

стимулятора и далее на раздражающий электрод. Количество раздражений N фиксируется на счетчике Сч. Блок постоянной задержки введен для того, чтобы моменту раздражения всегда соответствовал один и тот же канал (не первый) анализатора импульсов, а импульсы, накопленные на предыдущих интервалах, дают возможность оценить стационарную величину интенсивности до раздражения.

Определение латентного периода

Экспериментально можно получить значения интенсивности $b(t)$ как функции времени вместе с доверительными границами. Эта функция постоянна до момента раздражения $t=0$ и может как-либо меняться при $t>0$. При $t<0$ также можно определить доверительные границы (постоянные) для $b(t)$, соответствующие заданной доверительной вероятности. Первый момент пересечения этих границ при $t>0$ будем считать величиной латентного периода. При таком определении латентного периода ответа появляется

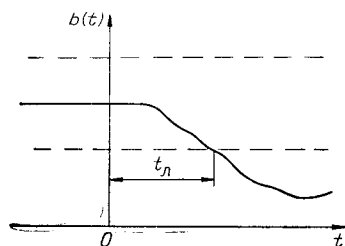


Рис. 2.

возможность определить с одинаковой точностью латентный период как при увеличении, так и при уменьшении активности нейрона в ответ на раздражение; разница между этими двумя случаями исчезает. Определение латентного периода t_n иллюстрируется рис. 2 (штриховые линии, параллельные оси абсцисс, — доверительные границы для интенсивности в стационарном режиме).

Поступила в редакцию
31 декабря 1966 г.,
окончательный вариант —
17 марта 1967 г.

УДК 612.014.423

М. И. ВЕНСЛАУСКАС, В. К. МИЛДАЖИС
(Каунас)

НЕКОТОРЫЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ СЕТЧАТКИ ЛЯГУШКИ, РЕАГИРУЮЩИХ НА ОТКЛЮЧЕНИЕ ВХОДНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ*

Известно, что рецептивные поля (РП) могут выполнять различные детекторные функции [1, 2], например, РП «off» типа могут служить в качестве детекторов затемнения, «on» — детекторов кривизны, «on — off» — детекторов движения и контраста.

На рис. 1 представлена морфологическая организация РП, причем указан электрический ответ элементов поля на раздражение [3—5].

Задача нашей работы — получить количественную оценку некоторых функциональных свойств РП «off» типа. Были проведены следующие исследования: измерения величины входного участка (ВУ) рецептивного поля, площадь раздражения которого микропятнами вызывает ответ выбранной ганглиозной клетки; определена

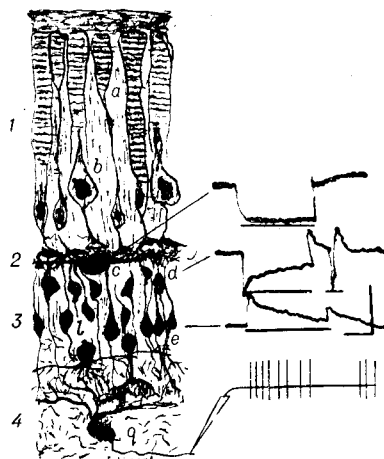
* Редколлегия журнала считает возможным опубликовать эту статью, хотя и имеющую в основном биологический характер, полагая, что материалы, изложенные в ней, могут быть использованы при моделировании периферических органов биологических анализаторов как прототипов совершенных воспринимающих устройств измерительных систем.

эффективность рецепторов (ЭР) темноадаптированных РП, величины ВУ и ЭР при фоновом освещении; определена реакция РП «off» типа на движение.

Методика. Препарированный глазной бокал погружался в специальную камеру, где поддерживалась постоянная температура $+10-12^{\circ}\text{C}$ [6—8]. Импульсы отводились при помощи толстостенного стеклянного микроэлектрода [9—11]. Сигнал через усилитель подавался на осциллоскоп, шлейфовый осциллограф или магнитофон (рис. 2). Для стимуляции применялся модифицированный стимулятор Г. Светихина [12]. Интенсивность I , длительность τ и площадь стимула S можно было менять в широком диапазоне. Границы ВУ определялись при помощи стимула пороговой интенсивности, диаметр которого равен 50 мк , а длительность 200 мсек . Эффективность рецептора ЭР измерялась следующим образом: при $I, \tau = \text{const}$ определялась пороговая площадь пятна в центре РП, вызывающая 2—4 импульса. Стимул скачкообразно через $100-200\text{ мк}$ передвигался к периферии, и измерялась пороговая площадь ΔS_r .

Рис. 1. Морфологическая организация РП с указанием электрического ответа отдельных его элементов во время возбуждения:

1 — первый нейрон: a — палочки; b — колбочки; 2 — внутренний синаптический слой (контакты первого и второго нейронов); 3 — второй нейрон: c — внутренний зернистый слой, горизонтальные клетки; d и e — соответственно быстрые и медленные биполяры; l — амакриновые клетки; 4 — третий нейрон: q — ганглиозная клетка.



Результаты. Входные участки РП «off» типа при темновой адаптации имеют форму неправильного эллипса, большой диаметр которого $1200-2000\text{ мк}$, малый — $1000-1300\text{ мк}$. При фоновом освещении для большинства РП размеры ВУ уменьшались. Однако были обнаружены РП, величины которых с изменением фона не менялись. Рядом авторов показано, что чувствительность центра РП больше чувствительности периферии [7, 13]. Определялись пороговые площади микропятен во входном участке ВУ. Пороговые площади РП «off» типа во всех случаях возрастали при

передвижении стимула от центра к периферии. Нетрудно подсчитать количество рецепторов (m) под пороговым пятном по гистологическим определениям площади, занимаемой одним рецептором. Очевидно, к периферии ВУ m будет возрастать. Следовательно, величина возбуждающего воздействия одного рецептора через промежуточные нейроны на ганглий (назовем ее эффективностью рецептора ЭР) будет уменьшаться.

Зависимость ЭР от его положения в ВУ представлена на рис. 3 (кривые 1, 2, 3). Из графиков видно, что для некоторых темноадаптированных РП ЭР меняется сто раз. При этом в центре РП имеется центральное плато, в котором ЭР всюду приблизительно одинакова. Нужно отметить, что центральное плато не всегда совпадает с геометрическим центром РП.

Измерение ЭР, радиуса РП и радиуса центрального плато при наличии фонового освещения позволяет выделить три вида РП. В одних РП с увеличением интенсивности фонового освещения радиус ВУ и радиус центрального плато сильно уменьшаются (см. рис. 3, кривая 3). В других при увеличении фона радиус ВУ уменьшается, а радиус центрального плато не меняется (см. рис. 3, кривая 2), и в третьих РП при изменении фонового освещения радиусы ВУ и центрального плато почти не меняются (см. рис. 3, кривые 1, 4, 7). ЭР во всех

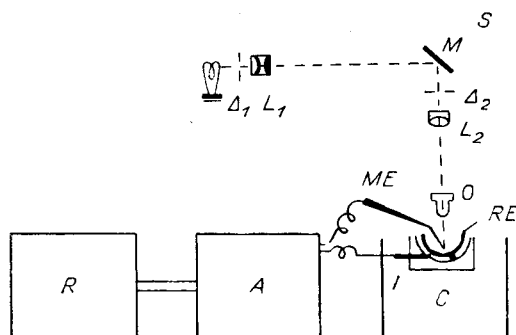
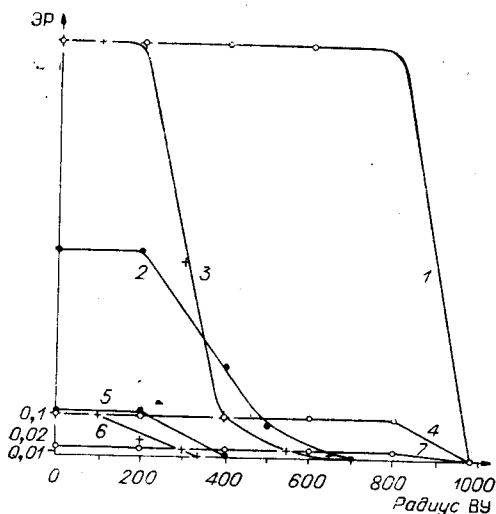


Рис. 2. Блок-схема отводящей и регистрирующей аппаратуры и стимулятора:

S — световой стимулятор; Δ_1 — диафрагма с прерывателем света; Δ_2 — диафрагма; L_1, L_2 — линзы; O — объектив; M — зеркало; C — камера с постоянной температурой $+10-12^{\circ}\text{C}$; RE — сетчатка; ME и I — соответственно отводящий и индифферентный электроды; A — усилитель биопотенциалов; R — регистрирующий блок.

при наличии фонового освещения разной интенсивности позволяет выделить три вида РП. В одних РП с увеличением интенсивности фонового освещения радиус ВУ и радиус центрального плато сильно уменьшаются (см. рис. 3, кривая 3). В других при увеличении фона радиус ВУ уменьшается, а радиус центрального плато не меняется (см. рис. 3, кривая 2), и в третьих РП при изменении фонового освещения радиусы ВУ и центрального плато почти не меняются (см. рис. 3, кривые 1, 4, 7). ЭР во всех

этих случаях с увеличением интенсивности фона уменьшается (см. рис. 3). В некоторых РП за счет фона ЭР уменьшается в пятьдесят раз. Таким образом, перестройка РП при фоновом освещении обуславливается выпадением периферических рецепторов с малой эффективностью и уменьшением ЭР центральной части РП. Перестройка РП под действием фона исследовалась другими авторами [14, 15], но при этом не отмечались РП, радиусы которых при фоновом освещении не меняются.



Обсуждение. В условиях темновой адаптации при раздражении пороговыми стимулами взаимодействием элементов данного РП можно пренебречь. Поэтому наблюдаемое уменьшение ЭР (см. рис. 3, кривые 1—3) естественно объяснить снижением от центра к периферии РП количества синапсов, через которые один рецептор воздействует (разумеется, через промежуточные нейроны) на ганглиозную клетку.

Рис. 3. Графики зависимости ЭР от его положения в РП при темновой адаптации и при разных фоновых освещениях: абсцисса — расстояние от центра в мк; ордината — эффективность рецептора; кривые 1, 2, 3 — зависимость ЭР от положения рецептора в темноадаптированном РП, кривые 4 и 5 — при фоновом освещении 2 лк, 6 — при 0,1 лк, 7 — при 21 лк.

При фоновом освещении основным фактором, вызывающим уменьшение ЭР (см. рис. 3, кривые 4—6), можно считать тормозящее взаимодействие элементов данного РП, хотя при этом на ЭР будет влиять и уменьшение количества синапсов. То, что тормозящее взаимодействие между элементами РП может иметь место, доказано другими авторами [16—19].

Совместное присутствие вытянутости РП, уменьшения ЭР от центра к периферии и явление временной суммации будут обуславливать то, что пятна, движущиеся вдоль большой оси РП, вызовут более интенсивный ответ, нежели пятна, движущиеся в любом другом направлении. Следовательно, описанные выше РП могут детектировать направление движения.

Выводы

Входной участок темноадаптированного РП имеет форму неправильного эллипса. Большой диаметр равен 1200—2000 мк, малый — 1000—1300 мк.

В темноадаптированных РП «off» типа ЭР уменьшается от центра к периферии в сто раз. С увеличением фоновго освещения до 21 лк ЭР уменьшается в 50 раз.

По характеру перестройки РП «off» типа при фоновом освещении можно выделить три вида полей: 1) РП, в которых при увеличении фона ЭР радиус ВУ и радиус центрального плато уменьшаются; 2) РП, в которых с ростом фона ЭР и радиус ВУ уменьшаются, а радиус центрального плато остается неизменным; 3) РП, в которых при увеличении фона ЭР уменьшается, а радиусы ВУ и центрального плато почти не меняются.

ЛИТЕРАТУРА

1. H. K. Hartline. The Response of Single Optic Nerve Fibres of the Vertebrate eye Illumination of the retina.— Amer. J. Physiol., 1938, v. 121, № 2.
2. H. R. Maturana, I. Y. Lettvin, W. C. McCulloch and W. H. Pitts. Anatomy and Physiology of Vision in the Frog (*Rana pipiens*).— J. Amer. Physiol., 1960, v. 43, № 6, pt. 2.
3. А. Л. Бызов. Электрофизиологические исследования сетчатки. М., «Наука», 1966.
4. S. R. Gajal. Histologie du Systeme nerveux de l'homme et des vertebres, t. II. Madrid, Instituto Ramon y Cajal, 1952.

5. S. Polyak. The retina. Chicago, Univ. of Chicago Press, 1941, p. 607.
6. А. Л. Бызов. Физиологическая лабильность сетчатки лягушки.— Физиологический журнал СССР, 1955, № 41.
7. H. V. Barlow. Summation and Inhibition in the Frog's Retina.— J. Physiol. (Cambridge), 1959, v. 111, p. 57.
11. R. C. Gesteland, B. Howland, I. V. Lettvin and W. H. Pitts. Comments on Microelectrodes.— Proc. of the IRE Bio-medical el. issue, 1959, v. 47, № 11.
12. G. Svaetichin, W. Krattenmacher, M. Laufer. Photostimulation of Single Cones.— J. Gen. Physiol., 1960, v. 43, № 6, pt. 2.
13. H. K. Hartline. The Effects of Spatial Summation in the Retina on the Excitation of the Fibres of the Optic Nerve. Amer. J. Physiol., 1940, № 130.
14. В. Д. Глезер, В. А. Иванов, Н. Б. Костелянец. О функциональных изменениях рецептивного поля сетчатки.— Тезисы докладов III конференции по вопросам электрофизиологии нервной системы. М.—Л., 1960.
15. В. Д. Глезер, Н. Б. Костелянец. Об изменениях эффективности величины рецептивного поля сетчатки лягушки.— Биофизика, 1961, т. 6, вып. 6.
16. Г. М. Зенкин, В. В. Максимов. Исследование горизонтального взаимодействия на уровне медленных биполяров лягушки. Количественные характеристики взаимодействия.— Биофизика, 1964, т. 9, вып. 6.
17. Г. М. Зенкин, В. В. Максимов, А. Л. Бызов. Исследование горизонтального взаимодействия на уровне медленных биполяров сетчатки лягушки.— Биофизика, 1964, т. 9, вып. 5.
18. Г. М. Зенкин. О горизонтальном взаимодействии на уровне биполярных клеток сетчатки лягушки.— Биофизика, 1965, т. 9, вып. 6.
19. В. В. Максимов, Г. М. Зенкин, А. Л. Бызов. Исследование функциональных свойств биполяров двух типов в сетчатке лягушки.— Биофизика, 1965, т. 9, вып. 1.

*Поступила в редакцию
28 июня 1966 г.*