

УДК 612.84

Н. Н. ЛЮБИМОВ, Л. С. ГАМБАРЯН, Б. Х. БАЗИЯН, В. Ф. ФОКИН

КОНВЕРГЕНЦИЯ НЕКОТОРЫХ ТИПОВ ЗРИТЕЛЬНЫХ АФФЕРЕНТНЫХ КАНАЛОВ В ПЕРЕДНЕМ ДВУХОЛМИИ КОШКИ ПРИ МОНО- И БИНОКУЛЯРНОЙ СТИМУЛЯЦИИ

На кошках, наркотизированных нембуталом, исследовалось взаимодействие вызванных потенциалов (ВП) переднего двухолмия (ПД) кошек при моно- и бинокулярной световой стимуляции различных афферентных каналов. На основании собственных данных обсуждается вероятный общий принцип конвергенции различных зрительных афферентных каналов на нейронах переднего двухолмия.

Зрительная информация от сетчатки поступает к переднему двухолмию по нескольким афферентным каналам. От носовых секторов сетчатки (НСС) аксоны ганглиозных клеток поступают в контралатеральный зрительный тракт и оттуда частично в контралатеральный холм двухолмия. Аксоны ганглиозных клеток, отходящие от височных секторов сетчатки (ВСС), поступают соответственно в ипсилатеральный тракт и в ипсилатеральный холм. В каждый холм переднего двухолмия (ПД) зрительная информация поступает через комиссуру двухолмия. Кроме того, из зрительной коры каждого полушария идут в ипсилатеральные холмы переднего двухолмия афферентные пучки, которые в данной работе рассматриваться не будут.

Указанные выше каналы в настоящее время в основном изучены морфологически. Электрофизиологические характеристики, отражающие информационные особенности как отдельных, так и конвергирующих афферентных каналов, неизвестны.

Методика. Опыты проводили на 33 кошках, наркотизированных нембуталом (36 мг/кг). Производили трепанацию черепа и удаление твердой мозговой оболочки, глаза животного подшивали за лимб к двум металлическим полукольцам, укрепленным на стереотаксическом приборе; зрачки расширяли атропином. Металлический 30-микронный электрод в стеклянной изоляции подводили к поверхности ПД по координатам стереотаксического атласа [5].

Световую стимуляцию осуществляли при помощи двух ламп ДРГМ-70.

Длительность световых вспышек составила 10 мсек, создаваемая ими освещенность—90 люкс на уровне роговицы; угловые размеры источника света—5 градусов. При локальной стимуляции параллельный пучок света подавали на ВСС и НСС. Контроль за локальностью освещения осуществляли при помощи двух электродов, введенных в оба зрительных тракта. При этом добивались такого положения источника света, при котором вызванный потенциал (ВП) зрительного тракта регистрировался только в контралатеральном тракте при освещении НСС. Контрольные опыты проводили при хирургических перерезках комиссуры ПД или одного из зрительных трактов. Для изучения бинокулярного взаимодействия секторных сигналов световые стимулы

подавали на глаза животного с различной временной задержкой, создаваемой при помощи электронного стимулятора «Диза». ВП регистрировали с экрана осциллографа С1-18.

Для обработки результатов был применен графический метод. При этом измеряли амплитуду вызванного ответа на второй стимул (от нулевой линии), когда он подавался отдельно от первого стимула. Так как стимулы подавали с задержками относительно друг друга, то из суммарного ответа вычитали ответ на первый стимул с учетом соответствующей временной задержки и брали отношение данной разности к исходной величине амплитуды вызванного ответа на второй стимул (в %). Вычисления производились при всех величинах временной задержки, что дало возможность показать изменение второго ответа при данном способе стимуляции. В соответствии с числовыми результатами представлялась их графическая интерпретация.

Результаты и обсуждение. При бинокулярной стимуляции рассматривалось три вида афферентного взаимодействия в ПД, когда кондиционирующий и тестирующий стимулы подавались следующим образом: 1) кондиционирующий — на ВСС ипсилатерального глаза, тестирующий — на НСС контралатерального глаза; 2) стимулы подавались на те же секторы сетчаток, но последовательность стимулов была обратной; 3) кондиционирующий — на НСС ипсилатерального глаза, тестирующий — на НСС контралатерального глаза.

В первых двух ситуациях бинокулярного восприятия возбуждение от обоих глаз конвергирует к одному из холмов ПД по волокнам зрительного тракта. При этом происходит так называемое прямое взаимодействие сенсорных сигналов (рис. 1 (1а)). В третьем случае возбуждение передается к каждому холму как по волокнам зрительного тракта, так и через комиссуру. Это — случай комиссурального взаимодействия (рис. 1 (1б)). На рис. 1 представлены результаты трех опытов, характеризующих три упомянутых выше взаимодействия. На графиках представлены изменения коэффициента взаимодействия для двух первичных постсинаптических компонентов ВП: A_1 и A_2 (нумерацию компонентов см. на рис. 2). Кривые кондиционирующего вызванного потенциала и графики изменения коэффициента взаимодействия соотнесены таким образом, чтобы показать, какой фазе кондиционирующего вызванного потенциала соответствует изменение первого или второго компонента вызванного потенциала на тестирующий стимул.

Изменения коэффициентов взаимодействия носят колебательный характер и зависят от формы кондиционирующего ВП, амплитудно-временные параметры которого меняются в зависимости от точки регистрации в ПД. При $\tau = 0$ амплитуда компонента A_1 тестирующего ВП составляет 50% исходного (рис. 1, II). В интервале 0—20 мсек коэффициент взаимодействия растет и даже становится больше 100% (облегчение). Затем следует спад графика (задержки 20—60 мсек), после которого снова начинается подъем, соответствующий медленному восстановлению тестирующего ВП до уровня 100%, когда взаимодействие отсутствует.

Компонент A_2 тестирующего ВП развивается во времени после A_1 (в данном случае на 20 мсек), поэтому он взаимодействует при за-

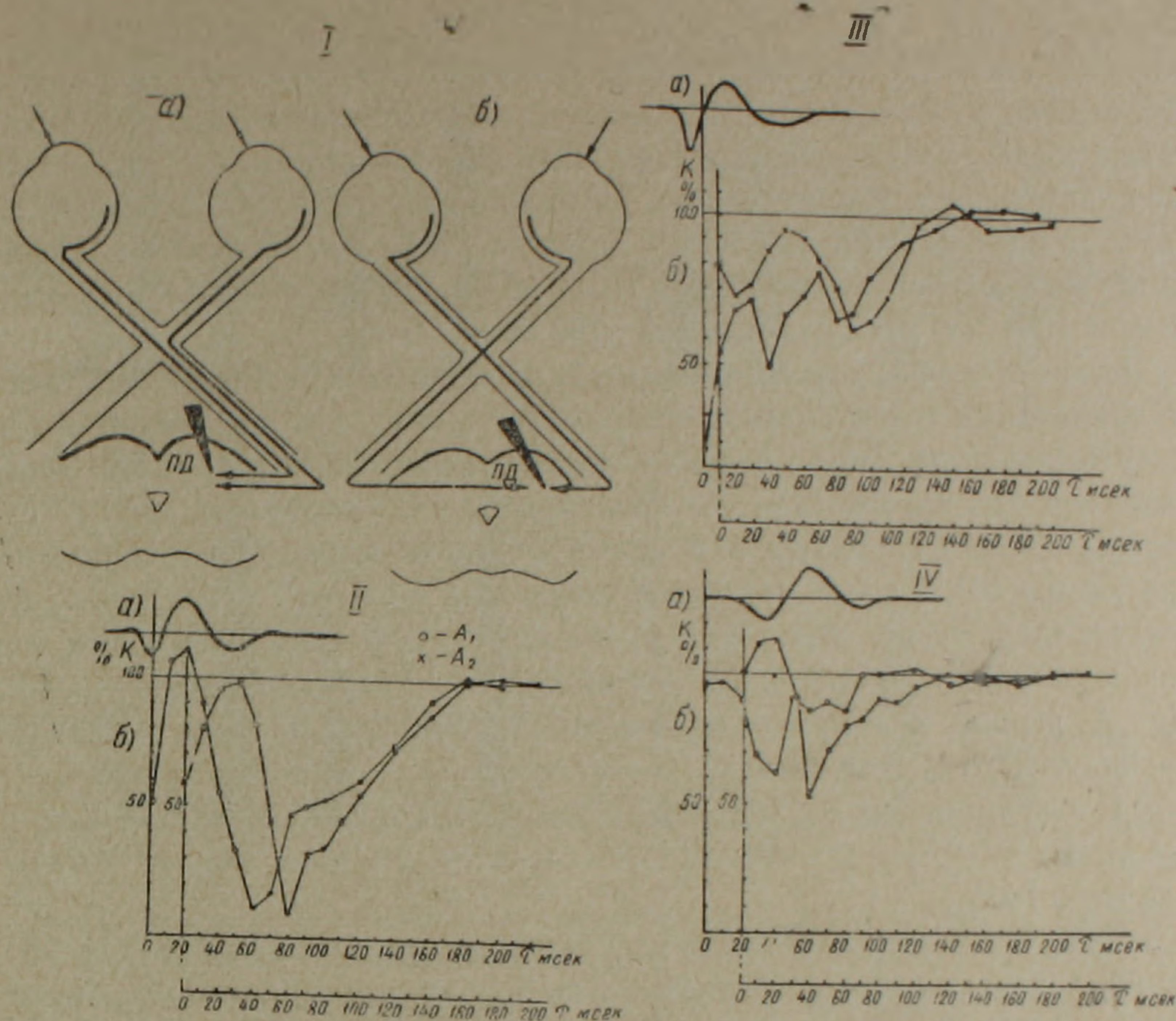


Рис. 1. Бинокулярное взаимодействие сенсорных каналов в переднем двуххолмьи кошки. I. Схема прямого (а) и комиссурального (б) взаимодействия зрительной информации в переднем двуххолмьи. II, III, IV—изменение коэффициента взаимодействия для компонентов A_1 и A_2 тестирующего вызванного потенциала: а—форма кондиционирующего вызванного потенциала, б—графики коэффициента взаимодействия для A_1 (—о—) и для A_2 (—х—). По оси ординат — коэффициент взаимодействия K , %; по оси абсцисс — временная задержка (τ) между кондиционирующим и тестирующим стимулами, msec. II—кондиционирующий стимул подается на височный сектор сетчатки, тестирующий стимул—на носовой сектор сетчатки. III—кондиционирующий стимул подается на носовой сектор сетчатки, тестирующий стимул—на височный сектор сетчатки. IV—кондиционирующий и тестирующий стимулы подаются на носовые секторы сетчаток. Остальные объяснения в тексте.

держке 0 со вторым компонентом (это также A_2) кондиционирующего ВП с коэффициентом, равным 0,6 (60%). При задержках 0—30 msec график имеет подъем, после максимального значения равный почти 1 (100%); он спадает до уровня 10% при задержке 80 msec, затем медленно повышается до значения 100%.

Если сопоставить кривые коэффициентов взаимодействия с фазами кондиционирующего ВП, то можно заметить, что при взаимодействии компонентов A_1 кондиционирующего и тестирующего ВП коэффициент взаимодействия K минимален, он мал также при взаимодействии компо-

нентов A_2 обоих ответов. Взаимодействие же разноименных компонентов, скажем A_1 тестирующего ВП с A_2 кондиционирующего ВП, ведет к повышению K . Важно отметить, что взаимодействие ВП продолжается также тогда, когда кондиционирующий ВП прекратил свое развитие. Действительно, в данном случае кондиционирующий ВП завершается через 70 мсек. В это время K еще далек от 100%. Это значение коэффициент взаимодействия принимает лишь при задержке между стимулами, равной 180—200 мсек для A_1 и 160—180 мсек для A_2 .

Графики коэффициентов взаимодействия для A_1 и A_2 также имеют ряд экстремальных точек (минимумов и максимумов), которые находятся в строгой зависимости от фаз кондиционирующего ВП (рис. 1, III). Так, например, ход кривой для A_1 показывает, что первый минимум (задержка 0 мсек) находится под первой фазой (компонент A_1) кондиционирующего ВП, первый максимум (задержка 30 мсек) — под пиком A_2 кондиционирующего ВП. Вторым минимумом ($\tau = 40$ мсек) находится под пиком третьего, медленного компонента A_3 кондиционирующего ВП. Для A_2 первый минимум ($\tau = 10$ мсек) приходится на пик A_2 кондиционирующего ВП, максимум ($\tau = 40$ мсек) находится под пиком A_3 .

После завершения кондиционирующего ВП кривые для A_1 и A_2 также имеют минимум ($\tau = 80$ мсек), после которого обе кривые устремляются к 100%.

Графики коэффициентов комиссурального взаимодействия для обоих компонентов меняются относительно фаз кондиционирующего ВП по тем же закономерностям, которые описаны нами для случая прямого взаимодействия. Но имеются и существенные различия. Они заключаются в том, что при комиссуральном взаимодействии восстановление тестирующего ВП происходит гораздо раньше, так как в отличие от прямого взаимодействия здесь отсутствуют последующие уменьшения коэффициентов взаимодействия обоих компонентов (рис. 1, IV).

На рис. 2 представлены гistogramмы, показывающие количество минимумов и максимумов на кривых коэффициента взаимодействия первичных постсинаптических компонентов (A_1 и A_2), тестирующего ВП в различные фазы кондиционирующего ВП при бинокулярном взаимодействии. Темные столбики соответствуют минимумам на графиках изменения коэффициента взаимодействия, пятнистые столбики — максимумам тех же кривых. Цифры под столбиками показывают число случаев. Под гistogramмами дана нумерация компонентов вызванного потенциала. Как видно из гistogramм, количество минимумов (24) для A_1 тестирующего ВП, приходящееся на A_1 кондиционирующего ВП, больше, чем количество максимумов (3) (рис. 2а). Такое же соотношение имеется между числом минимумов (29) и максимумов (2) для A_2 тестирующего ВП, приходящимся на A_2 кондиционирующего ВП (рис. 2б). При взаимодействии A_1 тестирующего ВП с A_2 кондиционирующего ВП, или наоборот, число максимумов (23 и 13) преобладает над числом минимумов (10 и 2). Иначе говоря, взаимодействие компонентов одинаковой полярности сопровождается уменьшением коэффициента взаимо-

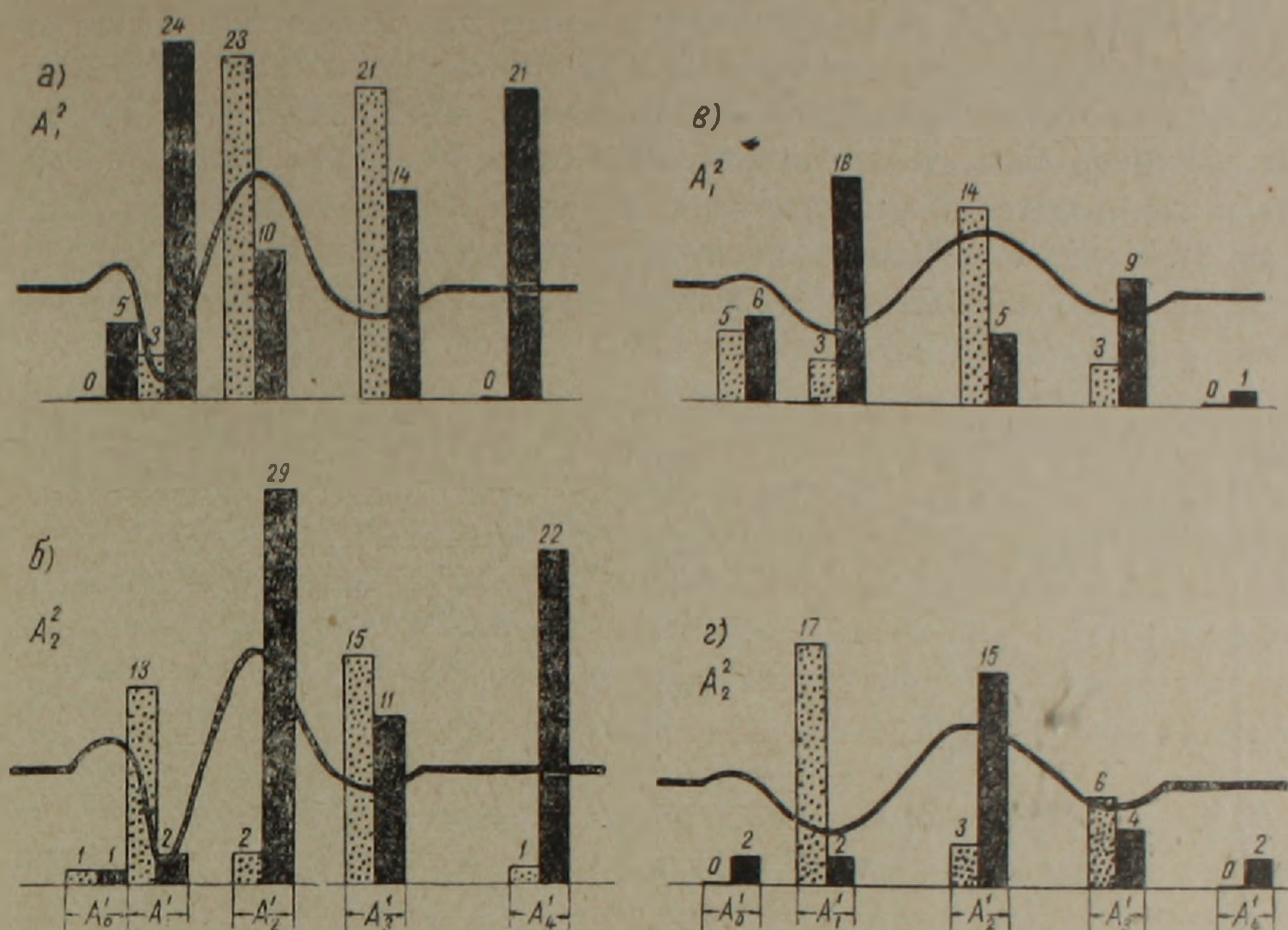


Рис. 2. Соотношение между экстремальными областями на графиках изменения коэффициента взаимодействия и различными фазами кондиционирующего вызванного потенциала (данные по всем опытам). а,б—прямое взаимодействие; в,г—комиссуральное взаимодействие; а,в—это соотношение для A_1 ; б,г—то же для A_2 . Сплошные кривые—форма кондиционирующего вызванного потенциала. Остальные объяснения в тексте.

действия, а разнополярные компоненты взаимодействуют друг с другом с большим коэффициентом взаимодействия.

Оба компонента взаимодействуют с A_3 одинаково. Обращает на себя внимание тот факт, что в случае прямого взаимодействия (рис. 2а, б) коэффициент взаимодействия для A_1 и A_2 значительно снижается сразу после прекращения кондиционирующего ВП, возвращаясь к 100% примерно через 80—100 мсек (рис. 1 (II, III)), при этом случаи возрастания коэффициента в этот временной интервал практически отсутствуют.

При комиссуральном взаимодействии обнаружены такие же закономерности, как и при прямом. Единственным, существенным отличием является то, что взаимодействие ВП прекращается сразу же после того, как завершается кондиционирующий ВП (рис. 2в, г).

Эти закономерности справедливы для ВП, зарегистрированных до и после инверсии при световой и темновой адаптациях.

При марном монокулярном освещении нами в настоящей работе рассматриваются динамические характеристики при темновой адаптации компонентов A_1 до и после инверсии, так как ранее было показано [1, 2], что остальные компоненты ВП изменяются принципиально таким же образом.

Ответ на второй стимул при стимуляции ВСС возникает при интервале между стимулами в 160 мсек, а при стимуляции НСС—100 мсек, независимо от регистрации ВП на поверхности или в глубине ПД. Полное восстановление второго ответа при стимуляции этих секторов сетчатки наблюдается при подаче стимула через 1000 мсек после первого (рис. 3). Количественные различия между кривыми восстановления для ВСС до и после инверсии ВП недостоверны, кроме точки 3 гц ($T=330$ мсек) и (P больше 0,05).

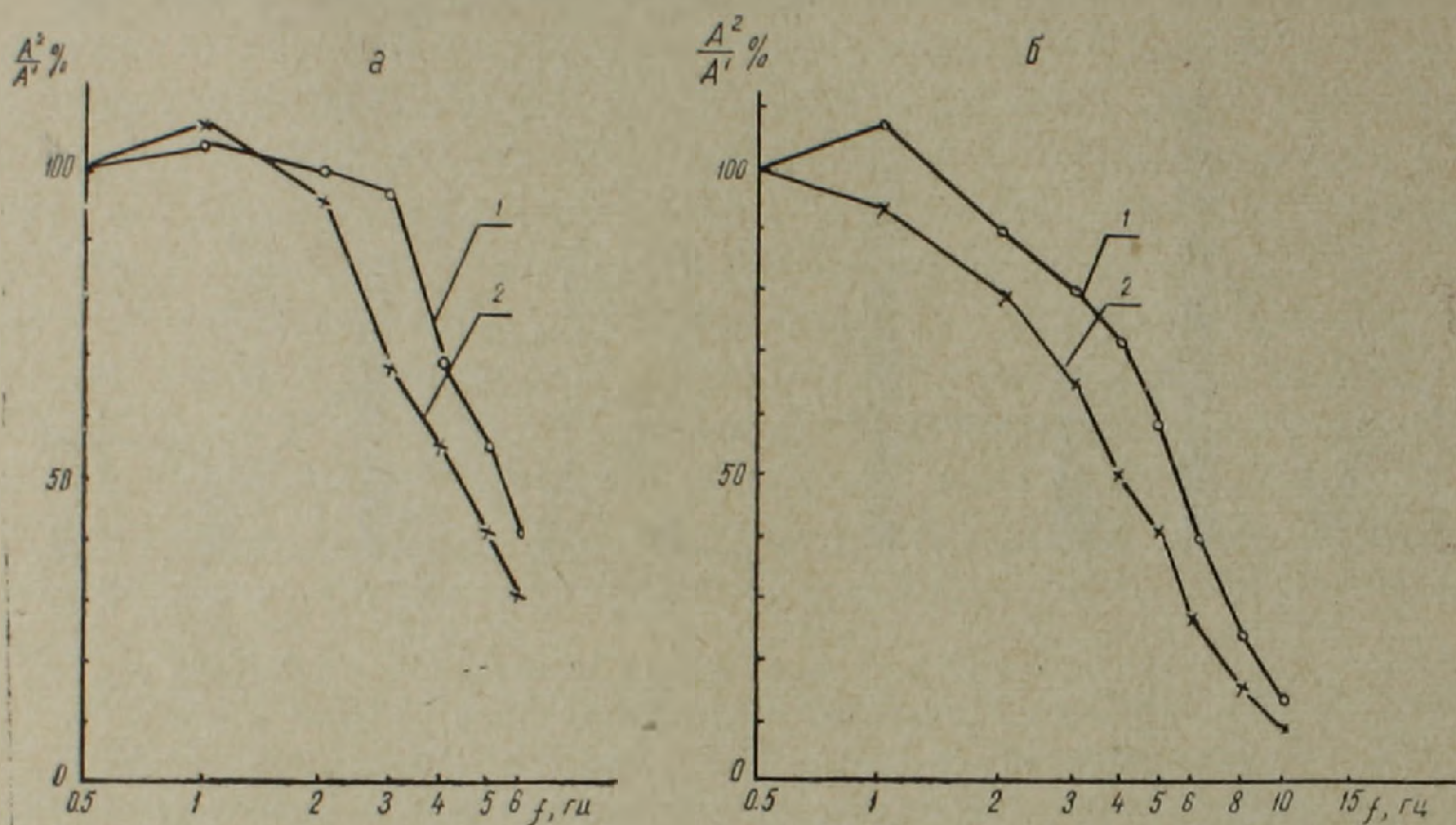


Рис. 3. Графики восстановления второго ответа вызванного потенциала при парной световой стимуляции различных секторов сетчатки (темновая адаптация): а—стимуляция ВСС; б—НСС; кривые 1 и 2—для вызванных потенциалов, зарегистрированных до и после инверсии соответственно. По оси ординат—отношение амплитуды на второй стимул к амплитуде ответа на первый стимул. A_1 и A_2 —амплитуды ответа на первый и второй стимулы. По оси абсцисс отложены в логарифмическом масштабе величины, обратные интервалу времени между первой и второй вспышками, гц.

Различия между аналогичными кривыми для НСС недостоверны во всех точках.

Из работы [4], посвященный изучению локальной проекции сетчатки на поверхность ПД, следует, что значительная часть ПД представляет собой область бинокулярной конвергенции. Мы исследовали только те точки ПД, на которые конвергировали влияния, идущие от обоих глаз как прямо по волокнам зрительного тракта, так и через комиссуру ПД.

Как мы уже отмечали, при монокулярном парном раздражении каждого из двух секторов сетчатки наблюдается сходство между кривыми восстановления ВП, зарегистрированными как до инверсии, так и после инверсии. Поэтому можно с большей долей вероятности говорить о том, что в генерации ВП до и после инверсии принимают участие одни и те же клетки [2]. Кривые восстановления при монокулярном парном раздражении сильно отличаются от кривых, показывающих изменение

коэффициента взаимодействия при бинокулярной стимуляции. Результаты изучения взаимодействия ВП показали, что существуют определенные влияния синаптических окончаний волокон, идущих от НСС, ВСС и комиссуры ПД, друг на друга. Это можно понять, если предположить наличие рядом лежащих синапсов, активируемых различными волокнами. В этом случае поляризация мембраны нейронов синаптическими окончаниями волокон, идущих, например, от НСС, может привести к тому, что ряд близкорасположенных синаптических окончаний волокон других типов не будет эффективно влиять на поляризованность мембраны в данном месте. В то же время тот факт, что при любой задержке в случае бинокулярного взаимодействия не удается получить полного подавления ответа на тестирующий стимул, как в случае монокулярного парного раздражения, свидетельствует о том, что имеется такое расположение синаптических окончаний, при котором часть синапсов одного типа значительно удалена от синапсов другого типа и, таким образом, относительно не зависима от активности синапсов других волокон.

Исходя из этого, можно констатировать, что имеется общий принцип конвергенции различных зрительных афферентных каналов на нейронах ПД. Он заключается в том, что часть синаптических окончаний одного афферентного канала подвергается влиянию других афферентных каналов; некоторая же часть синаптических окончаний этих афферентных каналов остается независимой от других афферентных каналов.

Однако во временном ходе взаимодействия имеются существенные различия, состоящие в том, что информация, поступающая по трансколликулярному зрительному пути [3], менее подвержена трансформации (на графике не показано уменьшение коэффициента взаимодействия после прекращения кондиционирующего ВП), чем информация, поступающая прямо по зрительному тракту. По-видимому, такая трансколликулярная организация зрительного анализатора необходима для дополнительной интеграции зрительного образа на высшем корковом уровне.

Институт мозга АМН СССР.

Институт экспериментальной биологии

АН Арм ССР

Поступило 5.I 1973 г.

Ե. Ե. ԼՅՈՒՐԻՄՈՎ, Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ, Բ. Խ. ԲԱԶԻՅԱՆ, Վ. Ֆ. ՅՈՎԻՆ

ԿԱՏՎԻ ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ԵՐԿԲՐՈՒՄ ՄԻԱԿՆԱՆԻ ԵՎ ԵՐԿԱԿՆԱԿԻ ԳՐԳՌՄԱՆ
ԺԱՄԱՆԱԿ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ԶԳԱՑՈՂ ՄԻ ՔԱՆԻ ՏԻՊԻ ՈՒՂԻՆԵՐԻ
ԿՈՆՎԵՐԳԵՆՑԻԱՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Նեմբուտալային նարկոզի ենթարկված կատուների մոտ ուսումնասիրվել է առաջնային երկբլորում հրահրված պոտենցիալների փոխազդեցությունը՝

զանազան զգացող ուղիների միակնանի և երկակնանի լուսային գրգռման ժամանակ:

Կոնտրալատերալ աչքի ցանցաթաղանթի քթային հատվածի կամ իպսիլատերալ աչքի ցանցաթաղանթի քունքային հատվածի միակնանի երկգրգռման ժամանակ, մինչև շրջվելը, դրանցված հրահրված պոտենցիալների բաղադրիչների վերականգնման կորերը հաստատապես չեն տարբերվում շրջումից հետո պրանցված հրահրված պոտենցիալների նույն բաղադրիչների նման օրինակ կորերից:

Երկակնային գրգռման ժամանակ իպսիլատերալ աչքի ցանցաթաղանթի քունքային հատվածի և կոնտրալատերալ աչքի ցանցաթաղանթի քթային հատվածի լուսավորմամբ (ուղղակի փոխազդեցություն) և երկու աչքերի ցանցաթաղանթների քթային հատվածների միաժամանակյա լուսավորմամբ (տրանսկոմիսուրալ փոխազդեցություն) ուսումնասիրվել է հրահրված պոտենցիալների A_1 և A_2 բաղադրիչների փոխազդեցությունը:

Նշված երկու տիպերը ունենալով մի շարք ընդհանուր հատկանիշներ, միմյանցից հիմնականում տարբերվում են նրանով, որ հրահրված պոտենցիալների կոնդիցիայից (կալմավորումից) հետո փոխազդեցության կորերը միանման չեն գործում:

Ստացված տվյալների հիման վրա քննարկվում է առաջնային երկբլրի տեսողական կենտրոնաձիգ զանազան ուղիների կոնվերգենցիայի հավանական ընդհանուր սկզբունքը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Базиян Б. Х., Фокин В. Ф., Любимов Н. Н. Мат-лы Всесоюзн. конф. по электрофизиол. центр. нервн. системы, Л., «Наука», 21, 1971.
2. Базиян Б. Х., Фокин В. Ф. Нейрофизиология (в печати).
3. Любимов Н. Н. Журн. высш. нервн. деят. 15, 1, 156—162, 1965.
4. Apter J. T. Journ. of Neurophysiol. 8, 123 — 234, 1945.
5. Jasper H. H. a. Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. Nat. Research Council of Canada, Ottawa, 1954.