

Хлудова Л. К., Греченко Т. Н. Проблемы нейроэкологии: действие солей тяжелых металлов на нейроны // Вестник Моск. университета. Сер. 14. Психология. 1994. № 1. С. 28–36.

Хлудова Л. К., Греченко Т. Н., Соколов Е. Н. Участие натриевых и кальциевых потенциалзависимых ионных каналов в пластичности командных нейронов при внутриклеточных раздражениях // 1 Всесоюзная конференция по нейронаукам. Киев, 1986.

## **МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕХАНИЗМОВ АХРОМАТИЧЕСКОГО ЗРЕНИЯ: ОТ ЧЕЛОВЕКА К ПРОСТЫМ НЕРВНЫМ СИСТЕМАМ<sup>1</sup>**

*А. М. Черноризов, Е. Д. Шехтер, М. М. Зимачев, Д. Ф. Гадельшина*

МГУ им. М. В. Ломоносова, факультет психологии (Москва)

*amchern53@mail.ru*

Представлены результаты экспериментального исследования ахроматического зрения улитки *Helix lucorum*, полученные путем одновременной регистрации суммарной электрической активности глаза и оптического нерва. Обсуждается гипотеза о том, что в зрительных системах человека и животных интенсивность света кодируется двумерным «вектором возбуждения», компонентами которого являются реакции «яркостных» (*on*-типа) и «темновых» (*off*-типа) нейронов.

*Ключевые слова:* ощущение яркости, электроретинограмма, оптический нерв, *on*- и *off*-системы зрения.

### **Введение**

В классической нейрофизиологии зрения механизм кодирования яркости света ассоциируется с активностью одного типа нейронов, так называемых «яркостных» нейронов *on*-типа, частота разрядов которых монотонным образом связана с величиной интенсивности освещения. Однако в современных психофизиологических исследованиях зрения человека и животных обнаруживается, что интенсивность света кодируется двумерным «вектором возбуждения», компонентами которого являются реакции как «яркостных» (*on*-типа), так и «темновых» (*off*-типа) нейронов (Соколов, 2003). Это означает, что в каждый момент времени наличное ощущение интенсивности (яркости) света определяется соотношением в активности яркостного и темнового нейронных систем, оппонентным образом реагирующих на свет и затемнение: увеличение интенсивности света приводит к возбуждению яркостного и торможению темнового каналов, тогда как уменьшение освещения вызывает обратный эффект. При таком способе кодирования параметры ответов каждого из двух нейронных модулей – яркостного или темнового – утрачивают самостоятельное значение, и интенсивность света однозначно определяется только соотношением их активности. Кодирование интенсивности света «вектором возбуждения», компонентами которого являются реакции темновых и яркостных нейронов, получило наименование «векторного кодирования яркости» (Соколов, 2003). Проверка гипотезы о векторном способе кодировании яркости была реализована в психофизиологических экспериментах с человеком, а также в поведенческих

1 Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 09-06-00366а.

и нейрофизиологических опытах на животных (обезьяна, кролик, рыбы, лягушка, моллюск) (Соколов, 2003; Измайлов и др., 2006). В этих экспериментах методами многомерного шкалирования были построены двухканальные модели ахроматического зрения, которые для человека и всех исследованных животных имели вид двумерной сферы (Измайлов и др., 1989; Измайлов, Исайчев, Шехтер, 1998; Измайлов и др., 2006; Черноризов и др., 2009; Chernorizov, Sokolov, 2010). В терминах нейрофизиологии двумерность моделей ахроматического зрения может интерпретироваться как свидетельство того, что в различение градаций яркости вовлечены два оппонентных друг другу нейронных механизма. Основная задача наших исследований зрительной системы моллюска – проверка гипотезы о том, что модульный (векторный) принцип организации механизмов ощущений яркости является универсальным в широком ряду животных, включая беспозвоночных. В предыдущей серии работ с внутриклеточной регистрацией мы обнаружили в сетчатке глаза улитки два типа светочувствительных элементов – «яркостных» и «темновых», аналогичных «яркостным» (*on*-типа) и «темновым» (*off*-типа) нейронам в зрительной системе позвоночных (Черноризов и др., 2009; Шехтер, Греченко, 2009; Chernorizov, Sokolov, 2010). Данное исследование является логическим продолжением этой серии и посвящено изучению темнового и яркостного нейронных модулей яркостной системы зрения моллюска методами регистрации и анализа суммарной электрической активности глаза (электроретинограммы) и суммарной электрической активности оптического нерва.

## Процедура и методы исследования

Опыты проводились на темноадаптированном полуинтактном препарате виноградной улитки (*Helix pomatia*), включающем глаз, окологлоточное ганглионарное кольцо и оптический нерв, связывающий эти структуры. В качестве фотостимулятора использовали экран монитора компьютера. Стимулами служили гомогенные монохромные вспышки света различной длительности (от 100 мс до 3 с), яркости (в диапазоне от 2 кд/м<sup>2</sup> до 75 кд/м<sup>2</sup>) и цвета. Одновременная регистрация электроретинограммы и активности оптического нерва осуществлялась с использованием стандартной электрофизиологической аппаратуры. Для сбора и обработки электрофизиологических данных использовались программы Sonap (Кулаичев, 2002) и Statistica 5.

## Результаты исследования

Электроретинограмма виноградной улитки, в отличие от ЭРГ позвоночных, включает только роговично-позитивный компонент, латентность и амплитуда которого варьирует в пределах 2÷3 с и 0,3÷0,9 мВ соответственно. Анализ этого компонента на стимулы разной интенсивности и спектрального состава показал, что сетчатка улитки наиболее чувствительна к изменениям в интенсивности стимулов синего цвета. Таким образом, главной составляющей ЭРГ является позитивный пик, «привязанный» к моменту включения стимула. В соответствии с общепринятой классификацией световых реакций (Hartline, 1940), мы обозначили этот пик как «*on*»-пик («*on*»-ответ). За *on*-ответом всегда следует фаза медленного затухания реакции, которая никогда не сопровождается *off*-ответом на выключение, противоположным по знаку *on*-ответу на включение света. Это является еще одним харак-

терным отличием ЭРГ улитки от ЭРГ позвоночных животных с четко выраженным *off*-пиком в виде так называемой «d-волны». В отличие от ЭРГ, суммарная реакция на свет оптического нерва двухфазна: первая фаза этого ответа, так же как и «*on*»-пик в составе ЭРГ, связана с включением светового стимула и может быть обозначена как «*on*»-ответ зрительного нерва на свет. Второй всплеск спайковой активности оптического нерва совпадает по времени с моментом медленного возвращения потенциала ЭРГ к фоновому уровню. С целью проверки гипотезы о том, что вторая фаза ответа оптического нерва является реакцией на выключение светового стимула, т. е. «*off*»-ответом, изучалась зависимость между временем появления второй фазы ответа оптического нерва и моментом выключения света в условиях варьирования длительности стимуляции. В результате было обнаружено, что, в соответствии с гипотезой, увеличение длительности фиксированного по интенсивности светового стимула от 100мс до 36с сопровождается возрастанием латентного периода второй фазы спайковой активности оптического нерва.

Таким образом, исследование одновременно регистрируемых ЭРГ и реакций оптического нерва свидетельствует о том, что периферическая часть зрительной системы улитки способна различать достаточно малые перепады в интенсивности освещения. При этом максимум яркостной дифференциальной чувствительности приходится на область синих цветов. Это находится в полном соответствии с тем фактом, что фоторецепторы улитки содержат только один пигмент – родопсин, оптимум поглощения которого приходится на сине-зеленую область видимого спектра с пиком на 490–500 нм (Chernorizov et al., 1994). Какие клеточные структуры являются источником ЭРГ виноградной улитки? В пользу фоторецепторного происхождения ЭРГ виноградной улитки свидетельствует ее форма, напоминающая инвертированную по знаку форму внутриклеточной реакции отдельного фоторецептора (Brown, Flaming, 1977). ЭРГ с такой же простой формой можно зарегистрировать и от глаза со сложной сетчаткой (например, кошки), если с помощью определенных воздействий исключить работу клеток внутреннего ядерного слоя, сохранив нормальное функционирование фоторецепторов. Однако содержащие один и тот же пигмент фоторецепторы виноградной улитки неоднородны как морфологически, так и функционально. Морфологически, по размерам микровиллярного аппарата, фоторецепторы сетчатки улитки делят на два типа (Зайцева, 1992). Функционально фоторецепторы виноградной улитки также неоднородны, поскольку одна их часть реагирует на свет деполаризационным, а другая – гиперполяризационным смещением фонового (темнового) уровня мембранного потенциала. Поскольку этот результат получен не только на интактной сетчатке (Черноризов и др., 2009; Chernorizov, Sokolov, 2010), но и при исследовании полностью изолированных клеток (Шехтер, Греченко, 2009), то можно утверждать, что разнонаправленность фоторецепторных ответов у виноградной улитки обусловлена эндогенно, т. е. свойствами самих фоторецепторов. Несмотря на то, что потенциалы отдельных фоторецепторов улитки имеют противоположную полярность, суммарный электрический ответ ее сетчатки «монополярен» и состоит только из одного роговично-позитивного колебания «*on*»-типа при отсутствии «*off*»-реакции выключения. Это может быть объяснено следующим образом. Латентный период световых реакций у обоих типов фоторецепторов одинаков, но реакции гиперполяризационного типа характерны лишь для относительно небольшой части фоторецепторов (Шехтер, Греченко, 2009). Как следствие, в интегральной форме (ЭРГ) активность этого типа клеток может маскироваться активностью доминирующих в сетчатке фоторецепторов, гиперполяризующихся

светом. Можно предположить далее, что фоторецепторы этих двух типов представляют собой «яркостные» (возбуждаемые светом, деполяризующиеся) и «темновые» (тормозимые светом, гиперполяризующиеся) элементы сетчатки. А тогда отсутствие проявлений *off*-пика (эффекта выключения света) в ЭРГ виноградной улитки объясняется не отсутствием специализированной «темновой системы» в сетчатке улитки, а ее «маскировкой» активностью доминирующей «яркостной системы».

В отличие от ЭРГ, в светоиндуцированной активности оптического нерва присутствуют как *on*-ответ на включение света, так и *off*-разряд, следующий за выключением стимула. Эти реакции, по-видимому, принадлежат разным популяциям нервных волокон, поскольку представлены потенциалами действия разной амплитуды. Если для *on*-ответа характерны относительно высокоамплитудные потенциалы действия (ПД), то в *off*-реакцию вовлечены низкоамплитудные ПД. Кроме того, по сравнению с *on*-ответом *off*-реакция менее выражена, что говорит об относительно небольшом числе волокон, реагирующих на выключение освещения. Это позволяет связать происхождение *off*-ответа оптического нерва с деятельностью малочисленных фоторецепторов, гиперполяризующихся светом и, соответственно, деполяризующихся его выключением (последнее и является, по сути, механизмом *off*-реакции). Таким образом, данные внутриклеточных исследований и исследований суммарной электрической активности глаза моллюска в совокупности позволяют предполагать, что в ахроматической зрительной системе виноградной улитки «яркостный» и «темновой» модули формируются уже на уровне фоторецепторов. В зрительных системах животных, сетчатка которых значительно сложнее, чем сетчатка виноградной улитки, «яркостный» и «темновой» каналы образуются на более высоком клеточном уровне. Так, у рыб проявление активности этих каналов впервые обнаруживается в слое биполярных клеток сетчатки (Соколов, 2003; Chernorizov, Sokolov, 2010).

## Заключение

Наши собственные и литературные данные свидетельствуют в пользу того, что нейронной основой различения яркости является согласованная активность «*on*»- и «*off*»-каналов зрительной системы. Зрительные системы человека и разных животных могут использовать разные «тактические приемы» для формирования «яркостного» (*on*) и «темнового» (*off*) модулей: у позвоночных эти модули формируются на уровне нейронов сетчатки (начиная с биполяров), а у беспозвоночных – уже на уровне фоторецепторов. Однако сам принцип оппонентности в функционировании механизмов зрения, предполагающий взаимодействие в реакциях на свет «темнового» и «яркостного» модулей, по-видимому, универсален для позвоночных и беспозвоночных животных.

## Литература

- Зайцева О. В. Структурная организация сенсорных систем улитки // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42. Вып. 6. С. 1132–1150.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д. Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестник МГУ. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // Сенсорные системы. 2006. Т. 20. № 1. С. 1–11.

- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Кулаичев А. П. Компьютерная электрофизиология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002.
- Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УРСС, 2003.
- Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н., Гарусев А. В. Психофизиология ахроматического зрения: от простых нервных систем к человеку // Психология человека в современном мире. Т. 4. 2009. С. 370–377.
- Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н. Два типа фоторецепторов в ахроматической зрительной системе виноградной улитки // Экспериментальная психология. 2009. Т. 2. № 2. С. 5–15.
- Brown K. T., Flaming D. G. Intracellular recording in outer segments of red and green rods of the toad // Society for Neuroscience Abstracts. 1977. № 3. P. 554.
- Chernorizov A. M., Shekhter E. D., Arakelov G. G., Zimachev M. M. The Vision of the Snail: The Spectral Sensitivity of the Dark-Adapted Eye // Neurosci. & Behav. Physiol. 1994. V. 24. № 1. P. 59–62.
- Chernorizov A. M., Sokolov E. N. Mechanisms of achromatic vision in invertebrates and vertebrates: A comparative study // Spanish J. Psychology. 2010. V. 13. № 1. P. 18–29.
- Hartline H. K. The nerve messages in the fibers of the visual pathway // J. Opt. Soc. Am. 1940. V. 30. P. 239–247.
- 

## Научное издание

Серия

«Интеграция академической и университетской психологии»

# ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ В РОССИИ

## Традиции и перспективы

Оригинал-макет и верстка – С. С. Фёдоров  
Корректор – Л. В. Бармина

Лицензия ЛР № 03726 от 12.01.01  
Издательство «Институт психологии РАН»  
129366, Москва, ул. Ярославская, 13  
Тел.: (495) 682-51-29  
E-mail: rio@psychol.ras.ru  
www.ipras.ru

Сдано в набор 15.09.10. Подписано в печать 29.09.10  
Формат 70 × 100/16. Бумага офсетная. Печать офсетная  
Гарнитура ITС SNARTER. Усл. печ. л. 72,15. Уч.-изд. л. 61  
Тираж 500 экз. Заказ .

Отпечатано с готовых диапозитивов в ППП «Типография „Наука“»  
121099, Москва, Шубинский пер., 6