

Биолог. журн. Армении, 3-4 (56), 2004

УДК 612.85

ОРИЕНТАЦИОННАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ НЕЙРОНОВ АССОЦИАТИВНОЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ ОБЛАСТИ 21b КОРЫ КОШКИ

Л.В. МАРТИРОСЯН, Д.К. ХАЧВАНКЯН, А.А. ЭКИМЯН, А.Л. КАЗАРЯН,
Б.А. АРУТЮНЯН-КОЗАК, Л.С. МУРАДЯН

*Институт прикладных проблем физики НАН Армении, Лаборатория физиологии
сенсорных систем, 375014, Ереван*

Исследованы ответы нейронов экстрастриарной области 21b коры кошки на изменение ориентации движения зрительных стимулов в рецептивном поле (РП) нейрона. Выявлено, что только 22 % нейронов дифференцировали ориентацию движения зрительных стимулов. В целом нейроны области 21b не проявляли тонкой настройки оптимального угла ориентации движения, и ответ нейрона, как правило, зависел от конкретных параметров примененного зрительного стимула. Сопоставление ответов нейронов на изменение ориентации движения стимулов со статической организацией РП не выявило существенной корреляции между ориентационной чувствительностью нейрона и стационарной организацией его РП.

Գետազոտվել են տեսողական էքստրաստրիար 21բ շրջանի նեյրոնների պատասխանները տեսողական դաշտում զրգոնների տարբեր օրինակացիաներով շարժվելու ժամանակ: Պարզված է, որ հետազոտված նեյրոնների ընդամենը 22%-ն է ցուցաբերում կոդմորոշող զգայունություն: Նեյրոնների ընկալման դաշտերի ստատիկ և դինամիկ հատկությունների համադրման ուսումնասիրությունը ցույց է տվել, որ կոդմորոշող զգայունությունը պայմանավորված չէ ընկալման դաշտի ստատիկ կառուցվածքով:

Orientation sensitivity of neurons in extrastriate visual 21b area of the cat has been investigated. The results of experiments showed that only 22 % of investigated neurons were able to differentiate the angles of stimulus motion and they lack the sharp tuning of visual stimulus orientation in their receptive fields. The exploration of stationary organization of orientation sensitive neurons receptive fields hasn't revealed any correlation between static and dynamic properties of area 21b neurons.

*Экстрастриарная область 21b - ориентационная чувствительность -
рецептивное поле*

Известно, что зрительная информация, поступающая непосредственно из сетчатки глаза в головной мозг, распределяется во множествах подкорковых и корковых зрительно-чувствительных образований, и естественно, что многочисленные исследования, посвященные выяснению нейрофизиологических механизмов зрительного восприятия были проведены с целью выявления функционального значения отдельных зрительно-чувствительных образований в общем процессе обработки зрительной информации [1, 3, 5, 6, 8, 9, 13, 15]. С этой точки зрения важнейшей необходимостью является, по возможности, полное исследование нейронной организации данного

зрительного центра, в частности, изучение специализированных, дифференцирующих ответов нейронов на определенные зрительные раздражения, как основного показателя функционального значения данного зрительно-чувствительного образования. При определении характеристик зрительно-чувствительного нейрона одним из важнейших качеств является ориентационная чувствительность нейрона, как фактор, определяющий уровень и направленность переработки приходящей к данному центру зрительной сенсорной информации. Многочисленные исследования, посвященные этой проблеме, установили присутствие ориентационно-чувствительных нейронов как в стриарной и перистриарной [2, 11], так и в экстрастриарных областях коры [10, 14]. Однако до настоящего времени в этом аспекте экстрастриарная ассоциативная область 216 коры является наименее исследованной. Между тем для определения функционального значения области 216 в процессах зрительного восприятия в целом необходимо, по возможности, полное исследование ее нейронной организации, в особенности изучение специализированных ответов нейронов, включая ориентационную чувствительность.

Целью данной работы было изучение характеристик ответов нейронов области 216 коры на изменение ориентации движущихся по РП зрительных стимулов разных формы, величины и контраста. Исследовалась также функциональная пространственная организация РП нейронов с целью выявления закономерностей корреляции между пространственной статической организацией РП и паттернами ответов исследуемого нейрона на разные ориентации движения зрительных стимулов, как возможного механизма формирования ориентационной чувствительности нейрона.

Материал и методика. Опыты были проведены на кошках массой 2,5-3,5 кг. Предварительные хирургические процедуры - трахеотомия, введение канюли в бедренную артерию и претригеминальное сечение ствола мозга выполняли под эфирным наркозом. Голову животного фиксировали в стереотаксическом аппарате, модифицированном для исследований зрительной системы. Участок черепной кости размером 10 x 12 мм удаляли вместе с твердой мозговой оболочкой над задней супрасильвиевой извилиной коры, что позволяло визуально контролировать исследуемую область коры. С целью уменьшения пульсации мозга костное окно заливали 4%-ным раствором агар-агара. Животных обездвигивали с помощью внутримышечного введения миорелаксанта дитилина (дийодид диохлин эфира янтарной кислоты, 7мг/кг). Частота искусственного дыхания составляла 19/мин, объем вдоха - 20 мл/кг. Температуру тела поддерживали в пределах 38,0 - 38,5° при помощи согревающего пледа. Зрачки расширяли закапыванием в глаз 0.1%-ного раствора атропина. Роговицы защищали от высыхания контактными линзами с диоптрической силой "0". Артериальное давление поддерживали на уровне 90-100 мм рт. ст., для мониторинга состояния животного периодически регистрировали ЭЭГ и ЭКГ.

Активность одиночных нейронов отводили спустя 2-3 ч после прекращения действия эфирного наркоза. Использовали вольфрамовые микроэлектроды с диаметром кончика 2-5 мкм. Активность нейронов регистрировали и анализировали при помощи специализированного амплитудно-интервального анализатора, используя программу построения постстимульных гистограмм (ПСГ). Эпоха анализа составляла 2 сек, ширина бина 4,0 мсек. Обычно для каждого теста анализировали данные 16 реализаций.

Параметры РП нейронов определяли на экране периметра, который мог перемещаться, перекрывая все поле зрения. Экран периметра находился на расстоянии 1,0 м от нодальных точек глаз.

Зрительную стимуляцию осуществляли с помощью предъявления на экране светлых

и темных стимулов разных формы, величины и контраста, движущихся по РП нейрона со скоростью $40^\circ/\text{с}$. Освещенность светлых стимулов составляла 8 лк на фоне 2 лк, темных - 2 лк на фоне 8 лк. Таким образом, контраст стимула относительно фона был во всех опытах постоянным. Угол ориентации движения зрительного стимула по РП относительно горизонтального меридиана зрительных координат определяли при помощи специальной системы призм и зеркал с точностью $\pm 1^\circ$ угла.

Результаты и обсуждение. Была исследована активность 108 нейронов области 216. Согласно результатам наших экспериментов, только 24 нейрона из 108 исследованных (22%) проявляли способность в той или иной степени дифференцировать ориентацию движения зрительного стимула по РП. Таким образом, оказалось, что большинство нейронов (78%) области 216 не обладает ориентационной чувствительностью. Ответы одного из таких нейронов на движение круглых пятен противоположных контрастов (темный-светлый) под углами 0° , 45° , 90° и 135° относительно горизонтальной оси зрительных координат представлены на рис. 1. Как видно из рисунка, нейрон отвечает недирекциональными ответами без существенной дифференциации угла ориентации, как на движение темного (рис. 1 А-Г), так и на движение светлого стимулов (рис. 1 Д-З).

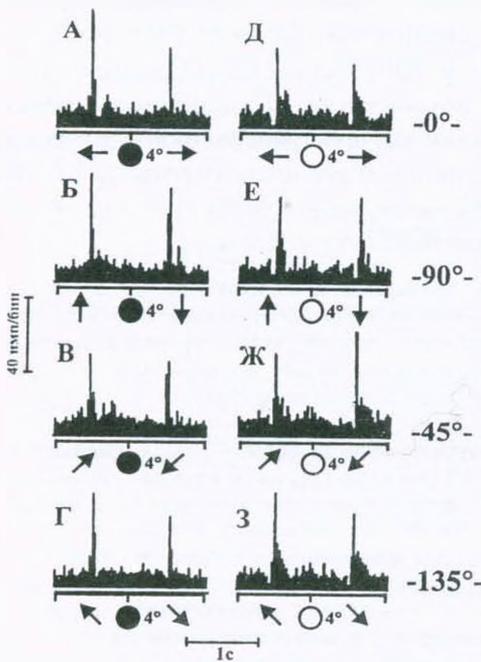


Рис. 1. Постстимульные гистограммы (ПСГ) ответов зрительно-чувствительного нейрона в области 216 на движение светлых и темных пятен в разных ориентациях по РП. Ответы на движение темного (А-Г) и светлого (Д-З) стимулов 4° величины в четырех ориентациях по РП. Углы движения указаны в правой части рисунка.

Опыты показали, что нейроны области 216, проявляющие ориентационную чувствительность, не обладают тонкой настройкой угла предпочитаемой (оптимальной) ориентации при движении зрительного стимула по РП, и чаще всего отличия в ответах нейронов наблюдались при изменении угла движения на не менее 40° - 45° . Оказалось также, что реакция нейрона на изменение ориентации движения в большей степени зависит от контраста и формы применяемого зрительного стимула. Более того, некоторые нейроны реагируют на изменение ориентации движения зрительного стимула по РП качественным изменением своих ответов, меняя недирекциональный ответ на дирекциональный при определенной ориентации движения зрительного стимула по РП. На рис. 2 представлены ответы нейрона, которые в целом были недирекциональными

(рис. 2 А, Б, Д). Однако движение светлой полоски $4^\circ \times 11^\circ$ величины в горизонтальной ориентации (0°) вызывает четкий дирекциональный ответ нейрона с предпочитаемым направлением слева-направо (рис. 2 В). Тот же

стимул, но с обратным контрастом (темный) при движении в горизонтальной ориентации вызывает недирекциональный ответ (рис. 2 Ж), а дирекциональный ответ проявляется в ответ на вертикальное движение темного стимула по РП (рис. 2 З). На движение круглых пятен нейрон отвечал недирекциональным паттерном ответа на все ориентации движения стимула. Для краткости на рис. 2 И, К приведены ПСГ ответов нейрона на темный и светлый круглые стимулы 4° величины, движущиеся в горизонтальном направлении.

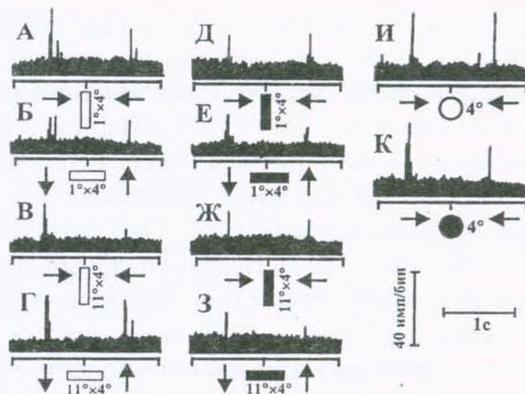


Рис. 2. ПСГ ответов нейрона в области 216 на движение зрительных стимулов разной формы и величины в вертикальной и горизонтальной ориентациях. А, Д - ответы на движение светлой (А) и темной (Д) полосок $1^\circ \times 4^\circ$ величины в горизонтальной ориентации. Б, Е - ответы на движение тех же стимулов в вертикальной ориентации. В, Ж - ответы на движение светлой (В) и темной (Ж) полосок $4^\circ \times 11^\circ$ величины в горизонтальной ориентации. Г, З - ответы на движение тех же стимулов в вертикальной ориентации. И, К - ответы на движение светлого (И) и темного (К) пятен 4° величины в горизонтальной ориентации.

Результаты наших опытов позволяют предполагать, что процессы торможения у нейронов в экстрастриарных ассоциативных областях коры могут иметь специфический характер и, наряду с возбуждательными процессами, формировать специализированный ответ нейрона. Опыты показали, что у некоторых нейронов тормозные компоненты в ответах возникают только при определенной ориентации движения зрительного стимула по РП нейрона. На рис. 3 представлены ответы одного из нейронов этой группы на движение светлых и темных полосок $1^\circ \times 4^\circ$ величины в четырех разных ориентациях по РП (рис. 3 А 1-8). Как видно из рисунка, нейрон отвечает на движение темной полоски паттерном ответов с тормозными компонентами только при движении в ориентациях 90° (рис. 3 А-2) и

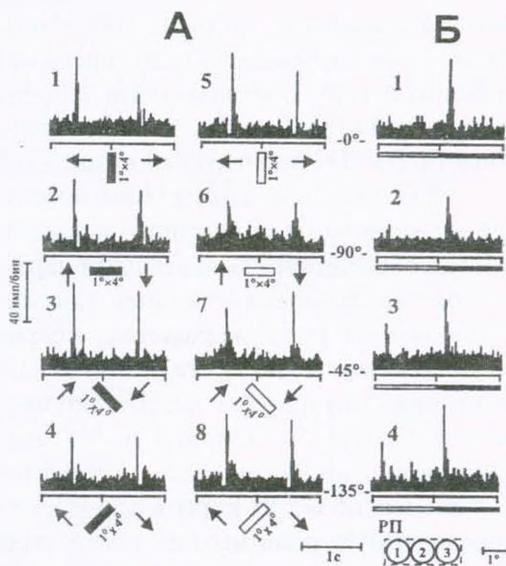


Рис. 3. Ответы нейрона в области 216 на движение полосок в четырех ориентациях по РП. А 1-4 - ответы на движение темной полоски $1^\circ \times 4^\circ$ в четырех ориентациях по РП. А 5-8 - ответы на движение светлой полоски $1^\circ \times 4^\circ$ в четырех разных ориентациях по РП. В правой части гистограмм указаны углы ориентации движения. Б 1-3 - ответы того же нейрона на стационарно-мерцающее пятно (1°), расположенное в трех тест-зонах РП (указаны в нижней части рисунка). Б 4 - ответы того же нейрона на стационарно-мерцающее пятно 10° величины. РП - рецептивное поле нейрона схематически, где тест-зоны обозначены цифрами в кружках (соответственно гистограммам на Б).

135° (рис. 3 А-4). Движение же светлой полоски той же величины не вызывает ответа с тормозным компонентом (рис. 3 А-6), однако торможение возникает при движении светлого стимула в горизонтальной ориентации (рис. 3 А-5) и под углом 135° (рис. 3 А-8). На рис. 3 Б представлены ПСГ ответов того же нейрона на стационарно-мерцающее светлое пятно (1°), расположенное в тест-зонах РП. Как видно из рисунка, большая часть РП отвечает off реакцией на мерцающее пятно (рис. 3 Б-1,2), и только одна тест-зона вызывает on-off ответ (рис. 3 Б-3). На стационарный стимул 10° величины нейрон отвечает on-off реакцией (рис. 3 Б-4). Такая статическая функциональная организация РП не дает каких-либо предпосылок для объяснения выборочного возникновения тормозных компонентов в ответах исследуемого нейрона.

Экстрастриарная ассоциативная область 21 коры на основании морфологических связей с другими подкорковыми и корковыми образованиями [2] была разделена в свое время на две отдельные области: 21а и 21б [12]. В дальнейшем исследование функциональных характеристик нейронов этих областей выявило существенную разницу в функциональной организации между этими двумя областями [10, 11, 14]. Наши данные позволяют заключить, что область 21б действительно отличается от 21а своей нейронной организацией. Например, по нашим данным, ориентационно-чувствительные нейроны в области 21б составляют 22% от всех исследованных, тогда как в области 21а ориентационно-чувствительным является подавляющее большинство нейронов [14]. Оказалось также, что ориентационно-чувствительные нейроны области 21б не обладают тонкой настройкой угла предпочитаемой ориентации, характерной для нейронов области 21а [14] или первичной зрительной коры [2].

В целом наши данные указывают на то, что ответы нейронов области 21б на изменение ориентации движения зрительного стимула по РП во многом обусловлены конкретными параметрами применяемого стимула, его контрастом, формой и величиной. Согласно нашим данным, нейроны области 21б проявляют большое сходство с нейронами латеральной супрасильвиевой области коры [1, 4, 7]. Результаты наших экспериментов указывают на отсутствие существенной корреляции между пространственной стационарной организацией РП нейрона и его ответами на движущийся в разных ориентациях по РП зрительный стимул. Мы полагаем, что в ассоциативных зрительных областях коры в процессе обработки сенсорной информации определенную роль играют также подпороговые составные активности нейрона, в частности, подпороговые влияния из зрительного пространства вне РП нейрона, однако этот фактор требует дальнейшего исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арутюнян-Козак Б.А., Хачванкян Д.К., Экимян А.А., Козак Ю.А., Мартиросян Л.В., Ваграмян З.А., Багдасарян Э.Г. *Нейрофизиология*, 34, 6, 434-444, 2002.
2. Лазарева Н.А., Новикова Р.В., Тихомиров А.С., Шараев Г.А., Шевелев Н.А. *Нейрофизиология*, 23, 6, 669-675, 1991.

3. Bishop P.O., Kozak W., Levick W.R., Vakkur G.J. J. Physiol., 163, 503-539, 1962.
4. Zambroich T.J., Blakemore C. J. of Neuroscience, 7, N 2, 482-500,
5. Doty R.W. J. Comp.Neurol., 143, 3, 341-370, 1971.
6. Hubel D.H., Wiesel T.N. J.Physiol., 160, 1, 106-154, 1962.
7. Markuszka J. Exp. Neurol., 59, 1, 146-161, 1978.
8. Spear P.D., Bauman T.P. J. Neurophysiol., 38, 1403-1420, 1975.
9. Sprague J.M., Levy J., Di Berardino A., Berlucchi G. J. Comp.Neurol., 172, 5, 441-448, 1977.
10. Tardiff E., Lepore F., Guillemont P. Neuroscience, 97, 4, 625-634, 2000.
11. Toyama K., Mizobe K., Akase E., Kaihara T. Exp. Br. Res., 99, 3, 289-301, 1994.
12. Tusa R.J., Palmer L.A. J.Comp.Neurol., 193, 1, 147-164, 1980.
13. Updyke B.V. J. Comp.Neurol., 246, 2, 265-280.
14. Wimborne B.M., Henry G.H. J. Physiol., 449, 457-478, 1992.
15. Blakemore C.J., Zumbroich T.J. J.Physiol., 383, N 2, 569-603, 1987.

Поступила 23.VII.2003