равным количеством разрядов на движение по его РП как светлых стимулов разной величины (рис. 1 А - В), так и тёмных (рис. 1 Г - Е). РП данного нейрона имело гомогенную структуру с оп-офф ответами по всей поверхности (Ж, З). Однако примерно у 38% изученных нейронов ответы на светлый или тёмный движущиеся стимулы существенно отличались друг от друга, т.е. эти нейроны отличали контраст зрительного стимула. Например, нейрон, ответы которого представлены на рис. 2, проявляет четкий тормозной компонент на движение тёмного стимула 19° вдоль горизонтальной оси РП (рис. 2 Г), тогда как светлый стимул при тех же условиях вызывает разряды клетки без тормозного компонента (рис. 2 В).

В ответах этого нейрона на светлый и темный стимулы величиной 6° тормозные компоненты не наблюдались (рис. 2 А, Б). РП этого нейрона имело малые размеры (1° x 1°) и стационарно мерцающее пятно (1°), расположенное в центре РП, вызывало оп-тонический ответ клетки (рис. 2 Д). Наряду с этим, были обнаружены нейроны, которые реагировали только на один контраст примененного зрительного стимула, как, например, нейрон, представленный на рис. 3. Как видно из рис., нейрон отвечает залпом спайков на движение по его РП светлой полосы (рис. 3 А), тогда как на движение тёмной полосы он вообще не реагирует (рис. 3 Б). Эти данные позволяют предполагать, что зрительно-чувствительные нейроны могут обладать несколькими механизмами, осуществляющими дифференциацию контраста зрительного раздражения. Около 12% исследованных нейронов имели подобные характеристики. Изучение подробной структуры РП этого нейрона показало, что оно состоит из оп-тонического центра, окруженного офф-фазическими ответами (рис. 3 В 1 - 5), т.е. РП является гетерогенным.

Таким образом, представленные в настоящей работе результаты опытов подтверждают данные ряда авторов [6, 7, 9, 11, 13, 14], согласно которым экстрастриарная ассоциативная область 216 имеет четкую визуотопическую организацию, где главным образом представлен верхний контралатеральный

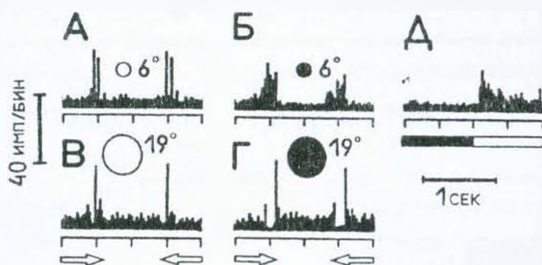


Рис. 2. Ответы нейрона области 216, отличающего контраст движущегося зрительного стимула. А, Б - ПСТГ ответов на светлые движущиеся стимулы разных величин (6° и 19°) вдоль горизонтальной оси РП. В, Г - ПСТГ ответов нейрона на движение темных стимулов (6° и 19°). Д - ПСТГ ответов на стационарно мерцающее пятно (20°). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

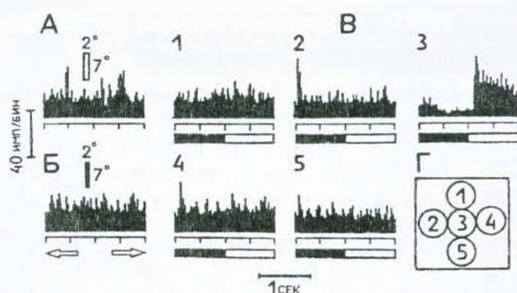


Рис. 3. Ответы светлочувствительного нейрона на движущиеся стимулы и организация его РП. А, Б - ПСТГ ответов нейрона на движение через его РП светлой (А) и темной (Б) полос величиной 7° x 2°. В 1-5 - ПСТГ ответов того же нейрона на стационарно мерцающее светлое пятно, расположенное в тест-зонах РП. Г - схематическое изображение РП, цифры обозначают тест-зоны. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

квадрант поля зрения. Далее, присутствие в области 21б нейронов с высокой специализацией реагирования на определённое направление движения (дирекциональные нейроны), которое отмечает также Тардиф и соавт. [11], а также нейронов, дифференцирующих контраст зрительных стимулов в поле зрения, указывает на то, что нейроны области 21б играют определённую и существенную роль в процессах центрального анализа зрительной сенсорной информации.

Представленные данные в определённой степени подтверждают положение, выдвинутое рядом авторов [6, 8, 11, 13] об области 21б коры, как зрительного центра, отличающегося от других зрительных областей коры не только ретинотопической организацией, но и особенностями специализированных реакций нейронов на зрительные стимулы, являясь таким образом одним из важнейших корковых звеньев в процессах центрального анализа зрительной информации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Fernald D.A., Chase R. Vision Res., 11, 1, 95-96, 1971.
2. Heath C.J., Jones E.G. Ergebn. Anat. Entwickl., 45, 1, 1-64, 1971.
3. Henry G.H. Brain Res., 133, 1, 1-28, 1977.
4. Hubel D.H., Wiesel T.N. J. Physiol., 160, 1, 106-154, 1962.
5. Ikeda H.A., Wright M.J. Exp. Brain Res., 22, 4, 363-383, 1975.
6. Markuszka J. Exptl. Neurol., 59, 1, 146-161, 1978.
7. Palmer L.A., Rosenquist A.C., Tusa R.J. J. Comp. Neurol., 177, 2, 237-256, 1978.
8. Spear P.D. In Neural Basis of Visual Function, London, 4, 339-370, 1991.
9. Sprague J.M., Levy J., Di Berardino A., Berlucchi G. J. Comp. Neurol., 172, 3, 441-488, 1977.
10. Symonds L.L., Rosenquist A.C. J. Comp. Neurol., 253, 1, 105-120, 1986.
11. Tardiff E., Lepore F., Guillement J.P. Neuroscience, 97, 4, 625-634, 2000.
12. Toyama K., Mizobe K., Alkase E., Kaihama T. Exp. Brain Res., 99, 2, 289-301, 1994.
13. Tusa R.J., Palmer L.A. J. Comp. Neurol., 193, 1, 147-164, 1980.
14. Updyke B.V. J. Comp. Neurol., 246, 2, 246-280, 1986.
15. Wimbome B.M., Henry G.H. J. Physiol., 449, 3, 457-478, 1992.

Поступила 31.11.2002