

## ДИНАМИЧЕСКАЯ ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ НЕЙРОНОВ ОБЛАСТИ 21a КОРЫ

Поступила 31.03.10

Исследовали изменения пространственных параметров рецептивных полей (РП) зрительночувствительных нейронов ассоциативной области 21a коры кошки в условиях предъявления движущихся визуальных стимулов. Как показали результаты экспериментов, эти параметры динамичны и во многом зависят от вида зрительного стимула, в условиях действия которого они определяются. Угловые длины горизонтальной и вертикальной осей РП, установленные в случаях действия движущихся зрительных стимулов, многократно превышали таковые, определенные путем предъявления неподвижных (стационарных) мерцающих стимулов. Выдвинуто предположение, согласно которому зрительный стимул, движущийся по полю зрения, последовательно активизирует определенное число синаптически связанных с исследуемой клеткой нейронов с РП, расположенными вдоль траектории движения. В результате такая интегрированная активность группы нейронов может обуславливать изменения порогов возбуждения и частоты разрядов исследуемого нейрона. Представляется вероятным, что коррелированная направленная активация групп нейронов является существенным нейрофизиологическим механизмом, обеспечивающим динамические изменения параметров РП зрительночувствительных нейронов в ходе процессов зрительного восприятия и распознавания движущихся объектов в поле зрения.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** область 21a ассоциативной коры, зрительночувствительные нейроны, рецептивные поля, движущиеся стимулы, динамические модификации.

### ВВЕДЕНИЕ

Рецептивное поле (РП) зрительночувствительного нейрона ЦНС представляет собой ограниченный участок пространства в поле зрения, раздражение которого при предъявлении зрительного стимула приводит к активации упомянутого нейрона [1, 2]. Ряд авторов установили, что РП нейронов центральных зрительных структур, включая стриарную кору, отличаются друг от друга пространственной организацией и функциональными характеристиками отдельных субобластей РП. На основе этого формируется специфический паттерн ответов нейрона на предъявление конкретного зри-

тельного стимула [3–5]. Результаты экспериментов, представленные Макилвейном [6], показали, что активность зрительночувствительного нейрона, вызванная раздражением его РП, может существенно модулироваться при синхронном раздражении областей поля зрения, расположенных вне РП данного нейрона. Ксинг и Герстейн [7, 8], базируясь на результатах модельных экспериментов, выдвинули концепцию, согласно которой соседствующие нейроны в центральных структурах головного мозга существенно взаимодействуют; процесс переработки и интеграции зрительной информации осуществляется не изолированным нейроном, а на основе коррелированной деятельности нейронных групп. Данные недавних исследований ряда авторов в целом подтвердили упомянутые выше наблюдения и утверждения [9–11]. Таким образом, очевидно, что основной нейрофизиологический субстрат процесса переработки зрительной информации – «классическое» РП нейрона – фор-

<sup>1</sup> Институт прикладных проблем физики АН Армении, Ереван (Республика Армения).

<sup>2</sup> Университет Райта, Дэйтон (США).

<sup>3</sup> Национальный институт здравоохранения, Ереван (Республика Армения).

Эл. почта: khachvankyan@mail.ru (Д. К. Хачванкян).

мируется вследствие взаимодействия указанного нейрона с соседствующими группами клеток и в зависимости от характеристик примененного зрительного стимула [12]. Определенным изменениям могут подвергаться также пространственные параметры РП нейронов; это подтверждается результатами опытов ряда авторов с использованием локальных повреждений сетчатки [13, 14]. Недавно Мелоун и соавт. [15] представили данные, согласно которым величины РП нейронов зрительной коры могут претерпевать существенные изменения непосредственно в ходе генерации ответа нейрона на зрительную стимуляцию. Результаты наших предыдущих исследований также указывали на динамичность пространственных параметров РП нейронов в зависимости от вида примененного зрительного стимула.

Таким образом, суммируя вышесказанное, можно утверждать, что РП зрительночувствительного нейрона не является инвариантной величиной и что влияния зрительного пространства вне «классического» РП играют важную роль в процессе центральной переработки зрительной информации. В этом аспекте большой интерес представляет изучение пространственной организации РП нейронов ассоциативных корковых образований, в частности области 21а, которая до настоящего времени оставалась недостаточно исследованной. В настоящей статье представлены результаты наших исследований закономерностей изменений пространственных параметров РП нейронов экстрастриарной области 21а коры кошки, определяемых действием движущихся зрительных стимулов, и рассмотрены возможные нейрофизиологические механизмы, лежащие в основе таких изменений.

## МЕТОДИКА

Опыты были проведены на кошках массой 2.5–3.5 кг. Предварительные хирургические процедуры – трахеостомия, введение канюли в бедренную артерию и претригеминальное сечение ствола мозга – выполнялись под эфирным наркозом [16]. В некоторых случаях для более полного обезболивания дополнительно вводили хлоралозу в минимальных дозах (10 мг/кг). Голову животного фиксировали в стереотаксическом аппарате, модифицированном для исследований зрительной системы. Участок черепной кости размером 10 мм × 12 мм, расположенный над задней супрасильвиевой извилиной коры, вме-

сте с твердой мозговой оболочкой удаляли, что позволяло осуществлять визуальный контроль изучаемой области 21а. С целью уменьшения пульсации мозга костное окно заливали 4 %-ным раствором агар-агара в физиологическом растворе. Животных обездвигивали путем внутримышечного введения миорелаксанта дитилина (дийодид дихолинового эфира янтарной кислоты, 7 мг/кг). Частота искусственного дыхания составляла 19 мин<sup>-1</sup>, объем вдоха – 20–25 мл/кг. Температуру тела поддерживали в пределах 37.5–38.0 °С при помощи согревающего пледа. Зрачки расширяли путем закапывания в глаз 0.1 %-ного раствора атропина. Роговицы защищали от высыхания контактными линзами с диоптрической силой 0. Для обеспечения фокусирования глаз на экране периметра при необходимости применяли коррекционные линзы. Сокращение мигательных перепонок осуществлялось путем введения в конъюнктивальный мешочек 1 %-ного раствора неосинефрина. Артериальное давление поддерживали на уровне 90–100 мм рт. ст. Для мониторинга состояния животного периодически регистрировали ЭЭГ и ЭКГ.

Импульсную активность одиночных нейронов коры отводили спустя 2–3 ч после прекращения действия эфирного наркоза, применяя вольфрамовые микроэлектроды с диаметром кончика 2–5 мкм, и анализировали ее путем построения перистимульных гистограмм (ПСТГ) с помощью специализированного амплитудно-интервального анализатора. Эпоха анализа составляла 5 с, ширина бина – 10 мс. Обычно для каждого теста анализировались данные 16 реализаций.

Параметры РП нейронов и расположение *area centralis* (AC) относительно зрительных координат определяли на экране периметра, который находился на расстоянии 1.0 м от нодальных точек глаз и мог перемещаться, перекрывая все поле зрения [17, 18]. Зрительную стимуляцию осуществляли путем предъявления темных и светлых стимулов, неподвижных (стационарных) или перемещающихся по РП нейрона. Стимулы представляли собой пятна и полосы разных контрастов, форм и величин, а также светло-темные границы, обеспечивающие при движении освещение или затемнение всего поля зрения. Освещенность светлых стимулов составляла 12 лк на фоне с освещенностью 2 лк, темных – 2 лк на фоне 12 лк. Таким образом, контраст стимула относительно фона во всех опытах был постоянным.

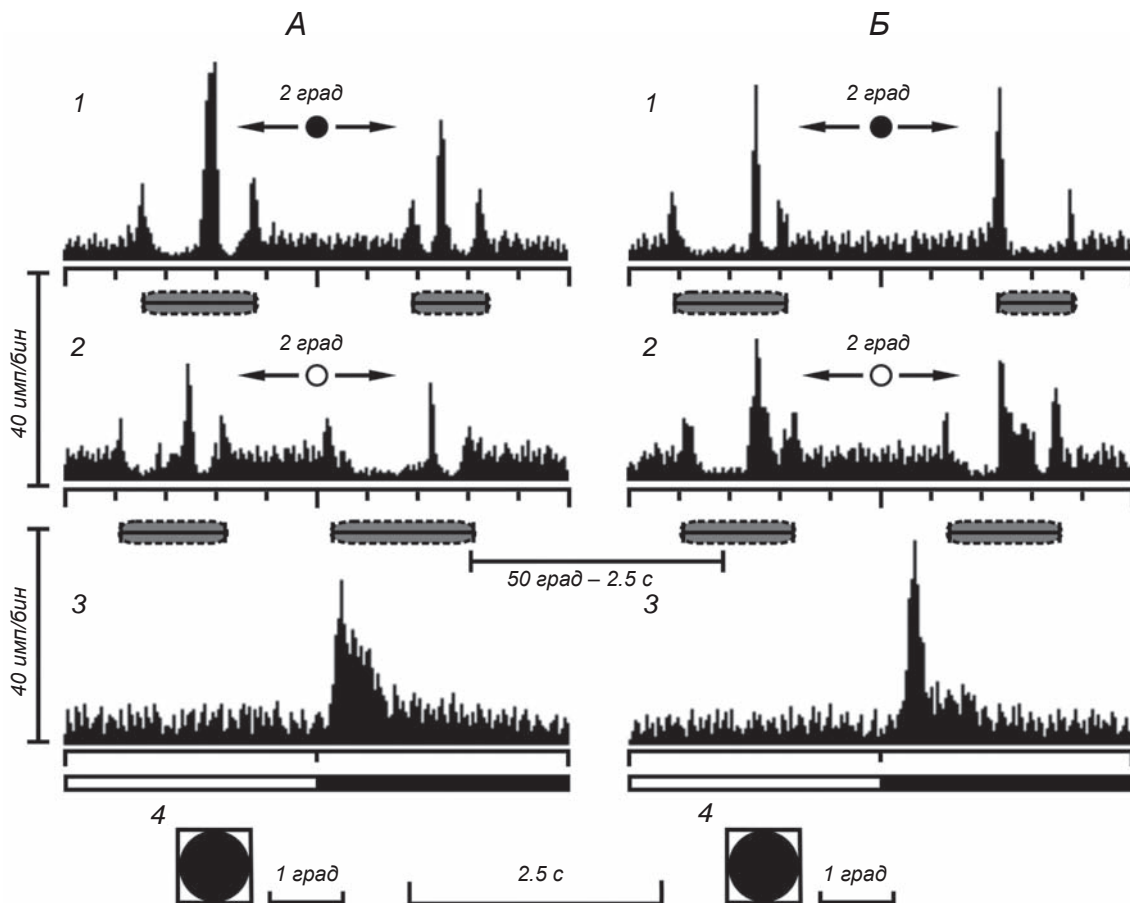
В конце каждого эксперимента осуществляли коагуляцию точек отведения, пропуская через микро-

электрод ток 10 мА в течение 5 с. Затем производили перфузию головного мозга и его фиксацию в 10 %-ном растворе формалина. Локализацию кончика электрода верифицировали на срезах толщиной 30 мкм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

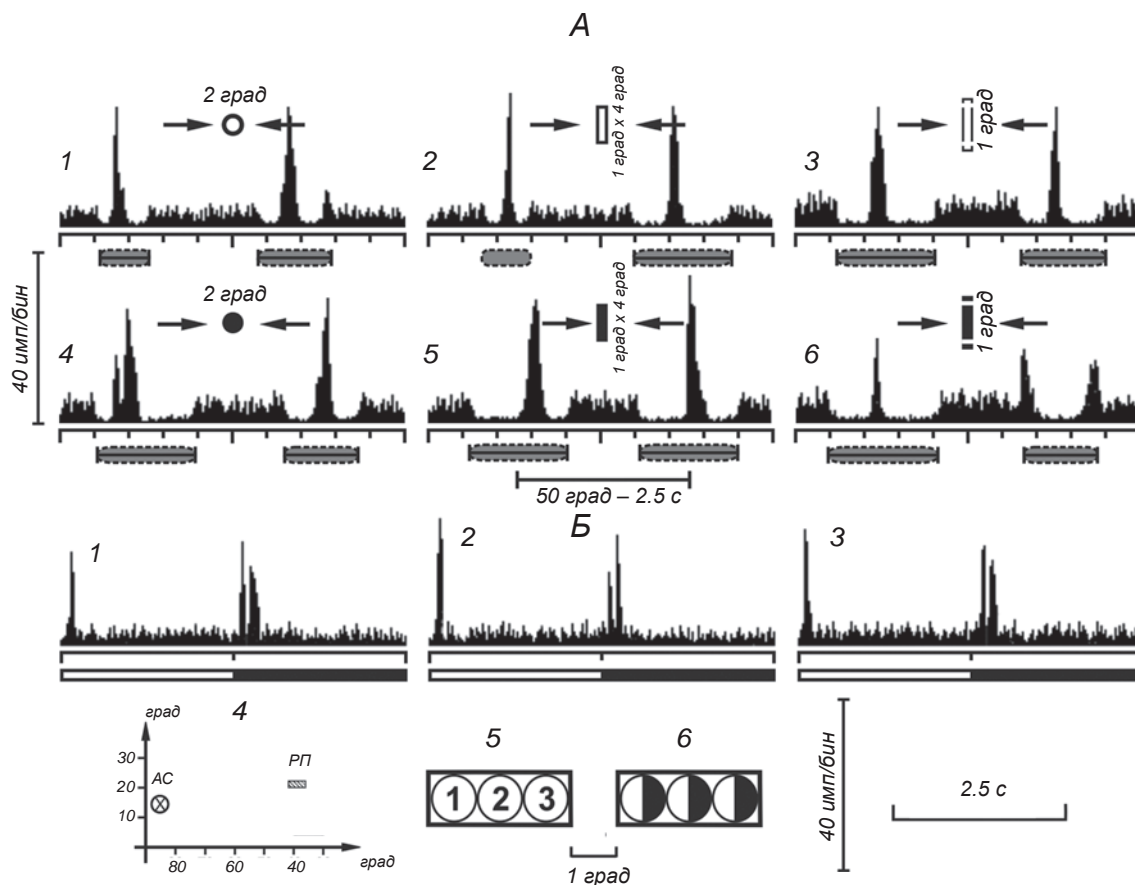
Всего были исследованы паттерны ответов на предъявление движущихся и стационарных зрительных стимулов у 138 зрительночувствительных нейронов экстрастриарной области 21а коры. В начале опыта при помощи перемещения стимула

вручную определяли границы РП нейрона относительно горизонтального и вертикального меридианов системы зрительных координат и расположение центра РП в поле зрения относительно АС. Далее границы и величину РП того же нейрона устанавливали путем предъявления стационарного зрительного стимула – мерцающего светлого пятна, последовательно располагаемого в тест-зонах по всей площади РП. С применением движущихся стимулов величины РП определяли путем экстраполяции пространственно-временных характеристик паттернов ответа нейрона на зрительное раздражение [19].



**Р и с. 1.** Ответы двух нейронов области 21а коры на предъявление движущихся и стационарных зрительных стимулов. *А*, 1–3 – перистимульные гистограммы (ПСТГ) ответов нейрона на движение темного (1) и светлого (2) пятен величиной 2 град вдоль горизонтальной оси рецептивного поля (РП) нейрона и ответов того же нейрона на предъявление стационарного мерцающего светлого пятна (3); 4 – величина «классического» РП данного нейрона. *Б*, 1–3 – ПСТГ ответов другого нейрона на горизонтальное движение темного (1) и светлого (2) пятен величиной 2 град через РП и ответа того же нейрона на предъявление стационарного мерцающего светлого пятна (3); 4 – величина «классического» РП этого нейрона. Стрелками указано направление движения зрительных стимулов. Под гистограммами приведены длины горизонтальной оси РП (угл. град.). Светлые зоны под гистограммами соответствуют фазам засветки (*on*), темные полосы – фазам темноты (выключения света – *off*). Темные кружки на фрагментах 4 соответствуют тому, что данные нейроны реагировали на выключение света (*off*). Величина, форма и контраст зрительных стимулов указаны над гистограммами.

**Р и с. 1.** Відповіді двох нейронів ділянки 21а коры на пред'явлення рухомих і стаціонарних зорових стимулів.



**Р и с. 2.** Ответы нейрона области 21а коры на предъявление движущихся стимулов разных конфигураций и соответствующие угловые величины горизонтальной оси (ГО) рецептивного поля (РП). А, 1–6 – перистимульные гистограммы (ПСТГ) ответов нейрона на движение светлого пятна и полоски вдоль ГО РП (1–3) и ответов того же нейрона на движение темных зрительных стимулов (4–6). Б – ПСТГ ответов того же нейрона (1–3) на предъявление мерцающего светлого пятна (1 град), расположенного в тест-зонах РП (5); 4 – расположение РП нейрона в системе зрительных координат; 6 – функциональная организация “классического” РП. Бело-черными кружками обозначены *on-off*-ответы нейрона. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

**Р и с. 2.** Відповіді нейрона ділянки 21а кори на пред’явлення рухомих стимулів різних конфігурацій та відповідні кутові величини горизонтальної осі рецептивного поля.

Результаты опытов показали, что наиболее существенные изменения пространственных величин РП обнаруживались у нейронов с малыми (до 50 град<sup>2</sup>) площадями РП. Такие клетки в исследованной группе составляли примерно 45 % (63 нейрона). РП бoльших величин претерпевали более сложные изменения; данные соответствующих наблюдений будут представлены в нашей следующей работе.

На рис. 1, А, Б показаны ПСТГ ответов двух нейронов экстрастриарной области 21а на предъявление движущихся стимулов двух противоположных контрастов. Под гистограммами схематически

представлены угловые величины горизонтальной оси (ГО) РП, определенные для двух противоположных направлений движения темного и светлого пятен по РП. Оказалось, что в зависимости от направления движения зрительного стимула длина ГО была различной. Как видно из А, 1, у исследуемого нейрона при движении темного пятна (2 град) справа налево протяженность ГО составляла в среднем примерно 22.8, а при обратном направлении движения – 15.2 град. При движении светлого пятна размером 2 град справа налево длина ГО РП равнялась 21.3, тогда как при движении в обратном направлении достигала 28.4 град (А, 2).

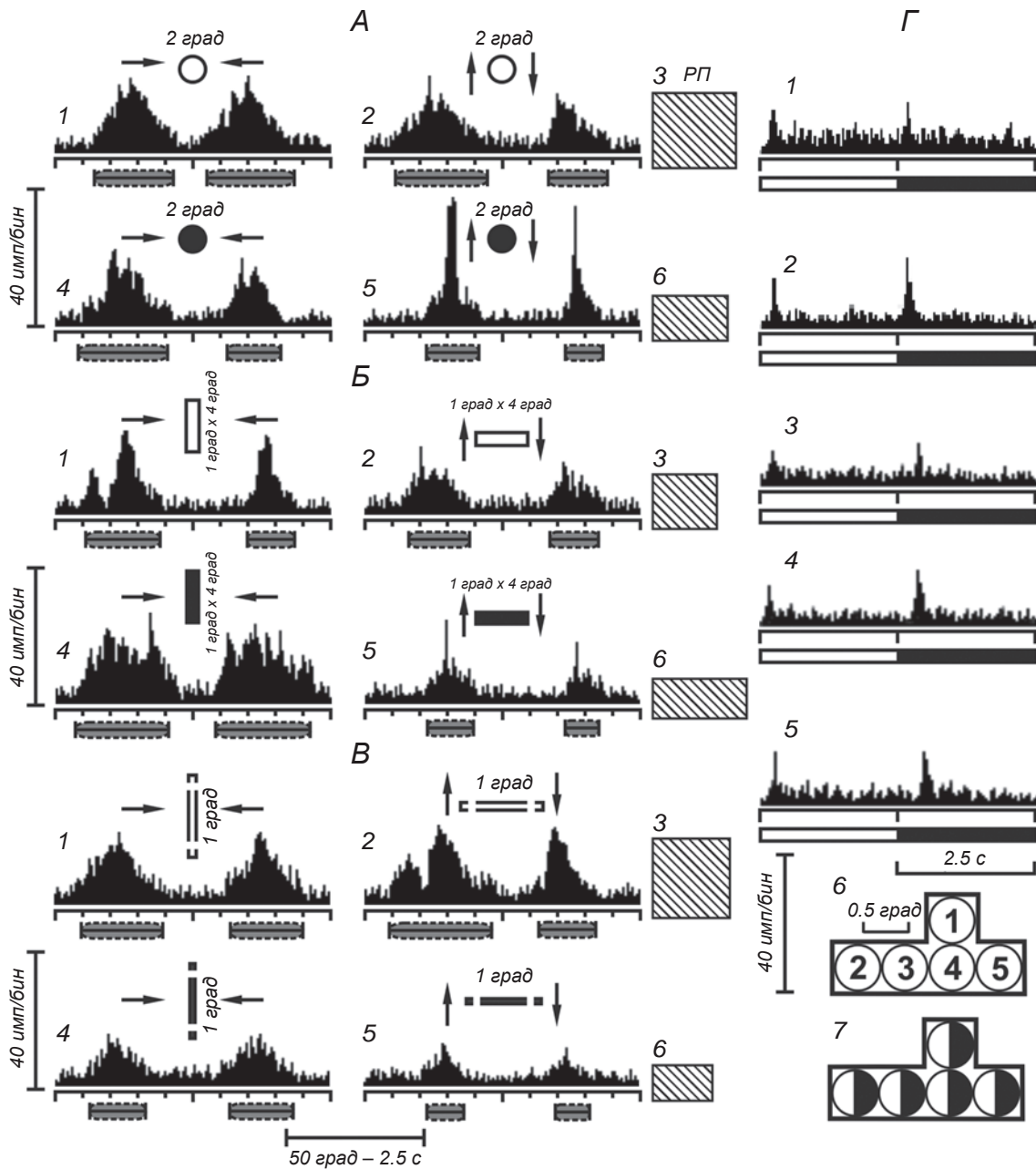
В условиях предъявления стационарного мерцающего светлого пятна (1 град) нейрон отвечал на выключение света (*off*-ответ) только в одной тест-зоне, расположенной в центре РП (А, 3, 4). Площадь РП данного нейрона, определенная в условиях предъявления стационарного мерцающего светлого пятна, составляла 1 град<sup>2</sup> с длиной ГО 1 град. Таким образом, оказалось, что пространственные параметры РП (в данном случае – угловая величина ГО), измеренные при действии движущегося стимула, многократно превышают таковые в условиях предъявления стационарного зрительного стимула.

На рис. 1, Б представлены ответы другого нейрона на движение зрительных стимулов и предъявление стационарного мерцающего светлого пятна (Б, 1–3). В последнем случае этот нейрон также отвечал только на выключение света, т. е. *off*-реакцией. Как видно из рисунка, длина ГО РП этого нейрона, определенная путем предъявления стационарного мерцающего светлого пятна, также составляла примерно 1 град (Б, 3, 4). Однако в случае применения движущихся стимулов двух противоположных контрастов наблюдалось многократное увеличение протяженности ГО РП. Так, в условиях движения темного пятна справа налево длина ГО достигала 22.5, а в условиях движения в обратном направлении – 15.4 град (Б, 1). В случае же движения светлого пятна длина ГО составляла 22.5 град при обоих направлениях движения (Б, 2).

Таким образом, очевидно, что изменения пространственных параметров РП во многом зависят как от направления движения зрительного стимула, так и от знака его контраста. Для более полного выяснения данных аспектов мы тестировали РП 43 нейронов с применением более широкого набора зрительных стимулов. На рис. 2 представлены паттерны ответов зрительночувствительного нейрона области 21а на предъявление движущихся стимулов разных конфигураций, характеризуемых двумя противоположными контрастами. Длина ГО РП нейрона, определенная в ходе предъявления стационарного мерцающего светлого пятна (угловой размер 1 град), составляла 3 град, а РП демонстрировало гомогенную функциональную *on-off*-организацию (рис. 2, Б, 1–6). Как видно из данного рисунка (А, 1, 4), движения светлого и темного пятен диаметром 2 град обуславливали многократное удлинение ГО РП нейрона при движении как слева направо (14.2 и 28.4 град соответственно), так и в обратном направлении (21.3 град при обоих кон-

трастах стимула). Движение светлой полоски размером 1 × 4 град, как и движение светлого пятна, вызывало удлинение ГО в условиях перемещения слева направо до 14.2 град, тогда как при движении справа налево длина ГО достигала 28.4 град (А, 2). Движение же темной полоски обуславливало равное удлинение ГО – до 28.4 град в случаях обоих направлений смещения (А, 5). Изменения длины ГО наблюдались также при движении светлой и темной полосок шириной 1 град, перекрывающих весь вертикальный меридиан поля зрения (А, 3, 6). Как видно из рисунка, движение светлой полоски в направлении слева направо приводило к удлинению ГО РП до 28.4 град. В случае же обратного направления движения того же стимула длина ГО составляла 24.5 град (А, 3). Изменение контраста стимула (темная полоска на светлом фоне) вызывало наибольшее удлинение ГО при движении слева направо – до 31.9 град, а в условиях обратного направления движения ГО имела длину 21.3 град (А, 6). Таким образом, результаты этих опытов указывают на то, что конфигурация, контраст и направление движения зрительного стимула, перемещающегося по РП нейрона, в каждом конкретном случае могут обуславливать существенные диверсифицированные изменения величины ГО РП данного нейрона.

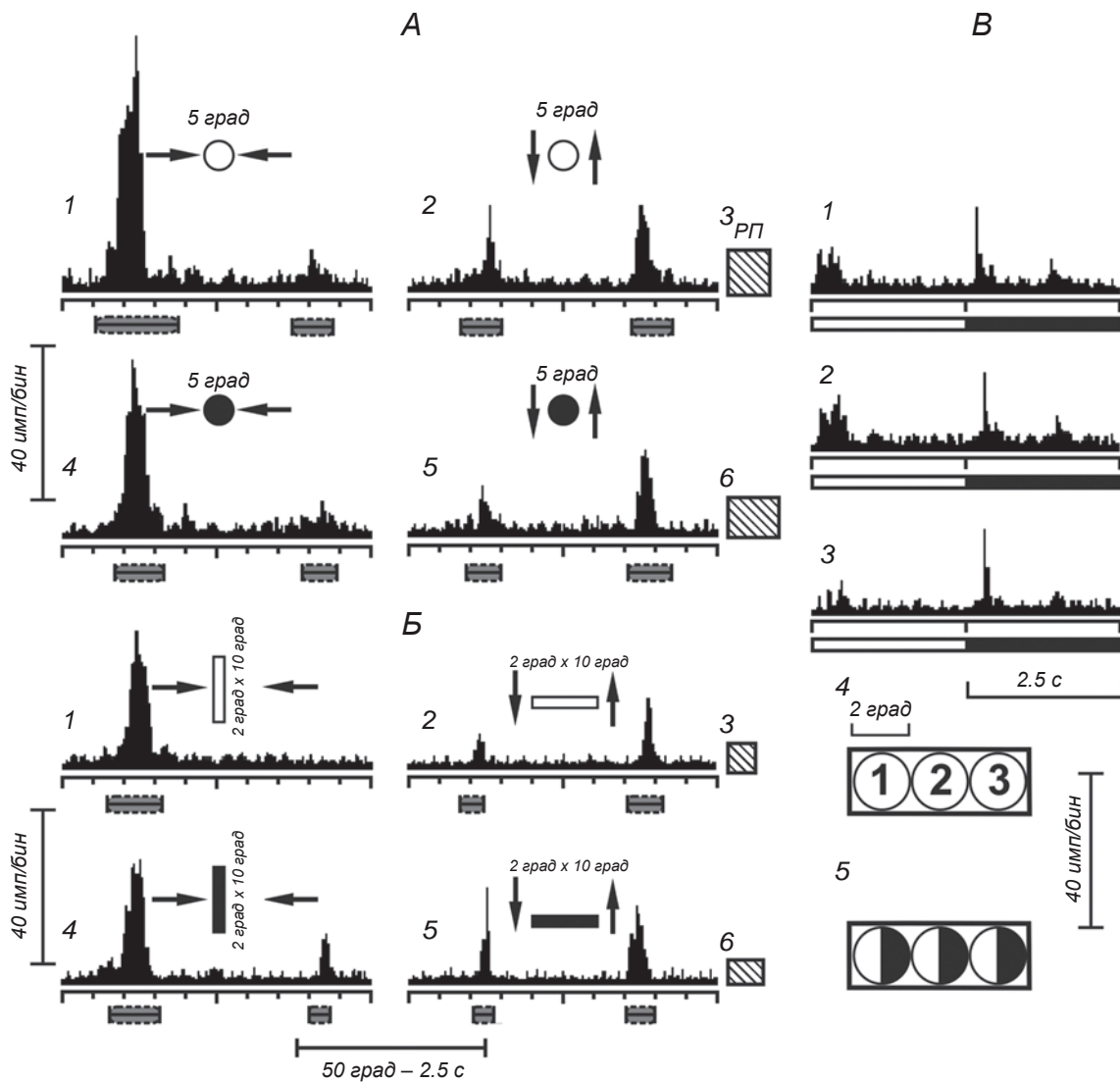
У следующего нейрона, ответы которого на движение и действие стационарных зрительных стимулов иллюстрируются рис. 3, наряду с длиной ГО мы определяли также протяженность вертикальной оси (ВО) РП. РП данного нейрона, определенное путем предъявления стационарного мерцающего светлого пятна диаметром 0.5 град, имело весьма малую величину; угловая протяженность его ГО составляла 2, а ВО – 1 град. Этот нейрон характеризовался гомогенной *on-off*-функциональной организацией «классического» РП (Г, 1–7). Оказалось, что изменение пространственных параметров РП, помимо удлинения ГО во время движения стимулов по горизонтали, наблюдается также при перемещении зрительного стимула по вертикали (т. е. по нормали, под углом 90 град относительно ГО). В ряде случаев мы определяли средние значения угловых протяженностей ГО и ВО в условиях движений стимула в двух противоположных направлениях. Как видно из А, 1–3, движение светлого пятна размером 2 град обуславливало значительное удлинение как ГО (в среднем до 30.2 град), так и ВО (до 27.4 град) РП данного нейрона по сравнению со значениями, определенными в условиях



**Р и с. 3.** Ответы нейрона области 21а коры на движение зрительных стимулов в горизонтальном и вертикальном направлениях и соответствующие изменения пространственных параметров его рецептивного поля (РП) – размеров его горизонтальной и вертикальной осей (ГО и ВО соответственно).

*А* – перистимульные гистограммы (ПСТГ) ответов нейрона на горизонтальное (1) и вертикальное (2) движение светлых пятен и ответов того же нейрона на движение темных пятен (4, 5); 3, 6 – РП нейрона, определенные согласно средним величинам ГО и ВО. *Б* – PSTG ответов того же нейрона на горизонтальное и вертикальное движение светлой (1, 2) и темной (4, 5) полосок (1×4 град); 3, 6 – то же, что и на *А*. *В* – PSTG ответов того же нейрона на горизонтальное и вертикальное движение светлой (1, 2) и темной (4, 5) полосок шириной 1 град и длиной, перекрывающей вертикальный и горизонтальный меридианы системы зрительных координат; 3, 6 – то же, что и на *А*. *Г*, 1–5 – PSTG ответов того же нейрона на предъявление стационарного мерцающего светлого пятна (0.5 град), расположенного в тест-зонах РП (6); 7 – пространственная функциональная организация “классического” РП. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

**Р и с. 3.** Відповіді нейрона ділянки 21а кори на рух зорових стимулів у горизонтальному та вертикальному напрямках і відповідні зміни просторових параметрів його рецептивного поля – розмірів його горизонтальної та вертикальної осей.



**Р и с. 4.** Ответы дирекционнотелективного нейрона на движение зрительных стимулов разных конфигураций и изменения параметров горизонтальной и вертикальной осей (ГО и ВО соответственно) его рецептивного поля (РП).

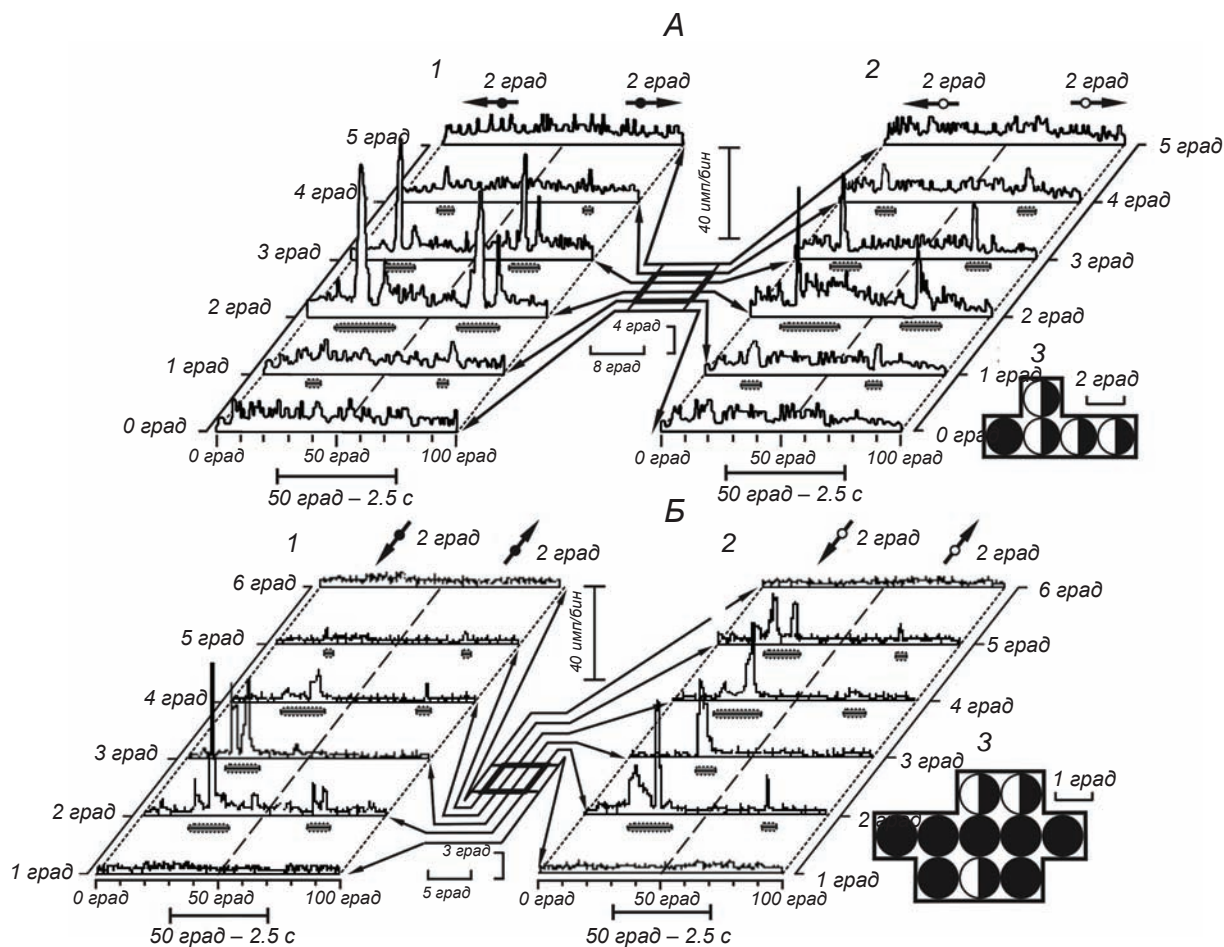
*А* – перистимульные гистограммы (ПСТГ) ответов нейрона на горизонтальное движение светлого (1) и темного (4) пятен и ответов того же нейрона на вертикальное движение светлого (2) и темного (5) пятен; 3, 6 – РП нейрона, определенные согласно средним значениям протяженностей ГО и ВО. *Б* – ПСТГ ответов нейрона на горизонтальное движение светлой (1) и темной (4) полосок и ответов того же нейрона на вертикальное движение тех же полосок (2, 5). Справа от гистограмм указаны соответствующие величины РП. *В* – ПСТГ ответов нейрона на предъявление стационарного мерцающего светлого пятна (1–3), расположенного в тест-зонах РП (4); 5 – пространственная функциональная организация РП. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

**Р и с. 4.** Відповіді дирекційнотелективного нейрона на рух зорових стимулів різних конфігурацій і зміни параметрів горизонтальної та вертикальної осей його рецептивного поля.

стационарности положения стимула (2 и 1 град соответственно). Движение темного пятна приводило к удлинению ГО РП в среднем до 26, а ВО – до 16.3 град (*А*, 4, 6). Таким образом, площадь РП, определенная в случаях движения светлого пятна, примерно вдвое превышала таковую, определенную в условиях перемещения темного стимула (*А*, 3, 6).

Из этого следует вывод о том, что знак контраста движущегося зрительного стимула также имеет существенное значение для формирования пространственных параметров РП нейрона.

Оказалось, что изменение конфигурации зрительных стимулов также приводило к дифференцированным изменениям ГО и ВО РП. Так, движение



**Р и с. 5.** Определение длины вертикальной и горизонтальной осей рецептивного поля (РП) нейрона при помощи сканирования РП стимулами, движущимися в горизонтальном и вертикальном направлениях.

*А, 1, 2* – перистимульные гистограммы (ПСТГ) ответов нейрона на движение в горизонтальном направлении темного и светлого пятен (2 град) по шести траекториям; *3* – пространственная функциональная организация “классического” РП, определенная путем предъявления мерцающего светлого пятна (2 град), расположенного в тест-зонах РП. *Б, 1, 2* – ПСТГ ответов другого нейрона на движение в вертикальном направлении темного и светлого пятен (2 град) по шести траекториям; *3* – то же, что и на *А*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

**Р и с. 5.** Визначення довжини вертикальної та горизонтальної осей рецептивного поля (РП) нейрона за допомогою сканування РП стимулами, котрі рухаються в горизонтальному та вертикальному напрямках.

светлой полоски (1×4 град) вызывало удлинение ГО в среднем до 22.1 град, тогда как протяженность ВО имела среднее значение 19.8 град (рис. 3, *Б, 1–3*). При движении же темной полоски размером 1×4 град значения ГО и ВО составляли 34.1 и 14.4 град соответственно. Результирующее РП имело удлиненную форму с длинной осью, ориентированной в горизонтальном направлении (*Б, 4–6*). Движение же светлой полоски шириной 1 град и длиной, перекрывающей весь вертикальный меридиан поля зрения, приводило к удлинению ГО и ВО нейрона

в среднем до 27.9 и 28.9 град (*Б, 1–3*). Движение той же полоски, но с противоположным контрастом (темной, а не светлой) обуславливало общее торможение ответов на такую визуальную стимуляцию (*Б, 4, 5*). Тем не менее наблюдалось удлинение ГО до 21.6, а ВО до 12.9 град соответственно. Площадь же РП значительно уменьшалась по сравнению с аналогичным параметром РП, определенным в условиях предъявления таких же стимулов, но противоположного контраста (*Б, 3, 6*).

Результаты описанных выше опытов позволя-



ют выдвинуть предположение о том, что направленное изменение пространственных параметров РП нейрона является одним из достаточно существенных дополнительных факторов в механизмах переработки зрительной информации, в частности в процессах дискриминации контраста, формы и ориентации движения зрительного стимула в поле зрения. В этом аспекте большой интерес представляет выяснение динамики пространственных характеристик РП нейронов со специализированными ответами на движение зрительных стимулов. На рис. 4 представлены ПСТГ ответов дирекционно-селективного нейрона на предъявление зрительных стимулов (пятен, полосок) двух противоположных контрастов. Данные стимулы перемещались в горизонтальном и вертикальном направлениях по полю зрения; параллельно определялась величина «классического» РП путем предъявления стационарных зрительных стимулов. Как видно из рисунка, нейрон оптимально отвечал на движение светлого и темного пятен через его РП в горизонтальном направлении с предпочитаемым направлением слева направо (*A, 1, 4*). При движении в вертикальном направлении предпочитаемым являлось направление снизу вверх (*A, 2, 5*). Результаты изменения угловой длины ГО в условиях движения пятен показали, что данная ось РП существенно удлинялась в случае движения через РП как светлого (до 20.0 град), так и темного (15.6 град) пятен (*A, 1, 4*). В то же время длина ГО, определенная при предъявлении неподвижного стимула, составляла 6 град (*B, 5*). Вертикальная ось РП также многократно удлинялась – до 13.4 и 12.6 град (*A, 2, 5*) по сравнению с величиной ВО РП, определенной в условиях мерцания стационарного светлого пятна (2 град; *B, 5*). При предъявлении движущихся стимулов в виде полосок размером  $2 \times 10$  град для нейрона были характерны те же паттерны ответов (предпочитаемые направления – слева направо и снизу вверх), но с несколько менее выраженным увеличением длин ГО и ВО (до 15.6 и 8.2 град для светлого прямоугольника и 11.5 и 8.9 град – для темного). «Классическое» РП данного нейрона, определенное путем предъявления мерцающего светлого пятна, имело гомогенную *on-off*-функциональную организацию с длиной ГО и ВО 6 и 2 град соответственно (*B, 1–5*). Таким образом, зрительные стимулы в виде пятна и полоски, имеющие почти одинаковую площадь (примерно 20 град<sup>2</sup>), но разные конфигурации контуров, обуславливали отличные друг от друга изменения пространственных параметров РП

конкретного нейрона. Весьма вероятно, что благодаря разной конфигурации зрительных стимулов каждый из них в ходе движения по определенной траектории в пределах поля зрения активирует РП соседствующих нейронов, имеющие разное пространственное расположение в поле зрения и различную функциональную организацию. В результате этого исследуемый нейрон через свои синоптические связи получает дифференцированную направленную информацию из зрительного пространства, окружающего его «классическое» РП. Очевидно, что такие воздействия в существенной степени формируют паттерны ответов данного нейрона.

Для 14 нейронов мы попытались определить размеры ВО их РП путем сканирования всей площади РП зрительными стимулами, движущимися в горизонтальном направлении. Результаты таких опытов показали, что если величина ВО РП определяется горизонтальными перемещениями зрительного стимула, то ВО этого РП не претерпевает существенных изменений, а ГО того же РП удлиняется многократно. На рис. 5 представлены паттерны ответов двух нейронов при сканировании РП данных клеток светлыми и темными пятнами диаметром 2 град, перемещающимися в горизонтальном и вертикальном направлениях (*A, B*). Длина ГО «классического» РП этого нейрона (*A, 1–3*), определенная в условиях предъявления стационарного мерцающего светлого пятна, составляла 8 град, а ВО имела длину 4 град. Сканирование РП производилось горизонтальными движениями стимулов последовательно по длине ВО данного РП с интервалом между траекториями движения стимулов, равным 1 град. Оказалось, что измеренная таким способом длина ВО РП составляла 4 град, т. е. она соответствовала длине ВО статического РП (*A, 3*). Как видно из рисунка, нейрон отвечал на движения темного и светлого пятен при горизонтальном движении только в границах РП. Если же перемещения происходили выше и ниже этой зоны, ответы отсутствовали. В условиях горизонтального направления движения темного и светлого пятен через центр РП ГО удлинялась в среднем до 21.6 и 20.6 град соответственно, тогда как ГО «классического» РП в случае предъявления стационарного стимула имела протяженность 8 град. При использовании сканирования мы определяли длину ГО РП у некоторых нейронов (девять клеток) в условиях движения стимулов в вертикальном направлении. Результаты таких опытов показали, что величина ГО, измеренная в слу-

чаях вертикальных движений зрительного стимула по РП, в целом не претерпевала существенных изменений по сравнению с таковой, определенной в условиях действия стационарных стимулов, тогда как длина ВО увеличивалась многократно (Б, 1–3). Таким образом, очевидно, что изменения претерпевают пространственные параметры тех РП, ориентации которых соответствуют направлению движения тестирующего зрительного стимула.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты описанных выше экспериментов свидетельствуют о том, что пространственные параметры РП зрительночувствительных нейронов, локализованных в экстрастриарной ассоциативной области 21а коры, не являются инвариантными. В большинстве случаев эти параметры существенно зависят от вида зрительного стимула и направления его движения. Еще в конце 50-х годов прошлого столетия в исследованиях Барлоу и соавт. [20] было установлено, что пространственная организация РП ганглиозных клеток сетчатки не является константной; она подвергается изменениям в зависимости от уровня световой адаптации сетчатки. Позднее ряд авторов [12, 21] также указывали на изменения величин РП в зависимости от вида зрительного стимула, предъявлением которого эти РП определяются. В последнее время данные, касающиеся динамических изменений величин РП нейронов первичной зрительной коры, были представлены Пети и Жилбером [13] и Мэлоуном с соавт. [15]. Результаты наших экспериментов показывают, что угловые размеры РП зрительночувствительных нейронов области 21а при предъявлении движущихся зрительных стимулов претерпевают значительные изменения по сравнению с размерами РП, определенными путем предъявления пространственно стационарных стимулов. Согласно данным этих опытов, в целом размеры небольших РП (площадь  $\leq 50$  град<sup>2</sup>) в случаях воздействия движущихся стимулов, как правило, увеличиваются. Размеры РП того же нейрона, измеренные в случаях предъявления неподвижных (стационарных) стимулов, не претерпевают существенных изменений. Такое наблюдение позволило выдвинуть предположение о том, что при перемещении тестирующего зрительного стимула по полю зрения соседствующие с исследуемым нейроны благодаря пространственной суперпозиции их «классических» РП в

поле зрения с РП исследуемого нейрона активируются и ввиду наличия синаптических связей с исследуемым нейроном возбуждают последний. Феноменологически это выглядит как расширение РП исследуемой кортикальной клетки. Таким образом, представляется вероятным, что паттерн ответа конкретного зрительночувствительного нейрона фактически является результатом интегративной координированной активности группы/групп нейронов. Это подтверждает предположение, выдвинутое в свое время Ксингом и Герстейном [7, 8], согласно которому при поступлении локального информационного входного потока синхронно формируются временные нейронные группы; после прекращения действия стимула они «рассеиваются» в результате генерации нейронами фоновой активности, не связанной с данным стимулом. Далее ряд авторов [14, 22], используя внутриклеточные инъекции пероксидазы хрена, показали наличие латеральных связей между корковыми нейронами и пришли к выводу, что зрительночувствительные нейроны интегрируют зрительную информацию из заметно большего пространства, чем то, которое соответствует величине их «классического» РП. Ранее [23–25] мы также подчеркивали возможную роль пространственной суперпозиции «классических» РП нейронных групп в процессах интеграции нейронной активности в ходе функционирования как корковых, так и подкорковых зрительночувствительных образований головного мозга. Такая суперпозиция РП соседствующих нейронов в поле зрения создает возможности для определенной динамической диверсификации инфраструктуры РП данного нейрона в зависимости от вида примененного зрительного стимула. В результате этого «классическое» РП, которое состоит из отдельных субобластей, отличающихся друг от друга качественными и пространственно-временными характеристиками, динамически перестраивает свою пространственную организацию. Стериаде [26], изучая вызванные световым раздражением следовые разряды нейронов в кортикальных областях 17, 18 и 19, выдвинул предположение о существовании корреляции между такими следовыми разрядами, обусловленными зрительной активацией, и интегративными процессами восприятия в зрительной коре. Более того, недавно Карандини и Ферстер [27] показали, что в первичной зрительной коре подпороговые изменения мембранного потенциала коркового нейрона могут иметь определенное значение для формирования паттернов ответов в про-

цессе генерации нейронной активности. Суммируя вышеизложенное, можно предположить, что сложная пространственная организация РП центрального зрительночувствительного нейрона зависит от плотности суперпозированных РП соседствующих нейронов (со своими качественными различиями), налагающихся на площадь его собственного «классического» РП. Подобная зависимость может являться ключевым фактором, обеспечивающим регуляцию порогов возбуждения и, соответственно, формирование определенного паттерна ответов нейрона в процессе переработки конкретной зрительной информации на уровне зрительночувствительных областей коры головного мозга. Таким образом, движущийся зрительный стимул по ходу траектории своего движения по полю зрения может активировать определенное число соседних нейронов, обладающих разными качественными характеристиками и имеющих синаптические контакты с исследуемым нейроном. Этот процесс существенно зависит от ряда параметров зрительного стимула. В результате интегрирования активность группы нейронов может обусловить изменения как порогов возбудимости, так и частоты разрядов исследуемого нейрона. Возможно, такая активация нейронных групп, РП которых окружают «классическое» РП отдельного нейрона, является нейрофизиологическим механизмом, обеспечивающим динамические изменения пространственных параметров РП зрительночувствительных нейронов в процессах распознавания движущихся объектов в поле зрения и зрительного восприятия в целом.

Б. А. Арутюнян-Козак<sup>1</sup>, Д. К. Хачванкян<sup>1</sup>,  
Г. Г. Григорян<sup>1</sup>, Ю. А. Козак<sup>2</sup>, А. Б. Шаранбекян<sup>3</sup>

#### ДИНАМІЧНА ПРОСТОРОВА ОРГАНІЗАЦІЯ РЕЦЕПТИВНИХ ПОЛІВ НЕЙРОНІВ ДІЛЯНКИ 21а КОРИ

<sup>1</sup> Інститут прикладних проблем фізики АН Вірменії,  
Єреван (Республіка Вірменія).

<sup>2</sup> Університет Райта, Дейтон (США).

<sup>3</sup> Національний інститут охорони здоров'я, Єреван  
(Республіка Вірменія).

#### Резюме

Досліджували зміни просторових параметрів рецептивних полів (РП) зоровочутливих нейронів асоціативної ділянки 21а кори kota в умовах пред'явлення рухових візуальних стимулів. Як показали результати експериментів, ці параметри є динамічними і багато в чому залежать від виду

зорового стимулу, в умовах дії котрого вони визначаються. Кутові довжини горизонтальної та вертикальної осей РП, встановлені в умовах дії рухомих зорових стимулів, багаторазово перевищували такі, що були визначені за допомогою пред'явлення нерухомих (стаціонарних) мерехтливих стимулів. Згідно з висунутим припущенням, зоровий стимул, який рухається в полі зору, послідовно активує певну кількість синаптично пов'язаних із дослідженою клітиною нейронів, з РП, розміщеними уздовж траєкторії руху. Внаслідок цього така інтегрована активність групи нейронів може зумовлювати зміни порогів збудження та частоти розрядів досліджуваного нейрона. Вірогідно, що корельована спрямована активність груп нейронів є істотним нейрофізіологічним механізмом, який забезпечує динамічні зміни параметрів РП зоровочутливих нейронів у перебігу процесів зорового сприйняття та розпізнавання об'єктів у полі зору.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. H. K. Hartline, "The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina," *Am. J. Physiol.*, **121**, 400-415 (1938).
2. H. K. Hartline, "The receptive field of optic nerve fiber," *Am. J. Physiol.*, **130**, 690-699 (1940).
3. D. H. Hubel and T. N. Wiesel, "Integrative action in the cat's lateral geniculate body," *J. Physiol.*, **155**, 385-398 (1961).
4. D. H. Hubel and T. N. Wiesel, "Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat visual cortex," *J. Physiol.*, **160**, 106-154 (1962).
5. D. H. Hubel and T. N. Wiesel, "Receptive fields and functional architecture in two non-striate areas (18 and 19) of the cat," *J. Neurophysiol.*, **28**, 229-289 (1965).
6. J. T. McIlwain, "Receptive fields of optic tract axons and lateral geniculate cells: periphery extent and barbiturate sensitivity," *J. Neurophysiol.*, **27**, 1154-1173 (1964).
7. J. Xing and G. J. Gerstein, "Networks with lateral connectivity: II. Development of neural grouping and corresponding receptive field changes," *J. Neurophysiol.*, **75**, 184-189 (1996).
8. J. Xing and G. J. Gerstein, "Networks with lateral connectivity: I. Dynamic properties mediated by the balance of intrinsic excitation and inhibition," *J. Neurophysiol.*, **75**, 200-216 (1996).
9. H. Yao and C. Y. Li, "Clustered organization of neurons with similar extra receptive field properties in the primary visual cortex," *Neuron*, **25**, 547-553 (2002).
10. B. A. Olshausen and D. T. Field, "Sparse coding of sensory inputs," *Current Opin. Neurobiol.*, **14**, 481-487 (2004).
11. D. T. Field and E. T. Chichilinski, "Information processing in the primate retina: circuitry and coding," *Am. Rev. Neurosci.*, **30**, 1-30 (2007).
12. L. Galli, T. Chalupa, T. Mattei, and S. Bisti, "The organization of receptive fields in area 18 neurons of the cat varies with the spatiotemporal characteristics of the visual stimulus," *Exp. Brain Res.*, **71**, 1-7 (1988).
13. M. W. Pettet and C. D. Gilbert, "Dynamic changes in receptive fields size in cat primary visual cortex," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **89**, 8366-8370 (1992).
14. C. D. Gilbert and T. N. Wiesel, "Receptive field dynamics in adult primary visual cortex," *Nature*, **356**, 150-152 (1992).

15. B. T. Malone, V. R. Kumar, and D. L. Ringach, "Dynamics of receptive fields size in primary visual cortex," *J. Neurophysiol.*, **97**, 407-414 (2007).
16. B. Zernicki, "Pretrigeminal cat: a review," *Brain Res.*, **9**, 1-14 (1986).
17. P. O. Bishop, W. Kozak, and G. I. Vakkur, "Some quantitative aspects of the cat's eye: axis and plain reference, visual field coordinates and optics," *J. Physiol.*, **163**, 466-502 (1962).
18. R. Fernald and R. Chase, "An improved method for plotting retinal landmarks and focusing the eyes," *Vis. Res.*, **11**, 95-96 (1971).
19. P. O. Bishop, J. S. Coombs, and G. H. Henry, "Responses to visual contours: spatiotemporal aspects of excitation in the receptive fields of simple striate neurons," *J. Physiol.*, **219**, 625-657 (1971).
20. H. B. Barlow, R. Fitzhugh, and S. Kuffler, "Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during adaptation," *J. Physiol.*, **137**, 338-354 (1957).
21. D. Rose, "Responses of single units in cat visual cortex to moving bars of light as a function of bar length," *J. Physiol.*, **271**, 1-23 (1977).
22. U. Polat and D. Sagi, "The architecture of perceptual interactions," *Vis. Res.*, **34**, 73-78 (1994).
23. B. A. Harutiunian-Kozak, A. B. Sharanbekian, A. L. Kazarian, et al., "Spatial summation processes in the receptive fields of visually driven neurons of the cat's cortical area 21a," *Arch. Ital. Biol.*, **144**, 127-144 (2006).
24. Д. К. Хачванкян, Ю. А. Козак, Г. Г. Григорян и др., "Пространственная организация рецептивных полей и динамические особенности нейронов экстрастриарной области 21а коры головного мозга", *Нейрофизиология/Neurophysiology*, **40**, № 2, 119-129 (2008).
25. K. Dec, W. T. Waleszcyk, A. Wrobel, and B. A. Harutiunian-Kozak, "The spatial infrastructure of visual receptive field in the cat's superior colliculus," *Arch. Ital. Biol.*, **139**, 337-356 (2001).
26. M. Steriade, "The flash-evoked afterdischarge," *Brain Res.*, **9**, 169-212 (1968).
27. M. Carandini and D. Ferster, "Membrane potential and firing rate in cat primary visual cortex," *J. Neurosci.*, **20**, 470 (2000).