

Алипер Алексей Тарасович

**СТРУКТУРА РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ И
ЦВЕТОКОДИРУЮЩИЕ СВОЙСТВА ЭЛЕМЕНТОВ С ФОНОВОЙ
АКТИВНОСТЬЮ РЕТИНОТЕКТАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ
КАРПООБРАЗНЫХ РЫБ**

1.5.8 – «Математическая биология, биоинформатика»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

МОСКВА – 2025

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича Российской академии наук» (ИППИ РАН)

Научный руководитель:	Максимова Елена Михайловна кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник (Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича Российской академии наук)
Официальные оппоненты:	Бондарь Игорь Вячеславович Доктор биологических наук, заведующий лабораторией (Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук) Касумян Александр Ованесович Доктор биологических наук, заведующий кафедрой ихтиологии, профессор (Федеральное государственное бюджетное учреждение высшего образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова)
Ведущая организация:	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук

Защита состоится 1 декабря 2025 г. в 15:00 на заседании диссертационного совета 24.1.101.01 при институте проблем передачи информации имени А.А. Харкевича Российской академии наук (ИППИ РАН) по адресу: 127051, г. Москва, большой Каретный переулок, д. 19, стр. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИППИ РАН, а также на сайте ИППИ РАН по адресу:

http://iitp.ru/upload/content/1740/aliper_dissertation_2025_07_19.pdf

Автореферат разослан «__» _____ 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
24.1.101.01,
доктор биологических наук

Казенников Олег Васильевич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Исследование зрительной системы человека и животных направлено как на изучение механизмов непосредственно зрения, так и на расширение понимания работы нервной системы вообще. Неоспоримым методологическим преимуществом здесь является простота понимания входного сигнала (зрительного стимула) и возможности контролировать его параметры, в отличие от работы с другими сенсорными модальностями, например, хеморецепцией или механорецепцией. Знание о зрительных механизмах необходимо для правильной организации зрительной гигиены труда людей. Оно может быть использовано и уже активно используется при разработке зрительных электронных протезов для слабо видящих людей. Кроме того, понимание алгоритмов обработки зрительной информации в живых системах может помочь в усовершенствовании алгоритмов, разрабатываемых для машинного зрения.

Рыбы – прекрасный модельный объект для исследования зрительной физиологии позвоночных животных. Одним из наиболее часто используемых на данный момент модельных животных стали *Danio rerio*, чей геном полностью секвенирован, что позволяет использовать данный вид в экспериментах наравне с классическими объектами, такими как дрозофила и мышь. Серебряный карась таксономически близок к данио. В том числе показательно, что максимумы поглощения их зрительных пигментов идентичны, что особенно важно для сопоставления данных исследования сетчатки обоих видов.

Исследование электрических реакций нейронов сетчатки направлены на изучение их функциональных свойств и вовлеченности в поведенческие реакции. На данный момент мы уверенно различаем 13 функциональных типов ганглиозных клеток сетчатки, проецирующихся в *tectum opticum* (ТО) – главный зрительный центр рыб, ответственный за организацию различных форм поведения (охота, избегание).

Такого рода исследования проводятся и другими методами на выделенной сетчатке мышей или на мальках данио. В современной мировой практике зрительная стимуляция представляет собой набор стандартных процедур стимуляции (вспышки в широком поле, пятна, движущиеся решетки). Данный подход оказывается недостаточен для подробного исследования функциональных свойств всех зрительных нейронов. Использование хаотической стимуляции (белого шума) с последующей автоматизированной обработкой экспериментальных данных хотя и позволяют получать и анализировать данные для множества нейронов одновременно, но полностью игнорирует возникающие латеральные взаимодействия в рецептивных полях нейронов.

Микроэлектродные экстраклеточные отведения реакций от одиночных окончаний аксонов ГК в ретинореципиентном слое в *tectum opticum* (легко доступном) живой взрослой рыбы позволяют подробно исследовать функциональные свойства каждого зарегистрированного элемента. Использование уникальной системы зрительной стимуляции (широкий спектр

стимулов, близких к натуральным, в том числе селективные цветные стимулы, отдельно возбуждающие L, M, S колбочки) позволяет гибко адаптировать условия стимуляции под каждый элемент. Многие свойства регистрируемых элементов удаётся выявить в процессе опыта, благодаря частичной on-line обработке.

Степень разработанности темы исследования

Несмотря на пристальное внимание к сетчатке рыб и, в частности, к ганглиозным клеткам, на данный момент не опубликовано работ, в которых бы описывались бы свойства элементов с фоновой активностью сетчаточной природы, проецирующихся в *tectum opticum* рыб.

Цель исследования:

Изучение функциональных свойств элементов с фоновой активностью ЭФА сетчатки рыб и выявление их возможной роли в зрении.

Задачи исследования:

- 1) Подобрать адекватную стимуляцию для ЭФА;
- 2) Исследовать ахроматические свойства ЭФА, такие как предпочтение к размерам стимула, контрасту и т.п.;
- 3) Исследовать рецептивные поля ЭФА: их размеры, взаимодействия центра и периферии;
- 4) Исследовать цветовые свойства ЭФА.
- 5) На основе полученных данных сформулировать функциональную классификацию ЭФА.

Методология и методы исследования

Электрофизиологические опыты проводились при помощи платинированных микроэлектродов, изготовленных в лаборатории непосредственно перед каждым опытом. Для подведения микроэлектрода к областям регистрации сетчаточных элементов в *tectum opticum* применялся микроманипулятор Sutter MP-285. Электрофизиологическая установка изготовлена непосредственно на базе лаборатории специально для исследования ретиноктальной системы рыб. Стимуляция, управление ей и первичная обработка зарегистрированных ответов зрительных нейронов производились при помощи программного обеспечения, разработанного на базе лаборатории. Статистическая обработка результатов произведена при помощи программного обеспечения GraphPrism.

Степень достоверности и апробация результатов

Используемые методы соответствуют поставленным задачам. Достоверность полученных результатов для ЭФА косвенно подтверждается тем, что результаты, полученные теми же методами ранее для других типов проекций сетчатки в *tectum opticum*, полностью согласуются с ключевыми исследованиями, опубликованными другими авторами. Оценка статистической значимости исследованных параметров выполнена подходящими статистическими методами. Контрольные измерения адекватны и соответствуют стандартам. Так как свойства непосредственно ЭФА описываются в рамках данной работы впервые, то сопоставить их не с чем.

Результаты исследования согласуются с данными, опубликованными различными исследователями в международных научных журналах. По результатам диссертации опубликовано три статьи в рецензируемых научных журналах. Результаты работы были представлены на конференциях European Retina Meeting (ERM) (Брайтон, Великобритания, 2015, Париж, Франция, 2017, Тюбингене, Германия, 2023) и на конференциях «Информационные технологии и системы» (ИТиС 2017, ИТиС 2019, ИТиС 2023, ИТиС 2024).

Личный вклад автора в проведенные исследования

В диссертации представлены результаты исследований, выполненных самим автором. До этого одиночные отведения ЭФА были крайне редки. Автор диссертации участвовал в разработке подходов к стимуляции ЭФА, в том числе тех, которые стали ключевыми для данной работы. Все электрофизиологические исследования, лежащие в основе данной работы проведены при непосредственном участии автора. Автор принимал непосредственное участие в обсуждении результатов и написании публикаций по результатам, а также представлял результаты исследований на конференциях, в том числе международных.

Публикации

Основные положения и результаты диссертационного исследования изложены автором в трех статьях по теме диссертационной работы, в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных журналов и изданий, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ для опубликования основных научных результатов диссертации, и 11 тезисах, представленных на российских и международных конференциях.

Соответствие диссертации паспорту научной специальности

Диссертационная работа А. Т. Алипера соответствует избранной специальности 1.5.8. – математическая биология и биоинформатика (согласно приказу Министерства науки и высшего образования Российской Федерации от 24 февраля 2021 г. №118 «Об утверждении номенклатуры научных специальностей, по которым присуждаются ученые степени, и внесении изменения в Положение о совете по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, утвержденное приказом Министерства образования и науки Российской Федерации от 10 ноября 2017 г. №1093» и согласно п.п. 10, 12 и 13 паспорта номенклатуры специальностей научных работников по специальности 1.5.8).

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 4 глав и заключения. Полный объем диссертации составляет 138 страниц, включая 32 рисунка и 4 таблицы. Список литературы содержит 98 наименований.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Обзор литературы

В разделе содержится обзор современных статей, посвященных исследованию ГК сетчатки рыб, организации ретинотекстальной системы рыб, цветоразличения в сетчатке, а также зрительно обусловленного поведения.

Материалы и методы

Объект исследования

Объектами для проведения опытов служили серебряные караси *Carassius gibelio*. Для экспериментов использовали взрослых особей размером от 10 до 15 см и весом от 35 до 100 г из подмосковных прудовых хозяйств. Животные содержались в лабораторных аквариумах объемом 60 л с аэрацией и фильтрацией воды в течение нескольких месяцев при комнатной температуре и естественном световом режиме. Все экспериментальные процедуры и манипуляции одобрены этическим комитетом ИППИ РАН (протокол №1 от 24 апреля 2018 г.)

Проведение экспериментов на обездвиженном животном in vivo

На время опыта животное обездвиживали введением d-тубокурарина внутримышечно (доза составляла 0.3 мг на 100 г массы рыбы). Обездвиженную рыбу закрепляли в естественном положении в аквариуме из плексигласа, с принудительным протоком воды через жабры. В установке в течение опыта циркулировало около 10 л постоянно аэрирующейся и фильтрующейся воды. Циркуляция воды обеспечивалась термостатирующим насосом. К жаберному аппарату рыбы вода поступала под давлением 50 см водяного столба. Уровень воды в аквариуме поддерживали таким образом, чтобы глаза рыбы находились полностью под водой, но вода не заливалась на открытый мозг. Для доступа к ТО у рыбы с одной стороны черепа, контралатерально относительно глаза, на который подается стимуляция, удаляли теменно-затылочную кость, а также располагающиеся под ней жировую ткань и участок мягкой оболочки мозга.

Электрофизиология

Ответы ганглиозных клеток регистрировали экстраклеточно от окончаний их аксонов в верхних слоях тектума заключенными в стеклянную оболочку металлическими платинированными микроэлектродами (Gaesteland et al., 1959) с диаметром платиновой шляпки 3–5 мкм с сопротивлением 200–500 кОм на частоте 1 кГц. Микроэлектрод под визуальным контролем микроманипулятором Sutter MP-285 подводили к интересующей области поверхности тектума (с учетом ретиноптопической проекции, ориентируясь по картине кровеносных сосудов) и осторожно погружали, добиваясь стабильного одиночного отведения, о чем судили по величине импульсов и по соотношению сигнала и шума. Импульсы с выхода усилителя переменного тока с полосой пропускания от 100 Гц до 3.5 кГц (Виноградов, 1986) прослушивали при помощи громкоговорителя, наблюдали на экране осциллографа и вводили в память регистрирующего компьютера, оснащенного АЦП с частотой дискретизации 25 кГц.

Зрительная стимуляция

Предъявление программно-сгенерированных стимулов осуществлялось через прозрачную стенку аквариума на экране монитора LG Flatron 775FT, установленного на подвижном столике, что позволяло перемещать его в нужное место поля зрения рыбы. В основном исследовали латеральные поля зрения в довольно широкой области: свыше 60° по горизонтали и около 40° по вертикали. Расстояние от монитора до глаза рыбы в ходе эксперимента составляло 30–40 см. Относительные спектры излучения экрана были измерены при помощи модульной спектрометрической системы MCS 500 Modules от производителя Carl Zeiss. Максимальная яркость экрана (при $R = G = B = 255$), измеренная фотометром ТКА-04/3, составляла 38 кд/м^2 . В энергетических единицах это соответствует эффективной энергетической яркости для фотопического зрения человека, равной $56 \text{ мВт ст}^{-1} \text{ м}^{-2}$. Фотопическая спектральная чувствительность сетчаточных детекторов движения карася определяется в основном его длинноволновыми (L) колбочками. Соответствующая функция спектральной чувствительности была рассчитана по формуле Говардовского (Govardovskii et al., 2000) для зрительного пигмента системы витамина A2 с $\lambda_{\text{max}} = 622.5 \text{ нм}$ с учетом поглощения в передних средах глаза (Douglas, 1989). Рассчитанная таким образом эффективная энергетическая яркость того же белого экрана для ганглиозных клеток сетчатки карася равнялась $65 \text{ мВт ст}^{-1} \text{ м}^{-2}$. Для стимуляции использовалось программное обеспечение, разработанное для генерации зрительных стимулов с заданными параметрами. В качестве стимулов в данной работе были использованы как ахроматические, так и цветные стимулы, селективно возбуждающие один или два типа колбочек серебряного карася. Ахроматические стимулы представляли собой в основном вспышки пятен либо фона области стимуляции разных градаций серого (от белого до черного), а также движущиеся границы. Параметры стимуляции, такие как размеры области предъявления, длительность стимуляции, относительная яркость стимула, задавались вручную. Кроме того, использовались предустановленные серии стимуляции, в ходе которых заданные стимулы предъявлялись в квазислучайной последовательности. Так выполнялись серии стимуляции для исследования размеров рецептивных полей, контрастной чувствительности центра и периферии рецептивных полей, зависимости интенсивности ответа от размера стимула.

Селективная цветная зрительная стимуляция

Для цветной стимуляции использовались 18 рассчитанных для стимулирующего монитора цветов. Один из них (N) являлся нейтральным. На его фоне поочередно предъявляли вспышки серых (G^+ и G^-) и цветных стимулов, отличавшихся по контрасту от нейтрального в 1,6 раза. 6 основных селективных цветов рассчитаны так, чтобы воздействовать на один из типов колбочек (L – длинноволновые, M – средневолновые, S – коротковолновые). Для каждого из каналов были рассчитаны инкрементные (L^+ , M^+ , S^+) и декрементные (L^- , M^- , S^-) цвета. Кроме чистых селективных аналогичным образом были рассчитаны

парные цвета для комбинированного воздействия на два типа колбочек одновременно – L+M+, L–M–, M+S+, M+S–, M–S–, L+S+, L–S+, L+S–, L–S–. Стимуляция производилась вспышками пятен размером 7° либо вспышками периферии. При этом для области стимуляции и фона задавался нейтральный серый цвет, обозначаемый как N. При проведении серии стимуляция каждым из рассчитанных цветов производилась в 6 повторностях на протяжении не менее 500 мс с паузой между предъявлениями также не менее 500 мс. В конце серии в качестве контроля производилась повторная шестикратная стимуляция цветом L+.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Определение и общая характеристика ЭФА

3.1.1. Регистрация ЭФА

По мере погружения электрода в тектум наблюдается активность различных реакций, имеющих ретинальное происхождение. У самой поверхности располагаются окончания дирекционально-избирательные ГК (ДИ ГК), глубже регистрируются ответы ориентационно-избирательных клеток (ОИ ГК), детекторов пятен и R/G клеток. При приближении к самому глубокому горизонту ретинорецепиентного слоя тектума можно наблюдать повышение фоновой нейрональной активности. Так как в процессе погружения микроэлектрода никакой стимуляции не производится, данную фоновую активность мы назвали спонтанной, то есть ничем не вызванной. А клетки, генерирующие такую активность, мы стали называть спонтанно-активными ганглиозными клетками. Так как при работе в тектуме мы наблюдаем не сами клетки, а электрическую активность окончаний их аксонов, то для большей точности приняли решение называть этот тип клеток элементами с фоновой активностью (ЭФА).

При погружении микроэлектрода в тот или иной горизонт ретинорецепиентного слоя, как правило, наблюдается суммарная активность множества элементов. Поэтому для того, чтобы исследовать свойства элементов, присутствующих в тектуме, для начала необходимо научиться добиваться их одиночных отведений. При погружении на необходимую глубину, когда наблюдали рост фоновой активности в показаниях осциллографа, мы снижали скорость погружения. Меняя положение микроэлектрода, добивались того, чтобы из шума выделился одиночный сигнал, проявляющийся в звучании динамика характерным треском, а на осциллографе как регулярные импульсы с постоянной амплитудой (Рис. 1). При оценке качества отведения на этапе обработки результатов мы отбирали те элементы, при записи которых не наблюдается импульсов в период рефрактерности на ждущей развертке.

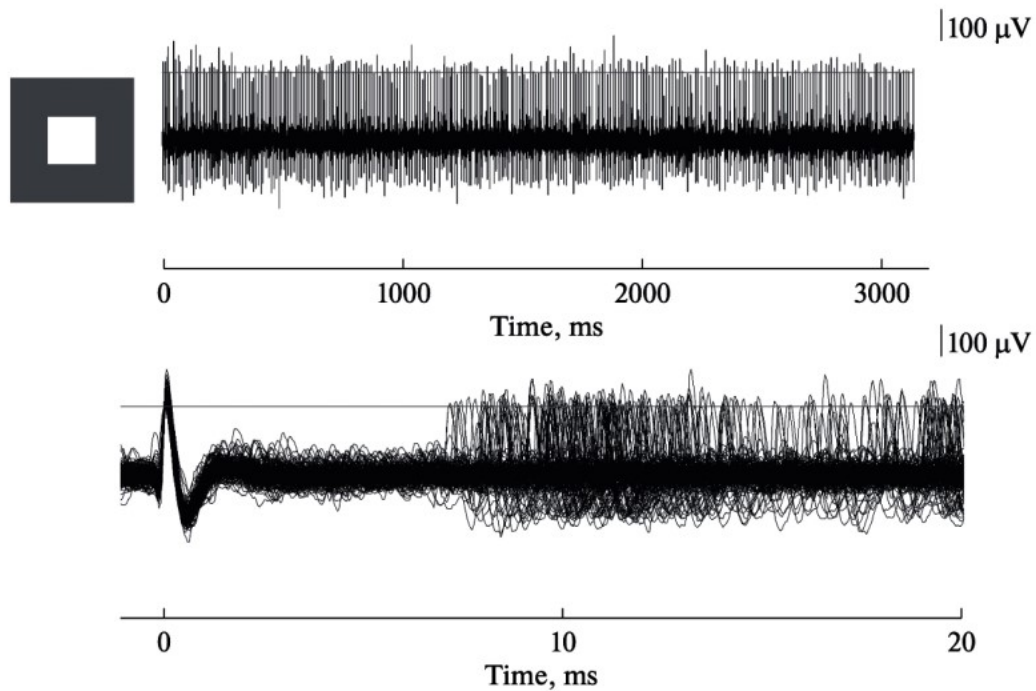


Рисунок 1. Импульсный ответ ЭФА. Сверху – длящаяся импульсная активность ЭФА ON-типа, отмечен порог (250 мкВ) для амплитудной дискриминации; внизу – запись активности на ждущей развертке (наблюдается отсутствие спайков в рефрактерный период). Слева – конфигурация стимула (размер белого пятна составляет 11°).

Как уже было сказано выше, глубина залегания ЭФА самая большая из всех ретинотектальных проекций. По субъективным слуховым ощущениям плотность окончаний ЭФА в указанном горизонте высока относительно лежащих выше окончаний других ретинальных элементов. Кроме того, создается впечатление, что ON реакции обнаруживаются глубже, чем OFF реакции. При помощи координатной сетки микроманипулятора мы провели измерения глубины регистрации относительно поверхности тектума различных элементов тектума, среди них было 99 ЭФА. Наши измерения показали, что данные элементы отводятся на глубине примерно 190-200 мкм от поверхности тектума. Однако, на данный момент значимых отличий между глубинами залегания окончаний ON и OFF элементов выявить не удалось.

3.1.2. Общие свойства ЭФА

Как и в случае с другими ретинальными элементами, представленными в тектуме караса, первоначально мы фиксировали реакции ЭФА на стимуляцию ручными стимулами. Для этого в зоне между глазом рыбы и монитором помещали темную полосу. При регистрации одиночных ЭФА удалось установить, что данные элементы реагируют длящимся ответом на стимуляцию объектами предпочитаемого контраста. Таким образом, мы поняли, что имеем дело с элементами с длящимся ответом, что в англоязычной литературе называется «sustained». По предпочтению к знаку контраста эти элементы

разбиваются на две группы - ON и OFF. При попадании темного стимула в РП OFF элементы давали разряд, длящийся все время затемнения РП. ON элементы аналогичным образом реагировали на светлый стимул. В качестве характеристического стимула, то есть такого, при помощи которого можно идентифицировать данный класс элементов, нами было выбрано пятно размером со стандартную область предъявления в 11° , черного цвета для OFF элементов и белого цвета для ON элементов. В дальнейшем мы обозначали как ЭФА только те клетки, которые отвечали на такую стимуляцию длящимся импульсным ответом.

3.1.3. Контрастная чувствительность ЭФА

При оценке контрастной чувствительности ЭФА мы провели измерения на 211 клетках. Минимальная контрастность (по Майкельсону), на которую возникает реакция, составляет 0,07. Но зависимость величины ответа (количества импульсов за время предъявления стимула) от интенсивности стимула – плавная, и крутизна кривой контрастной чувствительности существенно ниже, чем у ранее исследованных нами ретинальных элементов.

3.1.4. Обсуждение

Окончания ЭФА формируют целый широкий горизонт в ретинорецепиентном слое *tectum opticum*. Они представлены ON- и OFF-элементами. ГК OFF-типа с длящейся активностью упоминаются в работах других авторов. ON-тип ранее никем не зарегистрирован. Сложность первых попыток работы с ЭФА заключалась в том, чтобы выделить тот ключевой признак, на который ЭФА генерируют ответ. В свою очередь это оказалось возможно только после того, как мы научились четко центрировать область стимуляции, что оказывается особенно критично при работе с данным типом элементов. При работе с другими элементами центрирование области стимуляции можно осуществлять автоматически по результатам обмера полярной диаграммы. Данный подход невозможно использовать при работе с ЭФА именно из-за их длящихся реакций.

Статистически различий в глубине отведения ЭФА ON-типа и OFF-типа выявить не удалось. Однако, при работе с ЭФА в одном треке элементы ON-типа всегда регистрируется немного глубже, чем элементы OFF-типа. То, что статистическая обработка не смогла отразить этот факт, по всей видимости объясняется тем, что при изменении положения электрода, шляпка электрода движется в вязкой и упругой структуре, что осложняет точность регистрации относительной глубины регистрации элементов, расположенных близко друг к другу. Таким образом, для установления наличия двух горизонтов необходима большая статистическая выборка.

Нельзя не отметить характер зависимости интенсивности ответов от контрастности стимула. У детекторов движения максимальный ответ достигается уже при невысоких значениях контраста стимула и фона. Тогда как у ЭФА кривая насыщения довольно пологая. По всей видимости, для сетчаточных детекторов принципиально важно зафиксировать искомое свойство, независимо от того,

насколько контрастен наделенный этим свойством объект. В то время как для системы ЭФА, возможно, уровень контраста в разных областях зрительной сцены является значимой информацией.

Промежуточные выводы:

1. В tectum opticum серебряного караса из сетчатки проецируются окончания ЭФА ON-типа и OFF-типа. Это ганглиозные клетки сетчатки, отвечающие длящимся импульсным разрядом на крупные контрастные пятна предпочтительного знака контраста.
2. Горизонт залегания окончаний аксонов ЭФА находится в самом низу ретино-рецепиентного слоя на глубине порядка 200мкм.
3. Кривая контрастной чувствительности ЭФА более пологая, чем у других ганглиозных клеток ретино-текстальной системы рыб.

3.2. Исследование рецептивных полей ЭФА

3.2.1. Измерение центральной части РП

Рецептивные поля ганглиозных клеток подразделяются на центральную часть и периферию. Центр РП также принято называть возбуждающим рецептивным полем (ВРП). ВРП - та часть рецептивного поля, в которой данный элемент способен проявить специфичную для него реакцию на адекватный стимул. Размеры и форма ВРП говорят нам не только о физиологических свойствах того или иного класса элементов, но и о характере мозаики дендритных окончаний, которую образуют соответствующие ГК. Для разных элементов оптимальные методы оценки размеров ВРП разные. Так, например, для ДИ ГК оптимальным является отслеживание областей, где наблюдается реакция на движущийся стимул. ЭФА отвечают на движущийся стимул с некоторой отчетливо видной задержкой. Но при этом в большинстве случаев способны отвечать на стимуляцию вспышками небольших пятен, поэтому мы решили проводить оценку размеров их ВРП методом шахматной доски (Рис. 2).

Для стимуляции ЭФА ON-типа мы использовали вспышки белых пятен на сером фоне. Для ЭФА OFF-типа использовали вспышки черных пятен на таком же сером фоне. Вспышки пятен предъявлялись в ячейках квадратной сетки в квазислучайном порядке, после чего программа производила подсчет количества импульсов, возникающих в ответ на стимуляцию. В каждой ячейке сетки стимул предъявляли трижды. Серии стимуляции импульсной активности всегда начинали предъявлением стимула в центральной ячейке. В конце серии проводили повторную стимуляцию в центральном положении для контроля уровня ответа клетки.

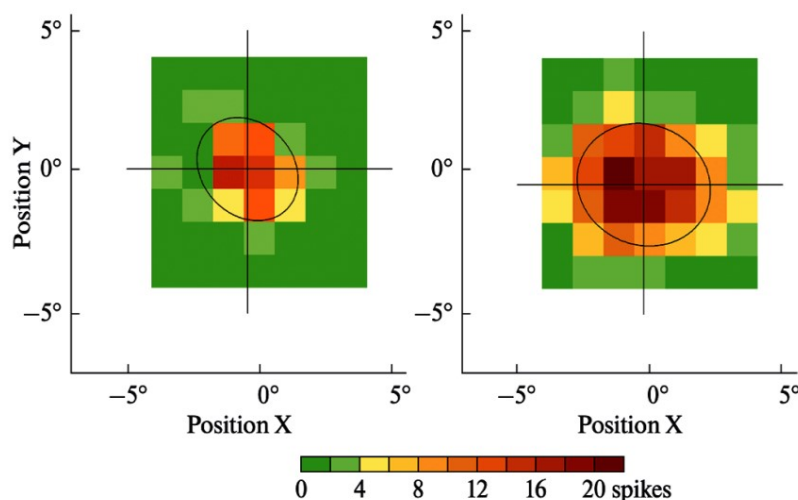


Рисунок 2. Рецептивные поля ЭФА OFF-типа (слева) и ON-типа (справа), картированные методом “шахматной доски”. Клеточные ответы во всей области стимуляции представлены в географической палитре топографической карты (шкала приведена в нижней части рисунка). Эллипсами обозначены оценки границ возбудительных зон рецептивных полей.

В общей сложности мы провели измерения ВРП для более чем 200 ЭФА. Для обработки мы отбирали только стабильные одиночные отведения, которые на стимуляцию пятном указанного выше размера отвечали длящимся разрядом. Размеры рецептивных полей, которые оценивались по диаметрам построенных эллипсов, составляли от $2,4^\circ$ до $6,1^\circ$ со средним значением $5.0 \pm 1.13^\circ$. Для ON и OFF типов существенных различий между группами не обнаруживается. Протяженность рецептивных полей исследованных элементов мы оценивали по параметру соотношения высоты к ширине аппроксимированных ВРП. Среднее соотношение сторон составило $0,86 \pm 0,11$. То есть, как правило, ВРП имели форму эллипса, притом почти во всех случаях протяженность наблюдалась в горизонтальной ориентации.

3.2.2. Свойства периферии рецептивных полей ЭФА

Как было показано выше, размеры ВРП ЭФА сопоставимы с таковыми у других описанных ретинальных элементов тектума. Однако при этом размер стимула в 11° , позволяющего безошибочно идентифицировать ЭФА, превосходит оцененные нами размеры ВРП примерно в два раза.

В то же время особенностью этого типа элементов является то, что, как правило, их ответ тормозится частично или полностью, когда предъявляемый предпочтительный стимул значительно превышает размерами их ВРП. Для получения такой реакции от ЭФА мы меняли цвет фона со стандартного серого на тот же, которым стимулируется область предъявления при проведении характеристического теста (черный для OFF элементов и белый для ON элементов).

Полное торможение при такой стимуляции в основном демонстрировали OFF элементы, импульсная активность ON элементов как правило тормозилась частично. Подобное мощное тормозное воздействие периферии не характерно для ретинальных элементов тектума: нами показано, что затемнение периферии РП может оказывать легкое тормозное воздействие на количество импульсов в ответе на стимуляцию центра у других ретинальных элементов, но случаев

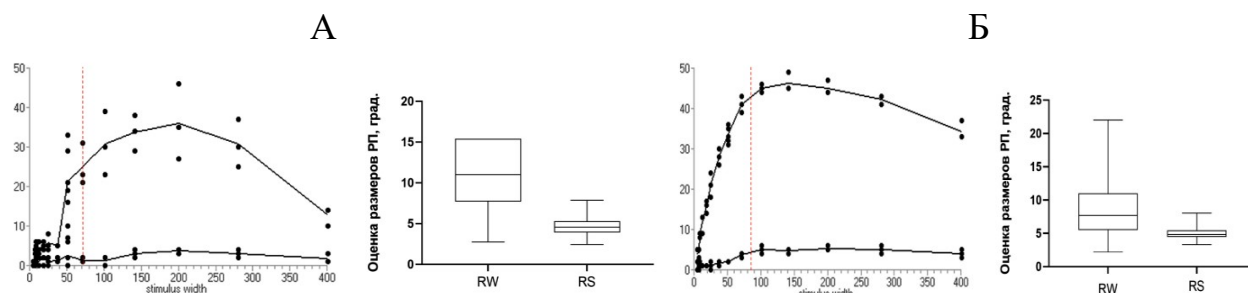


Рисунок 3. А: Зависимость ответа ЭФА OFF-типа от размера стимула. Слева - результат серии измерений для одного из элементов данного типа. Точки на графике отражают результаты измерений после каждого эпизода стимуляции. Красным пунктиром показан измеренный перед этим размер ВПП для данной клетки. Справа приведено сравнение между размерами стимула, насыщающего ответ ЭФА OFF-типа (RW), и размер их ВПП, измеренных методом шахматной доски (RS). Применен критерий Манна-Уитни при $p < 0.0001$. Данные представлены в виде медиана $\pm$ интерквартильный размах. Б: Зависимость ответа ЭФА ON-типа от размера стимула. Слева - результат серии измерений для одного из элементов данного типа. Точки на графике отражают результаты измерений после каждого эпизода стимуляции. Красным пунктиром показан измеренный перед этим размер ВПП для данной клетки. Справа приведено сравнение между размерами стимула, насыщающего ответ ЭФА ON-типа (RW), и размер их ВПП, измеренных методом шахматной доски (RS). Применен критерий Манна-Уитни при $p < 0.0001$. Данные представлены в виде медиана $\pm$ интерквартильный размах.

тотального торможения ахроматическим воздействием на периферию нами до этого зафиксировано не было. Таким образом, ЭФА - первый тип ретинальных элементов, у которого периферия играет существенную роль в организации их РП. Количество импульсов в ответах ЭФА зависит от размеров стимула: ответ на пятна размером в 1° , которыми мы измеряли размеры ВПП, ощутимо ниже, чем на пятна размером в 11° , но при этом еще большее увеличение размеров стимула

до 30° приводит к осязательному торможению ответа. Охарактеризовать зависимость интенсивности ответа от размера стимула мы решили при помощи стимуляции вспышками центрированных пятен изменяющегося размера. Центрирование области стимуляции производили на основании измерений ВРП методом шахматной доски, устанавливая ее положение таким образом, чтобы ее центр совпадал с центром ВРП. Серии измерения зависимости интенсивности ответа от размера стимула мы провели на 141 клетках, среди которых 89 ЭФА OFF-типа и 52 ЭФА ON-типа. Ожидалось, что при увеличении размера пятна до размера возбудительной части РП реакция клеток будет возрастать, а при дальнейшем увеличении — падать, как это происходит в случае с детекторами пятен - другими клетками, для которых вспыхивающее пятно является предпочтительным стимулом. Однако размеры стимула, при которых достигается максимальный ответ, оказались существенно больше, чем размеры ВРП, измеренные с помощью метода шахматной доски (Рис. 3). Данные различия достоверны и проходят проверку критерием Манна-Уитни.

Ответ клетки в большинстве случаев продолжает плавно расти и после того, как размер вспыхивающего пятна проходит отметку ранее оцененного размер ВРП. После насыщения у большинства ЭФА с дальнейшим увеличением размеров стимула ответ падает медленно, иногда перед спадом выходит на плато.

Для большинства исследованных элементов ON-типа максимальный ответ достигается при размере стимула $7,7^\circ$. Для OFF элементов этот показатель оказался выше, и у большинства насыщение наступало на отметке 11° . Это различие достоверно и проходит проверку критерием Манна-Уитни. Но стоит отметить, что среди обоих классов выявлено существенное количество элементов с насыщением при стимуляции пятном в 15° , что втрое превышает оцененные размеры возбудительной части РП.

Все изложенные выше свидетельства о влиянии периферии РП на ответ у ЭФА продемонстрированы в условиях, когда стимуляция периферии производится совместно со стимуляцией центра, то есть мы можем пока говорить только о модулирующем воздействии периферии на реактивность центра РП. Для того, чтобы ответить на вопрос, обладает ли периферия ЭФА собственными реактивными свойствами, мы специально разработали новый программный инструмент для стимуляции, позволяющий записывать реакции регистрируемых элементов на стимуляцию периферии при постоянном освещении центра РП. Первые же попытки проведения подобной стимуляции показали, что периферия реактивна и оппонентна центру РП. ЭФА OFF-типа демонстрируют увеличение числа импульсов в ответе при посветлении периферии и уменьшение реакции при потемнении периферии. ЭФА ON-типа реагируют увеличением ответа при потемнении периферии и снижением при посветлении. При помощи стимуляции периферии РП ЭФА мы оценили ее контрастную чувствительность и сопоставили с контрастной чувствительностью в центре РП. В результате 85 проведенных измерений мы заключили, контрастная чувствительность на

периферии РП не отличается от таковой в центре - реакция возникает уже при малейшем сдвиге освещения в сторону предпочтительного знака контраста.

3.2.3. Обсуждение

Несмотря на то, что адекватными стимулами для ЭФА являются крупные контрастные пятна, размеры центра их РП не отличаются от таковых у других типов ГК сетчатки, измеренных ранее. Размеры РП дирекциональноизбирательных ГК и ориентационно-избирательных ГК также составляют в среднем порядка 5° . Эти показатели укладываются в концепцию, что разные типы ГК составляют единообразные самостоятельные мозаики, непрерывно покрывая все зрительное пространство.

Интересен тот факт, что максимальный ответ ЭФА вызывают стимулы, превосходящие размерами их ВРП. Для всех ранее исследованных элементов, отвечающих на статичные стимулы (только с ними в данном случае можно проводить сравнение), таких как ОИ ГК или детекторы пятен, максимальный ответ достигается, когда размер стимула соответствует измеренным размерам ВРП, а при увеличении или уменьшении размеров стимула происходит снижение частоты импульсации. Здесь можно предполагать, что периферическая часть РП неоднородна, и подразделяется на ближнюю возбуждающую и дальнюю тормозную. Разумеется, данное предположение нуждается в более обстоятельном исследовании и серьезных доказательствах.

При помощи специально разработанного инструмента стимуляции периферии при отсутствии стимуляции в центре нам удалось продемонстрировать реактивность периферии ЭФА. Данное свойство является уникальным и не наблюдается у других исследованных нами элементов сетчатки. Незначительный ответ на стимуляцию периферии присутствует разве что в реакциях R/G клеток. У других элементов можно наблюдать только так называемую сенситизацию – модулирующее воздействие изменений периферии на ответы при стимуляции центра РП.

Промежуточные выводы:

1. Размеры центра РП ЭФА составляют в среднем $5.0 \pm 1.13^\circ$, что сопоставимо с аналогичными показателями других исследованных ГК сетчатки рыб.
2. Рецептивные поля ЭФА имеют концентрическую структуру с центральной частью и периферией. Периферия рецептивных полей ЭФА реактивна и оппонента центру рецептивных полей.

3.4. Цветовые свойства ЭФА

Все представленные выше данные получены при помощи ахроматической стимуляции. Применительно к любому типу ГК представляет интерес, каким образом они связаны с разными типами фоторецепторов. В сетчатке взрослых карасей и карпов имеется три типа колбочек с максимумами поглощения 623, 535, и 454 нм. Богатый набор цветооппонентных клеток в сетчатке (биполярных, горизонтальных и ганглиозных клеток) свидетельствует о соответствующей обработке сигналов от колбочек разных типов. Ранее мы показали, что все

обнаруженные нами типы ретинальных элементов ТО связаны со всеми тремя типами колбочек. Но при этом практически все они (за исключением R/G клеток) не обладают цветоразличающей способностью и демонстрируют принцип унивариантности (Naka, Rushton, 1966, Maximova et al., 2015). При помощи уже разработанных инструментов мы проверили цветовые свойства ЭФА. Кривые спектральной чувствительности колбочек (L – длинноволновых, M – средневолновых, S – коротковолновых) перекрываются. Поэтому стимуляция отдельных типов колбочек насыщенными узкополосными спектральными стимулами от темноты невозможна. Можно, однако, от некоторого общего уровня возбуждения добавить или убавить возбуждение одного выбранного типа колбочек (или двух). Такие инкрементные (+) и декрементные (–) селективные стимулы были рассчитаны для L, M, и S колбочек караса, исходя из возможностей монитора. Инкрементные и декрементные стимулы необходимы для того, чтобы выявить цветооппонентные взаимодействия. ON и OFF каналы проводят сигнал от каждого из цветоприемников (колбочек) отдельно. Цветооппонентность предполагает единообразие ответов, возникающих при поступлении сигнала по ON-каналу от приемника 1 и по OFF-каналу от приемника 2. При этом реакции на сигнал от OFF-канала приемника 1 и ON-канала от приемника 2 не возникают. Для нашего монитора оказалось возможным добиться селективной стимуляции в пределах контраста в 1,6 раза. Также в серии предъявляли ахроматические стимулы G+ и G– (от англ. «gray») того же уровня контраста.

3.4.1. Цветокодирование ЭФА OFF типа

Исследование цветовых свойств ЭФА при помощи селективной стимуляции каждого из трех типов (L, M, S) колбочек проведено на 98 ЭФА OFF-типа. Для стимуляции использовали вспышки пятен диаметром 7,7°. ответ можно разделить на начальную фазу разряда, где наблюдается высокая частота импульсов, и установившуюся реакцию с меньшей частотой. Во-вторых, ответ на стимуляцию разными цветами имеет разную латентность. Этот феномен требует отдельного исследования.

С помощью этих стимулов показано, что ЭФА OFF-типа связаны со всеми тремя типами колбочек, причем не единообразно. У них выделено три основных разновидности связей:

1. импульсный ответ вызывается стимулами $L_{\pm}$, M_{-} , S_{+} . Наиболее существенный длящийся ответ наблюдается на стимулы L_{+} и M_{-} . Помимо ответа на включение стимула можно наблюдать также ответ на выключение, который наблюдается в реакциях на стимулы $L_{\pm}$, M_{+} и $S_{\pm}$.
2. импульсный ответ вызывается стимулами L_{-} , S_{+} . Длящийся ответ вызывают стимулы S_{+} и L_{-} . Торможение активности вызывается стимулами L_{+} и S_{-} . Среди элементов, принадлежащих к данной группе есть ряд элементов, которые могут реагировать на стимулы M_{+} и M_{-} импульсным ответом. При этом ответ на M_{+} длящийся, иногда выше, чем ответ S_{+} . Ответ на стимул M_{-} возникает редко и не вызывает длящегося ответа. Другие элементы той же группы отвечают на

стимуляцию зеленого канала торможением фоновой активности. Фоновая активность до и после реакции на стимул наблюдалась только у этой группы ЭФА OFF-типа. Ответы на выключение стимулов возникают при стимуляции цветами $L+$, $M-$, $S-$.

3. импульсный ответ может вызываться стимулами $L\pm$, $M\pm$, $S\pm$. Каждый из цветных стимулов может вызывать у них длящуюся реакцию. У элементов данной группы не выявляется видимых тормозных влияний тех или иных цветовых каналов. Также, в отличие от первых двух групп, у них не встречается ответов на выключение стимуляции.

Различия в цветокодировании между данными подтипами мы обнаружили в результате просмотра результатов измерений для разных клеток, и в последствии каждый новый зарегистрированный элемент попадал в одну из трех групп. Различия в ответах на те или иные стимулы хорошо видны на глаз. Но количество импульсов в ответе клеток внутри одной группы может варьировать в широком диапазоне.

Для этого мы сначала измерили длительность ответа, возникающего на первом этапе, до установления длящейся реакции. Она составила около 200 мс, и данное правило выполняется для всех клеток в их ответе на все стимулы. Для последующего интервала установившейся длящейся реакции мы вычисляли среднюю частоту импульсации и пересчитывали ее так, как если бы она продолжалась 800 мс. Таким образом, длительность ответов, приведенных к общему виду, составляла 1 с.

На основе приведенных к общему виду данных мы попарно сравнили три предполагаемых группы ЭФА OFF-типа, применив U-тест. Сравнение при помощи статистического метода выявило значимые различия в реакциях элементов трех групп. Сравнение групп 1 и 2 показало, что у элементов группы 1 выше ответы на стимулы $L+$ и $M-$; у элементов группы 2 выше ответы на стимулы $M+$, $S+$ и $L-$. Сравнение групп 1 и 3 показало, что у элементов группы 3 выше ответы на стимулы $M+$, $S+$, $L-$ и $S-$. Сравнение групп 2 и 3 показало, что у элементов группы 2 выше ответы на стимул $S+$; у группы 3 выше ответы на стимулы $L+$, $M-$ и $S-$. Таким образом, наши наблюдения подтвердились, и различия носят достоверный характер. Для того, чтобы окончательно убедиться в существовании выделенных нами трех групп ЭФА OFF-типа, мы провели линейный дискриминантный анализ. Для этого мы нормализовали данные, приведенные к общему виду, по максимальному ответу. На основе массива нормализованных данных были построены три матрицы, которые сравнивались между собой. По результатам дискриминантного анализа можно утверждать, что ЭФА OFF-типа действительно подразделяются на три группы, для каждой из которых характерен собственный профиль цветокодирования.

3.4.2. Цветооппонентность в центре РП

В рамках серий стимуляции после стимулов, селективных по одному каналу, мы предъявляли стимулы, возбуждающие одновременно два цветовых канала. В сериях присутствуют комбинации всех инкрементных и декрементных цветов, кроме трех сочетаний — $L+ M-$, $L- M+$, $M- S+$. Это объясняется техническими ограничениями — для цветового пространства монитора не удастся добиться необходимого контраста (1,6 раза) для данных цветов.

Подобная стимуляция позволяет выявлять возможные взаимодействия между цветовыми каналами. В том случае, если селективный стимул, возбуждающий один тип колбочек, вызывает импульсный ответ, а в комбинации со стимуляцией другого типа колбочек ответ снижается, можно говорить о тормозном взаимодействии двух цветовых каналов. Для анализа взаимодействий между цветовыми каналами мы нормализовали ответы элементов по максимальному ответу, для каждой группы это всегда оказывался один селективный стимул. После этого мы сравнивали реакции на одиночные стимулы с реакциями на комбинации инкрементных и декрементных цветов. Мы выявили тормозные взаимодействия, характерные для первой и второй групп ЭФА OFF-типа.

У первой группы наибольшее количество импульсов наблюдается в ответе на стимул $L+$. При парной цветной стимуляции наблюдается торможение ответа на $L+$ добавлением $M+$ у всех элементов данной группы. Также торможение выявлено для OFF каналов: при добавке $L-$ ответ на $M-$ заметно снижается (Рис. 4).

У второй группы ЭФА OFF-типа (Рис. 5) максимальным является ответ на стимул $S+$. При парной цветной стимуляции у всех элементов данной группы прослеживается торможение реакции на $S+$ добавлением $L+$. Здесь так же, как и у группы 1 наблюдаются тормозное взаимодействие OFF каналов: при добавке $S-$ к $L-$ ответ может снижаться. Торможение в данном случае статистически значимое, но ответ снижается не до уровня ответа на $S-$, а примерно вдвое. Однако, это ярко проявляется только у тех элементов, которые не обладают чувствительностью к средневолновым стимулам ($M+$). У третьей группы ЭФА OFF-типа аналогично первой группе наблюдается торможение ответа на $L+$ при добавлении к стимулу $M+$.

3.4.3. Цветокodирование у ЭФА ON-типа

При помощи тех же инструментов мы провели эксперименты на ЭФА ON-типа. Данные получены для 30 элементов. Ответ ЭФА на вспыхивающие стимулы можно разделить на начальную фазу разряда, где наблюдается высокая частота импульсов, и установившуюся реакцию с меньшей частотой. Наблюдается разная латентность ответа при стимуляции разными цветами.

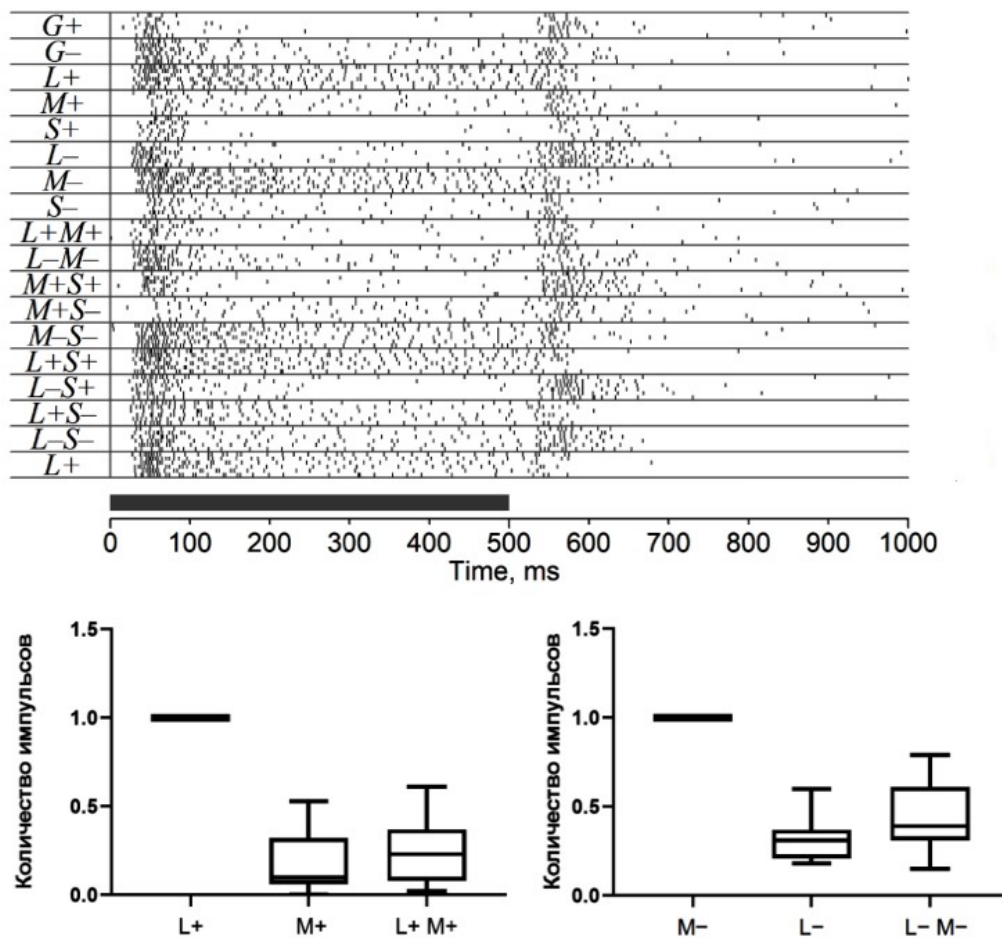


Рисунок 4. Взаимодействия цветовых каналов (цветоселективных входов) у ЭФА OFF-типа группы 1. Сверху представлено растровое представление реакций ЭФА OFF-типа (группа 1) на цветные селективные стимулы, включаемые в центре РП при неизменной серой периферии. Серая полоса внизу обозначает время действия стимула. Каждый стимул предъявлялся шесть раз. Цвета селективных инкрементных (+) и декрементных (–) стимулов представлены буквами, соответствующими типу возбуждаемых ими колбочек. Снизу сравниваются нормализованные ответы на цветные стимулы. Использован тест ANOVA, выявленные различия достоверны при $p < 0,0001$. Максимальный ответ на L+; при парной стимуляции длинноволновым и средневолновым спектром (L+M+) ответ на L+ падает до уровня реакции на M+.

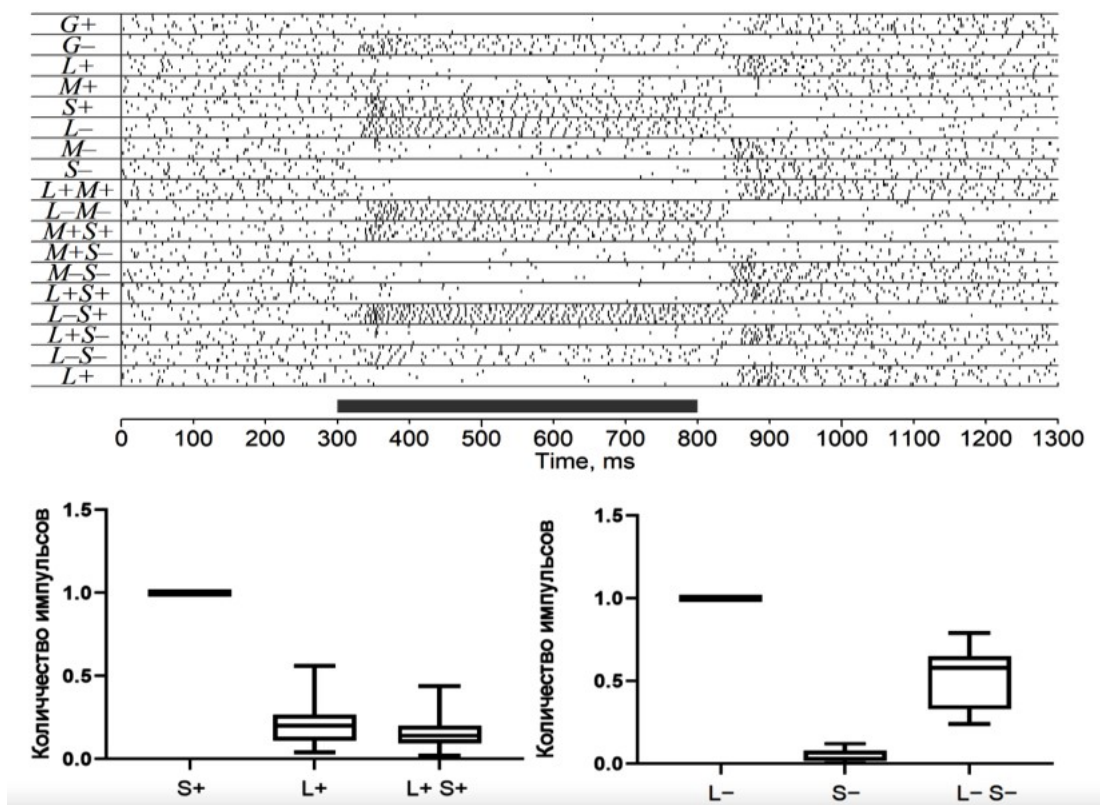


Рисунок 5. Взаимодействия цветовых каналов (цветоселективных входов) у ЭФА OFF-типа группы 2. Сверху растровое представление реакций ЭФА OFF-типа (группа 2) на цветные селективные стимулы, включаемые в центре РП при неизменной серой периферии. Серая полоса внизу обозначает время действия стимула. Каждый стимул предъявлялся шесть раз. Цвета селективных инкрементных (+) и декрементных (-) стимулов представлены буквами, соответствующими типу возбуждаемых ими колбочек. Справа сравниваются нормализованные ответы на цветные стимулы. Использован тест ANOVA, выявленные различия достоверны при $p < 0,0001$. 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 сериях присутствуют комбинации всех инкрементных и декрементных цветов, кроме трех сочетаний — L+ M-, L- M+, M- S+.

Все исследованные ЭФА ON-типа связаны со всеми тремя типами колбочек единообразно. Импульсный ответ вызывается стимулами L+, M−, S−. Все ЭФА ON-типа проявляют фоновую активность на освещение равномерным серым, от которого производится стимуляция. Самый высокий ответ у них наблюдался на стимул L+, ответ на стимулы M− и S− несколько ниже. При стимуляции цветами M+, S+, L− наблюдается сильное торможение фоновой активности. Ярко выражены также реакции на выключение стимулов. В случае со стимулами L+, M−, S− при выключении фоновая активность восстанавливается не сразу, а проявляется спустя некоторое время. При выключении стимулов M+, S+, L− вызванное ими торможение активности сменяется существенной импульсацией, превышающей фоновый уровень.

3.4.4. Цветооппонентность в центре РП

В рамках серий стимуляции после стимулов, селективных по одному каналу, мы предъявляли стимулы, возбуждающие одновременно два цветовых канала. Подобная стимуляция позволяет выявлять тормозные взаимодействия между цветовыми каналами. В том случае, если селективный стимул, возбуждающий один тип колбочек, вызывает импульсный ответ, а в комбинации со стимуляцией другого типа колбочек ответ снижается, можно говорить о взаимодействии двух цветовых каналов. Для анализа взаимодействий между цветовыми каналами мы нормализовали ответы элементов по максимальному ответу. После этого мы сравнивали реакции на одиночные стимулы с реакциями на комбинации инкрементных и декрементных цветов. При парной цветной стимуляции (Рис. 6) выявляется торможение реакции на стимулы M− и S− добавлением L−. Также у многих элементов данного типа наблюдается взаимодействие M и S: при добавлении M+ реакция на S− существенно снижается.

3.4.5. Цветная стимуляция периферической части РП

Необходимым условием для цветоразличения считается дважды цветооппонентность, которая подразумевает наличие у зрительного нейрона оппонентности между цветовыми каналами в центре РП, а также оппонентности центра и периферии по цвету. Как было показано выше в главе 3, у ЭФА реактивным является не только центр РП, но и периферия, ответы которой оппонентны центру при ахроматической стимуляции. Для проверки наличия у ЭФА цветооппонентности центра и периферии мы также провели серию измерений реакции на цветные селективные стимулы периферической части РП ЭФА при неизменном освещении центра.

В результате оказалось, что ответы при стимуляции периферии РП для ЭФА ON-типа и OFF-типа по характеру «зеркальны» ответам при стимуляции центра. Стимулы, вызывающие наиболее выраженную реакцию при стимуляции центра, не вызывают реакции при стимуляции периферии РП. И напротив — стимулы, не вызывающие выраженной реакции или торможение фоновой

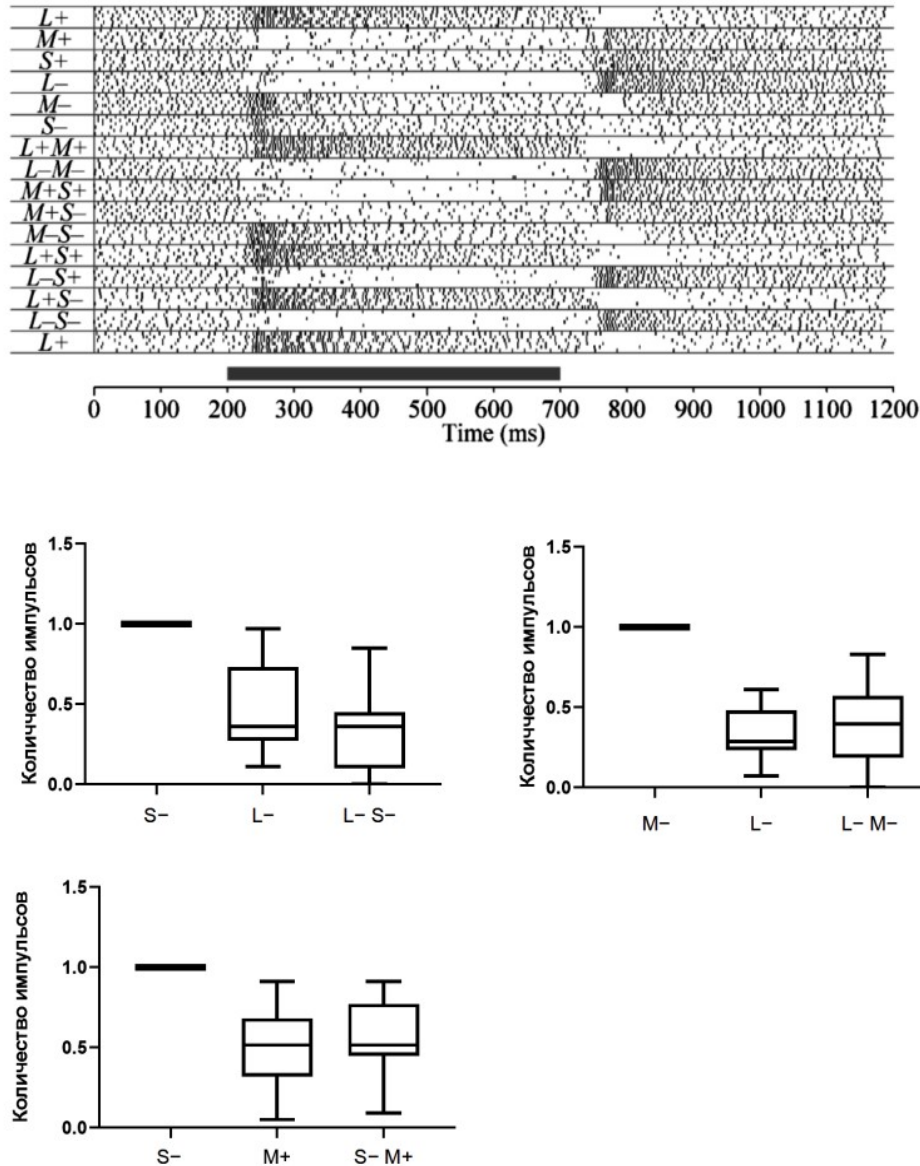


Рисунок 6. Взаимодействия цветовых каналов (цветоселективных входов) у ЭФА ON-типа. Сверху представлено растровое представление реакций ЭФА ON-типа на цветные селективные стимулы, включаемые в центре РП при неизменной серой периферии. Серая полоса внизу обозначает время действия стимула. Каждый стимул предъявлялся шесть раз. Цвета селективных инкрементных (+) и декрементных (-) стимулов представлены буквами, соответствующими типу возбуждаемых ими колбочек. Снизу сравниваются нормализованные ответы на цветные стимулы. Использован тест ANOVA, выявленные различия достоверны при $p < 0,0001$. При парной стимуляции снижение длинноволновой компоненты ($L-$) тормозится ответ на декрементные стимулы в коротковолновом и средневолновом спектре ($M-$ и $S-$). У многих элементов также отмечено тормозное воздействие повышения средневолновой компоненты на реакции на коротковолновую стимуляцию ($M+/S-$).

активности при предъявлении в центре РП, на периферии вызывает наиболее яркую реакцию. При этом частота импульсов в выраженных ответах на стимуляцию центра и периферии сопоставима.

3.4.6. Обсуждение

До изучения цветовых свойств ЭФА мы полагали, что единственными цветоопponentными элементами тектума являются сетчаточные R/G элементы. Так как эти ретинальные проекции встречаются относительно редко, мы предполагали, что у рыб обработка цвета может в основном осуществляться в других зрительных ядрах, как это происходит у лягушки в ядре Белончи.

При первом взгляде на растровые записи ответов ЭФА на цветные селективные стимулы может создаться впечатление, что реакции очень разнообразны и различия носят случайный характер. Фоновая активность в ответ на равномерную серую окраску может присутствовать и отсутствовать. Одни и те же цвета у одних клеток вызывают мощный импульсный ответ, у других, напротив, эффективно тормозят импульсную активность. Однако, после тщательной каталогизации нам удалось установить некоторые закономерности в реакциях.

При ахроматической стимуляции ЭФА OFF-типа представляются единой группой, но селективная цветная стимуляция позволила выделить 3 группы элементов данного типа. Первая группа по характеру цветокодирования напоминает R/G клетки (профиль ответов $L\pm$, $M-$, $S+$). Но перепутать их невозможно: R/G клетки при тестировании ахроматическими стимулами ведут себя совершенно иначе: не дают длящегося ответа на черные пятна, зависимость ответа от размера стимула ближе к таковой у детекторов пятен, а периферия их заметно менее реактивна, чем у ЭФА. Стоит также отметить, что аналогичный профиль цветокодирования характерен для ОИ ГК, проецирующихся в тектум.

Фоновая активность на равномерную серую окраску стимулирующего экрана наблюдается у элементов ON-типа и у группы 2 элементов OFF-типа. Данное свойство проявляется всегда, и по наличию фоновой активности можно безошибочно прогнозировать, что отводимый элемент принадлежит к одному из этих классов элементов.

В процессе систематизации ЭФА OFF-типа мы предполагали, что группа 2 может быть разбита на две – чувствительную к средневолновой (М) стимуляции и нечувствительной к ней. Но дискриминантный анализ не показал их значимого различия.

При рассмотрении результатов стимуляции ЭФА парными цветными стимулами можно отчетливо наблюдать, что они способны к цветоразличению и чувствительны к цветовому контрасту. Это видно при одновременном возбуждении двух приемников либо инкрементными, либо декрементными стимулами. Элементы группы 1 при селективной стимуляции дают импульсные ответы на стимулы $L+$ и $M-$; если проводить парную парную цветную стимуляцию стимулами $L+ M+$ или $L- M-$, то количество импульсов в ответе

будет значительно ниже. Можно с уверенностью утверждать, что происходит это в связи с взаимодействием цветовых каналов: каналы $M+$ и $L-$ выступают тормозными. С элементами группы 2 картина похожая. При селективной стимуляции они отвечают импульсным разрядом на стимулы $S+$ и $L-$. При парной цветной стимуляции стимулами $L+ S+$ и $L- S-$ импульсный ответ снижен. То есть, мы снова наблюдаем взаимодействие цветовых каналов, и каналы $L+$ и $S-$ для элементов группы 2 являются тормозными. Элементы группы 3 нельзя с уверенностью назвать цветооппонентными, поскольку при селективной стимуляции они демонстрируют способность реагировать импульсным ответом на все инкрементные и декрементные селективные цвета. Но при этом взаимодействие цветовых каналов можно наблюдать и у них. Канал $M+$ явно является тормозным, и его стимуляция снижает способность ЭФА 3 группы отвечать на стимул $L+$. Но в отличие от группы 1, элементы третьей группы не чувствительны к воздействию компоненты $L-$ в парных стимулах.

Элементы ON-типа при селективной стимуляции дают длящиеся импульсные ответы на стимулы $L+$, $M-$, $S-$. При парной стимуляции компонент $L-$ снижает ответы на $M-$ и $S-$. Это также свидетельствует о взаимодействии между цветовыми каналами.

Результаты стимуляции периферии РП показывают, что реакции периферии «зеркальны» реакциям центра РП у элементов ON-типа и у элементов OFF-типа групп 1 и 2. То есть у элементов этих групп периферия демонстрирует оппонентность центру не только при ахроматической, но и в полной мере при цветной стимуляции. Стимулы, вызывающие наиболее выраженную реакцию при стимуляции центра, не вызывают реакции при стимуляции периферии РП. И напротив — стимулы, не вызывающие выраженной реакции или торможение фоновой активности при предъявлении в центре РП, на периферии вызывает наиболее яркую реакцию. При этом частота импульсов в выраженных ответах на стимуляцию центра и периферии сопоставима. Что же касается третьей группы OFF-типа, то ответы на стимуляцию периферической части РП выражены существенно слабее, чем при стимуляции центра. «Зеркальность», характерная для групп 1 и 2 здесь выражена меньше.

Таким образом, ЭФА ON-типа и ЭФА OFF-типа 1 и 2 групп являются дважды цветооппонентными элементами. ЭФА ON-типа чувствительна к контрасту L/M и L/S . Группа 1 ЭФА OFF-типа чувствительна к контрасту L/M и фиксирует контраст и в инкрементной ($L+/M+$), и в декрементной ($L-/M-$) области. Элементы группы 2 чувствительны к контрасту L/S и также фиксирует контраст как в инкрементной ($L+/S+$), так и в декрементной ($L-/S-$) области. Элементы группы 3 нельзя назвать цветооппонентными, но и у них отмечается наличие взаимодействия цветовых каналов в инкрементной области ($L+/M+$).

Промежуточные выводы:

1. ЭФА OFF-типа подразделяются на три группы по профилям цветокодирования. 1 группа представляет собой дважды цветооппонентные клетки с профилем оппонентности $L+/M-$; вторая

группа представлена дважды цветооппонентными клетками с профилем оппонентности $S+/L-$; третья группа не является цветооппонентной и не демонстрирует цветоспецифичных ответов.

2. ЭФА ON-типа являются дважды цветооппонентными с профилем оппонентности $L+/M-$, $S-$.

ВЫВОДЫ

1. В tectum opticum серебряного карася из сетчатки проецируются окончания ЭФА ON-типа и OFF-типа. Это ганглиозные клетки сетчатки, отвечающие длящимся импульсным разрядом на крупные контрастные пятна предпочтительного знака контраста.
2. Горизонт залегания окончаний аксонов ЭФА находится в самом низу ретино-рецепиентного слоя на глубине 200мкм.
3. Кривая контрастной чувствительности ЭФА более пологая, чем у других ганглиозных клеток ретино-текстальной системы рыб.
4. Рецептивные поля ЭФА имеют концентрическую структуру с центральной частью и периферией. Периферия рецептивных полей ЭФА реактивна и оппонента центру рецептивных полей.
5. ЭФА OFF-типа подразделяются на три группы по профилям цветокодирования. 1 группа представляет собой дважды цветооппонентные клетки с профилем оппонентности $L+/M-$; вторая группа представлена дважды цветооппонентными клетками с профилем оппонентности $S+/L-$; третья группа не является цветооппонентной и не демонстрирует цветоспецифичных ответов.
6. ЭФА ON-типа являются дважды цветооппонентными с профилем оппонентности $L+/M-$, $S-$.

Применение результатов и научных выводов

Данная работа является фундаментальной, однако практическую значимость могут иметь раскрытые в ней принципы обработки зрительной информации. Они могут помочь предложить новые подходы для создания алгоритмов обработки зрительной информации в машинном зрении.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи:

1. Алипер А. Т. Размеры рецептивных полей спонтанно-активных ганглиозных клеток сетчатки серебряного карася // Сенсорные системы, 2018, том 32, №1, с. 8-13
2. Aliper, A.T., Zaichikova, A.A., Damjanović, I. et al. Updated functional segregation of retinal ganglion cell projections in the tectum of a cyprinid fish—further elaboration based on microelectrode recordings. Fish Physiol Biochem 45, 773–792 (2019)

3. Maximova, E.M., Aliper, A.T., Damjanović, I.Z. et al. Ganglion Cells with Sustained Activity in the Fish Retina and Their Possible Function in Evaluation of Visual Scenes. *Neurosci Behav Physi* 51, 123–133 (2021)

Тезисы в сборниках научных конференций:

1. Aliper A., Damjanović I., Maximov P., Maximova E. Receptive field structure of sustained ganglion cells in the fish retina // *European Retina Meeting 2017*. Paris, France. October 5-7, 2017. Book of abstracts. P. 143
2. Aliper A., Damjanović I., Zaichikova A., Maximov P., Maximova E. Fine structure of receptive fields of orientation-selective ganglion cells in goldfish retina // *The European Retina Meeting 2019*. 12th - 14th of September, Helsinki, Finland. Book of abstracts. P.199.
3. Aliper A., Damjanović I., Maximova E., Maximov P. Different types of color-coding ganglion cells projecting to tectum opticum in goldfish. *The European Retina Meeting 2023*. 17th – 20th of September, Tübingen, Germany. Book of abstracts. P. 81.
4. Aliper A., Maximova E., Maximov P. Differences between sustained ganglion cells and motion detectors in terms of contrast sensitivity and color properties // *European Retina Meeting 2015*. Brighton, UK. October 1-3, 2015. Book of abstracts. P. 66