

Л. И. МКРТЧЕВА

**КОНВЕРГЕНЦИЯ КОЛБОЧКОВЫХ И ПАЛОЧКОВЫХ
АФФЕРЕНТНЫХ СИСТЕМ НА НЕЙРОНАХ ПЕРВИЧНОЙ
ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ КОШКИ**

(Представлено академиком М. Н. Ливановым 29 VII 1971)

У 102 нейронов первичной зрительной коры исследовалась функциональная зависимость импульсной реакции от интенсивности и длительности светового раздражения, изменяющихся в широких пределах.

Опыты проведены в условиях темновой адаптации на обезвреженных *D*-губокурашином кошках. Импульсная активность отводилась экстраклеточно от одиночных *on*-клеток-17-го поля коры больших полушарий, контралатерального по отношению к стимулируемому глазу. Стимул — вспышка газоразрядной лампы «Сильвания» (R1131C), варьируемая по длительности (от 100 мсек. до 1 сек.) и интенсивности (7 лог. единиц). Световой пучок полностью перекрывал площадь атропинизированного зрачка. Методика описана в (1). Кривые исследуемой зависимости, строились на основании 20 ответов клетки, вызванных стимулом одной и той же длительности и интенсивности. Для спонтанно активных единиц регистрация ответов чередовалась с регистрацией фоновой активности. В этих случаях реакция на вспышку представлена в виде отношения числа разрядов, вызванных стимуляцией, к их числу в фоне (n_1 / n_0).

Ранее мы обнаружили (1), что нейроны 17-го поля коры мозга кошки различаются между собой по пороговой чувствительности к световой энергии на 7 лог. единиц (от 0,0001 лм·сек до 100 лм·сек). Они различаются по диапазону энергии, в пределах которого они способны активироваться. Встречались два крайних типа нейронов: I тип — активирующийся в условиях усиления стимуляции и II — противоположный тип, у которого активность росла по мере снижения световой интенсивности.

Среди исследованных клеток мы нашли особую группу, отличающуюся избирательной реактивностью к двум диапазонам интенсивностей: сумеречному и дневному. Нейрон этого типа представлен на рис. 1. Рабочий диапазон его составляет 5 лог. единиц, при этом на кривой зависимости числа импульсов от интенсивности имеются 2 максимума, которые выступают тем отчетливее, чем больше время световой стимуляции (рис. 1, 3, 4). Положение максимумов на шкале абсцисс и их величина может служить критерием функциональной эквивалентности обеих систем, конвергирующих на данную клетку, одна из которых способна активироваться в условиях низких, а вторая в условиях высоких интенсивностей стимуляций.

В зрительной коре встречаются нейроны, которые, по-видимому, характеризуются иным соотношением палочково-колбочковых афферентных входов. Это иллюстрируется рис. 1, II, III, IV. Здесь графически показана динамика изменения числа импульсов в ответе, связанного с повышением интенсивности стимуляции для трех спонтанно активных коротколатентных *on*-клеток. Они способны реагировать на широкий ряд интенсивностей. Для них также характерна избирательная чувствительность к двум диапазонам интенсивностей, однако по мере того как увеличиваются и интенсивность, и длительность стимуляции, на кривых отчетливо выступает максимум, соответствующий дневному диапазону интенсивностей, при относительно редуцированных ответах на слабые вспышки. Процесс этот, как видно из рисунка, имеет различное количественное выражение. При коротких и слабых вспышках отношение n_1 / n_0 становится меньше единицы (т. е. ниже уровня фоновой активности), вследствие того, что низкий уровень световой энергии вызывает у этих клеток ослабление

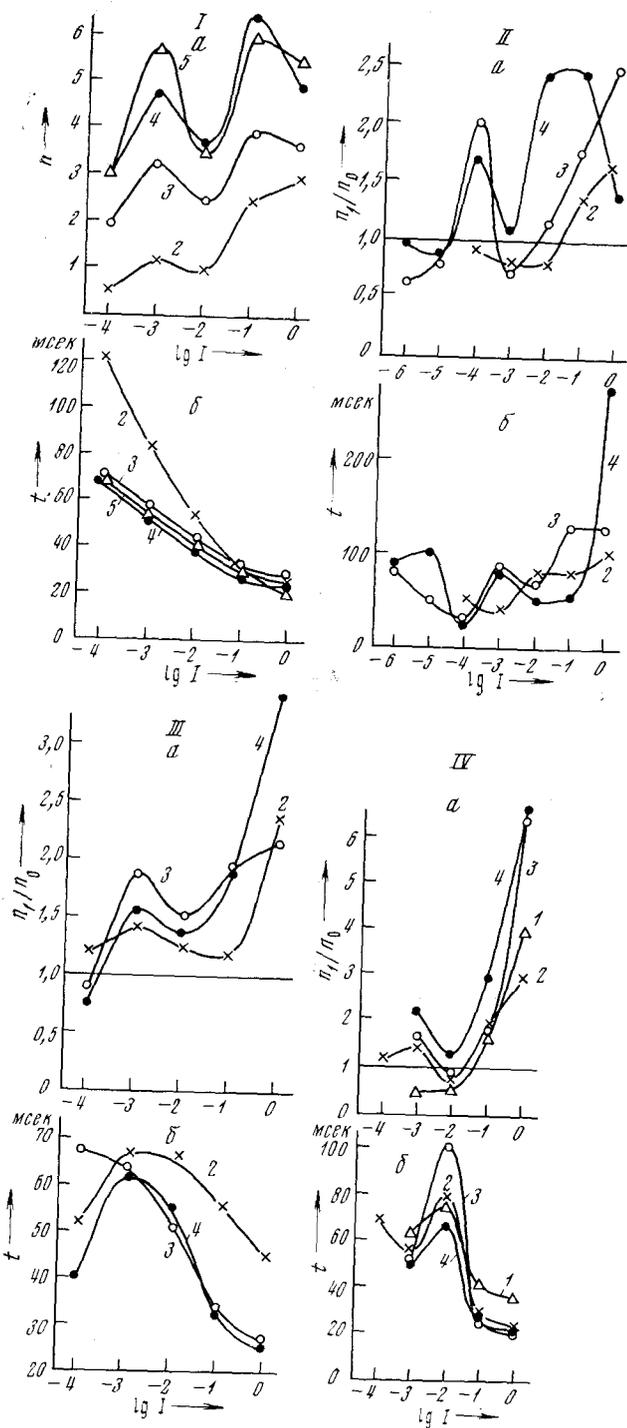


Рис. 1. *a* — зависимость числа импульсов n в абсолютных и относительных n_1/n_0 значениях: I и IV за 0,2 сек., II и III за 0,5 сек.; *б* — зависимость латентного периода реакции t от интенсивности стимула ($\lg I$). Длительность вспышки: 1 — 0,1 мсек., 2 — 1 мсек., 3 — 10 мсек., 4 — 100 мсек., 5 — 500 мсек.

импульсации. По сравнению с пороговыми значениями, определяемыми для данных *оп*-клеток по учащению импульсации, эти световые сигналы являются тормозными, ибо они вызывают не только уменьшение числа постстимуляционных разрядов, но и значительное удлинение латентного периода реакции. Если рассматривать II, III IV функциональные особенности как результат доминирования одной из систем, конвергирующих на данный тип нейронов, то оказывается, что большинство единиц, избирательно реактивных к двум диапазонам интенсивностей, получают колбочково-палочковые афференты с преобладанием высокопороговых элементов на входе клетки и очень мало единиц с доминированием низкопороговых афферентов.

Из 22 нейронов, исследованных по полной программе и реактивных к широкому ряду интенсивностей, только половина отличалась бимодальностью. Максимум чувствительности у этих клеток был расположен в различных точках шкалы интенсивностей, различающихся на 5 лог. единиц, в силу чего идентифицировать их было невозможно.

Итак, в первичной зрительной коре кошки найдены бимодальные нейроны, т. е. избирательно реактивные и к сумеречным, и к дневным интенсивностям света. По литературным данным, такого рода клетки встречаются и в ганглиозном слое сетчатки, и в наружном колпчатом теле (н.к.т.).

Гурас (2), отводя внеклеточно импульсную активность ганглиозных кле-

ток сетчатки у обезьян, показал палочково-колбочковое взаимодействие. Исследуя клетки, расположенные в парафовеальной области сетчатки — места наиболее антагонистических отношений между системами, работающими в дневном и сумеречном диапазоне интенсивностей, автор мог произвольно активировать ту или другую систему, оперируя временной последовательностью коротковолновых и длинноволновых излучений.

Двойная афферентация ганглиозных клеток сетчатки показана в опытах Эндрюса и Хаммонда (³), которые пришли к заключению, что большинство ганглиозных клеток имеют смешанные палочково-колбочковые входы, с преобладанием на высоком мезопическом уровне колбочково-палочкового механизма, в то время как на низком мезопическом уровне доминирует палочковая афферентация.

В н.к.т. кошки обнаружены Пирлшаном и др. (⁴) бимодальные клетки, чувствительные к коротковолновым и длинноволновым излучениям.

Бишоп (⁵) построил карту популяции нейронов н.к.т. кошки, связанных с рецептивными полями, имеющими в зависимости от локализации на сетчатке различную концентрацию фоточувствительных элементов.

В зрительной коре кролика выделена Смирновым с сотр. (⁶) группа нейронов, избирательно реактивных к узкому диапазону интенсивностей. На кривой зависимости числа импульсов от яркости световой вспышки имеется несколько пиков. Поскольку они распределены в пределах шкалы интенсивностей, изменяющихся всего на два порядка (0,5 до 50 лк), их нельзя относить к числу нейронов, различающихся двойственной чувствительностью — скотопической и фотопической.

Согласно характеру функциональных кривых, представленных в настоящей работе, бимодальная реакция нейронов коры имеет различное количественное выражение. Для нейрона, показанного на рис. 1, II, характерна узкая избирательность в области низких интенсивностей при более широком диапазоне чувствительности к высоким уровням интенсивности. У следующих двух клеток (рис. 1, III и IV) доминирующая роль, по-видимому, принадлежит фотопическим афферентам. Скотопические характеристики в этих двух случаях тоже не равнозначны.

Если по величине и положению максимумов на шкале интенсивностей мы можем судить о соотношении высокопороговых и низкопороговых компонентов на входе клетки, то промежуточные точки, расположенные в области пересечения кривой с уровнем фоновой активности, в среднем диапазоне интенсивностей, можно рассматривать двойко: или это проявление наибольшего антагонизма между системами, функционирующими на различных уровнях световой стимуляции, или редуцированные ответы нейронов вызваны интенсивностью вспышки, недостаточной для работы фотопических и избыточной для вовлечения скотопических афферентов.

В пользу первого предположения говорит соответствие между ослабленной клеточной импульсацией и удлиненным латентным периодом реакции, который затем опять становится короче, хотя интенсивность вспышки снизилась еще на 1 лог. единицу (рис. 1, III и IV). Включение в процесс новых, низкопороговых элементов на этом уровне стимуляции и их удельный вес в системе, предназначенной для различения широкого диапазона интенсивностей, создает, по-видимому, новые взаимоотношения между афферентными системами и новое усиление импульсной активности, вызванной слабой вспышкой.

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии
Академии наук СССР
Москва

Поступило
16 VI 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Л. И. Мкртычева, В. Г. Самсолова, Нейрофизиология 2, № 2, 173 (1970). ² P. Gouras, K. Link, J. Physiol., 184, № 2, 499 (1966). ³ D. P. Andrews, G. Hammond, J. Physiol., 209, № 1, 65 (1970). ⁴ A. L. Pearlman, N. W. Daw, Science, 167, № 3914, 78 (1970). ⁵ P. O. Bishop, Proc. Austral. Assoc. Neurol., 3, 15 (1965). ⁶ Г. Д. Смирнов, П. З. Мазурская, В. А. Калантар, Журн. высш. нервн. деят., 19, № 4, 627 (1969).