

NEUROFIZIOLOGINIAI REGOS POVAIZDŽIO KORELIATAI

F. LAUGALYS

Ivadas

Gyvo organizmo jutimo organai — tai savotiški jo „langai“ į vidinį ir išorinį pasaulį (2, 3). Bet koks pakankamo stiprumo dirgiklis, veikdamas mūsų jutimo organus, sukelia įvairias tiek psichologines, tiek ir neurofiziologines reakcijas. Tos reakcijos yra informacijos priėmimo, saugojimo, apdorojimo bei panaudojimo pagrindas. Be to, jos nenutrūksta nustojus dirginti, bet trunka dar kurį laiką. Tai savotiški liekamieji, arba pėdsakiniai, reiškiniai. Klasikinis tokių liekamųjų reiškinų pavyzdys yra regos povaizdžiai. Psichologai juos pastebėjo ir tiria jau gana seniai (10, 6). Neurofiziologiniai jų koreliatų tyrimai turi trumpesnę istoriją. Ypač jie suintensyvėjo pastaraisiais dešimtmečiais, pradėjus tam naudoti mikroelektrodus, kuriais galima užregistruoti atskiro nervų sistemos neurono arba jų grupės reakcijas. Trumpai regos povaizdžio neurofiziologinių koreliatų apžvalgai ir skirtas šis darbas.

Psichologinės regos povaizdžio charakteristikos

Jei trumpai pažiūrėsime į ryškų šviesos šaltinį ir užmerksime akis, tai užsimerkus dar kurį laiką liks šviesos pojūtis, kuris pamažu silpnės, kol pagaliau visai užges. Toks palengva nykstantis pojūtis, nustojus veikti dirgikliui, ir vadinamas regos povaizdžiu. Pirmieji regos povaizdį aprašė I. Niutonas, G. T. Fechneris, H. Helmholtzas, bet tiksliau išmatuotas, L. Balonovo (10, 7) nuomone, jis buvo vėliau. Regos povaizdis reiškiasi tuo, kad, pasibaigus regos pojūčiui, po 35—40 ms tamsos periodo iškyla vaizdas. Ši pirmoji šviesi povaizdžio fazė vadinama Heringo vaizdu. Intensyvumu ji beveik prilygsta pojūčiui dirgiklio veikimo metu ir išsaugo pagrindines jo kokybines charakteristikas — tą pačią spalvą, jei dirginimas chromatinis, ir šviesumą, jei dirginimas achromatinis. Heringo vaizdo trukmė, sudirginus tinklainės centrą, yra 70—80 ms, o periferiją, — 45—50 ms. Išnykus Heringo vaizdui, vėl stoja

tamsos periodas, kuris trunka 3—4 kartus ilgiau už pirmąjį — apie 160 ms. Po jo eina antra šviesi fazė — Purkinjė vaizdas, kuris trunka 170—500 ms ir pasižymi detalių ryškumu. Jei per dirgiklio ekspoziciją žmogus nespėjo jo detalizuoti, tai Purkinjė vaizde detalės atkuriamos ypač ryškiai. Purkinjė vaizdą seka trečias, daug ilgesnis tamsos periodas, po kurio eina trečia šviesi povaizdžio fazė — Heso vaizdas. Jis gali trukti labai ilgai (iki 10 s), jo trukmę nustatyti sunku, nes ir pradžia, ir pabaiga neryškios. Tokiu būdu galima išskirti net 4 vaizdo ir tamsos fazes. Paprastai kuo vėliau nuo dirgiklio veikimo pabaigos randasi šviesi povaizdžio fazė, tuo ji silpnesnė, nepatvaresnė ir ilgesnė. Toks periodiškumas ir faziškumas būdingas visų aferentinių sistemų povaizdžiams (10, 34—38; 18, 109—117). Ne visos fazės visada būna nuoseklios ir tolygios. Jų laiko parametrai priklauso nuo akies adaptacijos, dirginimo sąlygų, dirgiklio charakteristikų ir t. t. (10, 22—23).

Iki tam tikros ribos didinant šviesos dirgiklio intensyvumą, trumpėja povaizdžio latentinis periodas ir tamsos intervalai tarp atskirų fazių, daugėja šviesių fazių, jos tampa ryškesnės ir ilgesnės, keičiasi jų kokybė. Didinant šviesos dirgiklio trukmę (jei intensyvumas didelis, jo slenkstinė trukmė — 100—200 mks, o jei mažesnis, — 10 ms), šviesos fazės intensyvėja ir ilgėja, o tamsos intervalai — trumpėja (tiesa, kartais Heringo vaizdas gali sutrumpėti, bet Purkinjė vaizdas paprastai ilgėja). Regos povaizdį veikia ir dirgiklio erdvinis dydis — slenkstinis dydis yra apie $1^{\circ}4'$ (10, 16). Regos povaizdis susidaro dirginant tiek vieną, tiek abi akis. Monokuliniai regos povaizdžiai paprastai esti trumpesni ir turi mažiau fazių, tačiau bendru pobūdžiu ir tėkme nesiskiria nuo binokulinių. Būdinga, kad suaugusiems sveikiems žmonėms dirginant vieną akį susidaro monokulinis povaizdis. Vaikams, ypač jei dirgiklis sudomina, vienos akies dirginimas gali sukelti povaizdį abiejose akyse. Suaugusiems taip būna, sergant kai kuriomis ligomis. Monokuliniai regos povaizdžiai, sukelti trumpo blyksnio, paprastai išnyksta, kitą akį apšvietus stipresne šviesa. Jei kita akis apšviečiama silpna šviesa, tai pranykęs pirmosios akies regos povaizdis gali vėl atsirasti. Toks pridėtinis mažo intensyvumo apšvietimas trumpina Heringo vaizdo latentinį periodą, ilgina vaizdo trukmę, keičia jo kokybę. Didelio intensyvumo pridėtinis dirgiklis gali slopinti Heringo vaizdą, bet beveik neveikti Purkinjė vaizdo. Norint nuslopinti Purkinjė vaizdą, pridėtinio dirgiklio intensyvumą reikia padidinti du kartus. L. Balonovo (10, 23) nuomone, pridėtinio dirgiklio slopinantį poveikį galima paaiškinti tuo, kad, apšvietus vieną akį, padidėja kitos akies jautrumo slenkstis. Regos povaizdį taip pat veikia ir pridėtinio dirginimo laikas — jei papildomas dirgiklis veikia kartu su pagrindiniu stimulu, tai Purkinjė vaizdas arba visai neužgęsta, arba vėl atsiranda po 1—2 s. Jei papildomai dirginti pradeda 5—10 s anksčiau už pagrindinį dirgiklį, o vėliau abu dirgikliai veikia kartu, tai Purkinjė fazė būna trumpa ir neintensyvi. Jeigu papildomai dirginama šviesos blyks-

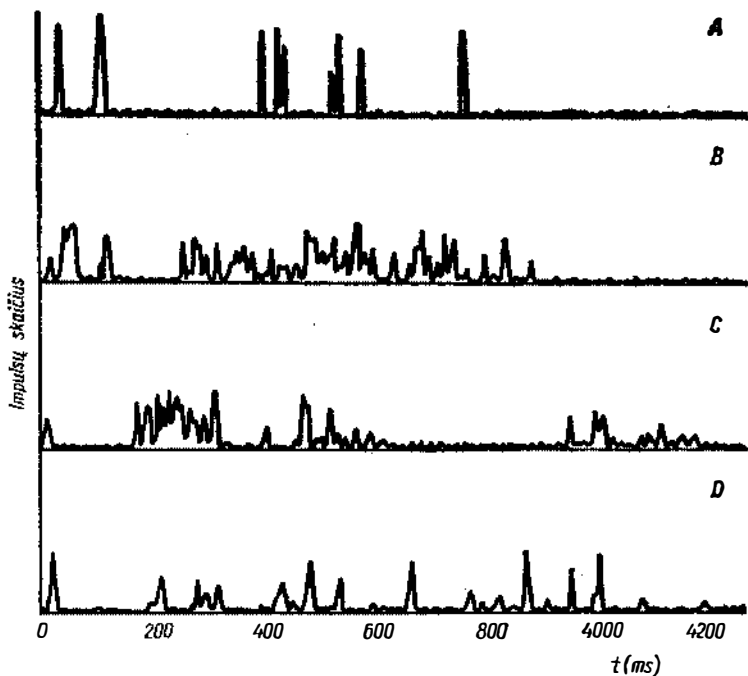
niu tada, kai Purkinjė vaizdo intensyvumas maksimalus, tai jis trumpam išnyksta, o paskui vėl susidaro, dar stipresnis ir intensyvesnis. Regos pavaizdį veikia garso, vestibuliniai, propriocep-ciniai, skausmo, terminiai, skonio ir kiti dirgikliai (10, 24—30; 18, 109—117).

Regos pavaizdžio koreliatai centrinėje nervų sistemoje

Apšvietus tinklainę trumpu šviesos blyksniu, smegenų regos žievėje, šoniniame keliniam kūne ir kitose regos sistemos nervų struktūrose galima pastebėti įvairius liekamuosius reiškinius (1, 381—386; 7, 355; 8, 84—92; 9, 213—231; 12, 1071; 13, 875; 15, 905; 17, 715; 21, 451; 22, 254; 24, 627), kurių trukmė sutampa su regos pavaizdžio trukme. Tuos reiškinius galima registruoti įvairiais meto-
dais, kadangi jie būna įvairių formų — cheminių, terminių, elekt-
rinių ir t. t. Elektrofiziologiniais eksperimentais liekamuosius reiškinius galima nustatyti iš suminio elektrinio aktyvumo (EEG, sukeltiniai potencialai) arba neuro-
no impulsinio aktyvumo pakitimų. Įvairių gyvūnų (pvz., kačių, triušių, žiurkių ir pan.) tyrimai rodo, kad jų neuronų impulsinio aktyvumo laiko charakteristikos, atsakan-
tį šviesos blyksnį, iš esmės yra panašios (15, 909). Panašios taip pat ir žmogaus regos pavaizdžio trukmės charakteristikos. V. Polianskio (15, 909), I. Kondratjevės (12, 1075) ir kitų (10, 144—
150) nuomone, tai leidžia daryti išvadą, kad žmogaus ir aukštesnių-
jų gyvūnų neurofiziologiniai mechanizmai yra panašūs. Jei ši prie-
laida iš tikro teisinga, tai įvairių eksperimentinių gyvūnų nervų
sistemą galima naudoti kaip modelį regos pavaizdžio neurofizio-
loginių koreliatų tyrimui.

Įvairiose regos sistemos nervų struktūrose galima rasti neuro-
nų, kurie į trumpą šviesos blyksnį atsako trumpomis, kompaktiš-
komis impulsų serijomis (7, 355; 8, 84—92; 22, 254). Tas padidė-
jusio aktyvumo serijas arba fazes tarpusavyje skiria savotiški
„tylos“ intervalai arba sumažėjusio aktyvumo fazės. Į paveiksle
parodyta tokios reakcijos poststimulinė histograma, gauta, mūsų
laboratorijoje užregistravus triušio šoninio kelinio kūno neuro-
no reakciją į difuzinį šviesos blyksnį. Matome, kad nervų sistema į
šviesos blyksnį atsako periodišku jaudinimu. Galimas dalykas, kad
neuro-
no atsakymo tikimybė padidėjusio aktyvumo fazėje yra dides-
nė, o sumažėjusio aktyvumo fazėje — mažesnė. Si prielaida patik-
rinama vadinamoju porinių dirgiklių metodu, kai dirginama ne
vienu šviesos dirgikliu, bet dviem trumpais šviesos blyksniais, laiko
intervalą tarp jų keičiant paprastai nuo 0 iki 2 s. Pirmasis tos po-
ros dirgiklis vadinamas kondiciniu, o antrasis — testiniu. Taip ga-
lima nustatyti nervų sistemos sugebėjimą atsakyti į antrąjį dir-
giklį tada, kai joje vyksta įvairūs procesai, kuriuos sukėlė pirmasis
dirgiklis. Šis kintantis nervų sistemos jautrumas, trunkantis pa-
prastai apie 500 ms po sudirginimo, vadinamas atsistatymo ciklu

(AC) (11, 1011; 13, 874; 15, 907; 17, 719; 18, 109). Mūsų turimais duomenimis, geriausiai ištirti monokuliniai kontralateraliniai AC, kadangi dėl regos sistemos struktūros ypatybių akies anatomiciniai ryšiai su kontralateraliniu smegenų pusrutuliu yra ryškesni. Kaip buvo minėta anksčiau, regos pavaizdžiai gali būti ne vien monokuliniai, bet ir binokuliniai, pavaizdis gali pereiti iš vienos akies



1 pav. Triušio šoninio kelinio kūno neuronų reakcijų į trumpalaikį (10 ms) difuzinę tinklainės apšvietimą poststimulinės histogramos

Kiekviena poststimulinė histograma gauta, elektroniniu impulsų analizatoriumi suklojus vieną ant kitos dešimt atskirų reakcijų į tą patį dirgiklį. (Šviesos blyksnis pateiktas koordinacinių pradžioje.) t — laikas (milisekundėmis) po sudirginimo, *A, B* — jaudinimo-slopinimo tipo neuronų reakcija, *C* — slopinimo-jaudinimo tipo neuronų reakcija, *D* — slopinimo tipo neuronų reakcija

į kitą. Todėl, matyt, reikia tirti taip pat ir ipsilateralinius monokulinius bei kontralateralinius ir ipsilateralinius binokulinius AC.

Įvairūs autoriai (8, 84—92; 9, 213—231; 12, 1071; 13, 876; 15, 904; 17, 299) pagal atsakymo į šviesos blyksnį fazių pobūdį regos sistemos neuronus skirsto į šias grupes:

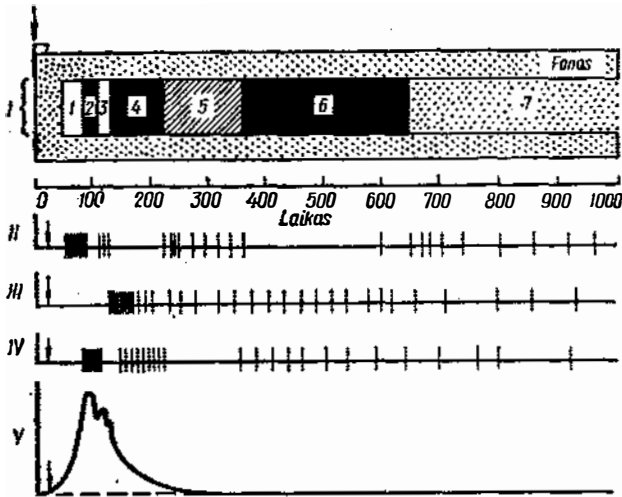
1) neatsakančius neuronus. Jų impulsinis aktyvumas, veikiant šviesos dirgikliu, nesikeičia;

2) jaudinimo-slopinimo neuronus. Jų atsakymas fazinis. Pirmą atsakymo fazę padidėjusio aktyvumo. Po jos eina sumažėjusio aktyvumo fazė;

3) slopinimo-jaudinimo neuronus. Jų atsakymo pirmą fazę sumažėjusio aktyvumo, ją lydi padidėjusio aktyvumo fazė;

4) slopinimo neuronus. Jų atsakymas — viena sumažėjusio aktyvumo fazė.

Kai kuriose nervų struktūrose išskiriamas dar penktas tipas — jaudinimo neuronų, kurie į blyksnį reaguoja impulsinio aktyvumo sustiprėjimu (8, 84—92; 9, 213—231). Pirmame paveiksle parodyta kai kurių triušio šoninio kelinio kūno neuronų reakcijų tipai. R. Jun-



2 pav. Žmogaus subjektyvių regos pavaizdžių ir katės regos žievės bei tinklainės neuronų reakcijų į trumpalaikį šviesos blyksnį koreliacija (27, 388)

I — subjektyvių, einančių viena po kitos, pavaizdžio fazių schema: 1 — pirminis vaizdas, 2 — pirmas tamsos intervalas, 3 — Heringo vaizdas, 4 — antras tamsos intervalas, 5 — Purkinjė vaizdas, 6 — trečias tamsos intervalas, 7 — Heso vaizdas; II — tinklainės neuronų, reaguojančių į šviesos įjungimą, ir smegenų žievės B tipo neuronų reakcijos; III — tinklainės neuronų, reaguojančių į šviesos išjungimą, ir smegenų žievės D tipo neuronų reakcijos; IV — tinklainės neuronų, reaguojančių į šviesos įjungimą bei išjungimą, ir smegenų žievės E tipo neuronų reakcijos; V — tinklainės receptoriaus (kolbelių srityje) reakcija, užregistruota ląstelės viduje. Šviesos blyksnis parodytas rodyklėle. Visuose (II—V) piešiniuose rodyklėlės pastumtos į dešinę, kadangi tamsus regos pavaizdžio intervalas čia 20—40 ms ilgesnis už regos žievės B tipo neuronų reakcijos latentinį periodą. Schemoje parodytos taip pat tinklainės elementų ir žievės neuronų reakcijos. Matome, kad žievės neuronų impulsai retesni ir reguliaresni. B tipo žievės neurono reakcijoje pirmos padidėjusio aktyvumo fazės pabaiga atitinka E tipo neurono padidėjusio aktyvumo fazės pradžią. E tipo neurono padidėjusio aktyvumo fazė, kai tinklainė apšviečiama trumpu blyksniu, atitinka pirmą regos pavaizdžio tamsos intervalą. Užmerkus akis tamsoje, subjektyvus pojūtis turi ne juodą, bet pilką atspalvį — tai vadinamoji „pačios tinklainės pilka šviesa“, kuri yra šviesesnė negu tamsos intervalai tarp šviesių pavaizdžio fazių. Schemoje ji pažymėta kaip fonas

gas (27, 378) pateikia truputį kitokią regos žievės neuronų klasifikaciją:

1) A neuronai. Jie nereaguoja į difuzinį blyksnį arba tamsą, bet gali reaguoti į talamo arba vestibulinio aparato dirginimą;

2) B neuronai. Šviesą įjungus jie suaktyvėja, o ją išjungus, — impulsinis aktyvumas sumažėja;

3) C neuronai. Į šviesos įjungimą ir išjungimą reaguoja sumažėjusiu aktyvumu. Taip pat kartais gali reaguoti ir B tipo neuronai, jei įjungiant šviesą kita akis bus papildomai dirginama;

4) D neuronai. Į šviesos įjungimą reaguoja sumažėjusiu aktyvumu, o į išjungimą — padidėjusiu. Kai blyksnis trumpas, jie reaguoja ryškia sumažėjusio aktyvumo faze;

5) E neuronai. Jie į šviesos įjungimą reaguoja sumažėjusiu aktyvumu, o į išjungimą — padidėjusiu.

Abi šios klasifikacijos turi daug bendra, bet visiškai sutapatinti jas vargu ar galima. Pirmuoju atveju neuronai skirstomi pagal reakciją į trumpalaikį blyksnį (abi — įjungimo ir išjungimo — reakcijos susilieja). Antruoju atveju jie skirstomi pagal reakciją į ilgalaikį šviesos dirgiklį (reakcijos į šviesos įjungimą ir išjungimą yra savarankiškos). V. Polianskio (15, 906) nuomone, B grupei (vadinamiesiems ryškumo neuronams) galima priskirti kai kuriuos jaudinimo-slopinimo, slopinimo-jaudinimo ir jaudinimo neuronus. Slopinimo neuronai gali sudaryti D grupę.

R. Jungas (27, 388) pateikia O. J. Gruserio schemą (2 pav.), iš kurios matyti, jog žmogaus regos poveikdžio laiko parametrai atitinka analogiškus katės regos žievės neuronų reakcijų į šviesą parametrus. Heringo vaizdas sutampa su antros klasifikacijos B grupės neuronų pirmine aktyvumo faze. Antrosios regos poveikdžio fazės — Purkinjė vaizdo — laikas sutampa su antra B tipo neuronų aktyvumo faze, o Heso vaizdas — su trečia jų aktyvumo faze. Tamsos intervalų laikas poveikdyje sutampa su D neuronų, reaguojančių į šviesos išjungimą ir tamsą, aktyvumu (15, 906).

Kadangi neuronų reakcijos fazinės, tai kyla mintis, kad atskirose fazėse jų dirglumas skirtingas. Iš tikro, V. Polianskis (17, 719), tirdamas regos žievės neuronus, nustatė šias jų AC charakteristikas (fazes):

1) reakcijos išnykimo fazė (40—80 ms po kondicinio dirgiklio poveikio). Tuo metu regos nervų sistema yra nejautri dirginimui ir testinis dirgiklis nesukelia reakcijos;

2) sumažėjusio jautrumo fazė (80—130 ms po kondicinio dirgiklio poveikio). Nervų sistema pradeda atgauti jautrumą, bet reakcija dar nestipri;

3) padidėjusio jautrumo fazė (130—200 ms). Neuronų reakcija į testinį dirgiklį sustiprėja, gali būti netgi didesnė už reakciją į atskirą dirgiklį;

4) jautrumo grįžimo į pirminę būseną fazė (nuo 200 iki 500 ms). Nervų sistema palengva ima reaguoti į šviesos dirgiklį kaip pradžioje.

Dėl tokio periodinio nervų sistemos reagavimo į dirginimą kyla keletas klausimų. Pirmiausia, kokia šio fenomeno paskirtis? V. Polianskio (17, 720) nuomone, gyvūnas pagal skirtingą grįžimo į pirminę būseną greitį gali nustatyti įvairių signalų laiko parametrus. Be to, kai kurie gyvūnai šį reiškinį panaudoja erdvinei orientacijai. Antra, kokie faktoriai lemia šį periodinį jautrumo kitimą? Norint atsakyti į šį klausimą, būtina panagrinėti jaudinimo ir slopinimo mechanizmus regos sistemoje. Tai aptarsime kitame skyrelyje.

Regos poveikis bei impulsinio neurono aktyvumo analogiją galima pastebėti tiriant reakcijų priklausomybę nuo dirgiklio intensyvumo. Palengva didinant dirgiklio intensyvumą, trumpėja neurono reakcijos latentinis periodas, didėja impulsų dažnumas, atsiranda naujos padidėjusio aktyvumo fazės (15, 907). Tai analogiška regos poveikio latentinio periodo sumažėjimui, atskirų fazių skaičiaus bei ryškumo padidėjimui, intensyvinant šviesos dirgiklį. Tačiau lyginant regos poveikio tamsos intervalų laiko parametrus su analogiškais sumažėjusio impulsinio neuronų aktyvumo parametrais, gali kilti sunkumų. Kai kurių autorių duomenimis (10, 14), mažinant šviesos dirgiklio intensyvumą, neuronų sumažėjusio aktyvumo fazės ilgėja, o tai atitinka padidėjusį regos poveikio tamsos intervalą. V. Polianskio (15, 907) tyrimai rodo, kad silpnas dirgiklis gali iš viso nesukelti sumažėjusio aktyvumo fazės. Jei dirgiklis intensyvus, tai ši fazė būna ryškesnė ir ilgesnė (tamsos intervalas regos poveikyje turėtų didėti, bet ne atvirkščiai), galinės padidėjusio aktyvumo fazės susidaro vėliau, trumpėja pradinės padidėjusio aktyvumo fazės. Jei šiuose periodiniuose jautrumo svyravimuose vyksta slopinimas, tai jis, matyt, yra aukštesnio slenksčio ir jam būdingas galingesnis mechanizmas negu jaudinimo.

Slopinimo ir jaudinimo procesų organizacija

Dirgiklio sukelti pėdsakai nervų sistemoje yra panašūs į nuosekliai gėstančius svyravimus — nervų sistema į dirgiklį atsako ritmišku, silpstančiu jaudinimu. Šią idėją S. Narikašvili (10, 145) panaudojo žievės ir požiivio regos sistemos struktūrų vaidmeniui poveikių formavimui paaiškinti. Aferentiniai impulsai, kuriuos tinklainėje sukelia šviesos dirgiklis, skirtingais nervų takais plinta nevienodu greičiu. Kadangi nervų takų ilgis, nervų skaidulų storis ir sinapsinių darinių laidumas yra nevienodas, tai skiriasi taip pat ir jaudinimo plitimo greitis bei laikas. Greičiausiai smegenų žievę pasiekia impulsai iš šoninio kelinio kūno. Vėliau — iš regos gumburo ir dar vėliau — iš keturkalnio. Dėl to jaudinimas skirtingais keliais pasiekia žievę ne vienu metu ir skirtingomis bangomis. Regos poveikyje susidaro atskiri vaizdai ir tamsos intervalai, o smegenų žievės neuronai aktyvuojami kelis kartus — susidaro kelios padidėjusio ir sumažėjusio aktyvumo fazės.

Elektrine stimuliacija, funkcinio atskyrimu bei išjungimu buvo nustatyta, kad periodiniai impulsinio aktyvumo svyravimai skirtingose regos sistemos struktūrose gali vykti nepriklausomai. Todėl atskiros nervų struktūros reakcija priklauso ne tik nuo greičiuose lygiuose vykstančių reiškinių, bet ir nuo pačios šios struktūros jaudinimo bei slopinimo procesų. Pastarieji tirti modifikuotu porinio dirginimo metodu (11, 1011; 12, 1070; 14, 821; 21, 450; 22, 252). Modifikacijos esmė ta, kad testinis dirgiklis yra ne specifinis, bet dažniausiai elektrinis. Sumažėjusio aktyvumo fazėje,

kurią sukelia pirmas kondicinis dirgiklis, antru specifiniu (testiniu) dirgikliu reakcijos sukelti nepavyksta, nes tuo metu nervų sistema yra reliatyviai nejautri. Panaudojus testinį elektrinį dirgiklį vietoj specifinio, galima nustatyti šios struktūros jautrumą taip pat nepriklausomai nuo kitų nervų struktūrų būsenos. I. Kondratjeva (12, 1071; 13, 879) nustatė, kad padidėjusio ir sumažėjusio aktyvumo fazių latentinių periodų tarpusavio koreliacijos koeficientas nedidelis. Tai reiškia, kad aktyvumą didina arba mažina skirtingos prigimties veiksniai. Šiai prielaidai patikrinti buvo atliktas bandymas: strichninu paveikta regos žievė. Jau seniau buvo žinoma, kad strichninas blokuoja nugaros smegenų slopinančias sinapses. Jei strichninas galvos smegenų sinapses veikia taip pat, kaip ir nugaros, ir jei sumažėjusio aktyvumo fazė priklauso nuo slopinimo, tai, galvos smegenų žievės neuronui reaguojant į šviesą, strichnino poveikyje turi išnykti jo sumažėjusio aktyvumo fazė. Minėtas eksperimentas parodė, kad slopinimas, paveikus strichninu, ne sumažėjo, o padidėjo (AC irgi pailgėjo). Be to, visi triušio regos žievės neuronai pradėjo reaguoti į šviesą — išnyko A grupės neuronai. Peršasi mintis, kad sumažėjusio aktyvumo fazę determinuoja ne slopinimas, bet kažkoks kitoks procesas, arba strichninas smegenų žievės neuronus veikia kitaip negu nugaros smegenų. Kartu su impulsiniu aktyvumu I. Kondratjeva (13, 878) tuo pačiu mikroelektrodu užregistravo ir sukeltinį potencialą. Paaikškėjo, kad sumažėjusio impulsinio aktyvumo fazė laiko atžvilgiu atitinka giluminę teigiamą (arba paviršinę neigiamą) sukeltinio potencialo bangą. Yra žinoma, kad fokalinė giluminė banga atspindi neurono membranos hiperpolarizaciją (15, 905; 16, 299). Taigi sumažėjusio aktyvumo fazę lemia slopinimas, tačiau strichnino poveikis regos žievės neuronams yra ne visai toks pat, kaip stuburo smegenų neuronams (13, 880). Šis faktas patvirtina P. Anochino hipotezę apie skirtingą įvairių neuronų reagavimą į chemines medžiagas (6, 5—93).

V. Polianskis (15, 909) aptaria keletą hipotezių, kuriomis aiškinami slopinimo reiškiniai. Purpura—Grandfesto hipotezė teigia, kad slopinimas kyla dėl hiperpolarizuojančių sinapsių ant neurono kūno ir dendritų veikimo. M. Koueno manymu, slopinimas, kaip ir jaudinimas, turi savo specialų kelią, kuris apima retikulinę formaciją. Jis yra aukštesnio slenksčio ir daro didesnį poveikį nervų ląstelėms. I. Beritovo ir A. Roitbako nuomone, slopinimą lemia anelektrotoninė dendritų įtaka neuronui. Dėl to lėta paviršinė neigiamą sukeltinio potencialo banga ir atspindi tą slopinimą. Pagal V. Mountkastlo hipotezę, hiperpolarizacija atspindi daugelio neuronų, veikiančių sinchroniškai, aktyvumą. Kai šis sinchroniškumas pažeidžiamas reakcijai vystantis, tai vėlesnių sukeltinio potencialo bangų ir impulsinio aktyvumo fazių požymiai koreliuojasi skirtingai. Kadangi slopinimo banga regos žievės gilumoje ryškesnė negu paviršiuje, tai slopinimą geriau paaikškina Purpura—Grandfesto hipotezė. Tiesioginius įrodymus apie sinapsinius reiškinius slopi-

nimo procese reakcijai vystantis gavo V. Skrebickis ir L. Voroninas (20, 865). Jie, registruodami intraląstelinį impulsinį aktyvumą, nustatė, kad apšvietus tinklainę, triušio regos žievės neuronuose susidaro dviejų tipų slopinantys postsinapsiniai potencialai (SPSP): trumpos latencijos (20—25 ms) ir ilgos latencijos (40—70 ms). Pirmieji SPSP trunka apie 25 ms, o antrieji — daugiau negu 100 ms. Kai tik susidaro abu SPSP, neurono impulsinis aktyvumas išnyksta. Jie taip pat pastebėjo, kad paviršinės neigiamos (arba giluminės fokalinės teigiamos) sukeltinio potencialo bangos laikas sutampa su ilgos latencijos SPSP laiku. Taigi ląstelės impulsinio aktyvumo slopinimą, kurio laikas sutampa su regos žievės sukeltinio potencialo paviršine neigiama banga, sukelia membraninė hiperpoliarizacija.

A. Blaivas (11, 1012) modifikuotą porinių dirgiklių metodą panaudojo katės šoninio kelinio kūno neuronų tyrimams. Keičiant laiko intervalą tarp dirgiklių nuo 20 iki 100 ms, neurono reakcijos slenkstis į kondicinį dirgiklį buvo žemesnis negu kontrolinis lygis. Taigi tuo metu šoniniame keliniam kūne, panašiai kaip ir regos žievėje, dominavo slopinimas, o ne jaudinimas. Be to, neurono dirglumas pradėjo mažėti anksčiau negu pakito impulsinis aktyvumas, kurį sukelia šviesos dirgiklis. Matyt, postsinapsinis slopinimas tam tikra faze aplenkia ląstelės aktyvumą ir kuriam laikui nutraukia „nereikalingą“ impulsavimą. Vadinasi, slopinimas faze aplenkia impulsinius reiškinius, vykstančius ties neurono įėjimu. I. Levšina (14, 821—824) panašia metodika registravo sukeltinius optinio trakto, šoninio kelinio kūno, regos radiacijos bei regos žievės potencialus, tik davė labai trumpus intervalus tarp stimulų. Ji tyrė šių struktūrų dirglumą reakcijos į specifinį dirgiklį latentinio periodo metu. Nustatė, kad sudirginus kondiciniu dirgikliu, po 2—3 ar 5—7,5 ms visose tirtose regos sistemos struktūrose sumažėja ankstyvasis dirglumas. I. Levšina išskėlė mintį, kad tuoj po šviesos blyksnio, kai signalas apdorojamas tinklainėje, regos sistemos takais dideliu greičiu plinta kažkoks slopinantis signalas. Šis signalas gali reikšti foninės ritmikos sumažėjimu arba padidėjimu ir suaktyvinti nedidelę šoninio kelinio kūno arba regos žievės neuronų grupę. Ši reakcija suaktyvina slopinančius interneuronus, kurie gali prislopinti pagrindinius sensorinius neuronus, kad pastarieji „geriau įsižiūrėtų“ į aferentinį informacijos srautą. Tai galbūt patvirtina D. Ardeno (7, 370) prielaidą, kad šoninio kelinio kūno neuronų grupinis spontaninis aktyvumas, primenantis reakciją į išorinį poveikį, iš tikro yra susijęs su priimamos informacijos apdorojimu.

A. Supinas (22, 352—359) tyrė triušio regos žievės neuronų AC ir jų ritmines reakcijas į elektrinį regos nervo dirginimą, difuzinį šviesos blyksnį (trukmė 10 ms) ir tinklainės receptyvinių lauko dirginimą mažo diametro (3—5°) šviesos tašku. Reakcijos į elektrinį nervo dirginimą ir difuzinį tinklainės apšvietimą turi daug bendrų bruožų: didinant intervalą tarp stimulų nuo 40 iki 80 ms,

antrasis dirgiklis reakcijos paprastai nesukelia; kai intervalas tarp stimulų 120 ms, reakcija sustiprėja; kai intervalas 160 ms,— reakcija į antrą dirgiklį artėja prie kontrolinio lygio. Abi šios reakcijos skiriasi tuo, kad difuzinio apšvietimo atveju reakcijos fazės yra mažesnės amplitudės ir ilgesnės trukmės. Reakcija į tinklainės receptyvinio lauko dirginimą šviesos tašku yra efektyvesnė už reakciją į difuzinį apšvietimą. Po pirminės aktyvacijos eina ilgalaikė (200—300 ms) aktyvumo sumažėjimo fazė. Be to, reakcija į antrą dirgiklį išlieka pastovi, keičiant intervalą tarp stimulų nuo 100 iki 200 ms, tai yra iki tol, kol reakcijos į abu dirgiklius susilieja. Matome, kad tinklainės receptyvinį lauką pakartotinai dirginant šviesos tašku, reakcija nekinta (reakcijos pasikeitimą, Supino nuomone, lemia slopinimas regos žievėje) (22, 358). Šį faktą galima interpretuoti kaip dar vieną analogiją tarp regos poveikio ir neuroninio aktyvumo: abiem atvejais reakcija į šviesos dirgiklį priklauso nuo jo erdvinio dydžio.

Supino tyrimai taip pat rodo, kad nuo stimuliavimo sąlygų priklauso reakcija į ritminį dirginimą (22, 352—359). Jei difuzinio šviesos stimulo dažnumas žemas (2—6 Hz), tai atsakymą į kiekvieną dirgiklį sudaro pirminė padidėjusio aktyvumo ir po jos einanti sumažėjusio aktyvumo fazės. Aktyvumo sumažėjimo fazė trukdo reakcijoms į atskirus dirgiklius susiliesti. Dirginimo dažnumą padidinus iki 9 Hz, atsakymas į atskirą dirgiklį susilpnėja, nes dirgiklis pateikiamas prieš jį buvusio dirgiklio sumažėjusio aktyvumo fazėje. Dirginimo dažnumą padidinus iki 12 Hz, kiekvienas dirgiklis pateikiamas dar iki sumažėjusio aktyvumo fazės, kurią sukėlė ankstesnis dirgiklis. Todėl šiuo atveju reakcijos į atskirus dirgiklius susilieja. Tinklainės receptyvinį lauką dirginant šviesos tašku, kaip jau buvo minėta, išnyksta sumažėjusio aktyvumo fazė. Dėl to, kai stimuliavimo dažnumas žemesnis (6 Hz), atsakymai į ritminį dirginimą susilieja. Reakcijoms susiliejus, kol veikia ritminis dirgiklis, neuronas būna aktyvus. Tai ilgalaikė neuro aktyvacija. Joje aiškiai matoma amplitudinė moduliacija, kurios dažnumas lygus ritminio dirgiklio dažnumui. Dirginimo dažnumą didinant, moduliacijos amplitudė mažėja. Dirginimo dažnumui pasiekus 15 Hz, ilgalaikė aktyvacija išnyksta ir neuronas ima atsakinėti tik į ritminio dirgiklio įjungimą ir išjungimą. Kas lemia tokį neuro aktyvacijos pasikeitimą — tinklainės ar žievės procesai? Yra žinoma, kad triušio tinklainės receptyviniai laukai mažesni negu žieviniai. Kilnojant mirksintį šviesos tašką iš vienos tinklainės receptyvinio lauko vietos į kitą, galima sudaryti tokias stimuliavimo sąlygas, kad atskirą tinklainės tašką veiktų žemo dažnumo dirgiklis, o žievės neuroną — aukšto dažnumo dirgiklis. Nepriklausomai nuo šviesos taško kilnojimo tinklainėje būdo (visos poveikio vietos išdėstomos vienoje linijoje ar išmėtomos difuziškai) ilgalaikė aktyvacija (jos trukmė lygi dirgiklio trukmei) išlieka net pasiekus 50 Hz dirginimo dažnumą. Aiškiai matyti ir amplitudinė moduliacija. Jos dažnumas atitinka dirginimo dažnu-

mą, o amplitudė mažėja pastarąjį didinant. Taigi pašalinus aferentinės sistemos periferinės dalies apribojimus, žievės neuronas ilgalaikė aktyvacija galės atsakyti į didesnio dažnumo dirginimą, nors atgaminamas dirginimo dažnumas ir mažes pastarajam didėjant. Kadangi, kaip matome, slopinimas priklauso nuo dirgiklio dydžio ir jo pateikimo, galima teigti, kad slopinimui būdinga laikinė sumacija. Jaudinimo ir slopinimo tarpusavio sąveika gali priklausyti ir nuo intrakortikaliųjų reiškinių (26, 371—380).

Pravartu prisiminti bandymus psichologinius regos pavaizdžius paaiškinti tinklainėje vykstančiais procesais (10, 142—144). Šie bandymai nebuvo sėkmingi. Žinoma, vien tik tinklainės procesais regos pavaizdžius paaiškinti sunku, bet visiškai šiuos procesus paneigti, matyt, negalima. Kiekviena regos sistemos nervų struktūra turi įtakos pavaizdžio susidarymui.

Visos aprašytos slopinimo savybės buvo nustatytos eksperimentuojant su monokuliniais kontralateraliniais neuronais. Binokulinių neuronų slopinimo savybės irgi turėtų būti panašios, tačiau čia reikia turėti omenyje H. Džidživos (3, 465—476) tyrimo duomenis. Jis, tirdamas sukeltinius potencialus triušio regos žievėje, nustatė, kad galimas reakcijų perdavimas iš vieno pusrutulio į kitą transkalozaliniu keliu. Dėl to bent jau kai kurie ipsilateralinės reakcijos komponentai gali pasirodyti iš tikro esantys kontralateralinės kilmės. Dėl binokulinės sąveikos atskiri reakcijos komponentai gali sumažėti arba padidėti erdvės ir laiko atžvilgiu (8, 84—92). Kai kurie binokulinės sąveikos depresinių ir facilitacinių efektų laiko parametrai panašūs į aukščiau minėto pridėtinio dirginimo poveikio žmogaus regos pavaizdžiams atitinkamus parametrus.

Analizuojant literatūrą, galima pastebėti daugiau reiškinių, vertintinų kaip neurofiziologiniai regos pavaizdžio koreliatai. Jau buvo minėta, kad regos pavaizdis priklauso nuo adaptacijos ir gali keistis, nespecifinių kito modalumo dirgiklių veikiamas. I. Ševaliovas ir kiti (5, 215—219) nustatė, kad pereinant nuo fotopinio adaptacijos lygio prie skotopinio, didėja katės regos žievės neuronų receptyviniai laukai, o V. Polianskis su bendradarbiais (4, 41—76) aprašė triušio regos žievės neuronų heteromodalinius AC.

I. Kondratjeva (12, 880) iš savo tyrimų ir iš literatūros duomenų analizės daro išvadą, kad slopinimas turi biologinę prasmę:

1. Išskiria pradinį impulsinį aktyvumą iš viso impulsų srauto.
2. Suteikia kontrastą, padeda lokalizuoti jaudinimą.
3. Apriboja lavinos pavidalo jaudinimo plitimą žievėje.
4. Padeda sinchronizuoti neurono aktyvumą.
5. Prisideda prie įvairių biopotencialų ritmikos formavimosi.

Visa tai rodo, kad slopinimas regos sistemoje turi sudėtingas erdvės bei laiko charakteristikas ir gali atlikti skirtingas funkcijas.

Nors šios slopinimo savybės išaiškintos atliekant biologinius eksperimentus įvairiais neurofiziologiniais metodais, tačiau bent

kai kurias iš jų, kaip matome, patvirtina ir psichologiniai žmogaus regos poveikdžių tyrimai.

Vilniaus valstybinis V. Kapsuko universitetas
Psichologijos katedra

Įteikta 1979 m.
kovo mėn.

LITERATŪROS ŠARŠAS

1. **Adler J., Peregrin J.** Excitability cycle of the rabbits visual cortex.— Sbornik vedeckych prac Lekarske fakulty KU v Hradei Kralove, 1972, 15, 4.
2. **Bagdonas A.** Sensorinių sistemų fiziologija.— V., 1977.
3. **Jijiwa H.** Binocular and callosal areas in the rabbit visual cortex.— Jap. J. Physiol., 1973, 23.
4. **Polyansky V. B., Sokolov E. N., Polkoshnikov E. V.** Light-sound interaction in the neurons of the rabbits visual cortex.— Acta neurobiol. exp., 1975, N 35, 1.
5. **Shevelev I. A. et al.** Signal description in the cat visual cortex under dark and scotopic adaptation.— В кн.: Переработка информации в зрительной системе. Л., 1976.
6. **Анохин П. К.** Системный анализ интегративной деятельности нейрона.— Успехи физиол. наук, 1974, № 5, 2.
7. **Арден Д., Зёдеберг У.** Передача зрительной информации в латеральном коленчатом теле кролика.— В кн.: Теория связи в сенсорных системах. М., 1964.
8. **Багдонас А. П.** Динамические свойства нейронов слухового и зрительного анализаторов кролика: Канд. дис.— М., 1969. (rankraštis).
9. **Багдонас А. П.** Характеристика импульсной активности сенсорных нейронов.— Lietuvos TSR aukštųjų mokyklų mokslo darbai. Biologija, 1973, Nr. 12.
10. **Балонов Л. Я.** Последовательные образы. Физиология, фармакология, клиника.— Л., 1971.
11. **Блайвас А. С.** Изменение возбудимости нейронов наружного коленчатого тела кошки во время реакции на световые стимулы.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1973, № 23, 5.
12. **Кондратьева И. Н.** О торможении в системах нейронов зрительной области коры.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1964, № 14, 6.
13. **Кондратьева И. Н., Володни Б. И.** Циклы восстановления реакций нейронов зрительной области коры большого мозга кролика после вспышки света.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1966, № 16, 5.
14. **Левшина И. П.** Ранние изменения возбудимости разных уровней зрительной системы после световой вспышки.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1974, № 24, 4.
15. **Полянский В. Б.** О связи спайковых разрядов и вызванных потенциалов в зрительной коре кролика.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1965, № 15, 5.
16. **Полянский В. Б.** Соотношение быстрой и медленной активности в ответе зрительной коры бодрствующего кролика на ритмический световой раздражитель.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1966, № 16, 2.
17. **Полянский В. Б.** Циклы восстановления нейронов зрительной коры бодрствующего кролика на двойные вспышки света.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1967, № 17, 4.
18. **Серков Ф. Н.** Рефрактерность и циклы возбудимости нейронов коры мозга.— В кн.: Современные проблемы общей физиологии возбудимых образований. Киев, 1978.

19. Скребицкий В. Г. Мультисенсорная конвергенция на нейтронах зрительного анализатора.— В кн.: Конвергенция и синапсы. Структурно-функциональные основы конвергенции и синаптической организации нервных центров. М., 1973.

20. Скребицкий В. Г., Воронин Л. Л. Внутриклеточное исследование электрической активности нейронов зрительной коры ненаркотизированного кролика.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1966, № 16, 5.

21. Супин А. Я. Циклы восстановления вызванных потенциалов и кортикальное торможение.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1970, № 20; 2.

22. Супин А. Я. Циклы возбудимости и ритмические реакции зрительных корковых нейронов при точечных и диффузных световых раздражениях.— Нейрофизиология, 1971, № 3, 3.

23. Супин А. Я. Нейронные механизмы зрительного анализа.— М., 1974.

24. Шевелев И. А. Циклы восстановления суммарных электрических ответов в зрительной системе кошки.— Ж. высш. нервн. деятельности, 1970, № 20, 3.

25. Шевелев И. А. О функциональном значении первичных ответов подкорковых зрительных центров.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1971, № 21, 3.

26. Шуранова Ж. П., Гвоздикова З. М. Исследование возбуждающих ответов нейрона, возникающих в разные моменты времени после приложения к мозговой коре электрического стимула.— Ж. высш. нервн. деят-ти, 1979, № 29, 2.

27. Юнг Р. Интеграция в нейронах зрительной коры и ее значение для зрительной информации.— В кн.: Теория связи в сенсорных системах. М., 1964.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ ЗРИТЕЛЬНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ОБРАЗОВ (ЗПО)

Ф. ЛАУГАЛИС

Резюме

В статье представлен краткий обзор в основном отечественной литературы о нейрофизиологических (полученных в результате электрофизиологических исследований разных отделов зрительной системы у различных животных на уровне вызванной активности и импульсной активности нейронов) коррелятах ЗПО у человека. Проведено сравнение некоторых временных параметров светлых и темных фаз ЗПО с соответствующими параметрами импульсной активности контралатеральных нейронов. В качестве примеров использованы собственные исследования реакций нейронов латерального коленчатого тела кролика на короткое (10 мс) диффузное освещение сетчатки. Подчеркивается необходимость исследования не только монокулярных (контралатеральных), но и бинокулярных (ипсилатеральных и контралатеральных) циклов восстановления нейронов разных уровней зрительной системы. Особое внимание уделено гипотезам, объясняющим нейрофизиологические механизмы торможения в зрительной системе. На основании выполненных рядом авторов экстра- и внутриклеточных исследований импульсной активности нейронов представлены экспериментальные данные в пользу гипотезы о постсинаптическом гиперполяризационном происхождении торможения в случае диффузных световых стимулов. Рассмотрены некоторые соображения о биологическом значении процесса торможения.

THE NEUROPHYSIOLOGICAL CORRELATES OF THE VISUAL AFTER-IMAGES

F. LAUGALYS

Summary

A short review of neurophysiological correlates of human visual after-images is presented in the article. Some temporal parameters of bright and dark phases of human visual after-images are compared with the corresponding parameters of a single unit activity of contralateral neurons. By way of illustration, our own investigations of the single unit activity of the lateral geniculate body of rabbits evoked by a brief (10 ms duration) retinal light illumination have been used. The necessity to investigate not only monocular (contralateral), but also binocular (ipsilateral and contralateral) recovery cycles of single units of various visual nervous system structures is emphasized. An attempt is made to consider the hypotheses which suggest an explanation of nature of inhibition in the visual system. The experimental evidences provided by other authors and achieved on the basis of the extracellular and intracellular investigations have been used in the present article, with the view of explaining the inhibition by means of postsynaptic hyperpolarization if the stimuli presented to the retina are brief and diffuse. Some considerations on the biological role of inhibition have been discussed.