

И. А. ШЕВЕЛЕВ, Н. Н. ВЕРДЕРЕВСКАЯ, В. Г. МАРЧЕНКО

**ПОЛНАЯ ПЕРЕСТРОЙКА ДЕТЕКТОРНЫХ СВОЙСТВ НЕЙРОНОВ
ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ КОШКИ В ЗАВИСИМОСТИ
ОТ УСЛОВИЙ АДАПТАЦИИ**

(Представлено академиком М. Н. Ливановым 1 IV 1974)

За последние годы появился ряд сведений о пластичности некоторых хорошо исследованных (¹⁻³) детекторных свойств нейронов зрительной коры животных при воздействии стимулами другой модальности (⁴), в процессе индивидуального развития (⁵), при длительном прослеживании этих свойств во времени (⁶). Эти факты, а также соображения о необходимости экономии элементов привели нас к предположению, что жесткость, «запаянность» детекторных свойств относительна и существует лишь в узком диапазоне условий. Была выдвинута гипотеза о том, что существуют какие-то факторы, способные переключать эти нейроны зрительной коры на детектирование других свойств или признаков зрительного образа.

Конкретной задачей работы явилась проверка этой гипотезы, поиск фактора, осуществляющего полифункциональное переключение, и исследование механизмов этого процесса. Опыты проведены на ненаркотизированных, обездвиженных α -тубокурарином кошках, у которых вольфрамовыми микроэлектродами регистрировали экстраклеточную импульсную активность одиночных нейронов первичной зрительной коры в основном в проекции центральной области сетчатки ($0-30^\circ$). В 15 острых опытах подвергнут исследованию 91 нейрон зрительной коры, из которых 52 клетки изучены детально. Опыты проводились как при фотопической световой (12 лк на зрачке), так и при темновой адаптации. Все характеристики светового или темнового пятна или изображения, а также скорость и направление его движения менялись в широких пределах. С помощью проекционной офтальмоскопии координаты монокулярно видимого экрана точно привязывались к координатам сетчатки, а подбор контактных и очковых линз обеспечивал правильную коррекцию. Обработка материала (построение постстимуляционных (п.с.т.) гистограмм импульсации) производилась непосредственно во время опыта на специализированной вычислительной установке. Основной задачей опытов явилось исследование рельефов активности в рецептивных полях (р.п.) нейронов при последовательном контроле разных микроучастков р.п. вспыхивающими или движущимися изображениями.

Мы обнаружили новое свойство специализированных нейронов — детекторов зрительной коры. Оказалось, что у 51 из 52 детально исследованных клеток происходит резкое качественное и количественное изменение свойств р.п. при переходе от световой к темновой адаптации, и наоборот (рис. 1).

При изучении оформленными световыми или темновыми стимулами со сравнительно небольшим контрастом с фоном (в 10—100 раз) в условиях световой адаптации клетки в полном соответствии с данными Хьюбела и Визела (¹⁻³) имели локальные детекторные свойства (специализированные р.п. простого, сложного и сверхсложного типа). Подробное описание таких р.п. не входит в задачу данной работы, однако следует подчеркнуть,

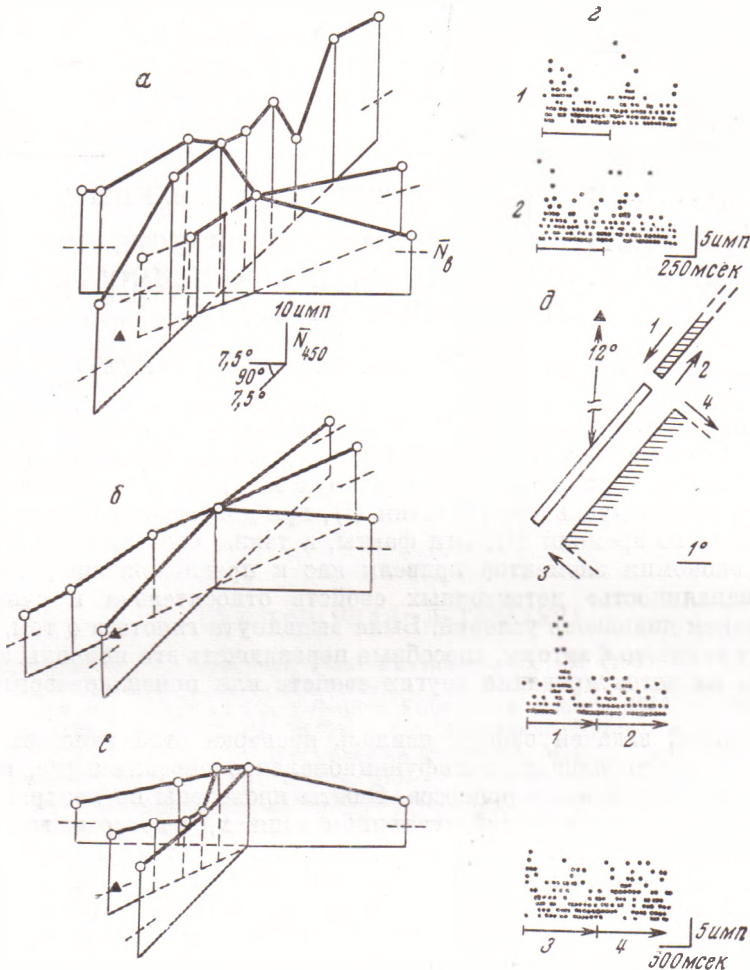


Рис. 1. Типичное изменение рельефов активности (*a, б, в*), ответов (*з*) и конфигурации (*д*) рецептивного поля сложного типа у нейронов зрительной коры (ЗК-491) кошки в условиях темновой (*a, б, з 1*) и световой (*в; з 2, д*) адаптации. *a, б, в* — трехмерные рельефы активности; абсциссы — координаты точечной световой вспышки (500 мсек, $0,2^\circ$; 2,5 лк на зрачке) на экране, в градусах; ордината — среднее число импульсов в оп-ответе за 450 мсек. \bar{N}_b — средний уровень фоновой активности. Черный треугольник — проекция центра поля зрения. *б* — интенсивность вспышки ослаблена в 100 раз; *з* — и.с.т.-гистограммы 10 ответов на вспышку в центре координат (*1* для *a* и *2* для *б*); *д* — рецептивное поле на свету при определении его темновой полоской (*1, 2*) или краем (*3, 4*), движущимися со скоростью 15° в сек. Направление движения показано стрелками, номера которых даны на соответствующих гистограммах

что по угловым размерам они не превышали, как правило, $5-10^\circ$ (рис. 1 *д*).

В условиях световой адаптации все эти р.п. (а они исследовались у тех же нейронов) теряли свою пространственную специфичность, утрачивали избирательность реакции на ориентацию, направление и скорость движения полоски. Р.п. резко расширялось, захватывая зачастую (рис. 1 *a*) все поле зрения. Реакцию можно было получить со всего р.п. как вспышкой, так и движением световых пятен или полосок. При этом форма р.п. становилась или круглой, или слабо эллиптической с горизонтальным расположением большей оси (рис. 1 *a*). Опасаясь эффекта рассеивания света в глазных средах и в самой сетчатке, которые могли «размазать» рельефы р.п., мы провели их исследование в темноте с помощью ослабленных в 100 раз световых пятен или полосок. Принципиальный характер явления от

этого не изменился (рис. 1 б). Существенно, что единственный сохранившийся в темноте локальные детекторные свойства нейрон был чувствителен к горизонтальному перемещению светлого пятна небольшого размера ($3-4^\circ$) из центра поля зрения на периферию.

Преобразование формы, размера и степени специфичности р.п. происходит у нейронов зрительной коры как при переходе от света к темноте, так и от темноты к свету. Явления эти развиваются в считанные минуты и могут быть последовательно воспроизведены много раз. Из литературы известно лишь о некотором увеличении диаметра р.п. корковых нейронов в темноте (⁷), однако потери ими пространственной специфичности до сих пор не обнаруживали.

В связи с обнаруженным новым свойством рецептивных полей нейронов зрительной коры встают два вопроса. Первый из них — о механизмах явления перестройки р.п., второй — о его возможном функциональном значении. Представляется наиболее вероятным, что обнаруженная в нашей работе пластическая перестройка р.п. связана с включением в мезопическом диапазоне достаточно мощной системы коркового торможения. Эта тормозная система имеет высокую пространственную специфичность, и, включившись при световой адаптации, она формирует локальное р.п. нейрона, блокируя, отсекая все лишние связи. Низкая световая чувствительность тормозных интернейронов наружного коленчатого тела показана нами ранее (⁸). Природа этого торможения в коре пока неясна. Однако представить на основании современных данных какую-либо альтернативную систему избирательной редукции боковых возбуждательных входов и формирования локального р.п. крайне трудно. Заметим, что идея о роли торможения в простом сужении размера круглых р.п. сетчатки выдвигалась раньше (⁹).

Мы имеем косвенное, но убедительное доказательство тормозного блокирования боковых возбуждательных входов. Действуя при световой адаптации яркими световыми вспышками малого углового размера ($0,4-1,5^\circ$), мы получали у большинства исследованных клеток более или менее четкие ответы почти со всей зоны возбуждательного р.п., т. е. примерно в той же области, что и в темноте (рис. 1в). Таким образом, сильным стимулом удается «пробить» тормозной заслон и активировать заблокированные на свету боковые афферентные входы клеток. В таких условиях опять как бы исчезает специфичность пространственной организации р.п. коры, обеспечиваемая на свету тормозными элементами. Кроме того, эти данные позволяют также отвергнуть значение рассеивания света в исследованных явлениях.

По нашим данным, в темноте и в сумерки, когда тормозная система не включена (или почти не включена), корковый нейрон получает входные сигналы от значительной части поля рецепторов. В этих условиях мы выявляем диффузную систему возбуждательных входов корковых нейронов, огромная зона суммации которых обеспечивается сетевыми свойствами структур зрительной системы (^{10, 12}). Взаимодействие отдаленных друг от друга зрительных сигналов и ряд зрительных иллюзий у человека (¹³) можно объяснить теперь не только горизонтальными связями между зрительными нейронами, но и взаимодействием входов внутри одного р.п. Огромная пространственная суммация в корковых р.п. делает понятной значительную устойчивость зрительного опознания к повреждающим воздействиям на докорковых уровнях (¹⁴). Получают объяснение и данные (¹⁵) о возможности моносинаптической активации электрическим раздражением наружного коленчатого тела детекторов коры всех степеней сложности.

Обнаруженные в этой работе свойства р.п., как нам кажется, существенно дополняют представления Хьюбела и Визела (^{1, 3}) о механизмах кортикальных этапов опознания зрительных образов. Действительно, оказалось, что специализированное локальное детектирование практически не

осуществляется в темноте и при сумеречных освещенностях, а также при высококонтрастных стимулах на свету, т. е. является одним из нескольких возможных режимов работы нейронов коры. Заметим, что данные о резком преобразовании торможением корковых р.п., настолько нам известно, пока не приводились. Общепринятым является альтернативное представление о том, что иерархическая пространственно-избирательная возбудительная конвергенция с нижележащего функционального уровня зрительной системы обеспечивает основные детекторные свойства корковых нейронов.

Вопрос о возможном функциональном значении обнаруженного явления распадается на две части. Во-первых, важно понять, какое значение оно имеет в работе зрительной системы вообще (если оно свойственно, как можно думать, не только хищным) и у кошки в частности. Во-вторых, следует задуматься над возможной универсальностью обнаруженного принципа адаптивной перестройки сенсорной системы, обеспечивающего полифункциональность ее высших анализирующих элементов.

Кошка — ночной хищник, охотящийся в темноте и в сумерки не менее эффективно, чем на свету. В этих условиях основной задачей зрительной системы и ее элементов является детектирование особого рода, обнаружение слабых сигналов на еще более слабом фоне, определение их местоположения, траектории перемещения и (совместно с другими сенсорными системами) приблизительное, огрубленное опознавание. На этой основе может формироваться упрощенное зрительно-двигательное поведение: преследование цели и ее захват или реакция избегания. Вспомним в связи с этим о найденном нами нейроне — детекторе направления движения, сохранившем свои свойства в темноте. Детальное опознавание в этих условиях может происходить «в когтях и в зубах» или не происходить вовсе. Таким образом, обнаруженная перестройка р.п. может обеспечивать зрительной системе высокую специализацию и тонкость опознавания изображений на свету и большую абсолютную чувствительность, чувствительность к движению и быстродействие в темноте.

Представляется, что обнаруженное нами явление переключения элементов коры имеет достаточно универсальный характер, т. е. свойственно не только хищным животным, а также не только зрительной, но и другим сенсорным системам. С другой стороны, можно думать, что оно универсально и в том смысле, что имеется не один ключ (свет — темнота), а некоторый набор состояний системы и организма, дающих соответствующий набор состояний детекторов, их в полном смысле полифункциональное использование.

Институт высшей нервной деятельности
и нейрофизиологии
Академии наук СССР
Москва

Поступило
1 IV 1974

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ D. H. Hubel, T. N. Wiesel, J. Physiol. (London), v. 148, 574 (1959). ² D. H. Hubel, T. N. Wiesel, *ibid.*, v. 160, 106 (1962). ³ D. H. Hubel, T. N. Wiesel, J. Neurophysiol., v. 28, 229 (1965). ⁴ G. Horn, S. Stechler et al., Exp. Brain Res., v. 15, 2, 113 (1972). ⁵ C. Blakemore, F. F. Cooper, Nature (London), v. 228, 5270, 477 (1970). ⁶ D. M. Bear, H. Sasaki et al., Exp. Brain Res., v. 13, 256 (1971). ⁷ H. Sasaki, Y. Saito et al., Exp. Brain Res., v. 13, 273 (1971). ⁸ I. A. Shevelev, Vision Res., v. 9, 475 (1969). ⁹ H. B. Barlow, R. Fitzhugh et al., J. Physiol. (London), v. 137, 338 (1957). ¹⁰ И. А. Шевелев, Журн. высш. нервн. деят., т. 15, 3, 550 (1965). ¹¹ И. А. Шевелев, Динамика зрительного сенсорного сигнала, «Наука», 1971. ¹² М. Н. Ливанов, В сборн. Проблемы современной нейрофизиологии, «Наука», 1965, стр. 37. ¹³ B. H. Jones, Am. J. Physiol., v. 218, 4, 1102 (1970). ¹⁴ R. Galambos, T. T. Norton et al., Exp. Neurol., v. 18, 8 (1967). ¹⁵ K.-P. Hoffjan, J. Stone, Brain Res., v. 32, 2, 460 (1971).