

## ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ТОРМОЖЕНИЯ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ

В потоке литературы по корковому торможению в зрительной системе четко прослеживаются, не сливаясь, два различных взаимодополняющих направления. С одной стороны, получено много сведений о временном развитии и синаптической природе внутрикорковых процессов торможения [4, 8, 25]. С другой — за последние 10 лет накапливается все больше свидетельств существенной функциональной роли коркового торможения в обеспечении детекторной избирательности и адаптивности нейронов зрительной коры [8].

В настоящей работе дана нейрофизиологическая функциональная характеристика внутрикоркового торможения, играющего существенную роль в центральной переработке сенсорной информации. Конкретной задачей является суммирование полученных нами сведений [1, 3, 5, 7—13] о некоторых базисных свойствах механизмов торможения первичной зрительной коры кошки, обеспечивающих формирование и адаптивную модификацию рецептивных полей (РП) и детекторных свойств корковых нейронов.

### Методика

Исследование проведено в острых опытах на кошках под местной инфльтрационной анестезией лидокаином или целновокаином. Животных обездвигивали *d*-тубокурарином, переводили на искусственное дыхание, термостатировали. Один глаз закрывали, веки второго расширяли, зрачок стабилизировали 0,1% атропином, склеру и роговицу предохраняли от высыхания контактной линзой. Использовали также коррекционную очковую линзу, подобранную с помощью проекционной офтальмоскопии. В условиях темновой, мезопической (сумеречной) и нижней фотопической (дневной) адаптации на монокулярно видимом под углом  $62 \times 65^\circ$  белом экране с помощью универсального фотостимулятора проекционного типа [8, 14] предъявляли вспыхивающие и движущиеся световые круги и полосы разного размера, ориентации, яркости и длительности действия (подробнее см. методику в [8]).

С помощью стеклянных или вольфрамовых микроэлектродов внеклеточно исследовали импульсную активность более 800 нейронов первичной зрительной коры (поле 17) на стороне, контралатеральной стимулируемому глазу. Данные вводили в ЭВМ для построения ПСТ-гистограмм, оценки их значимых зон (ответов), построения по их параметрам карт РП, ряда функциональных кривых [8], для выяснения детекторных свойств нейронов зрительной коры.

В связи с трудностями достаточно длительной внутриклеточной регистрации ПСП мелких клеток мы использовали для идентификации тормозных интернейронов 17 поля набор косвенных способов оценки их свойств [8, 13]. Так, о световой чувствительности судили по «тормозному нарушению монотонности функций интенсивности (рис. 1, а), сравнивая его порог ( $I_{пт}$ ) с порогом возбуждающей реакции ( $I_{ц}$ ). Пространственное распределение торможения в РП оценивали по картам РП, построенным на основании результатов тестирования участка поля зрения 100 локальными вспышками (рис. 1, б), а также по ширине и форме пороговых рельефов РП при разных уровнях адаптации (рис. 1, в), по изменениям в этих условиях РП (рис. 2, б), ориентационной (рис. 1, г, 3, г) и дирекциональной детекторной настройки корковых нейронов. О временном развитии торможения в РП судили по временной суммации, циклам восстановления возбуждения, а также по продолжительности прекращения импульсного разряда (рис. 2, в). Функциональную роль тормозных механизмов 17 поля оценивали по адаптационным сдвигам ориентационной и дирекциональной настройки корковых нейронов (рис. 1, г, 3, г).

### Результаты и их обсуждение

*Стандартность тормозных элементов коры.* По своей световой чувствительности ( $I_{пт}$ , см. рис. 1, а) тормозные эффекты (рис. 2, а) распределены в весьма узкой части диапазона интенсивностей стимуля-

ции: 15 дБ по сравнению с 60 дБ для порогов возбудительной реакции [13]. Это указывает, что корковые тормозящие интернейроны сравнительно мало отличаются друг от друга по возбудимости. Включение тормозящих элементов начинается при интенсивностях на 20 дБ, т. е.

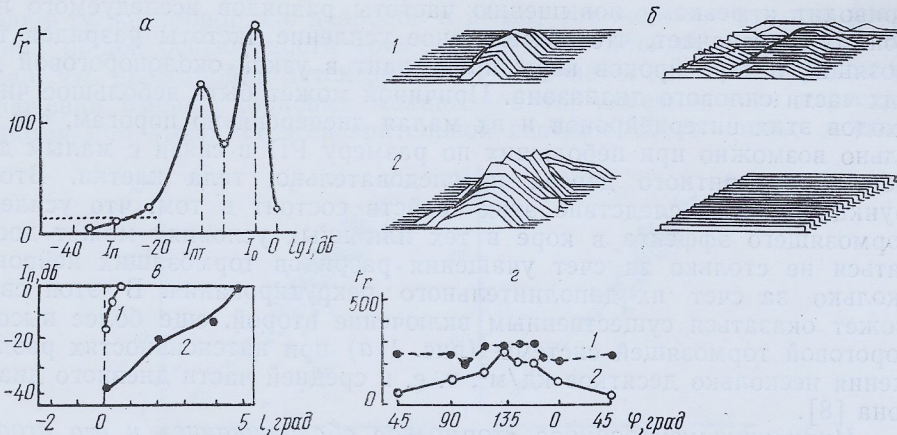


Рис. 1. Способы косвенной оценки свойств коркового торможения.

*a* — определение порога торможения ( $I_{0T}$ ) по функции интенсивности у нейрона зрительной коры. По горизонтали — логарифм интенсивности локальной световой вспышки в центре РП нейрона, дБ, за 0 дБ принята максимальная яркость. По вертикали — частота разрядов, имп./с. *б* — перестройка трехмерного рельефа РП нейрона (слева) — при разных уровнях адаптации (1 — световая, 2 — сумеречная) и появление в РП на свету боковых тормозных зон (справа). Реконструкция ЭВМ по данным ответов нейрона на 100 локальных вспышек ( $10 \times 10$ ). Тестируемый участок поля зрения  $7 \times 4^\circ$ . *в* — пороговый рельеф РП в условиях световой (1) и темновой (2) адаптации. По горизонтали — расстояние тестирующей вспышки от центра РП (0), град. По вертикали — порог реакции, дБ. *г* — адаптационное изменение ориентационной настройки нейрона. По горизонтали — угол поворота световой полоски к горизонтали (0 и  $180^\circ$ ), град. По вертикали — частота разрядов, имп./с. 1 — световая, 2 — темновая адаптация.

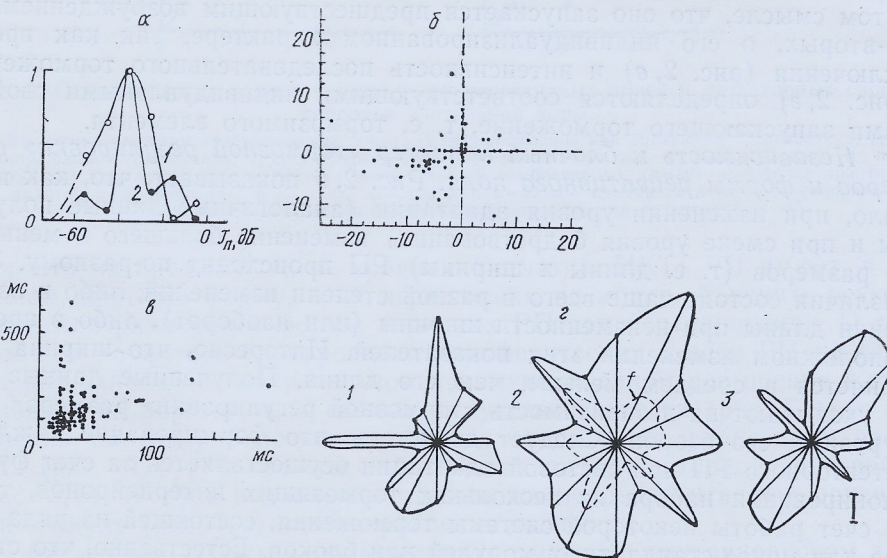


Рис. 2. Свойства коркового торможения.

*a* — распределение нейронов зрительной коры по порогам реакции возбуждения (1) и торможения (2). По горизонтали — пороговая интенсивность, дБ. По вертикали — относительное число нейронов ( $n=48$ ). *б* — независимое изменение длины (горизонталь, градусы) и ширины РП (вертикаль, градусы) при переадаптации от темноты к свету. За 0 приняты измерения РП в темноте ( $n=60$ ). *в* — корреляция между латентным периодом возбуждения (горизонталь, мс) и торможения нейрона (вертикаль, мс),  $n=91$ . *г* — характеристики дирекциональной настройки нейрона по глубине предвозбудительного (1) и последовательного (2) торможения, а также — числу и частоте (пунктир) разрядов. По осям — оценка реакции при движении стимула через центр РП в разных направлениях. Калибровка — 10 имп.

на 2 порядка больших, чем у наиболее чувствительных возбуждающих клеток. Таким образом, тормозящая система зрительной коры в целом не работает при низких интенсивностях стимулов и отличается высокопороговостью.

Еще одна важная особенность тормозящего нарушения монотонности функции интенсивности у 70 % нейронов — ее узкодиапазонность. Усиление вспышки всего на 4—10 дБ над порогом тормозящего эффекта дает его максимум (рис. 1, а). Дальнейшее усиление интенсивности приводит к резкому повышению частоты разрядов исследуемого нейрона. Это означает, что эффективное усиление частоты разрядов тормозящих интернейронов коры происходит в узкой околопороговой для них части силового диапазона. Причиной может быть небольшое число входов этих интернейронов и их малая дисперсия по порогам, что реально возможно при небольших по размеру РП в связи с малым диаметром дендритного дерева и, следовательно, тела клетки. Второе функциональное следствие этих свойств состоит в том, что усиление тормозящего эффекта в коре в тех или иных условиях может достигаться не столько за счет учащения разрядов тормозящих нейронов, сколько за счет их дополнительного рекрутирования. В этой связи может оказаться существенным включение второй, еще более высокопороговой тормозящей системы (рис. 1, а) при интенсивностях раздражения несколько десятков кд/м<sup>2</sup>, т. е. в средней части дневного диапазона [8].

*Индивидуализированное «тормозное обслуживание» и его вторичный характер.* Данные, представленные на рис. 2, в, показывают, что в среднем быстродействие (время включения) последовательного торможения, обрывающегося генерацию пачки импульсов, прямо связано с соответствующим показателем активации возбуждающих входов клетки [6, 8]. Иными словами, быстро активирующийся после стимуляции нейрон и тормозится тоже быстро, и, наоборот, относительно поздно возбуждающаяся клетка получает значительно задержанные тормозящие сигналы. Это говорит о двух важных свойствах физического коркового торможения. Во-первых, о его вторичном, последовательном развитии в том смысле, что оно запускается предшествующим возбуждением, и, во-вторых, о его индивидуализированном характере, так как время включения (рис. 2, в) и интенсивность последовательного торможения (рис. 2, г) определяются соответствующими индивидуальными свойствами запускающего торможения, т. е. тормозимого элемента.

*Независимость и блочный характер «тормозной регуловки» размеров и формы рецептивного поля.* Рис. 2, б показывает, что, как правило, при изменении уровня адаптации (аналогичные данные получены и при смене уровня бодрствования) изменение большего и меньшего размеров (т. е. длины и ширины) РП происходит по-разному. Эти различия состоят чаще всего в разной степени изменений, либо в изменении длины при неизменности ширины (или наоборот), либо в противоположном изменении этих показателей. Интересно, что ширина РП меняется в среднем меньше, чем его длина. Полученные данные [8, 9] указывают на независимость «тормозной регуловки» размеров РП с разных его сторон. Следует допустить, что формирование каждого детекторного РП при световой адаптации осуществляется за счет функционирования набора из нескольких тормозящих интернейронов, т. е. за счет работы некоторой системы торможения, состоящей из ряда более или менее стандартных модулей или блоков. Естественно, что стандартноблочный принцип построения торможения в РП отнюдь не предполагает стандартности самих РП. Наоборот, за счет различий в числе тормозящих интернейронов, включенных в то или иное РП, топографическом распределении и размерах их аксонных ветвлений может быть достигнуто все разнообразие типов, размеров и ориентаций детекторных РП зрительной коры.

*Адаптивность механизмов торможения.* Как видно из рис. 1, б, при изменении уровня зрительной адаптации РП перестраивается, уменьшаясь и специализуясь [8]. Рис. 3, в показывает, что такие изменения свойственны примерно 2/3 исследованных нейронов, еще у 1/5 клеток изменения РП имеют противоположную направленность и только у 8—12 % элементов РП инвариантно к адаптационному фону [8].

Весьма близки оценки адаптивных перестроек РП при изменении уровня бодрствования животного [9]: при переходе от легкого сна к спокойному и затем — напряженному бодрствованию изменения РП затрагивают ту же пропорцию нейронов и имеют тот же знак, что при повышении общей освещенности (рис. 3, а, б). Детальный анализ [8] показал, что перестройки детекторных РП основаны главным образом на включении именно корковых механизмов торможения, хотя перестраиваются при этом РП всей зрительной системы. Дело прежде всего в

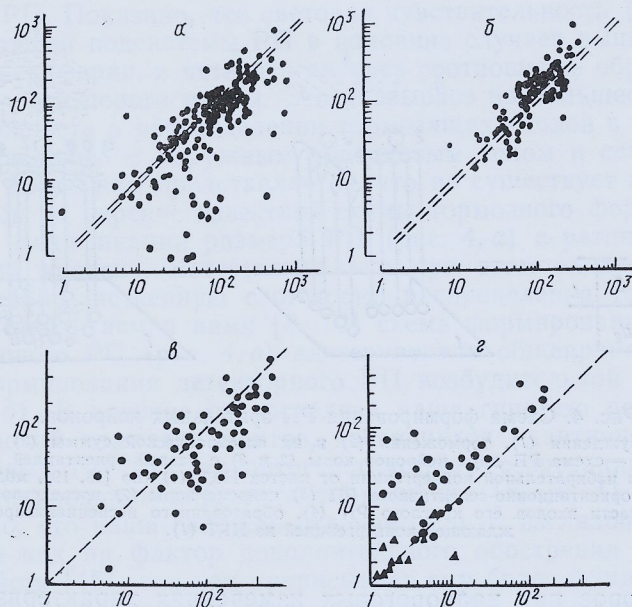


Рис. 3. Статистическая оценка адаптивности рецептивных полей и детекторных свойств нейронов зрительной коры.

а — изменение площади возбуждающей зоны РП нейронов коры при спокойном (горизонталь, град<sup>2</sup>) и напряженном (вертикаль, град<sup>2</sup>) бодрствовании.  $n=141$ . б — то же, до (горизонталь) и после (вертикаль) понижения уровня бодрствования (наркоз сомбревином). ( $n=80$ ). в — то же при темновой адаптации (горизонталь) и на свету (вертикаль).  $n=50$ . г — изменение в темноте (горизонталь) и на свету (вертикаль) обобщенного показателя детекции ориентаций.  $n=43$ .

том, что на предыдущих ее уровнях (сетчатка, НКТ) РП имеют, в основном, круглую форму, и их перестройки не могут объяснить резкого изменения размеров и формы корковых РП при переадаптации. О тормозящем характере блокирования периферических входов РП на свету говорят данные об избирательном преимущественном повышении в этих условиях их порогов, т. е. снижении чувствительности (рис. 1, в), о появлении на свету боковых вытянутых «тормозных флангов» у части РП (рис. 1, б), о резком обострении их детекторной настройки (рис. 3, г) за счет подавления ответов на непредпочитаемые ориентации стимула (рис. 1, г) или направления движения.

*Временные свойства торможения в коре.* Во внутрикорковом торможении можно выделить [8] две основные временные формы или компоненты, скорее всего связанные с одними и теми же интернейронами: тоническую и фазическую. Первая из них создает непрерывный адаптивный фон, определяемый либо общей афферентацией из сетчатки (уровень адаптационного фона), либо сигналами из других отделов мозга (уровень бодрствования, уровень и модальность внимания и т. п.). Пока нет возможности прямой оценки этой составляющей коркового торможения. В этой связи можно указать лишь на данные о «люксотонических» нейронах в коре обезьяны, об изменении спектров интервалов разрядов корковых клеток при переадаптации, а также о наличии в коре кошки 25% нейронов, установившаяся средняя частота разрядов которых при этом значительно изменяется [8]. Время выхода этой системы на установившийся режим содержит две компоненты —

быструю (несколько десятков секунд) и медленную (до 10—20 минут). Об этом говорит динамика адаптивной перестройки РП по данным их экспресс-анализа [2, 8].

Временные свойства и роль фазической компоненты коркового торможения можно оценить по показателю ( $T_{кр}$ ) временной суммации [3, 8], по времени восстановления реактивности ( $T_{восст}$ ) при парных раздражениях [1, 8], по вкладу разных составляющих этой компоненты в формирование детекторных свойств нейронов коры (рис. 2, г). При

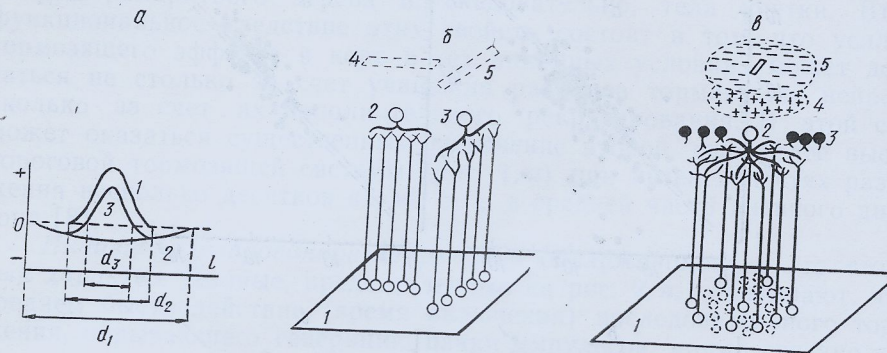


Рис. 4. Схема формирования РП зрительных нейронов.  
 а — градиенты возбуждения (1), торможения (2) и их алгебраической суммы (3) в РП нейрона сетчатки по [20]. б — схема РП двух нейронов коры (2 и 3) с разной ориентацией (4, 5), сформированных благодаря избирательной конвергенции от клеток НКТ (1) (по [18, 19], модифицировано). в — формирование ориентационно-селективного РП (5) нейрона коры (2) посредством тормозящего блокирования (3) части входов его круглого РП (4), образованного неспециализированной возбуждающей конвергенцией из НКТ (1).

этом  $T_{кр}$ , которое при надпороговых измерениях характеризует время эффективного включения торможения, колеблется у нейронов коры от 10 до 500 мс ( $\bar{T}_{кр} = 57,5 \pm 10,4$ ,  $M_0 = 33$ ).  $T_{восст}$  позволяет оценить время выхода из последовательного торможения; оно составляет в среднем (в мс)  $190 \pm 28$  ( $M_0 = 125$ ), короче у клеток с центрально локализованными РП, и часто протекает у них в две фазы — быструю и медленную, что может свидетельствовать о двух разных волнах последовательного торможения, приходящего к каждому из этих нейронов.

Рис. 2, г иллюстрирует разные свойства и роль предвозбудительного и последовательного фазического торможения в детектировании направления движения. Видно, что оба временных компонента не определяют полностью дирекциональность этого нейрона, лишь дополнительно обостряя ее. Почти точное соответствие силы возбуждения (2) и глубины последовательного торможения (3) говорит о строго индивидуальном характере запуска последнего.

**Функциональное значение коркового торможения.** Как видно на рис. 1, г, 3, г, внутрикорковое торможение резко обостряет либо создает детекторные свойства зрительных нейронов, обеспечивая их избирательность к определенной части диапазона ориентаций. Включаясь в условиях дневной адаптации и достаточно высокого уровня бодрствования, торможение создает возможность для тонкого выделения и анализа отдельных признаков изображения и тем самым точного его опознания. При снятии торможения в темноте и дремотном состоянии утрачена такой тонкости анализа сопровождается увеличением пространственной и временной суммации в расширившихся РП, что обеспечивает их высокую абсолютную световую чувствительность и чувствительность к движениям стимула во всех направлениях. Это создает наиболее благоприятные условия для обнаружения сигналов, что особенно важно для организма в этих условиях. Таким образом, торможение играет ведущую роль в адаптивных модификациях свойств корковых нейронов, приспособляя их к актуальным поведенческим задачам в изменяющихся условиях.

*Механизмы коркового торможения.* Современные данные убедительно говорят о постсинаптическом характере торможения в зрительной коре. Снятие его микроионофоретической аппликацией бикикулина (антагонист ГАМК) приводит к расширению РП, уменьшению или исчезновению их детекторной настройки [21—23, 26]. Стимуляция светом широкой зоны вокруг возбуждательного центра РП приводит к генерации ТПСП, что также указывает на тормозящий постсинаптический характер механизма формирования РП [16, 17, 24]. Критическим для понимания этого механизма является вопрос о распределении торможения в РП. Показано, что световая чувствительность (т. е. вес входов) тормозящей подсистемы РП в половине случаев выше в его центре, чем на периферии, в четверти случаев соотношение обратное, а еще в четверти — эти пороги равны. Это указывает на большее число вариантов и сложность в распределении тормозящих входов в РП нейронов коры по сравнению с наружным колленчатым телом и сетчаткой.

Тем не менее нам представляется, что не существует принципиальных запретов на перенос известной схемы тормозного формирования и адаптивной модификации размера РП (рис. 4, а) с ретинального [20] на корковый уровень. Естественно, что при этом следует учитывать большую пространственную сложность распределения торможения в РП коры. Предлагаемая нами [8, 10] схема формирования и модификации коркового РП (рис. 4, в) альтернативна общепринятой гипотезе [18, 19] формирования детекторного РП возбуждательной конвергенцией (рис. 4, б). В отличие от последней наша гипотеза позволяет объяснить широкий комплекс фактов, касающихся адаптивности и динамики корковых РП [8], их онтогенетического созревания, модификации при блокировании коркового торможения [8, 10, 11, 21—23, 26]. Существенно, что наша гипотеза отличается и от взглядов на корковое торможение как на фактор дополнительного обострения РП и детекторных свойств [15], так как приписывает ему более фундаментальную и творческую функцию основного механизма формирования детекторов и их адаптивной модификации.

### Заключение

Представленные в работе данные свидетельствуют о ведущей роли постсинаптических механизмов торможения зрительной коры в формировании и адаптивности специализированных детекторных свойств корковых нейронов и их РП. Эту тормозящую систему отличает следующий комплекс свойств.

1. Стандартность тормозящих интернейронов по весу их возбуждающих входов, т. е., скорее всего, (а) сходные и, что весьма важно, (б) небольшие размеры тела и дендритного дерева. При этом (в) геометрия, локализация и ориентация в толще коры их аксонного дерева весьма нестандартны.

2. Высокопороговость механизмов торможения, включающихся при высоком (дневном) уровне общей освещенности, значительном контрасте стимула с фоном и достаточном уровне бодрствования. Деактивация системы торможения при несоблюдении этих условий приспособливает зрительную кору к преимущественному решению задач обнаружения, а не опознания сигналов.

3. Существование у каждого нейрона коры своего, построенного по блочному принципу набора тормозящих интернейронов «индивидуального пользования», или с индивидуальным запуском, что создает большие возможности для отдельной модификации размеров и формы РП с каждой из его сторон и внутри него.

4. Адаптивность торможения, вторично создающая адаптивность детекторного РП зрительной коры к зрительным и незрительным факторам и состояниям, главным образом, путем изменения числа конвергирующих на него тормозящих интернейронов с различно локализованными в поле зрения РП.

5. Избирательность и высокая специализация коркового торможения по пространству, вторично создающая детекторную селективность возбуждающих элементов коры.

6. Два временных режима работы коркового торможения: тонический, адаптационно-зависимый и фазический, контрастно-зависимый.

7. Формирование детекторных свойств коркового нейрона путем избирательной блокировки части его входов тормозящими интернейронами, его адаптивная модификация за счет активации или дезактивации части тормозных интернейронов, входящих в его пул.

I. A. Shevelev

#### BASIC MECHANISMS OF OPTIC CORTEX INHIBITION

Properties of cortical inhibition were studied in acute experiments on immobilized rats from the data of the extracellular impulse activity of the optic cortex area 17 neurons. Evidence is obtained on the functional peculiarities of the inhibitory interneurons, their participation in the formation and adaptive modifications of receptive fields (RF) of cortical detector neurons at the expense of postsynaptic blocking of some of their inputs. It is shown that inhibitory interneurons possess spatial selectivity and combine individually into RF according to the block principle. Mechanisms and functional role of the intracortical inhibition in the central processing of visual signals are discussed.

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology,  
Academy of Sciences, USSR, Moscow

#### Список литературы

1. Лазарева Н. А. Изменение реактивности нейронов зрительной коры кошки после локальной световой стимуляции.— *Нейрофизиология*, 1981, 13, № 3, с. 233—240.
2. Меццержаков В. П., Никитин Г. И., Шевелёв И. А., Вердеревская Н. Н. Установка для экспресс-картирования рецептивных полей зрительных нейронов.— *Журн. высш. нерв. деятельности*, 1977, 27, № 5, с. 1100—1103.
3. Новикова Р. В. Временная суммация сигналов нейронами зрительной коры кошки.— *Нейрофизиология*, 1981, 13, № 4, с. 345—352.
4. Сутин А. Я. Нейрофизиология зрения млекопитающих.— М.: Наука, 1981.—252 с.
5. Тихомиров А. С. Характеристика кодирования интенсивности световых стимулов нейронами зрительной коры кошки в условиях световой адаптации.— *Нейрофизиология*, 1983, 15, № 3, с. 211—217.
6. Шевелёв И. А. Динамика зрительного сенсорного сигнала.— М.: Наука, 1971.—258 с.
7. Шевелёв И. А. Пластичность специализированных детекторных свойств нейронов зрительной коры.— В кн.: *Сенсорные системы*, Л.: Наука, 1977, с. 20—36.
8. Шевелёв И. А. Нейроны зрительной коры.— М.: Наука, 1984.—232 с.
9. Шевелёв И. А., Вердеревская Н. Н. Рецептивные поля нейронов зрительной коры кошки при изменении уровня бодрствования.— В кн.: *Сенсорные системы*. Л.: Наука, 1982, с. 41.
10. Шевелёв И. А., Вердеревская Н. Н., Марченко В. Г. Полная перестройка детекторных свойств нейронов зрительной коры кошки в зависимости от условий адаптации.— *Докл. АН СССР*, 1974, 217, с. 493—496.
11. Шевелёв И. А., Вердеревская Н. Н., Марченко В. Г., Максимова И. В. Формирование и функциональное значение темновых рецептивных полей зрительной коры кошки.— *Журн. высш. нерв. деятельности*, 1977, 27, № 6, с. 1159—1165.
12. Шевелёв И. А., Максимова И. В. Адаптивность рецептивных полей нейронов зрительной коры.— В кн.: *Сенсорные системы*. Л.: Наука, 1979, с. 62—78.
13. Шевелёв И. А., Марченко В. Г. Характеристика ответов нейронов зрительной коры кошки на световую стимуляцию разных зон их рецептивных полей.— *Нейрофизиология*, 1979, 11, № 3, с. 227—235.
14. Шевелёв И. А., Марченко В. Г., Вальцев В. Б. Универсальный фотостимулятор для исследования зрительной системы человека и животных.— В кн.: *Методическое и техническое обеспечение нейрофизиологического эксперимента*. М.: Наука, 1976, с. 63—68.
15. Benevento L. A., Creutzfeldt O. D., Kuhnt U. Significance of intracortical inhibition in the visual cortex.— *Nature*, 1972, 238, p. 124—126.
16. Creutzfeldt O. D., Kuhnt U., Benevento L. A. An intracellular analysis of visual cortical neurones to moving stimuli: Responses in a co-operative neuronal network.— *Exp. Brain Res.*, 1974, 21, N 3, p. 251—274.
17. Hess R., Negishi K., Creutzfeldt O. D. The horizontal spread of intracortical inhibition in the visual cortex.— *Ibid.*, 1975, 22, N 4, p. 415—419.
18. Hubel D. H., Wiesel T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex.— *J. Physiol., Cr. Brit.*, 1962, 160, N 1, p. 106—154.