

УДК 612.84

ФИЗИОЛОГИЯ

Д. К. Хачванкян, Б. А. Арутюнян-Козак

Особенности нейронов ассоциативной корковой области Клер-Бишопа

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР О. Г. Баклаваджяном 27/1 1978)

Маршалл и др. (1), изучая электрическую активность задней супрасильвиевой извилины и борозды, обнаружили хорошо выраженные отводы этой области на раздражение зрительного нерва. В дальнейшем Клер и Бишоп (2) подтвердили их данные. Морфологические исследования Гликштейна и др. (3) установили, что супрасильвиевая борозда имеет прямые связи с латеральным коленчатым телом и классической зрительной корой. Работы Грейбиль (4), в свою очередь, установили афферентные связи супрасильвиевой борозды. Ее данные показывают, что пульвинар, боковое и межуточные ядра таламуса посылают волокна именно к супрасильвиевой борозде. Такая морфологическая организация создает все предпосылки для допущения возможной существенной роли этой структуры в анализе зрительной информации. Однако в функциональном аспекте область Клер-Бишопа недостаточно изучена, а результаты, приведенные в литературе, малочисленны и противоречивы.

Настоящая работа посвящена изучению функциональных особенностей нейронов области Клер-Бишопа методом регистрации электрической активности одиночных нейронов при раздражении световыми стимулами.

Опыты проводились на 28 кошках. Трахеотомию, канюлирование вены, трепанацию черепа и претригеминальное сечение производили под эфирным наркозом. Костное окно на черепе (над супрасильвиевой извилиной) заливали 3%-ным раствором агара на основе 5%-ного раствора хлористого натрия. Внутривенно вводили флакседил (20 мг/час) и животное переводили на искусственное дыхание (21 вдох в минуту). Зрачки расширяли 0,1%-ным раствором атропина, роговицы покрывали контактными линзами (диоптр. сила=0) для защиты от высыхания. Температуру животного поддерживали в пределах 37—38 С при помощи согревающего пледа.

Для отведения электрической активности отдельных нейронов пользовались вольфрамовыми электродами, имеющими диаметр кончика 2—5 мкм. Биопотенциалы подавали на вход высокоомного катодного

повторителя и через усилитель УБП-2 передавали анализатору для анализа распределения межимпульсных интервалов. Усредненные результаты регистрировали с экрана осциллографа, где каждый потенциал действия появлялся в виде светящейся точки. Расположение точек по оси ординат показывало межимпульсный интервал, а по оси абсцисс — время раздражения. Для движущихся зрительных стимулов использовали обычный проекционный аппарат и зеркало, вмонтированное в гальванометр. Последний модулировался генератором ЭСУ-2. Интенсивность освещения измеряли люксметром Ю—16. Она составляла от 12 до 230 люкс соответственно величине стимула.

Ответы на зрительные раздражители были исследованы у 88 нейронов. Характерной особенностью зрительно чувствительных клеток этой области оказалась удлиненная форма рецептивных полей. В большинстве случаев они имели вид полоски, удлиненной в горизонтальном направлении. Размеры полей в вертикальном измерении в среднем составляли 15—20°, а в горизонтальном — 30—90°.

Ответы на стационарные и движущиеся световые пятна состояли в большинстве случаев из коротких вспышек разрядов на «включение» и «выключение» стационарного стимула и на движение его в рецептивном поле в двух противоположных направлениях. Больше половины нейронов, чувствительных к движению, проявляли избирательность к направлению движения. Такие нейроны отвечали увеличением числа разрядов на одно направление движения (предпочтительное направление) и резким их уменьшением или торможением на противоположное направление (нулевое направление). 45% нейронов отвечали не избирательно на направление движения, т. е. равным количеством разрядов на два противоположных направления движения стимула в рецептивном поле. Особый интерес представляют нейроны (31 из 88) также чувствительные к движению, но обладающие дополнительной особенностью. Их ответы на движение представляли собой короткие чередованные вспышки разрядов, распределенные во времени. Такое впечатление, что рецептивное поле нейрона имеет дискретные точки (очевидно в приграничной зоне) с высокой возбудимостью, раздражение которых вызывает короткий разряд нейрона. Интересно было сопоставить ответы такого нейрона на движущийся и стационарный стимулы. При подробном исследовании оказалось, что имеются различия в ответах у нейронов, обладающих таким свойством. Некоторые нейроны имеют такое чередованное распределение вспышек разрядов в ответ на движение стимула по рецептивному полю, однако на раздражение стационарным стимулом (световое пятно, мерцающее в центре рецептивного поля) имеют обычный мономодальный ответ. На рис. 1 показаны ответы такого нейрона. Как видно из рисунка, нейрон отвечает хорошо выраженными дискретными вспышками разрядов на движение стимула (рис. 1, А, Б) и мономодальным фазным ответом на стационарный стимул (рис. 1, В, Г). Эти нейроны составили первую группу (16 из 31). Вторая группа нейронов (10 из 31) имела обратные характеристики, а именно: на стационарный стимул давала чередованные вспышки разрядов в фазе темноты, а на движущийся

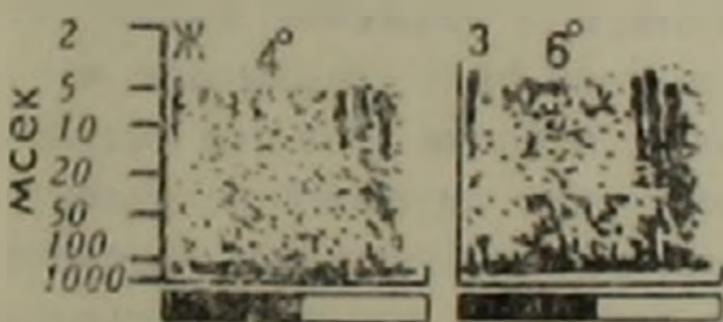
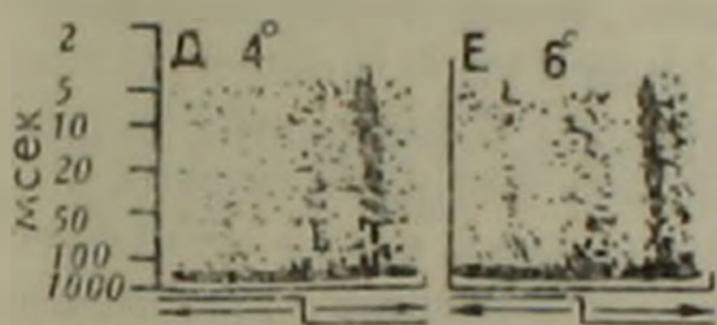
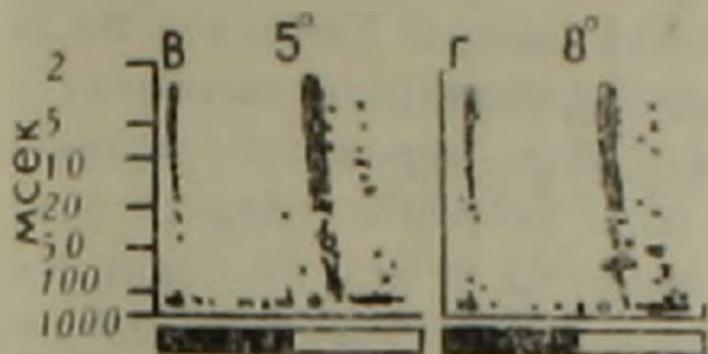
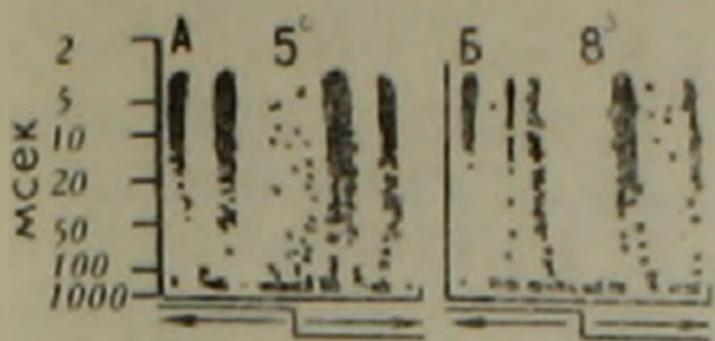


Рис 1 Постстимульные гистограммы меж-импульсных интервалов ответов двух нейронов (А—Г, Д—З) в области Клер-Бишопа. А, Б—ответы нейрона на движение световых пятен 5° и 8° по рецептивному полю; В, Г—ответ того же нейрона на стационарно мерцающие световые пятна размером 5° и 8° в центре рецептивного поля; Д, Е—ответы другого нейрона на движение световых пятен 4° и 6° по рецептивному полю; Ж, З—ответы того же нейрона на стационарно мерцающие световые пятна в центре рецептивного поля. На оси абсцисс—время раздражения, на оси ординат—распределение межимпульсных интервалов. Обозначения для следующего рисунка те же

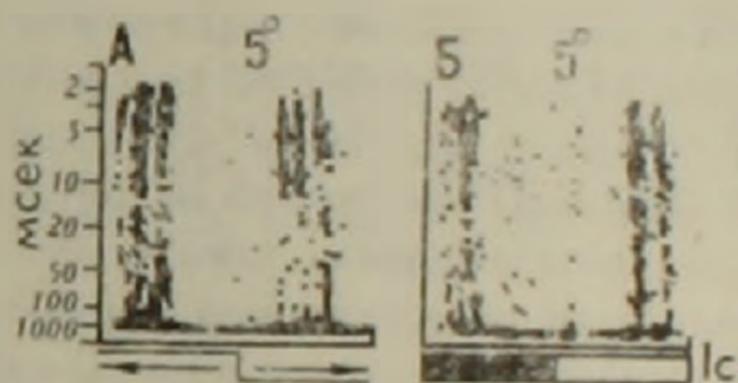


Рис 2. Постстимульные гистограммы межимпульсных интервалов ответов нейрона в области Клер-Бишопа, проявляющего чередованный тип разрядов как на движение световых пятен по рецептивному полю (А, Б), так и на стационарно мерцающие световые пятна в центре рецептивного поля (Б, Г)

щийся стимул—мономодальный ответ (рис. 1, Д, Е, Ж, З). Третья группа проявляла вышеописанный тип ответов как на движение стимуля в рецептивном поле, так и на стационарный стимул. Ответы такого нейрона показаны на рис. 2. Нейрон четко реагирует чередованными вспышками

разрядов во времени как на движение, так и на стационарный стимул. Таких нейронов было обнаружено 5 из 31.

Полученные данные подтверждают существование специфических зрительно чувствительных ответов нейронов области Клер-Бишопа (2,3). Около 85% исследованных нейронов проявляли чувствительность к стационарным стимулам и отвечали на «включение» и «выключение» светового стимула. Эти данные подтверждают результаты, полученные Турлейским (6,7), и несколько противоречат данным Хюбела и Визела (8), а также Райта (9). Последние авторы производили эксперименты на наркотизированных кошках, что может быть вероятной причиной указанного расхождения. Рецептивные поля нейронов области Клер-Бишопа имеют особенности, которые отличают их от других, более установленных видов рецептивных полей, описанных в центральной зрительной системе. Они обладают более сложной приграничной зоной, особо чувствительной к движению предмета. Такая структура позволяет четко отличать время входа и выхода стимула в рецептивное поле. Можно полагать, что такая организация участвует в восприятии скорости движения. Относительно механизма возникновения чередованных вспышек в ответе нейрона нами вначале предполагалось, что он организуется благодаря существованию в рецептивном поле элементов с разной латенцией. Однако опыты с применением стационарных стимулов показали, что не все нейроны, проявляющие такой ответ на движение, имеют сходный вид ответа на стационарный стимул. Этот факт доказывает, что не всегда специфический ответ на движение у нейрона является результатом сложного и неравномерного распределения латенций по рецептивному полю. Однако у тех нейронов, у которых наблюдались чередованные вспышки разрядов в ответах как на движение, так и на стационарный стимул, очевидно можно полагать, что в основе организации ответа лежит разная латентность элементов, составляющих рецептивное поле нейрона.

Институт физиологии
Академии наук Армянской ССР

Գ. Կ. ԿԱԶՎԱՆՔՅԱՆ, Բ. Ա. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ-ԿՈՉԱԿ

Կլեր-Քիշոպի ասոցիատիվ կեղևի նեյրոնների առանձնահատկությունները

Սուր փորձի պայմաններում նարկոզի շենթարկված կատուների մոտ միկրոէլեկտրոդային գրանցման մեթոդի օգնությամբ ուսումնասիրվել են դիտուղեղի կեղևի ասոցիատիվ տեսողական շրջանի (Կլեր-Քիշոպի շրջան) առանձին նեյրոնների պատասխան, ռեակցիաները հրահրված տեսողական գրգռիչներով:

Փորձերը ցույց են տվել, որ հետադոտված նեյրոնների մեծ մասը ցուցաբերում են զգայնություն դեպի լուսային գրգռիչի շարժման ուղղությունը:

ի տարրերու թյուն տեսողական անալիզատորի ուրիշ կենտրոնների, այս շրջանի որոշ նեյրոններ յուրահատուկ ձևով են դիֆերենցում շարժման ուղղութիւնը: Նրանք պատասխանում են տեսողական գրգռիչին հարորդական համազարկերով, ընդ որում, մի ուղղութեան համար համազարկերի թիվը տարրեր կարող է լինել համեմատած հակառակ ուղղութեան հետ: Որոշ նեյրոններ վերահիշյալ պատասխանի ձևը ցուցաբերում են նաև ստացիոնար լուսային գրգռիչների ազդման դեպքում:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- ¹ N. H. Marshall, S. A. Talbot և H. W. Ades, J. Neurophysiol., 6, № 1, 1—14 (1943). ² M. N. Clare և G. H. Bishop, J. Neurophysiol., 17, № 2, 271—277 (1954). ³ M. Glickstein, R. A. King, J. Miller և M. Berkeley, J. Comp. Neurol., 13, № 1, 55—76 (1967). ⁴ A. M. Graybiel, Brain Res., 44, № 1, 99—126, (1972). ⁵ Б. А. Арутюнян-Козак, Д. К. Хачванкян, А. С. Оганян և Г. Тугунджян, Нейрофизиология, 10, № 1 (1978). ⁶ K. Turlejski, PHD, thesis, Warszawa, 1974. ⁷ J. Turlejski, Acta Neurobiol. Exp., 35, № 1, 189—208 (1975). ⁸ D. H. Hubel և T. N. Wiesel, J. Physiol., 202, № 2, 251—260 (1969). ⁹ M. J. Wright, Nature, 223, № 5209, 973—975 (1969).

