

Цветоопонентность в ретинотектальной системе рыб

Алипер А.Т., Дамянович И., Максимов П.В. Максимова Е.М.



Цветоопонентность в *tectum opticum*

Цветоопонентные ганглиозные клетки (ГК) R/G-типа (от англ. red/green) описаны в ретино-тектальной системе караса десятилетия назад (рис. 1). Однако, представлены они единичными экземплярами, залегающими в среднем горизонте ретинореципентного слоя. В то же время известно, что рыбы обладают прекрасным цветным зрением, что продемонстрировано во множестве поведенческих исследований. До недавнего времени в ретинотектальной системе не находили сетчаточных элементов, которые способны участвовать в цветоразличении и при этом были бы широко представлены в *tectum opticum*. Такими элементами оказались элементы с фоновой активностью (ЭФА), формирующие самый глубокий горизонт ретинореципентного слоя ТО.

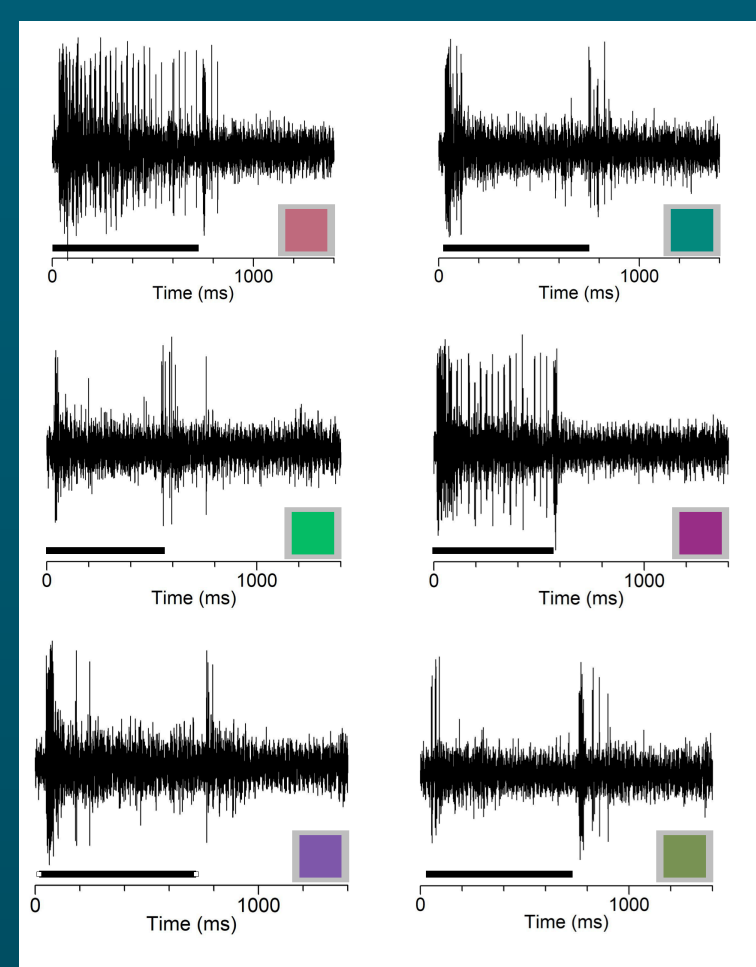


Рис. 1: Импульсные ответы ГК R/G-типа на цветную стимуляцию. Длительность стимула и способ стимуляции показаны над временными шкалами каждой записи.

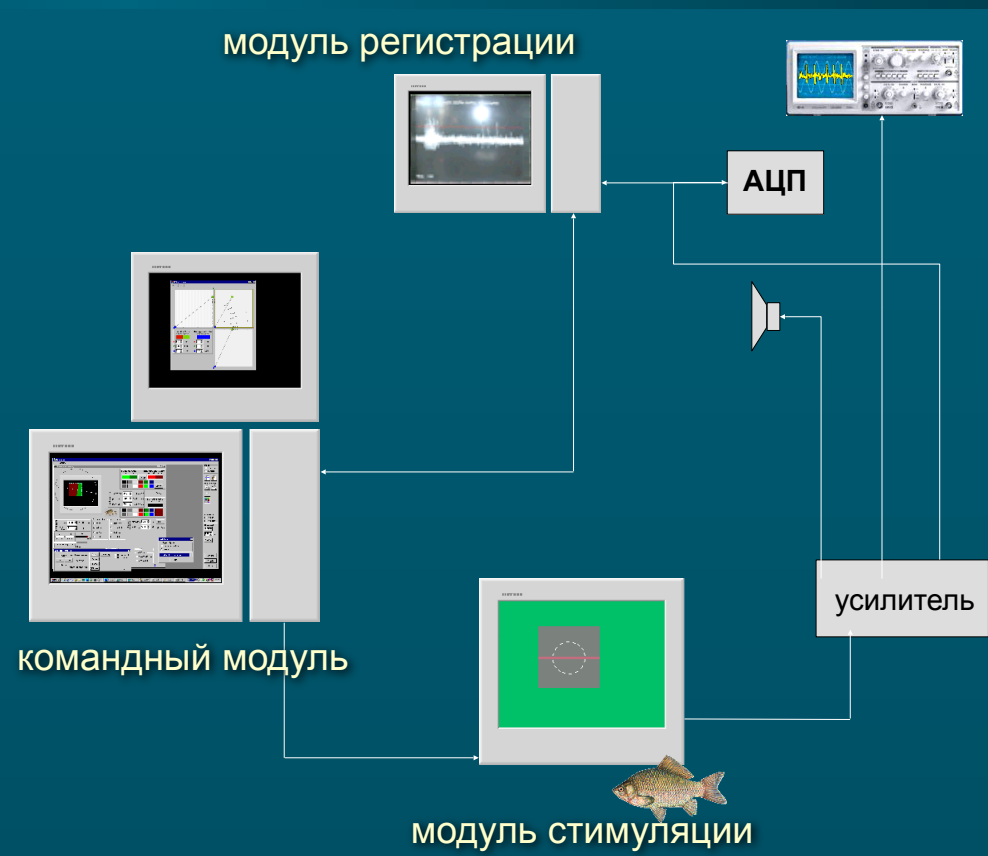


Рис. 2: Блок-схема экспериментальной установки. Установка состоит из трех компьютерных модулей. Сигнал нейронной активности поступает с усилителя на осциллограф, динамик и АЦП. Управление параметрами стимуляции производится с командного модуля установки.

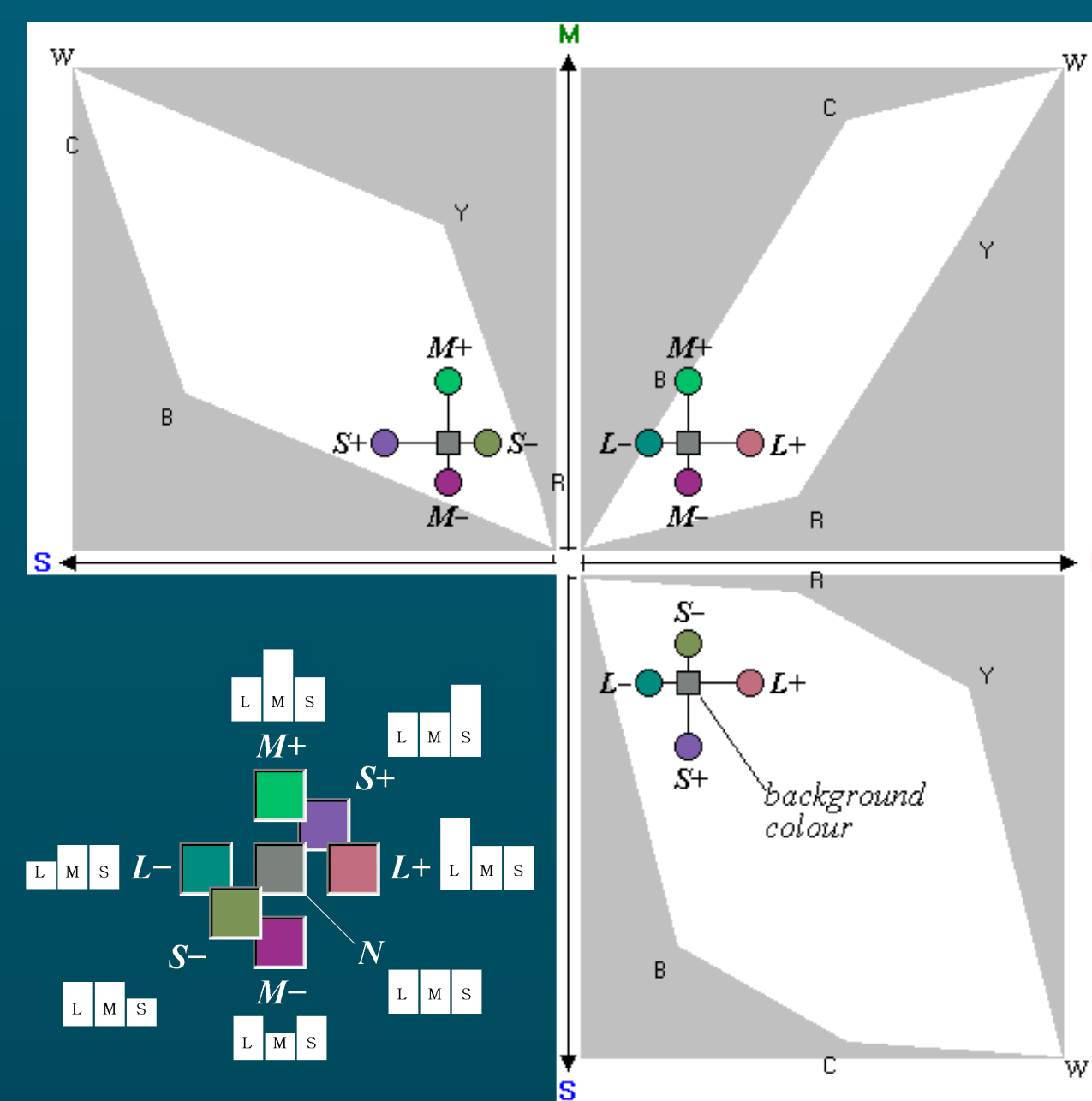


Рис. 3: Экспериментальные цвета, представленные в координатах цветного пространства колбочек караса.

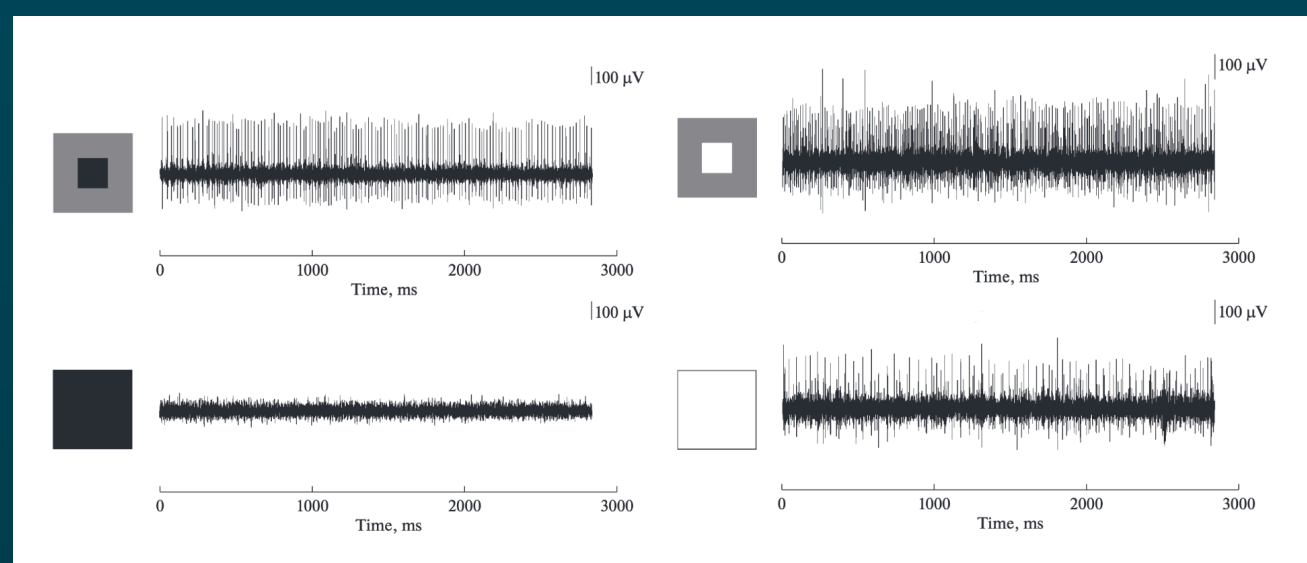


Рис. 4: Ахроматические свойства ЭФА. Вверху – установившаяся импульсная реакция ЭФА OFF-типа (слева) и ON-типа (справа); внизу – полное торможение реакции ЭФА OFF-типа (слева) и значительно сниженная импульсная активность при освещенной дальней периферии РП ЭФА ON-типа (справа). Слева от каждой записи представлена конфигурация стимулов.

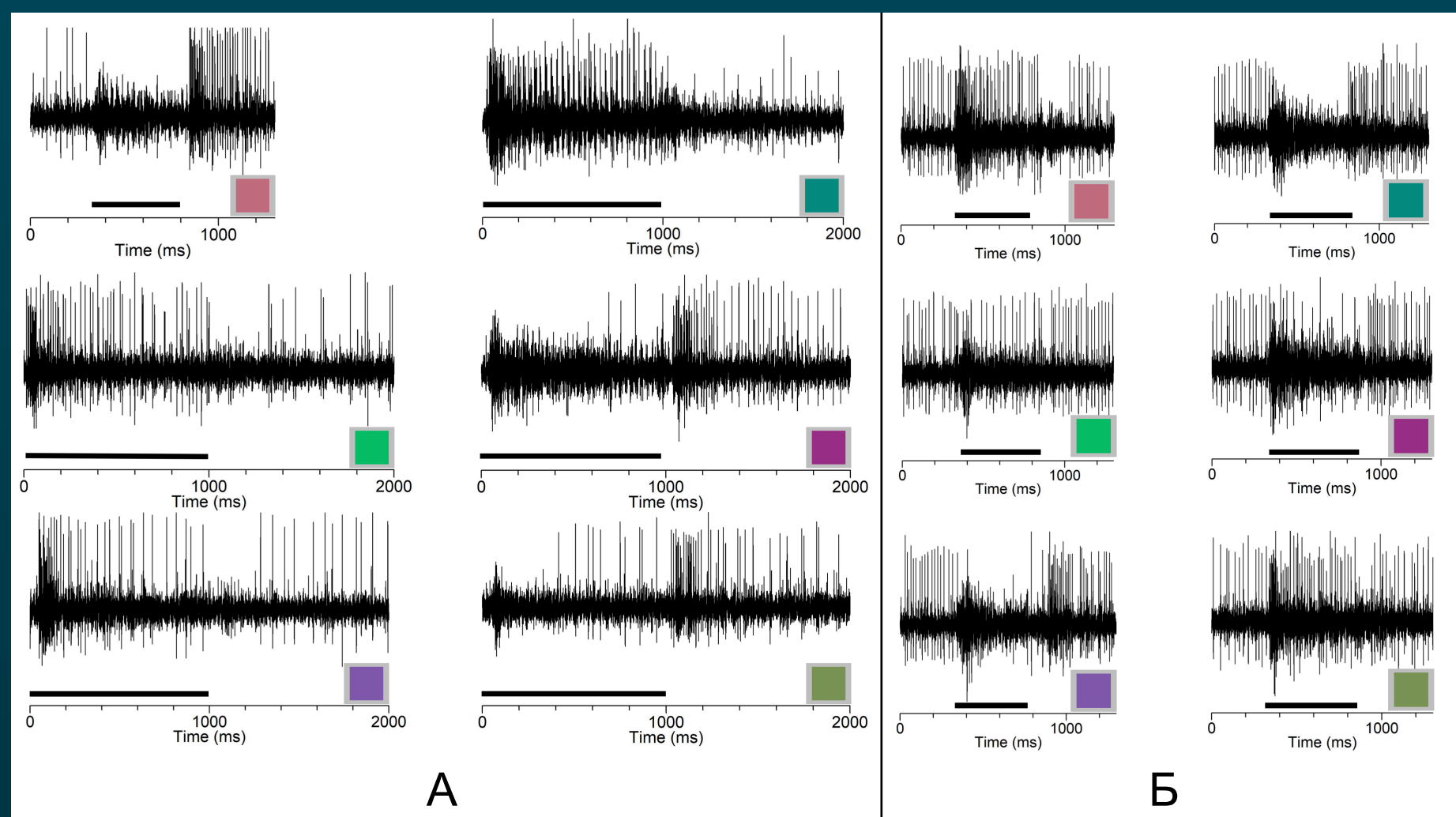


Рис. 5: Импульсные ответы ЭФА на цветную стимуляцию. Длительность стимула и способ стимуляции показаны над временными шкалами каждой записи. А: ЭФА OFF-типа (группа 2); Б: ЭФА ON-типа.

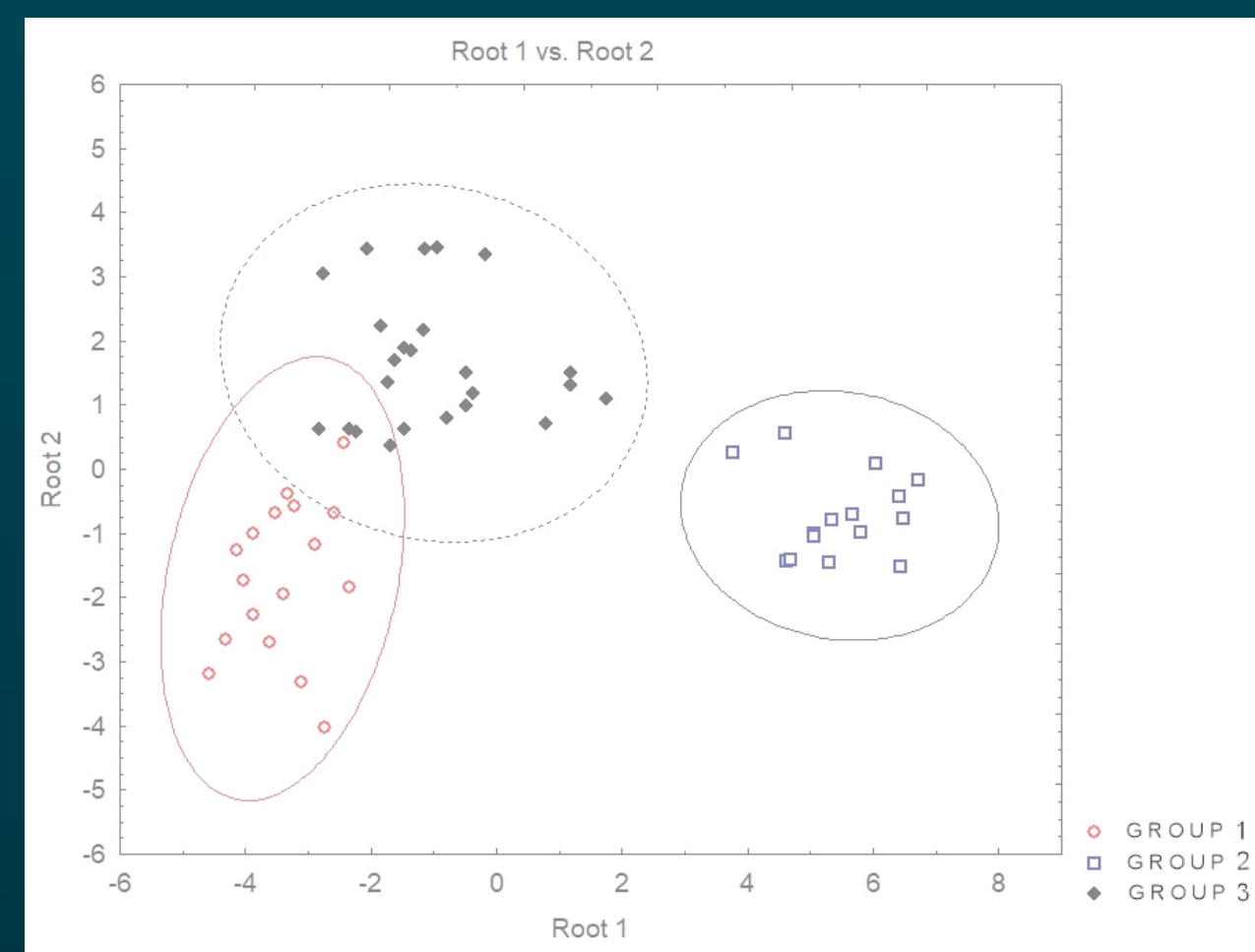


Рис. 6: Три группы ЭФА OFF-типа. Проводился линейный дискриминантный анализ матриц, составленных на основе данных ответов трех групп ЭФА OFF-типа.

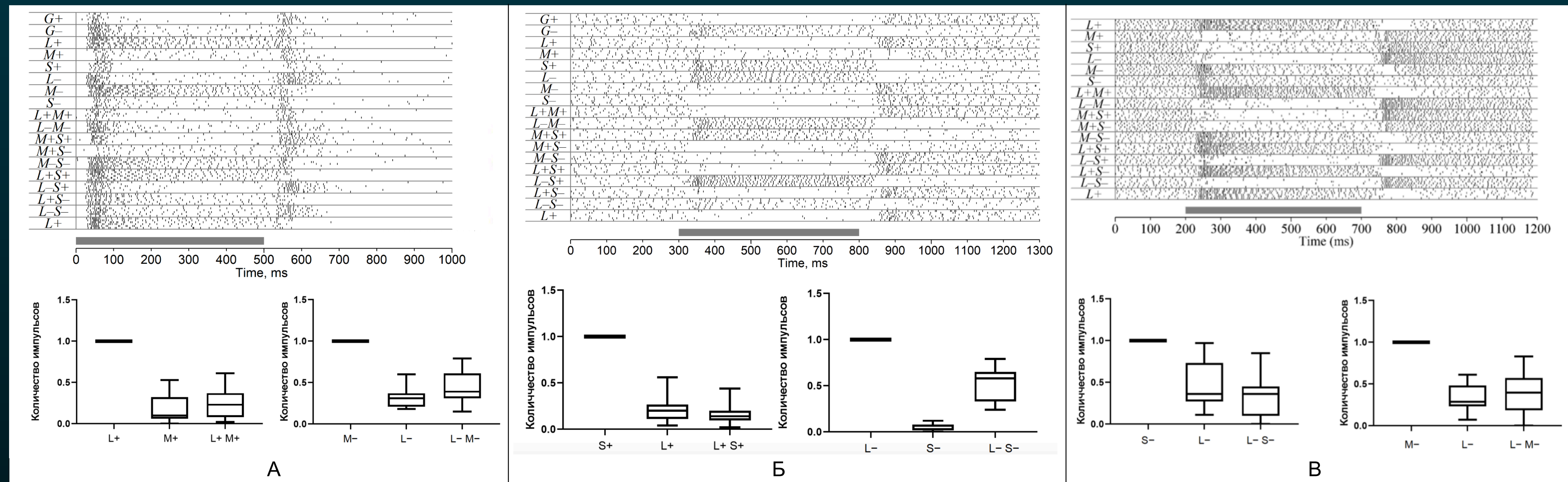


Рис. 7: Взаимодействия цветовых каналов у ЭФА. Сверху в растровом выражении представлены реакции ЭФА на цветные селективные стимулы. Цвета селективных стимулов представлены буквами, соответствующими типу возбуждаемых колбочек. Снизу сравниваются нормализованные ответы на цветные стимулы. Использован тест ANOVA, выявленные различия достоверны при $p < 0,0001$. А: ЭФА OFF-типа группы 1. Максимальный ответ на L+; при парной стимуляции длинноволновым и средневолновым спектром (L+M+) ответ на L+ падает до уровня реакции на M+. Б: ЭФА OFF-типа группы 2. Максимальный ответ на S+; при парной стимуляции (L+S+) ответ на S+ падает до уровня реакции на L+. Ответ на L- снижается при парной стимуляции (L-S-) вдвое. В: ЭФА ON-типа. снижение длинноволновой компоненты (L-) тормозит ответ на декрементные стимулы в коротковолновом и средневолновом спектре (M- и S-). Также отмечено тормозное воздействие повышения средневолновой компоненты на реакции на коротковолновую стимуляцию (M+/S-).

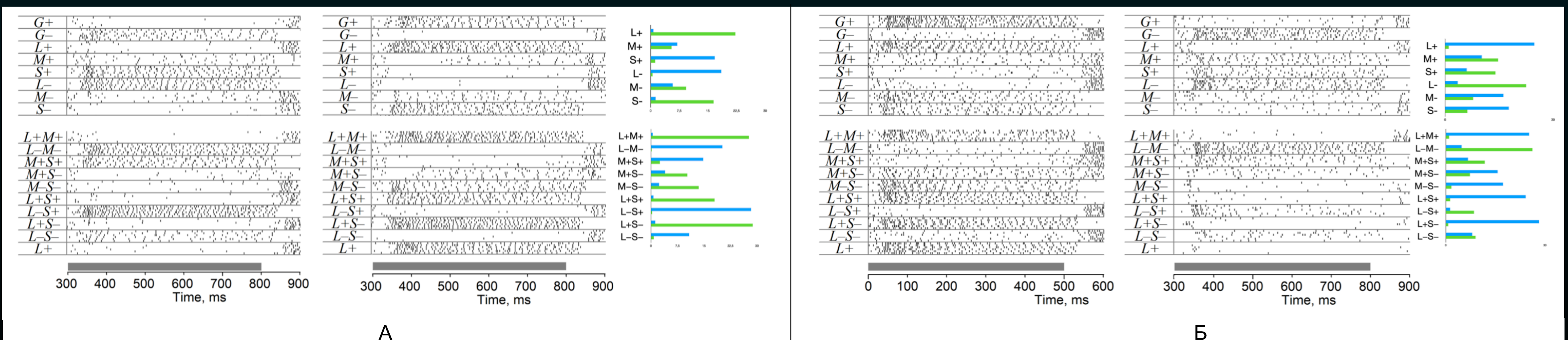
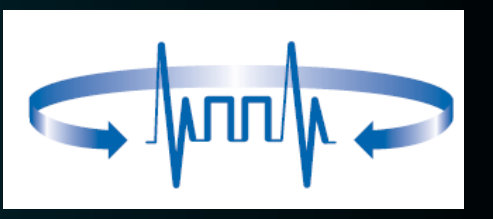


Рис. 8: Сравнение ответов центра и периферии РП ЭФА. В каждой секции рядом показаны реакции ЭФА на стимуляцию в центре и на периферии соответственно. Справа приведены гистограммы усредненных ответов на каждый из предъявленных цветов: синим – реакции на стимуляцию центра; зеленым – на стимуляцию периферии. А: ЭФА OFF-типа (группа 2); Б: ЭФА ON-типа.

Various types of color coding ganglion cells projecting to tectum opticum in goldfish.



Alexey Aliper, Ilija Damjanovic, Elena Maximova, Pavel Maximov
Institute for Information Transmission Problems, Russian Acad. of Sci., Moscow, Russia

Color-opponent projections in tectum opticum of goldfish

Every type of retinal ganglion cells (RGCs) projecting to tectum opticum (TO) in goldfish has its own color coding profile. But only two types of RGCs show such property as color opponency both in the center and on the periphery of their receptive fields (RFs). Those are R/G GCs (8) and sustained GCs (10, 11). Sustained GCs are represented by ON and OFF types. These types of GCs differ in depth of retinorecipient layer of TO they are recorded at, and in their responses to achromatic stimulation.

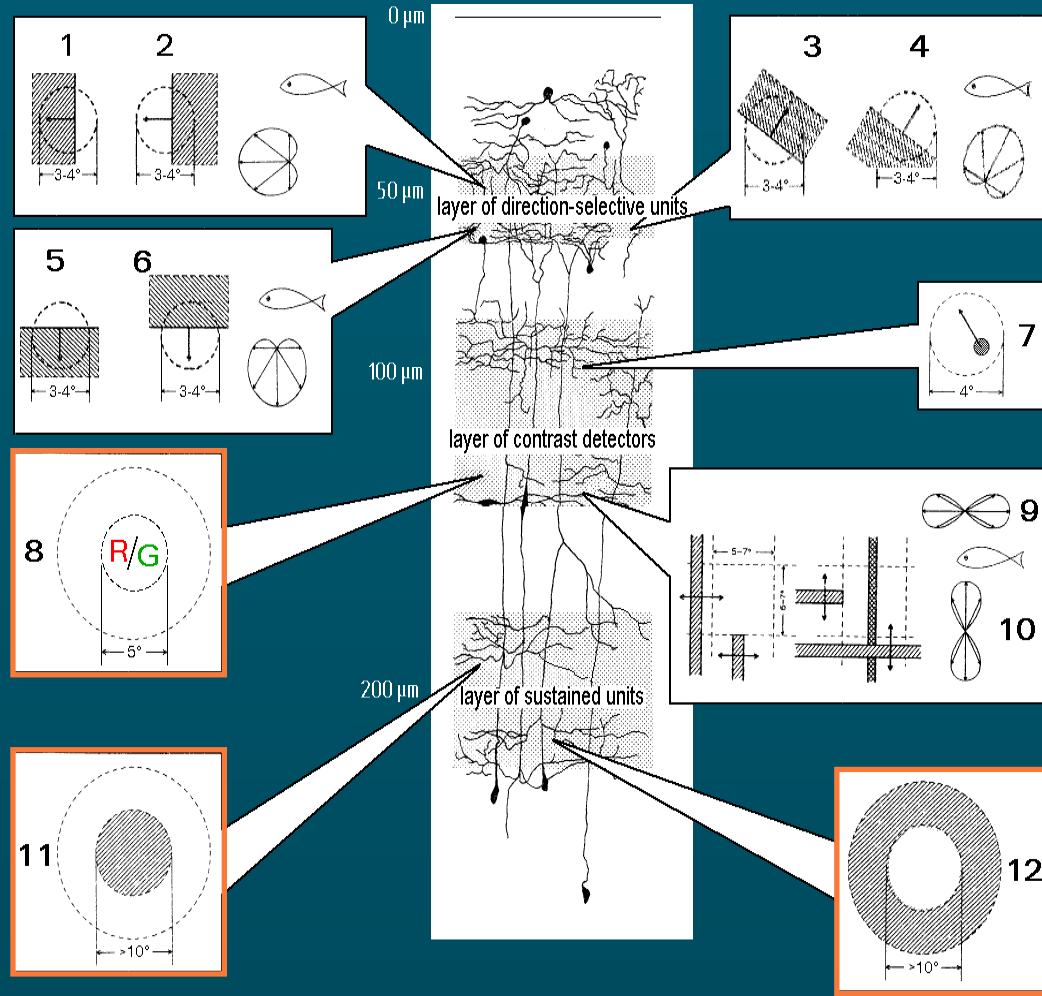


Fig. 1: Stratification of retinal activity in the tectum opticum in fish.

Methods

Spike activity of all GCs was recorded extracellularly from their axon terminals in the tectum opticum of *Carassius gibelio* in vivo. We recorded responses to programmable software-generated stimuli (Fig. 2).

In goldfish L, M and S cones show their maximum sensitivity at 622, 535 and 454 nm respectively. We have calculated monitor colors in order to perform selective color stimulation (Fig. 3). One of the colors served as background color (neutral gray). Six others (designated as L+, M+, S+ and S-, L-, M-) are characterized by increase or decrease (with respect to the background color) of their effective brightness for a corresponding cone type. In order to check for color interactions we have also calculated paired colors that affect two types of cones simultaneously.

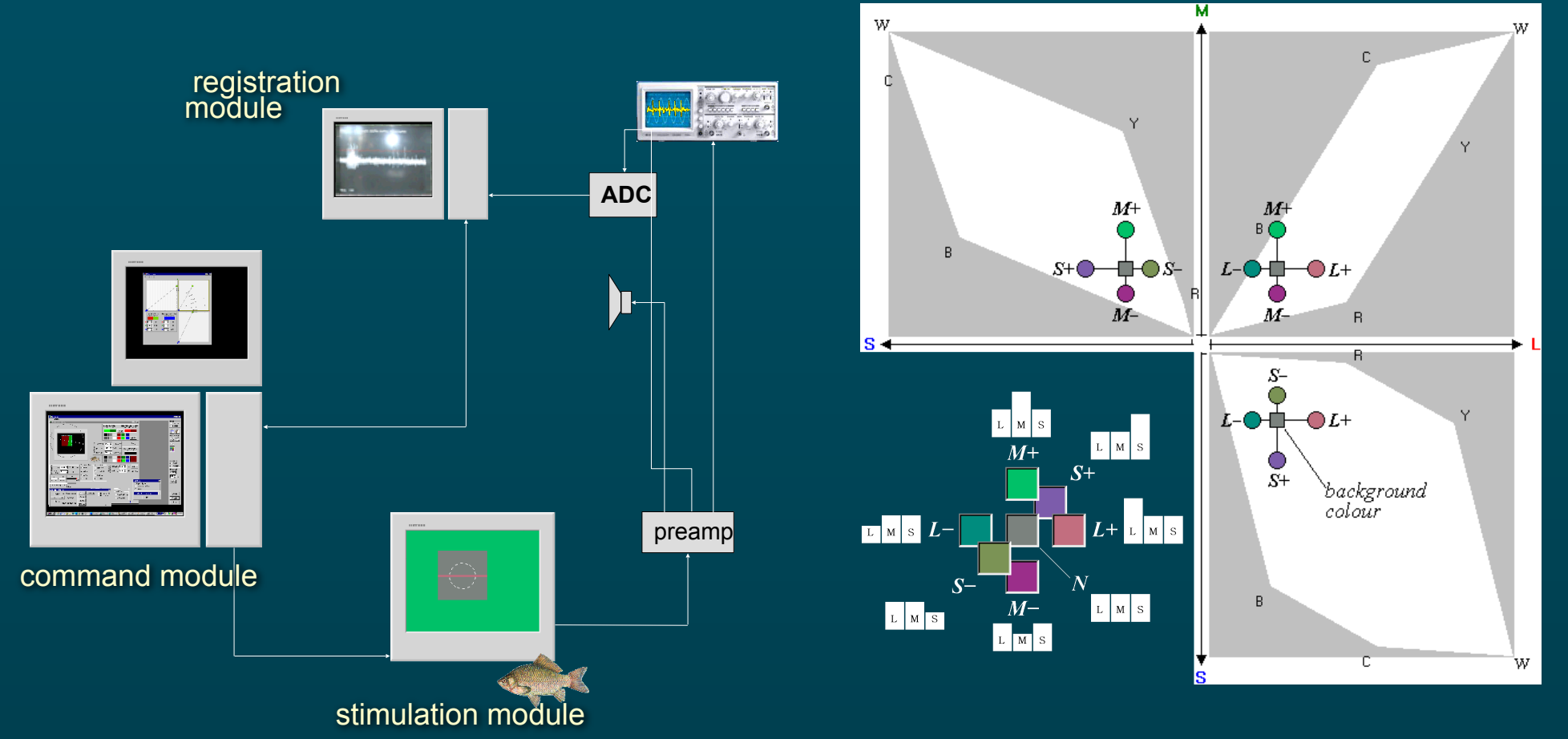


Fig. 2: Block scheme of the experimental unit.

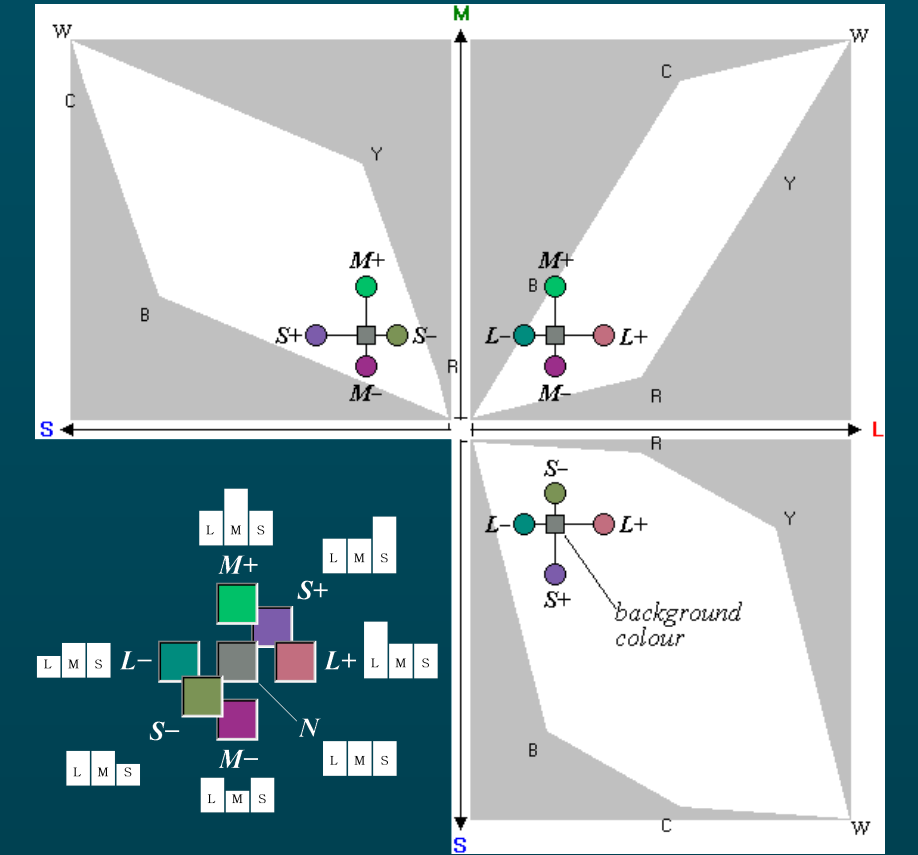


Fig. 3: Specifications of monitor colors used in stimulation procedure.

R/G cells

These GCs have been described in retinotectal system of goldfish decades ago. They respond to L+ and M- stimuli with sustained spike trains (Fig. 4, left section). They had also been shown to have color constancy properties in electrophysiological experiments (Fig. 4, right section). When presented with achromatic stimuli R/G cells show preference to dark stimuli, but the spike trains are shorter than those to preferred colors.

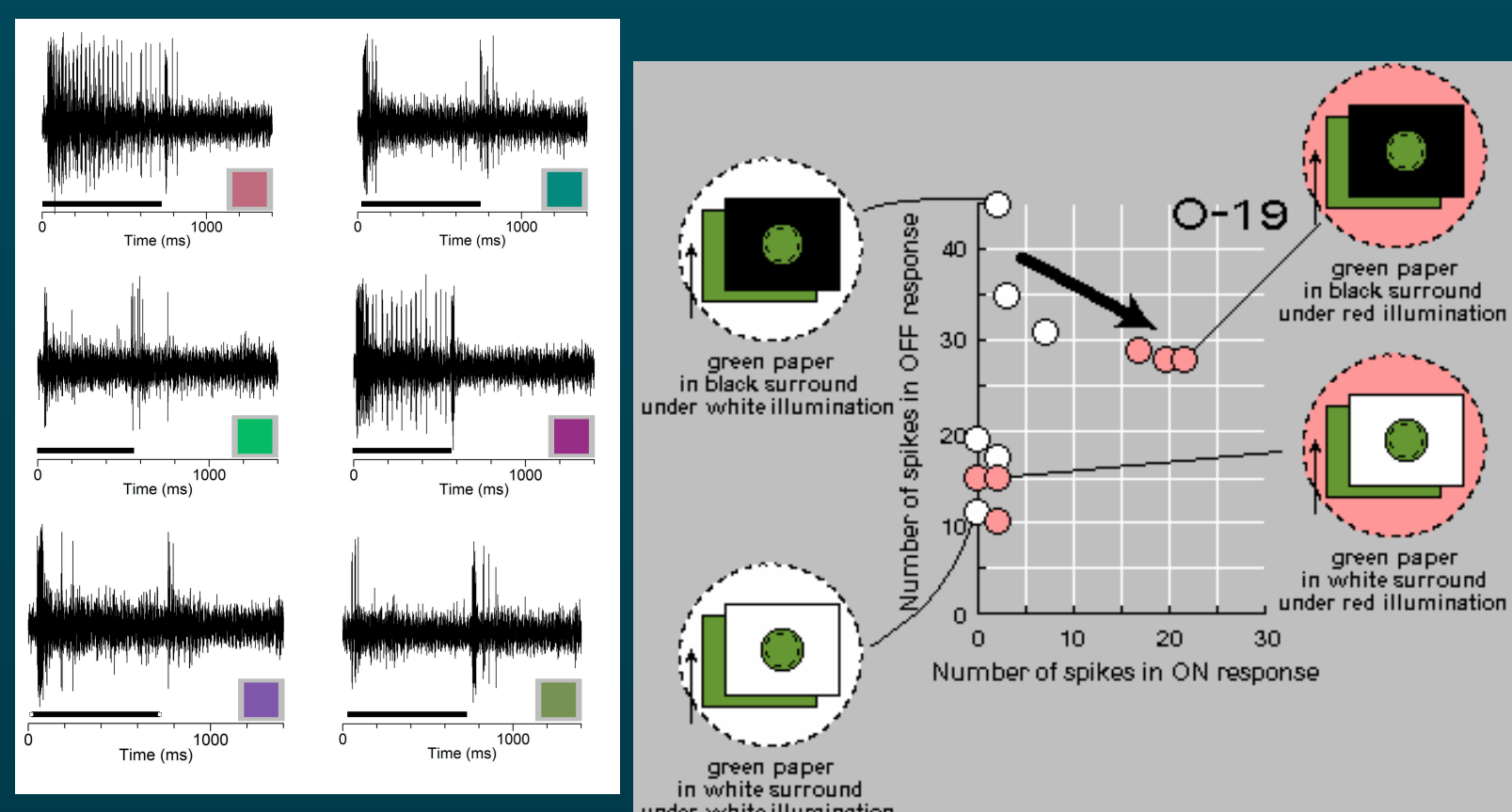


Fig. 4: Color properties of R/G cells. Left section: responses to incremental (left) and decremental (right) color stimuli. Right section: color constancy properties of R/G cells (based on Maximova, 1977)

Sustained GCs

This is a cluster of GCs that forms the deepest sublamina of the retinorecipient layer at the depth of approximately 200 μm. Main feature of sustained GCs is their ability to respond to static achromatic stimuli of preferred sign of contrast with a sustained spike train. Basing on contrast preference this group of cells is divided into ON sustained and OFF sustained typed of GCs (Fig. 5). RF sizes of sustained GCs are similar to other RGCs projecting to TO ($5.0 \pm 1.13^\circ$). Their contrast sensitivity curve in comparison to motion detectors tends to be smoother. One of the features that make sustained GCs stand out amongst retinal projections in TO is responsive peripheral part of their RFs. Flashing stimulation of periphery emits responses that are inverse to central stimulation.

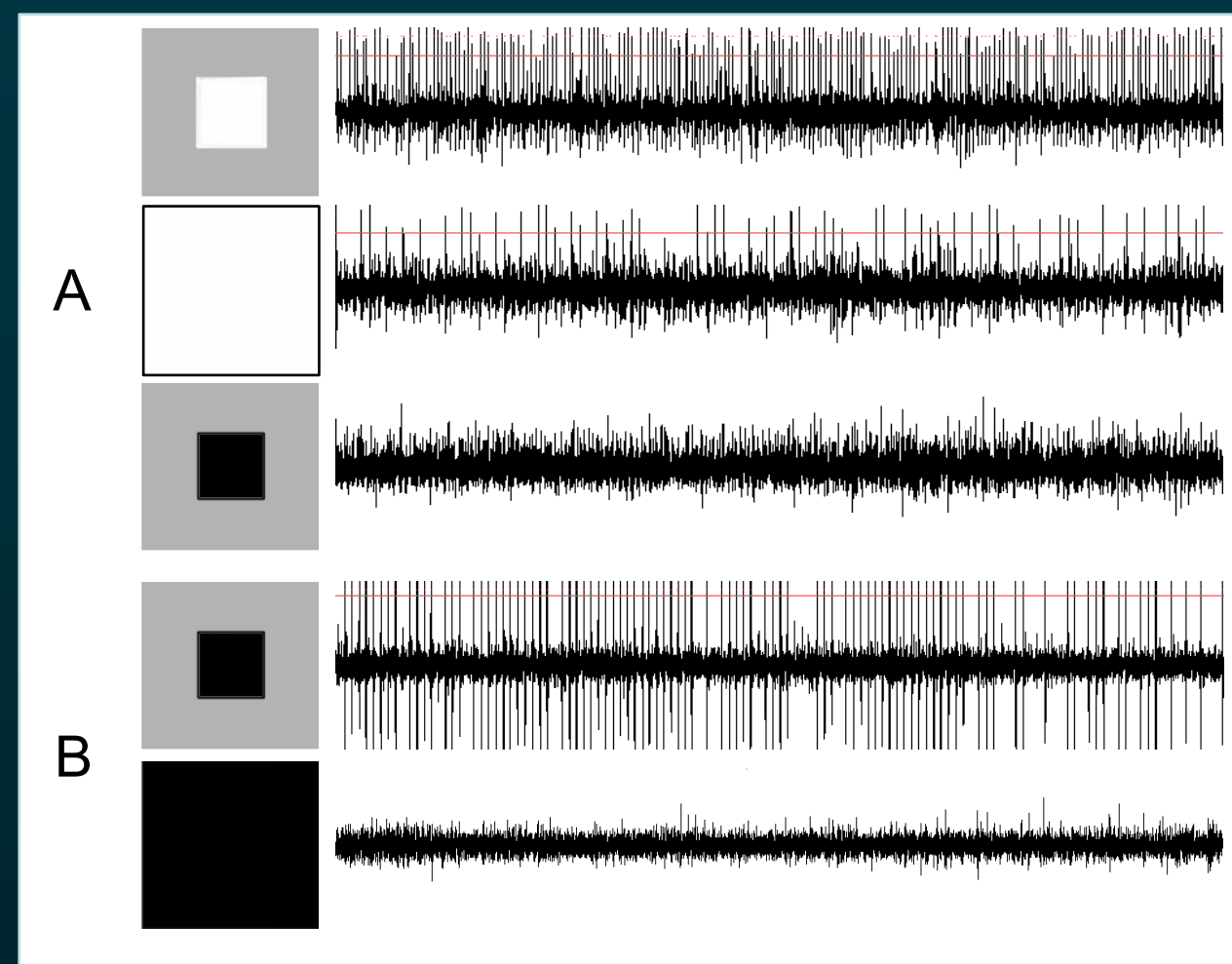


Fig. 5: Responses to achromatic stimuli of ON sustained GC (A) and OFF sustained GC (B). Configurations of presented stimuli are given on the left.

Color interactions in the central part of RFs

OFF sustained GCs

In type 1 of OFF sustained GCs this kind of interactions occur between L and M channels; M+ suppresses L+ component and L- suppresses M- component (Fig. 7, left section). In type 2 this concerns L and S channels; L+ suppresses S+ component and S- suppresses L- component. Type 3 does not seem to have such strong interactions in the RF and supposedly lacks color-opponent properties.

ON sustained GCs

L- component suppresses both M- and S- components. Other than that, M+ component suppresses S- component.

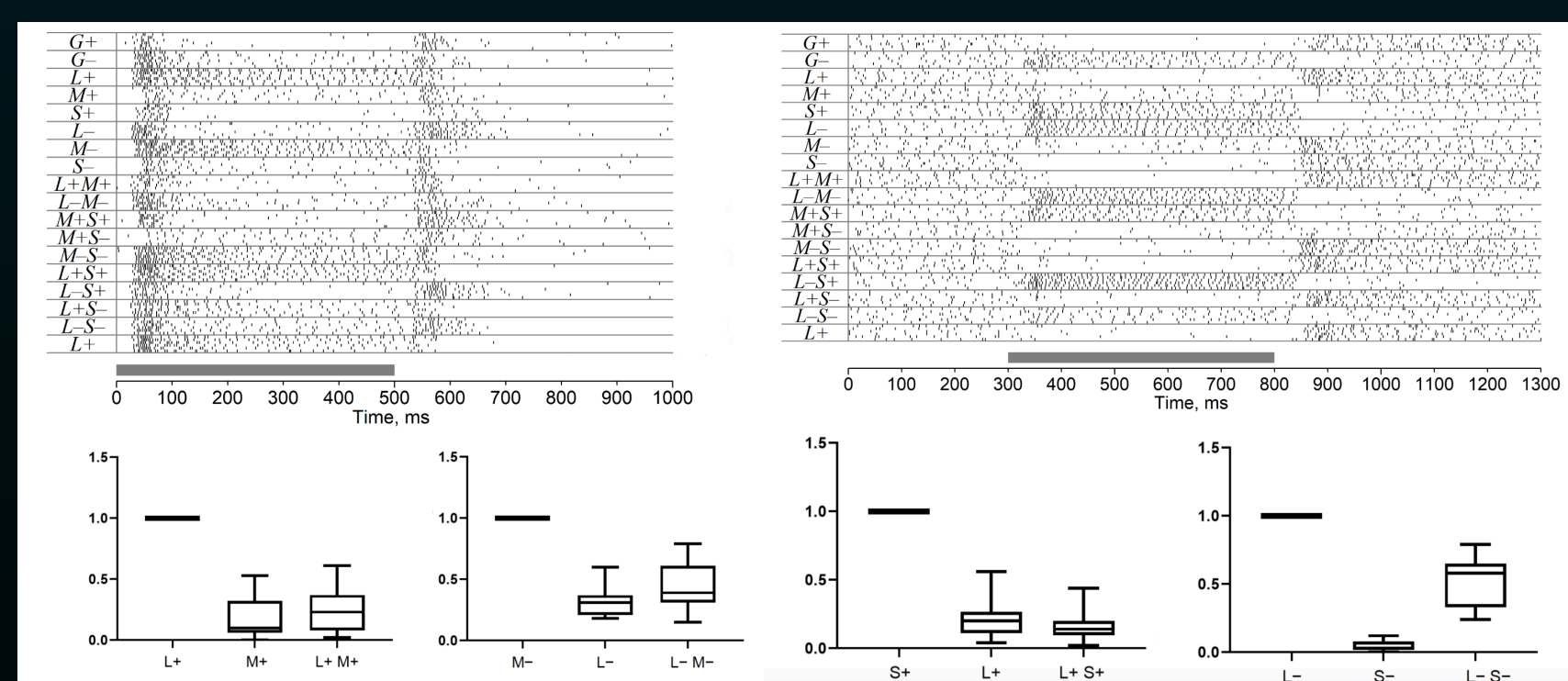


Fig. 7: Color interactions in the central part of the RFs of OFF sustained GCs. Top: examples of responses to color stimulation of type 1 (left) and type 2 (right) cells given in raster expression. Bottom: suppression effect of inhibitory components; ANOVA test used, $p < 0,0001$.

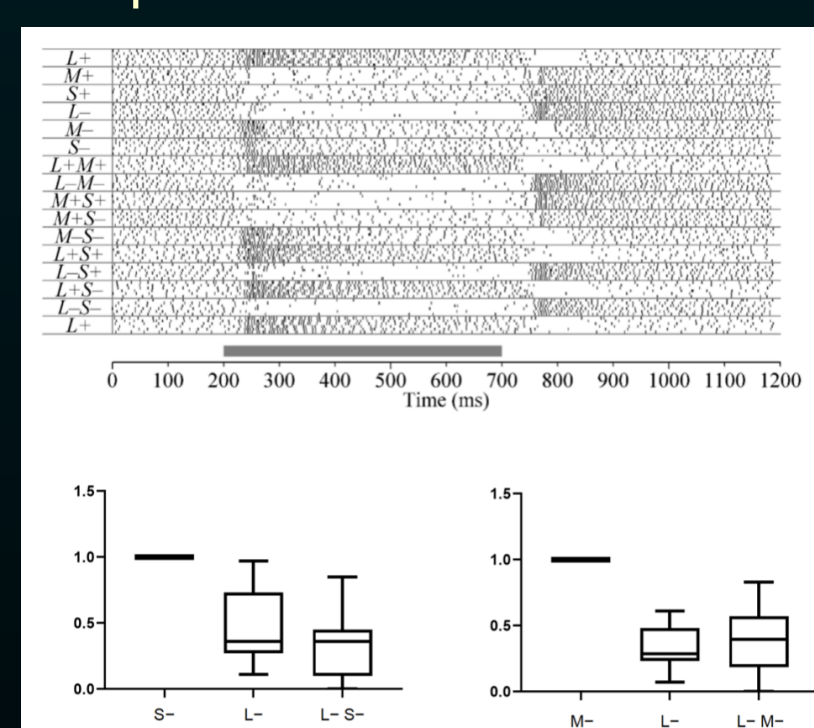


Fig. 8: Color interactions in the central part of the RFs of ON sustained GCs. Top: example of responses to color stimulation of a single cell given in raster expression. Bottom: suppression effects; ANOVA test used, $p < 0,0001$.

Color coding in sustained GCs

Different color stimuli evoke sustained spike response or inhibition in both ON and OFF sustained GCs. Moreover, OFF sustained GCs happen to be diverse in terms of color coding. They are represented with 3 types characterized with distinct color coding profiles (Fig. 7). Type 1 responds to L+ and M- stimuli. Type 2 responds to L- and S+ stimuli. Type 3 usually responds to all selective colors and does not have proper color-opponent properties. ON sustained GCs are uniform in terms of color coding and they respond to L+, M- and S- stimuli. When spontaneous activity to neutral background is observed, the stimulation with selective colors opposite to the preferred ones evoke inhibition of spontaneous activity. These effects show up in ON sustained GCs and type 2 of OFF sustained GCs.

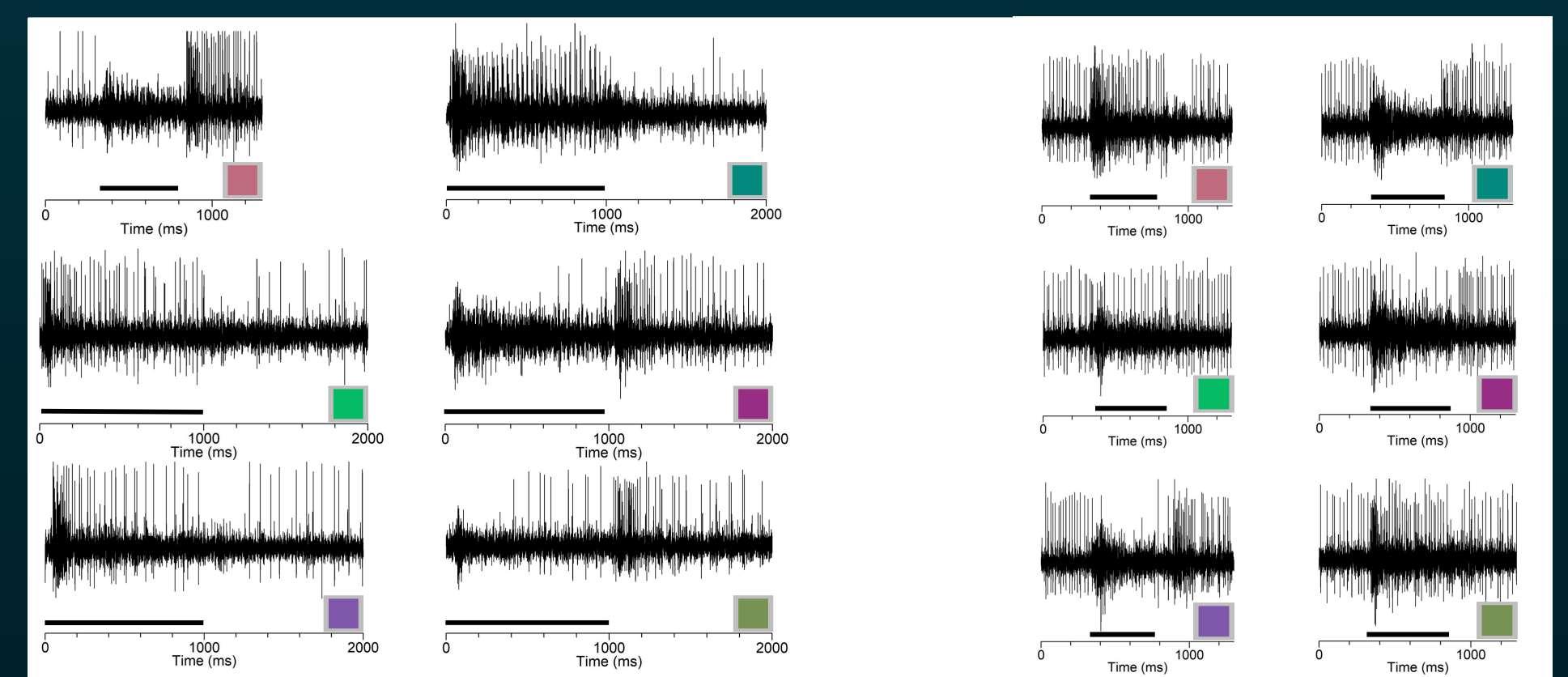


Fig. 6: Color coding profiles of sustained GCs. Responses to selective color stimulation of OFF sustained GC (left section) and ON sustained GC (right section).

Periphery responses to color stimulation

Sustained GCs have responsive periphery. Cell responses to color stimulation on the periphery are just as strong as they are to stimulation of the central part of the RF. However, color coding profile of periphery is completely opposite (Fig. 9).

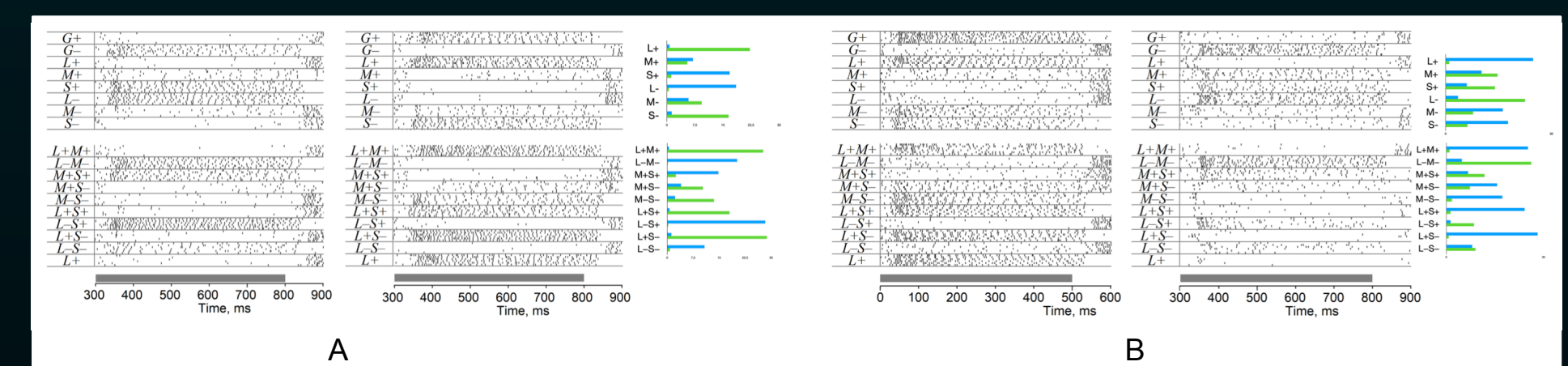


Fig. 9: Periphery responses of OFF (A) and ON (B) sustained GCs. Left sections: responses to color stimulation of the central part of the RF given in raster expression; middle sections: responses to color stimulation of the peripheral part of the RF given in raster expression; right sections: central (blue) and peripheral (green) responses to each color compared in histogram expression.

Conclusions

- OFF sustained GCs are comprised of 3 distinct types of cells with different color coding profiles;
- OFF sustained (type 1 and type 2) and ON sustained GCs are double color opponent cells.