

УДК 597.8:591.185.62:591.481.13

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

РОЛЬ ДОБАВОЧНОЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ОПТОКИНЕТИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

С. Л. Кондрашев, О. Ю. Орлов

В оптомоторном барабане исследовали оптокинетические реакции бесхвостых амфибий нескольких видов, выраженные в прослеживании движущихся стимулов глазами, а также поворотом головы или всего тела. Оптокинетические реакции исчезают после перерезки базального оптического тракта. Электрофизиологическое изучение нейронов ядра базального оптического тракта показало, что эти нейроны обладают дирекциональной чувствительностью. Сопоставление данных поведенческих и электрофизиологических экспериментов свидетельствует об участии входящих в состав добавочной зрительной системы дирекционально-чувствительных нейронов в возбуждении оптокинетических реакций у амфибий.

У бесхвостых амфибий зрительные волокна из глаза приходят в центры головного мозга по нескольким трактам. Самый мощный пучок направляется в крышу среднего мозга (тектум), отдельные группы волокон проектируются в ядра промежуточного мозга (претектум и нейропил Беллончи) и, наконец, имеется так называемая добавочная зрительная система, состоящая из парных базальных оптических трактов и одноименных ядер [8, 10]. У амфибий впервые среди позвоночных добавочная зрительная система хорошо различима и имеет самое простое строение — базальный тракт и ядро. У бесхвостых амфибий этот тракт идет от хиазмы каудально вдоль периферии гипоталамуса широкой поверхностной лентой волокон, которая приходит в ядро, лежащее впереди от выхода глазодвигательного нерва в основании среднего мозга (теgmentum) [1, 10].

На лягушках и жабах исследовали (электрофизиологически) зрительные проекции в тектуме и промежуточном мозгу и роль этих проекций и зрительных центров в зрительно-обусловленном поведении [2, 5, 9, 13, 14]. Функционирование добавочной зрительной системы амфибий до сих пор практически не изучено. Между тем данных морфологических исследований [1, 10, 12] достаточно, чтобы приступить к изучению электрофизиологических характеристик этой системы и ее роли в поведении амфибий. С деятельностью добавочной зрительной системы связывают выполнение оптокинетических реакций [3]. Это подтверждается поведенческими опытами [11].

Чтобы исследовать нервные механизмы, лежащие в основе осуществления оптокинетических реакций, и роль добавочной зрительной системы в зрительно-обусловленном поведении бесхвостых амфибий, мы пред-

приняли электрофизиологическое изучение свойств зрительных нейронов из области базального оптического ядра. Кроме того, исследовали оптомоторные реакции амфибий до и после хирургического разрушения структур добавочной зрительной системы.

Методика

Поведенческие опыты (лето 1973 г. и весна 1974 г.) выполнены на 14 травяных лягушках (*Rana temporaria* L.) и 3 серых жабах (*Bufo bufo* L.). Кроме того, наблюдали оптокинети́ческие реакции у неоперированных прудовых (*R. esculenta* L.), озерных (*R. ridibunda* Pall.) лягушек, зеленых жаб (*B. viridis* Laur.) и у японских квакш (*Hyla japonica* Günther).

Оptomоторный барабан представлял собой цилиндр из белой плотной бумаги и имел высоту 40 см, радиус 10 см. Внутри цилиндра закрепляли вертикальные полосы из черной бумаги и черные диски диаметром 2 см. Животные находились внутри барабана в стеклянном прозрачном цилиндре на неподвижном столике. Барабан вращался с помощью электромотора со скоростью 36° в 1 сек или вручную со скоростью около 10° в 1 сек. В этих условиях регистрировали следующие оптокинети́ческие реакции: оптомоторную реакцию — периодические прослеживания движущихся стимулов с поворотом головы или всего тела; оптокинети́ческий нистагм — слежение за стимулами глазами. В некоторых случаях реакции фиксировали на 8- и 16-миллиметровой киноплёнке; скорость съёмки 16 кадров в секунду.

Операция производилась под легким эфирным наркозом. Животное переворачивали на спину и, отогнув нижнюю челюсть, вскрывали черепную коробку с вентральной стороны над областью гипоталамуса. Разрушение трактов электрокоагуляцией (прибор ДК-3) или перерезанием глазным скальпелем производили, как правило, только с одной стороны. У двух лягушек повреждение было билатеральным.

Электрофизиологические эксперименты проведены на 22 травяных лягушках. Для точного определения положения базального оптического ядра мы воспользовались данными морфологического исследования Л. М. Номоконовой [1] и собственными препаратами со срезами мозга лягушки. Отведение электрических реакций осуществлялось металлическими электродами из сплава Вуда в стеклянном капилляре с платинированным кончиком [6] диаметром около 5 мкм. Импульсную реакцию наблюдали на экране осциллографа С1-19 и прослушивали через громкоговоритель. Для электрофизиологических опытов лягушек обездвигивали тубокурарином в дозе 0,1—0,15 мг. Микроэлектрод вводили или с вентральной стороны (вскрытие черепа, описанное выше) или с дорсальной стороны мозга (вскрытие черепа над тектумом) (рис. 1). Регистрируемые ответы зрительных элементов принадлежали, как правило, нейронам. Об этом можно судить по большой амплитуде спайков (до 1 мВ), большим (более 90°) рецептивным полям (РП) и исчезновению реакции после аппликации гамма-аминомасляной кислоты, тормозящей постсинаптическую активность.

Результаты исследований

Нормальные оптокинети́ческие реакции. Чтобы наблюдать отчетливую оптомоторную реакцию, внутри барабана нужно разместить не менее трех полос. Меньшее количество полос практически не вызывало реакции. Все изученные животные медленно поворачивали голову в направлении движения полос (медленная фаза, рис. 2, А), затем резко возвращали ее в исходное положение (быстрая фаза), после чего снова начиналась медленная фаза реакции. Амплитуда отклонений головы у разных животных неодинакова: у одних более, у других менее отчетливо заметна. Часто можно было видеть, как амфибии переступали лапками и перемещались вслед за полосами. Черные диски также возбуждали у жаб и лягушек оптокинети́ческие реакции. Для этого необходимо было не менее 4 пятен. Реакций на 1 или 2 пятна не было совсем. Для возбуждения четкой реакции пятна необходимо размещать по периметру барабана, а не одно над другим. Вертикальный ряд пятен так же, как вертикальная полоса, не возбуждал реакции.

У всех прудовых и озерных лягушек, а также у квакш, помимо оптомоторных движений головы и тела, были отчетливо видны прослеживающие движения глаз — оптокинети́ческий нистагм. При этом оба глаза синхронно двигались вслед за движением полос, затем резко поворачивались обратно, и медленная фаза нистагма повторялась снова. Амплитуда нистагменных движений невелика и составляет около 10°

(рис. 2, Б). Оптикинетический нистагм особенно хорошо заметен при очень медленном движении барабана (менее 10° в 1 сек), а также в тех случаях, когда лягушки некоторое время находились на холоде. При этом следующие движения головы отсутствовали или имели очень малую амплитуду.

У жаб и травяных лягушек при визуальном наблюдении нистагма заметить не удалось, однако при показе фильма со скоростью, в 2 раза большей, чем скорость съемки, нистагм можно было обнаружить. Таким образом, оптикинетический нистагм у травяных лягушек есть, но выражен чрезвычайно слабо. Г. Бируков [4] не наблюдал следующих движений глаз.

Оптикинетические реакции после разрушения базального оптического тракта. Согласно морфологическим данным [1], в составе ба-

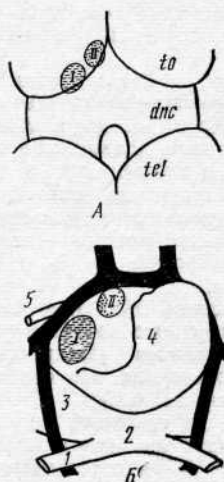


Рис. 1. Схема расположения мест введения микроэлектродов при регистрации дирекционально-чувствительных нейронов. А — мозг лягушки с дорсальной стороны; Б — с вентральной стороны; 1 — область регистрации контрлатеральных; II — ипсилатеральных нейронов; *to* — тектум; *dnc* — промежуточный мозг; *tel* — передний мозг;

1 — зрительный нерв, 2 — хиазма, 3 — зрительные тракты, 4 — гипоталамус, 5 — глазодвигательный нерв

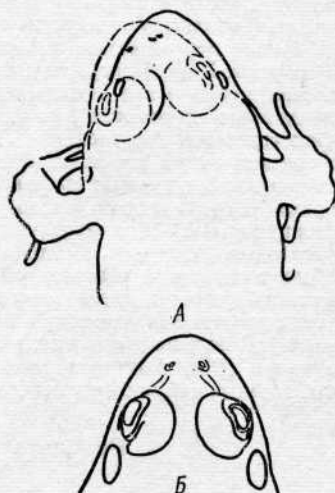


Рис. 2. Оптикинетические реакции озерной лягушки. Прорисовки с кинокадров. А — оптомоторная реакция, обозначены крайние положения головы в медленную фазу реакции; Б — оптикинетический нистагм; пунктиром показано максимальное смещение зрачка правого глаза

зального оптического тракта идут только перекрещенные зрительные волокна. Поэтому их перерезка должна нарушать поступление определенных сигналов лишь из контрлатерального глаза. Оказалось, что после такой односторонней операции у 5 из 14 травяных лягушек и у всех серых жаб оптомоторной реакции не было, когда полосы барабана двигались от височного к назальному углу глаза, контрлатеральному по отношению к перерезанному тракту (рис. 3). При обратном вращении барабана реакция осталась ненарушенной. У двух лягушек с билатеральными повреждениями оптомоторные реакции не проявлялись при вращении барабана в обоих направлениях. Эффект после этих операций был длительным и наблюдался, по крайней мере, в течение одной

недели. Последующий гистологический контроль показал, что у тех животных, у которых и после операции оптомоторные реакции сохранились, разрушение было произведено неточно, так что некоторые волокна, идущие в составе базального оптического тракта, могли остаться нетронутыми.

Электрофизиологические исследования. Из области ядра базального тракта (рис. 1) на глубине 100—500 мкм от вентральной поверхности мозга нами зарегистрированы ответы дирекционально-чувствительных нейронов. Подавляющее их большинство ($n=41$) давало непрерывную реакцию в ответ на движение любых стимулов сзади вперед, т.е. при движении в поле зрения глаза от височного участка к назальному (предпочтительное направление). При движении стимулов в обратном направлении (нуль-направление) реакции не было (рис. 4). Для некоторых нейронов ($n=4$) предпочтительным направлением было как раз обратное — от назального поля к височному. Для очень малого числа нейронов предпочтительным было направление движения в вертикальной плоскости — для 5 нейронов движение стимулов снизу вверх и для 2 сверху вниз. Некоторые нейроны имели небольшую фоновую активность, которая полностью тормозилась при движении стимулов в нуль-направлении.

Описанные нейроны были монокулярными, а их РП составляли почти полное поле зрения контр- или ипсилатерального глаза. Активность ипсилатеральных нейронов ($n=25$) регистрировалась, как правило, ка-

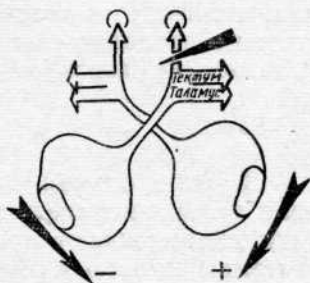


Рис. 3. Нарушение оптокинетических реакций (знак «—») при односторонней перерезке базального оптического тракта. Зрительные пути из глаза во все другие зрительные центры мозга не тронуты. Черные стрелки показывают направление движения стимулов

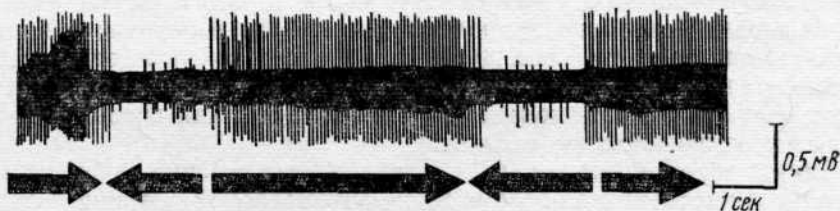


Рис. 4. Реакция дирекционально-чувствительных нейронов на движение вертикальной темной полосы в предпочтительном (стрелки вправо) и в «нулевом» (стрелки влево) направлениях

удальнее и медиальнее места преимущественного отведения контрлатеральных нейронов (рис. 1, А, Б). Взаимное расположение этих областей и результаты сопоставления их с морфологическими данными для того же вида лягушек [1] свидетельствуют о том, что ипсилатеральные элементы — это зрительные нейроны, входящие в состав ядра глазодвигательного нерва, а контрлатеральные элементы — нейроны базального оптического ядра.

Дирекциональная избирательность ответа не зависела от скорости движения и формы стимулов. При движении в предпочитаемом направлении черной границы по белому фону реакция была намного лучше, чем при движении в том же направлении белой границы по черному фону. Практически все нейроны с дирекциональной чувствительностью не реагировали ни на локальную стимуляцию участков РП вспышками света, ни

на изменения общего освещения. Лишь два контрлатеральных нейрона давали реакцию на выключение света.

Замечено, что выраженность реакции сильно зависит от степени пестроты зрительного окружения, т. е. от того, сколько стимулов одновременно находится в РП исследуемого элемента. Реакция на движение единственного пятна диаметром 2 см в 20 см от глаза была очень слабой, но если увеличивать число пятен до 2 и более, располагая их по продольной линии движения, то реакция улучшается. При этом заметно как увеличение частоты следования импульсов, так и уменьшение латентного периода реакции. Такие же особенности наблюдаются при использовании разного количества вертикальных полос.

Обсуждение результатов

В наших опытах разрушение базального оптического тракта вызывало такие же последствия, как и в опытах Г. Лазара [11]. Эти результаты подтверждают предположение о том, что добавочная зрительная система бесхвостых амфибий является афферентным звеном, осуществляющим контроль оптомоторных реакций. По-видимому, под контролем этой системы находится и оптокинетический нистагм, так как базальное оптическое ядро и ядро глазодвигательного нерва расположены рядом и между ними имеются нервные связи [1]. В пользу этого вывода говорит также присутствие в составе глазодвигательного ядра дирекционально-чувствительных нейронов, практически сходных по своим свойствам с дирекционалами из базального оптического ядра.

Наличие дирекционально-чувствительных нейронов объясняет поведение амфибий в оптомоторном барабане. Известно [4], что лягушки с одним закрытым или удаленным глазом только тогда демонстрируют оптомоторную реакцию, когда стимулы двигаются в поле зрения другого интактного глаза в направлении сзади вперед, т. е. от височного участка поля к назальному; при обратном движении реакции нет. То же самое мы наблюдали после перерезки базального тракта с контрлатеральной стороны по отношению к тому глазу, для которого стимулы двигались сзади вперед. Поэтому в данном случае эффект перерезки равносителен удалению одного глаза (рис. 3). Как оказалось, очень многие нейроны-дирекционалы реагируют на предпочтительное движение стимулов в горизонтальной плоскости только в направлении сзади вперед и не отвечают на противоположное движение.

Таким образом, можно предположить, что именно нейроны-дирекционалы ответственны за возбуждение оптомоторной реакции. Такое допущение объясняет, почему даже сохранение интактным второго глаза (или базального тракта) не может вызвать у травяных лягушек оптомоторной реакции в прежнем направлении. Дело в том, что для другого глаза пятна и полосы, вращающиеся вокруг животного, будут двигаться от назального участка поля к височному, а нейронов-дирекционалов с таким предпочтительным направлением очень немного. У прудовых лягушек реакция в этом случае наблюдается, но она весьма слабая [4].

Обращают на себя внимание и другие корреляции между результатами поведенческих и электрофизиологических опытов. Так, и оптомоторная реакция животных, и импульсная реакция нейронов прямо зависят от числа стимулов, одновременно движущихся в предпочитаемом направлении. Это можно объяснить тем, что нейроны суммируют информацию сразу с большого участка зрительного поля, причем увеличение числа стимулов усиливает реакцию нейронов не только за счет сложения реакций на каждый из стимулов, но и за счет некоторого взаимооблегчения реакций на последовательные стимулы. В случае предварительного возбуждения нейрона любым движущимся стимулом активность реакции, например на 2 пятна, заметно возрастает по сравнению с очень

слабой реакцией на те же пятна, предъявляемые без предварительного возбуждения. То, что горизонтальное расположение пятен гораздо более эффективно, чем вертикальное, также можно объяснить облегчением реакции при последовательном предъявлении ряда стимулов в РП клетки.

Можно ли быть уверенным в том, что дирекциональные нейроны организованы только за счет прямых связей с теми ганглиозными клетками сетчатки, аксоны которых составляют базальный оптический тракт, а не за счет связей с другими зрительными центрами? Прямой ответ на этот вопрос могли бы дать только опыты с соответствующими перерезками зрительных путей, разрушениями зрительных центров тектума и промежуточного мозга и отведениями электрической реакции дирекционально-чувствительных нейронов. Таких материалов мы пока не имеем, однако целый ряд косвенных данных говорит в пользу первого предположения.

Действительно, все наиболее эффективные для возбуждения оптокинестических реакций стимулы (вертикальные чередующиеся полосы и пестрые картины из пятен) практически не вызывают реакции ганглиозных клеток, проектирующихся в тектум [7]. Правда, по нашим наблюдениям, такие стимулы заметно возбуждают волокна оп-типа, приходящие из сетчатки в нейропил Беллончи промежуточного мозга, однако роль их в возбуждении оптомоторных реакций следует также исключить из-за отсутствия у них дирекциональной чувствительности. Полное разрушение всех зрительных центров мозга лягушки, исключая ядро базального оптического тракта, и сохранение нетронутым самого тракта [11] не смогло уничтожить оптомоторные реакции. Это также служит подтверждением независимости нормального функционирования добавочной зрительной системы от целостности других зрительных центров мозга.

Каковы же свойства тех волокон, которые приходят в базальное оптическое ядро? Наиболее вероятно, что это элементы с дирекциональной чувствительностью, которые имеются у лягушек в сетчатке [15]. Ни в тектуме, ни в дорсальном таламусе элементов с такими свойствами не обнаружено. По-видимому, аксоны ганглиозных клеток-дирекционалов у лягушки могут идти только в ядро базального тракта. Сюда приходят только контрлатеральные волокна [1], и мы регистрируем здесь контрлатеральные нейроны с дирекциональной чувствительностью. Вряд ли можно исключить вероятность поступления сигналов к нейронам базального оптического ядра от ганглиозных клеток с другими свойствами. В некоторых случаях мы наблюдали реакции, видимо, принадлежавшие волокнам (РП 10—15°); это были реакции на выключение света и без дирекциональной чувствительности.

Литература

1. Номоконова Л. М. Ретино-теgmentальные проекции у лягушки *Rana temporaria* L. Журн. эвол. биохимии и физиологии, 1968, т. 4, № 4.
2. Пигарев И. Н., Зенкин Г. М. Детекторы темного пятна в сетчатке лягушки и их роль в организации пищевого поведения. Журн. высш. нервн. деят-сти, 1970, т. 20, № 1.
3. Пигарев И. Н., Зенкин Г. М., Гирман С. В. Активность детекторов сетчатки у лягушек в условиях свободного поведения. Физиол. журн. СССР, 1971, т. 57, № 10.
4. Birukow G. Untersuchungen über den Optischendrehnystagmus und über die Sehschärfe des Grasfrosches (*Rana temporaria*). Ztschr. vergl. Physiol., 1937, Bd. 25.
5. Ewert J. P. Neural mechanisms of preycatching and avoidance behavior in the toad (*Bufo bufo* L.). Brain, Behav. and Evolut., 1970, vol. 3, № 1—4.
6. Gesteland R. C., Howland B., Lettvin I. J., Pitts W. H. Comments on microelectrodes. Proc. I. R. E., 1959, vol. 47.

7. Grüsser O. J., Grüsser-Cornehls U. Neurophysiologische Grundlagen visueller angeborener Auslösemechanismen beim Frosch. Ztschr. vergl. Physiol., 1968, Bd. 59.
8. Kappers A., Huber G. C., Crosby E. C. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. N. Y., 1936.
9. Kicliter E. Flux, wavelength and movement discrimination in frogs: forebrain and midbrain contributions. Brain, Behav. and Evolut., 1973, vol. 8, № 5.
10. Knapp H., Scalia F., Riss W. The optic tracts of *Rana pipiens*. Acta neurol. scand., 1965, vol. 41.
11. Lásár G. Role of the accessory optic system in the optokinetic nystagmus of the frog. Brain, Behav. and Evolut., 1972, vol. 5, № 6.
12. Lásár G., Székely G. Distribution of optic terminals in the different optic centres of the frog. Brain Res., 1969, vol. 16, № 1.
13. Lettvin J. J., Maturana H., McCulloch W. C., Pitts W. H. What the frog's eye tells the frog's brain? Proc. I. R. E., 1959, vol. 47.
14. Muntz W. R. A. Effectiveness of different colors of light in releasing positive phototactic behaviour of frogs, and a possible function of the retinal projection to the diencephalon. Journ. Neurophysiol., 1962, vol. 25, № 6.
15. Norton A. L., Spekrijse H. C., Wagner H. G., Wolbarsht M. L. Responses to directional stimuli in retinal preganglionic units. Journ. Physiol. (Engl.), 1970, vol. 206, № 1.

Рекомендована кафедрой зоологии
позвоночных Московского государст-
венного университета
им. М. В. Ломоносова

Поступила
10 июня 1975 г.