
**ЗРИТЕЛЬНАЯ
СИСТЕМА**

УДК 612.84

**МОДЕЛЬ РЕЦЕПТИВНОГО ПОЛЯ
ОРИЕНТАЦИОННО-ИЗБИРАТЕЛЬНЫХ
ГАНГЛИОЗНЫХ КЛЕТОК СЕТЧАТКИ РЫБ**

© 2010 г. **В.В. Максимов**

*Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
127994 Москва, Б. Каретный пер., 19
E-mail: maximov@itpr.ru*

Поступила в редакцию 10.09.2009 г.

Разработана одномерная компьютерная модель рецептивного поля ориентационно-избирательных ганглиозных клеток сетчатки рыб, в которой удалось воспроизвести основные особенности реакций этих клеток, в частности: отсутствие реакции на диффузный свет при наличии ответа на стационарные и движущиеся полосы и границы произвольных знаков контраста, расположенные в пределах рецептивного поля; высокую контрастную чувствительность и независимость величины реакции от яркости (при достаточном контрасте) при стимуляции мелькающими полосами или движущимися границами; выполнение закона Вебера-Фехнера; наличие узкой центральной зоны суммации, заметно меньшей по размеру, чем возбудительная область рецептивного поля, и двух зон торможения, распространяющихся далеко за его пределы; высокое пространственное разрешение при тестировании движущимися периодическими решетками.

Чтобы удовлетворить перечисленным выше особенностям, рецептивное поле ориентационно-избирательных ганглиозных клеток должно быть составлено из субъединиц с существенно меньшими зонами суммации, чем размеры самого рецептивного поля, и должно осуществлять нелинейную обработку сигналов на всех уровнях. Поскольку многие из этих особенностей характерны не только для ориентационно-избирательных клеток сетчатки рыб, описанная структура рецептивного поля с такого рода нелинейностями в схеме может найти более широкие приложения, в частности, к другим типам ганглиозных клеток сетчатки или к ориентационно-избирательным клеткам стриарной коры млекопитающих.

Ключевые слова: рыбы, зрение, сетчатка, ганглиозные клетки, тектум, ориентационная избирательность, моделирование.

ВВЕДЕНИЕ

Ответы ориентационно-избирательных ганглиозных клеток (ОИ ГК), чувствительных к неподвижным и движущимся протяженным границам и полосам определенной ориентации, можно исследовать при отведении реакций от сетчатки рыб (Масу, 1981; Vilotta, Abramov, 1989). Однако методически удобнее регистрировать реакции этих клеток экстраклеточно от окончаний их аксонов во втором ретино-реципиентном слое тектума. Этим способом были исследованы ОИ ГК щуки и золотой рыбки (Зенкин, Пигарев, 1969; 1970), некоторых морских рыб (Максимова и др., 1971), форели (Galand, Liège, 1975), золотого карася и карпа (Максимова, Максимов, 1981; Maximova, 1999) и дальневосточной красноперки (Kawasaki, Aoki, 1983). Детальная классификация и описа-

ние свойств рецептивных полей (РП) ОИ ГК серебряного карася приведены в недавних работах (Максимов и др., 2009; Damjanović et al., 2009). Показано, что ОИ ГК представлены двумя физиологическими типами, отличающимися по предпочтительным ориентациям, близким к вертикали и горизонтали. Поэтому эти типы ОИ ГК принято называть детекторами вертикального края и детекторами горизонтального края соответственно. По другим свойствам (включая размеры и структуру их РП, специфичность к форме и скорости движения стимулов) два типа ОИ ГК не отличаются друг от друга. Оба типа ОИ ГК не избирательны к знаку контраста стимулов, т.е. имеют смешанный (on-off) характер ответа, одинаково хорошо реагируя на светлые полосы на темном фоне и на темные полосы на светлом фоне. Размеры возбудительной (центральной) части их РП,

измеренные разными методами, составляют 3–6°. При исследовании пространственного взаимодействия сигналов в пределах РП двумя мелькающими полосами выявлены протяженные тормозные зоны РП, расположенные по обе стороны от центральной зоны суммации. Такую структуру РП естественно считать основой ориентационной избирательности элементов этого типа. Тем не менее полного и непротиворечивого представления о нейронных механизмах ориентационной избирательности ганглиозных клеток сетчатки рыб не существовало (Damjanović et al., 2009).

Аналогичные два типа ОИ ГК описаны Блумфилдом (Bloomfield, 1994) в сетчатке кролика (с предпочтительной ориентацией параллельной или ортогональной зрительной полоске), но ОИ ГК кролика исследованы менее досконально, а развиваемые в работе Блумфилда упрощенные представления об организации РП этих клеток малополезны для понимания их устройства. Такая же структура РП (тормозные фланги по бокам протяженной зоны суммации) характерна для простых клеток зрительной коры млекопитающих (Hubel, Wiesel, 1962; 1968). В то же время целый ряд других свойств ОИ ГК заставлял аналогизировать их со сложными клетками (Максимова, Максимов, 1981; Damjanović et al., 2009). К сожалению, ни классические модели сложных клеток коры (Movshon et al., 1978; Супин, 1981; Adelson, Bergen, 1985), ни более поздние модели (Teich, Qian, 2006; Karklin, Lewicki, 2009) не могли объяснить целый ряд нелинейных эффектов, присущих ОИ ГК. Более того, некоторые совокупности свойств ОИ ГК вообще выглядели несовместимыми в рамках обычных представлений о структуре РП зрительных нейронов. Поэтому, чтобы примирить противоречия и понять устройство ОИ ГК, была поставлена задача разработать имитационную модель, воспроизводящую основные особенности реакций этих клеток.

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Задача работы – продемонстрировать возможность построения модели ганглиозных клеток, которая генерировала бы ответы на различные стимулы, качественно совпадающие с теми, что наблюдались в электрофизиологических экспериментах с реальными ОИ ГК. Предполагается, что модель должна быть чисто функциональной, т.е. она должна воспроизводить функциональную зависимость выходного сигнала (плотности импульсов ганглиозной клетки) от входного (пространственно-временного распределения

возбуждения на поле рецепторов) без привязки к предполагаемой архитектуре нейронной сети.

Перечислим кратко основные особенности ОИ ГК, которые должна воспроизводить модель:

- отсутствие постоянной импульсации в ответ на однородное освещение любой интенсивности;
- наличие непрерывных ответов на стационарные полосы и границы произвольных знаков контраста, расположенные в пределах РП;
- наличие ответов на движение контрастных полос и границ в пределах РП;
- диаметр возбуждательной области РП порядка 4–5 угловых градусов, что примерно соответствует 20 рядам двойных колбочек на уровне сетчатки;
- высокое временное разрешение, позволяющее определять положение РП движущимися контрастными границами, независимо от их скорости;
- контрастная чувствительность порядка 3–5% для инкрементных и декрементных яркостей;
- независимость величины реакции от яркости (при достаточном контрасте) при стимуляции мелькающими полосами или движущимися границами;
- выполнение закона Вебера-Фехнера;
- наличие узкой центральной зоны суммации, заметно меньшей по размеру, чем возбуждательная область РП, и двух зон торможения, распространяющихся далеко за пределы возбуждательной области;
- высокое пространственное разрешение при тестировании движущимися периодическими решетками.

Остановимся подробнее на некоторых наиболее существенных из этих особенностей. Первое, бросающееся в глаза нелинейное свойство реакции ОИ ГК (присущее не только этим клеткам, но и прочим детекторам движения, регистрируемым в тектуме рыб), состоит в быстром насыщении ответа клетки с ростом контраста стимула, которое можно непосредственно видеть на графиках зависимости реакции клетки от интенсивности освещения. Эта нелинейность одинаково проявляется и в опытах, когда по некоторому постоянному фону двигаются границы разной яркости, и в опытах, где узкие полосы разной яркости и оптимальной ориентации вспыхивают на некотором постоянном фоне. И в том, и в другом случае ответ клетки при достаточном контрасте не зависит от яркости стимула (Максимов и др., 2009). Пример такого опыта с движущимися границами для детектора вертикального края показан на рис. 1, а. Видно, что клетка дает примерно оди-

наковые ответы на стимулы, отличающиеся в пять раз от фона, и на стимулы, отличающиеся всего на 50%. На стимулы, близкие по яркости к фону (как более темные, так и более светлые), ОИ ГК не реагируют. В экспериментах, для того чтобы определить пороговые интенсивности, обе ветви зависимости (для стимулов темнее фона и стимулов светлее фона) аппроксимировали плавными кривыми (квадратичными гиперболами). Декрементный и инкрементный пороги определяли по местам пересечения этих кривых с осью абсцисс. На одной и той же клетке полученные значения порогов слабо зависели от параметров стимуляции. При этом инкрементный порог, как правило, был выше декрементного, что хорошо видно на рис. 1, б, где приведены результаты экспериментов на клетке с плохой (по сравнению со средними значениями) контрастной чувствительностью. Среднее значение инкрементных порогов для ОИ ГК, обследованных таким способом, составляло $4.9 \pm 3.4\%$, а декрементных порогов – $3.0 \pm 1.8\%$ (Максимов и др., 2009).

Как и в случае с дирекционально-избирательными ганглиозными клетками (Максимов и др., 2005), относительные величины инкрементного и декрементного порогов для ОИ ГК практически не зависели от яркости фона, что иллюстрирует тот же рис. 1, б, где приведены кривые зависимости величины ответа детектора горизонтального края от интенсивности для двух фонов, отличающихся по яркости вдвое. Видно, что изменение яркости фона просто сдвигает кривые ответов по оси абсцисс в логарифмическом масштабе. Иными словами, ответ клетки определяется не абсолютным, а относительным приростом силы раздражителя, что говорит о справедливости для них закона Вебера-Фехнера. Результат еще одного эксперимента на детекторе вертикального края, подтверждающего справедливость закона Вебера-Фехнера, будет приведен ниже.

Одно из противоречий, обнаруженное при исследовании свойств РП ОИ ГК (Damjanović et al., 2009), несовместимое с линейной моделью, состояло в следующем. Структуру РП зрительных нейронов обычно представляют в виде комбинации возбуждающего центра и тормозного окружения. Соответствующая математическая модель, описывающая возбуждение клетки в зависимости от положения стимула в виде разности двух Гауссовых функций, была предложена Родиком и Стоуном (Rodieck, Stone, 1965). В случае ОИ ГК возбуждающую центральную зону легко обнаружить с помощью контрастных границ и полос, движущихся через РП (те места, где возникают импульсы в ответ

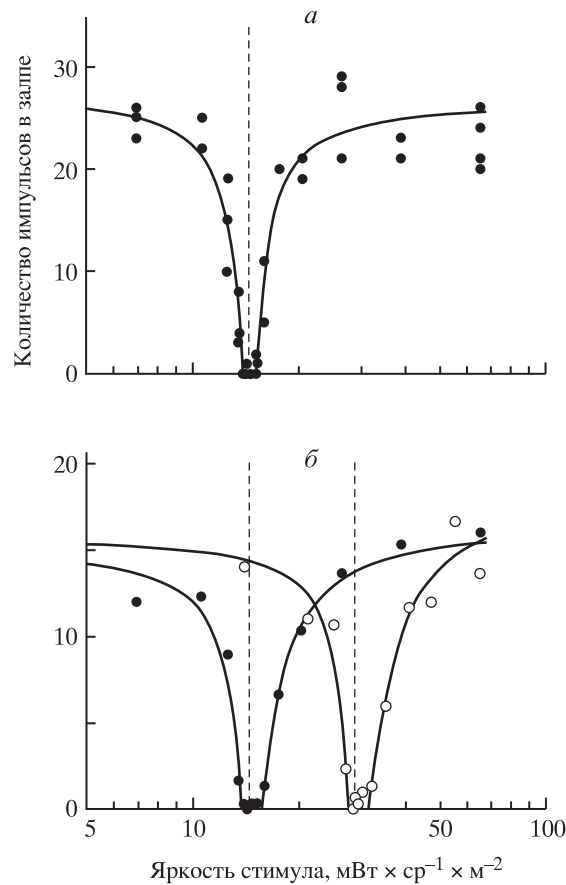


Рис. 1. Примеры зависимости ответов ОИ ГК от яркости.

а – детектор вертикального края стимулировали границами разной яркости, движущимися через РП клетки от хвоста к голове со скоростью $11.1^\circ/\text{с}$ на фоне яркостью $14.5 \text{ мВт} \cdot \text{ср}^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$ (пунктирная линия). Инкрементный порог детектора, определенный по результатам этого опыта, равнялся 4.1% , декрементный – 3.9% .

б – детектор горизонтального края, точками показано среднее по пяти измерениям количество спайков в ответе клетки на границы разной яркости, движущиеся снизу вверх со скоростью $16.7^\circ/\text{с}$ по фонам постоянной яркости. Две U-образные кривые сняты при двух разных фонах яркостью 14.5 и $29.0 \text{ мВт} \cdot \text{ср}^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$ (помечены пунктирными линиями). Инкрементный и декрементный пороги детектора, определенные по результатам этого опыта, для темного фона равнялись 7.6 и 4.3% соответственно, для светлого – 8.6 и 3.7% . По осям абсцисс отложена эффективная энергетическая яркость стимула для длинноволновых колбочек караса.

на движение, соответствуют возбуждающей зоне) или предъявлением стационарных узких полос в разных местах РП. В случае клеток, обладающих высокой спонтанной активностью, тормозные зоны легко обнаруживаются по уменьшению этой активности в ответ на предъявление полос на периферии (Hubel, Wiesel, 1962). Поскольку ОИ ГК не облада-

ют выраженной спонтанной активностью, для того чтобы обнаружить зоны торможения, в работе Дамяновича с соавторами (Damjanović et al., 2009) использовалось дополнительное возбуждение клетки с помощью второй полосы, предъявляемой всегда в одном и том же месте (обычно в центре) РП. В том случае, если реакция на одновременное предъявление двух полос (центральной и боковой) была меньше реакции на одну центральную полосу, можно было говорить о торможении. А когда ответ на две полосы был больше, можно было говорить о том, что обе полосы расположены в «области суммации». Результаты, описанные Дамяновичем с соавторами, противоречащие такой схеме устройства РП ОИ ГК, состояли в том, что размеры возбуди-

тельной части РП, полученные с помощью движущейся границы или одиночных стационарных полос, всегда превышали размеры области суммации, измеренной с помощью двух мелькающих полос. Иными словами, существовали такие места РП, которые при стимуляции одной полосой вызывали ответ клетки (следовательно, принадлежали его возбуждательной области), но согласно опытам со стимуляцией двумя полосами они принадлежали тормозному окружению. Примеры двух таких опытов приведены на рис. 2. Для двух клеток на нижних гистограммах видно наличие зоны суммации, заметно меньшей по размеру, чем возбуждательная область РП (верхние гистограммы). Следует отметить, что разбиение РП на области суммации и тор-

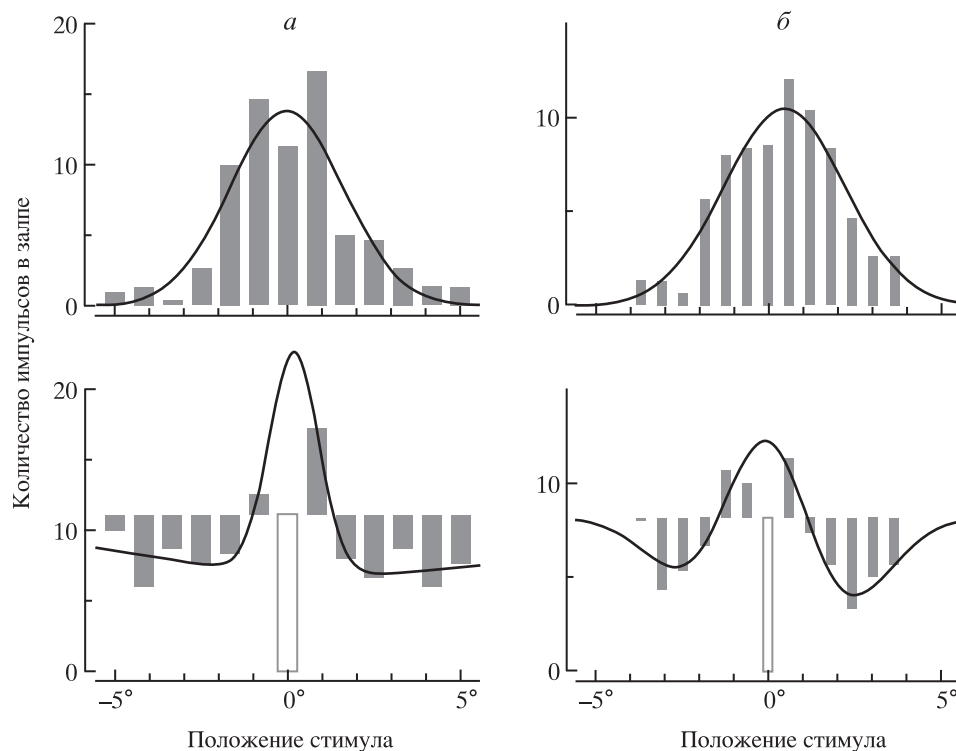


Рис. 2. Примеры ответов детектора вертикального края (а) и детектора горизонтального края (б) на включение полос оптимальной ориентации в разных местах поля зрения.

Детектор, представленный на а, стимулировали вертикальными полосами шириной 37'. Абсцисса – положение полос относительно центра области стимуляции (положительные значения соответствуют ростральному смещению стимула в поле зрения). Ширина столбцов гистограмм соответствует ширине предъявляемых полос. Детектор, представленный на б, стимулировался горизонтальными светлыми полосами шириной 17'. Положительные значения абсциссы соответствуют дорзальному положению стимула. По ординате на всех гистограммах отложено среднее по трем измерениям количество импульсов в ответе клетки, появившихся в течение 500 мс после включения стимула. На верхних гистограммах представлены результаты опытов по измерению ширины РП посредством стимуляции одиночной полосой, предъявляемой в разных местах поля зрения. Плавными кривыми изображена аппроксимация гистограмм Гауссовой кривой. На нижних гистограммах представлены результаты опытов при стимуляции двумя полосами, включаемыми одновременно. Белый столбец гистограмм в центре области стимуляции обозначает ответ клетки на одиночную полосу в центре. Серыми столбцами показаны ответы клетки на две полосы, одна из которых всегда расположена в центре, а другая сбоку – в разных местах поля зрения. Столбцы, направленные вверх, отражают увеличение ответа на две полосы по сравнению с ответом на одиночную центральную полосу. Столбцы, направленные вниз, отражают уменьшение ответа на центральную полосу под влиянием одновременно включаемой с ней боковой полосы. Гистограммы аппроксимировали разностью двух Гауссиан – плавные кривые.

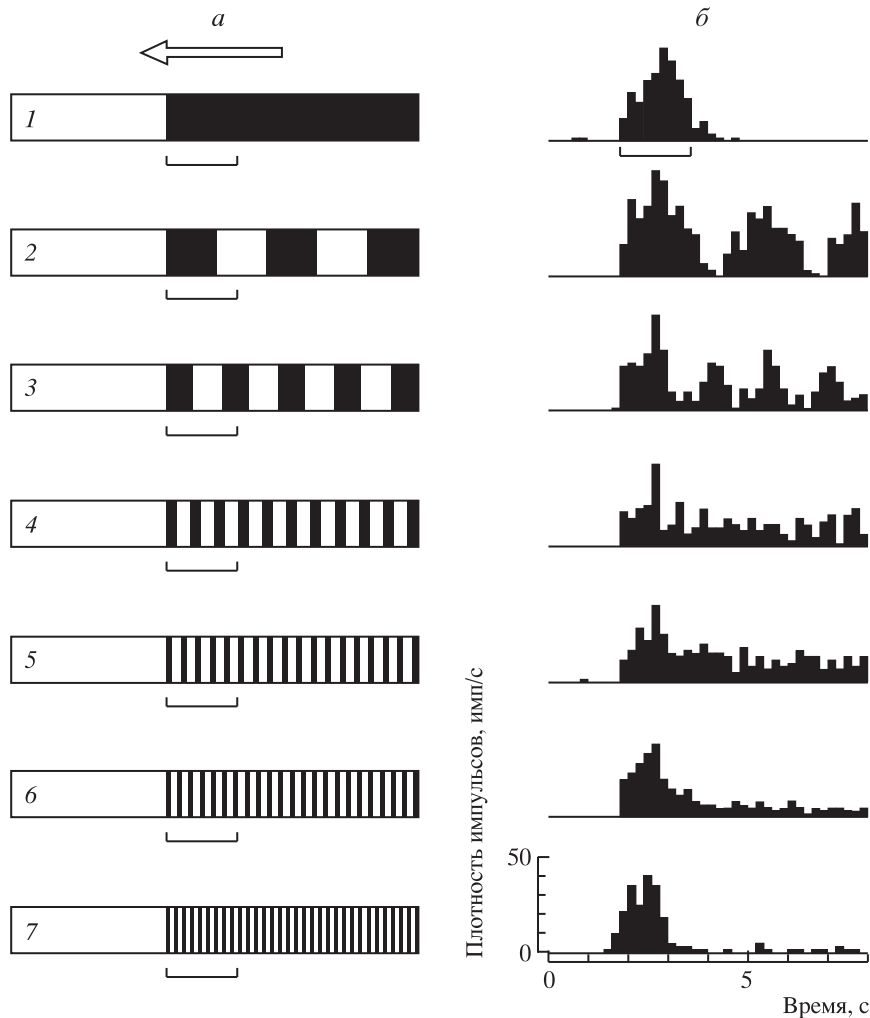


Рис. 3. Ответы детектора вертикального края на движение в его РП контрастных решеток разных периодов.

a – типы стимулов. Вертикальная граница (1) или вертикальные решетки разных периодов (2–7) двигались в поле зрения рыбы от хвоста к голове со скоростью 2.8 °/с. Направление движения показано стрелкой. Размеры РП клетки (4°50′) показаны горизонтальной скобкой под стимулами для сравнения. Периоды решеток от 2-й до 7-й составляли соответственно 7°, 3°53′, 1°40′, 1°, 47′ и 33′.

б – постстимульные гистограммы для ответов клетки на соответствующие стимулы.

можения с помощью двух полос, как правило, не давало однозначных результатов. На одной и той же клетке получались разные разбиения в зависимости от условий стимуляции – ширины полос, их контраста. В некоторых случаях область суммации вообще не выявлялась – включение боковой полосы в любом месте тормозило ответ клетки на центральную полосу. Все это говорит о неадекватности описания структуры РП ОИ ГК в виде комбинации возбуждающего центра и тормозных флангов.

Еще одно несоответствие модели линейной суммации сигналов в пределах РП было обнаружено при регистрации ответов ОИ ГК на движение периодических решеток разной пространственной частоты через их РП (Махимова, Максимов, 2008). Очевидно, что если период решетки слишком мал (в пределах РП укладывается несколько периодов решетки), а структура РП не позволяет воспроизводить высокие пространственные частоты, то для простого сумматора такая решетка будет неотличима от однородной серой поверхности, и

клетка не будет на нее реагировать, так же как она не реагирует на однородное освещение сетчатки. Ответа клетки можно ожидать только в случае, если период движущейся решетки сравним или больше ширины РП. На рис. 3, б показаны типичные ответы детектора вертикального края на движение через его РП решеток разных периодов. В этом опыте сначала вся область стимуляции на экране стимулирующего монитора была белой. Затем с каудальной стороны в нее начинала двигаться вертикальная граница или периодическая решетка, составленная из чередующихся черных и белых полос. Когда передний край решетки достигал РП, клетка начинала генерировать разряд импульсов. В случае, когда вдвигалась черная граница (стимул 1 на рис. 3, а), разряд импульсов длился все время, пока граница находилась в пределах РП. Для редких решеток, ширина полос которых была существенно больше ширины РП (на рисунке не показано), клетки отвечали отдельными залпами импульсов на передний

(off-ответ) и на задний (on-ответ) край каждой из полос – известный феномен удвоения частоты у клеток on-off-типа (Enroth-Cuegel, Robson, 1966; Hochstein, Shapley, 1976). На более частые решетки on-ответ начинал сливаться с предшествующим off-ответом, и количество залпов в ответе клетки соответствовало количеству полос в решетке (см. ответы на стимулы 2 и 3 на рис. 3, б). Дальнейшее увеличение пространственной частоты решетки приводило к тому, что залпы начинали сливаться друг с другом, клетка переставала «считать» полосы, но генерировала непрерывный разряд импульсов на движущуюся решетку (см. ответы на стимулы 4 и 5 на рис. 3, б). Следует отметить, что средние частоты импульсации клетки на движущиеся решетки 3, 4 и 5 были довольно высокими и почти не отличались друг от друга. В то же время обычный линейный сумматор с такой широкой областью суммации (и с обычной колоколообразной структурой РП) не должен отвечать на решетку 5, период которой впятеро меньше ширины области суммации. Только при еще больших пространственных частотах решеток этот непрерывный разряд ослабевал, а затем и пропадал совсем. Отсюда следует, что разрешающая способность ОИ ГК при тестировании движущимися решетками оказывается гораздо выше предела, определяемого размерами их РП, и приближается к пределу, определяемому плотностью колбочек. Действительно, по нашим измерениям (Максимов и др., 2005) расстояние между рядами двойных колбочек в местах сетчатки, соответствующих латеральному полю зрения, для карасей среднего размера составляло около 13'. Такая матрица рецепторов будет хорошо разрешать решетки из чередующихся белых и черных полос с периодом 26', что всего вдвое лучше разрешения, экспериментально полученного на детекторе вертикального края, представленном на рис. 3, б. Такое высокое разрешение, как у этой клетки, наблюдалось всего в нескольких экспериментах. Большинство ОИ ГК (из нескольких десятков) прекращали реагировать на более редкие решетки – с периодом 47' (стимул б на рис. 3, а).

Как уже говорилось, оптимальными стимулами для ОИ ГК являются движущиеся и неподвижные границы, полосы и решетки предпочтительной ориентации – т.е. стимулы, неизменные вдоль координаты, перпендикулярной к оси предпочтительной ориентации. Все перечисленные выше особенности реакций клеток относятся к экспериментам, использующим только такие стимулы. Это значит, что задача может быть сведена к одномерному случаю, что существенно упрощает модель.

СТРУКТУРА МОДЕЛИ

По аналогии с сетчаткой предполагается, что on-off-клетки модели суммируют сигналы, поступающие по независимым on- и off-каналам. Эти каналы построены по единой схеме и отличаются только тем, что обрабатывают сигналы разных знаков. В сетчатке off-канал можно в каком-то смысле считать более простым, поскольку на прямом пути передачи сигнала от колбочек к ганглиозным клеткам в нем нет инверсии знака сигнала. Поэтому ниже рассмотрена схема устройства только одного off-канала модели.

Модель содержит десять изоморфных слоев (одномерных массивов) из $2N + 1$ однородных элементов, состояние которых в каждый момент времени описывается скалярным возбуждением $x_{l,i}$ ($i = -N, \dots, +N$, $l = 1, \dots, 10$), где l – номер слоя, а i – номер элемента в слое. Элементы первого слоя соответствуют колбочкам, последнего – ганглиозным клеткам. Хотя некоторые аналогии с реальной сетчаткой легко просматриваются, мы не будем здесь отождествлять элементы промежуточных слоев с теми или иными структурами сетчатки (нейронами разных типов, отдельными дендритными ветвями, синапсами), поскольку задача работы на данном этапе состояла только в том, чтобы промоделировать функциональную зависимость сигналов на выходе ганглиозных клеток от стимулов, подаваемых на колбочки. Модель не содержит обратных связей и представляет собой сеть с прямым распространением сигнала. Входными сигналами элементов каждого слоя, начиная со второго, служат возбуждения элементов одного или двух предыдущих слоев. Схема соединения элементов разных слоев показана на рис. 4, а.

Рассмотрим подробнее устройство основных конструктивных элементов модели. *Линейные сумматоры*, показанные на схеме треугольниками, помеченными буквой Σ , собирают сигналы с нескольких близлежащих элементов предыдущего слоя (размеры области суммации заданы параметром n_l) и суммируют их с некоторыми весами $w_{l,j}$, $j = -n_l, \dots, n_l$:

$$x_{l,i} = \sum_{j=-n_l}^{n_l} w_{l,j} \cdot x_{l-1,i+j}.$$

В модели веса сумматоров линейно спадают с удалением от центра области суммации, кроме

того, веса нормированы так, что $\sum_{j=-n_l}^{n_l} w_{l,j} = 1$.

Этим условиям удовлетворяют веса, значения ко-

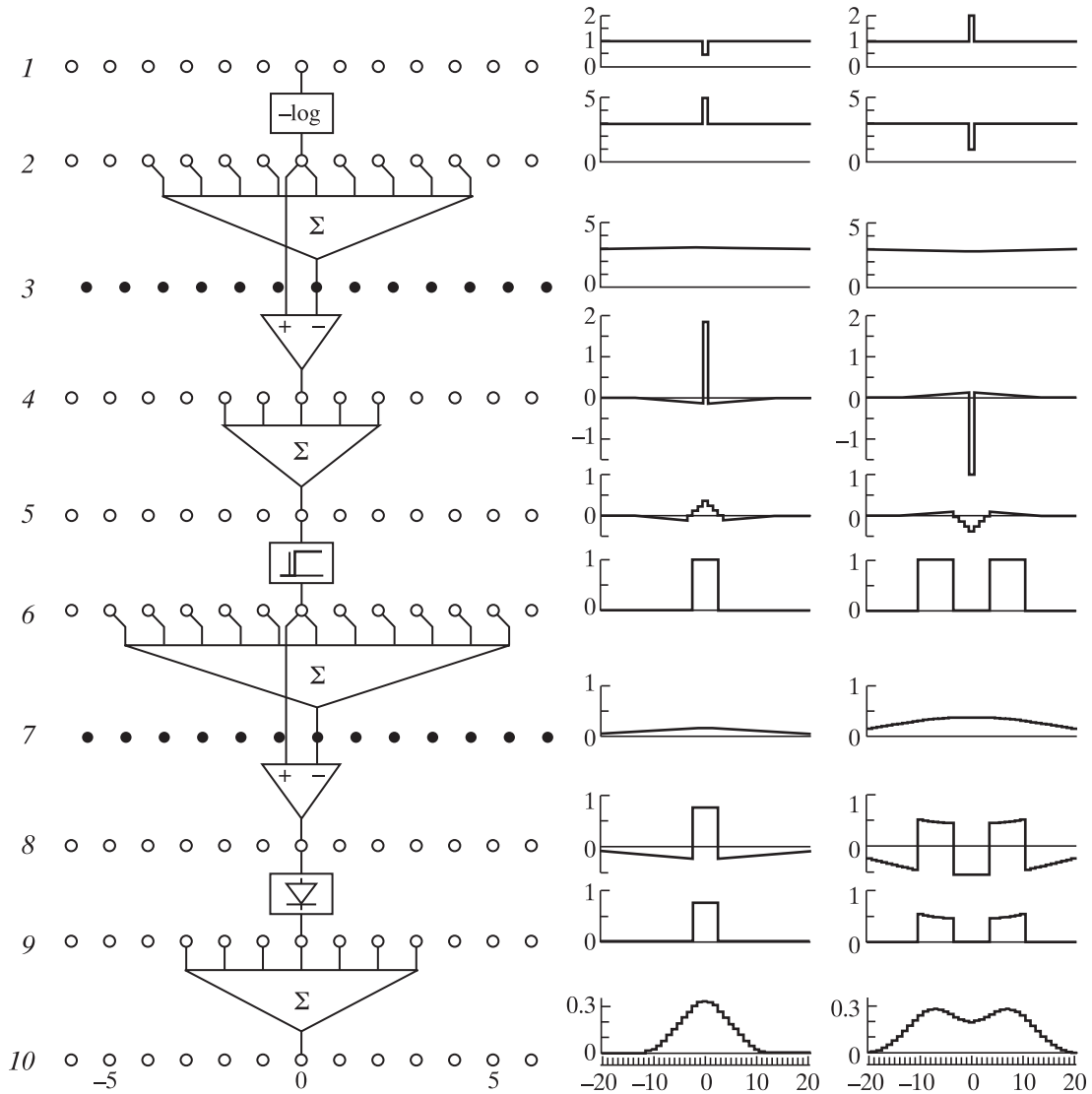


Рис. 4. Схема off-канала модели ОИ ГК (а) и реакции разных слоев модели в ответ на уменьшение (б) или увеличение (в) яркости освещения одного элемента входного слоя.

Нумерация слоев приведена слева, нумерация элементов в слоях отложена по оси абсцисс.

торых задаются формулой

$$w_{i,j} = \frac{n_l - |j|}{n_l^2}.$$

Все приведенные в статье эксперименты были проделаны с таким вариантом модели, где величинам n_l для линейных сумматоров разных слоев были приданы следующие значения: $n_3 = 14$, $n_5 = 4$, $n_7 = 30$, $n_{10} = 10$. Чтобы избежать краевых эффектов, размеры сетчатки в модели (определяемые параметром N) были выбраны достаточно большими.

При помощи линейных сумматоров сделаны два блока, осуществляющие функцию *латераль-*

ного торможения, когда из основного сигнала вычитается сигнал сумматора:

$$\begin{aligned} x_{l,i} &= x_{l-2,i} - s_l \cdot x_{l-1,i} = \\ &= x_{l-2,i} - s_l \cdot \sum_{j=-n_{l-1}}^{n_{l-1}} w_{l-1,j} \cdot x_{l-2,i+j}, \end{aligned}$$

где коэффициент s_l задает силу торможения. На схеме рис. 4, а тормозные элементы изображены черными точками. В первом блоке латерального торможения сила торможения s_4 принята равной единице (торможение равно возбуждению), в результате чего в ответ на стационарное однородное освещение любой интенсивности сигналы на

выходе (в слое 4) будут равны нулю. Для второго блока $s_8 = 1.5$.

Кроме этих линейных преобразований сигналов в схему введены три слоя нелинейных преобразований вида $x_{l,i} = f_l(x_{l-1,i})$. На схеме рис. 4, а эти элементы изображены прямоугольниками. На самом входе сигнал колбочек (интенсивность поглощаемого света) переводится в логарифмический масштаб, а знак этого сигнала выбран так, чтобы соответствовать отклонению мембранного потенциала в нейронах прямого пути передачи сигнала в реальной сетчатке: увеличению интенсивности света соответствует уменьшение деполяризации мембраны. Благодаря логарифмированию в модели обеспечивается выполнение закона Вебера-Фехнера. Для того чтобы обеспечить независимость величины реакции выходных элементов модели от яркости в слой б вставлена s-образная функция с насыщением. В целях упрощения модели в качестве s-образной функции выбрана пороговая функция, определяемая всего одним параметром – величиной порога t :

$$f_6(x) = \begin{cases} 1 & \text{при } x \geq t \\ 0 & \text{при } x < t \end{cases}$$

Величина порога t подбиралась экспериментально, чтобы обеспечить нужную контрастную чувствительность. Третья нелинейность стоит непосредственно перед выходными элементами модели (аналогами ганглиозных клеток), собирающими сигналы с предшествующих субъединиц рецептивного поля. Чтобы проходили только положительные сигналы, вставлена «детектирующая» функция вида

$$f_9(x) = \begin{cases} x & \text{при } x \geq 0 \\ 0 & \text{при } x < 0 \end{cases}$$

Для обеспечения требуемых временных свойств преобразования сигналов в модель были введены задержки сигналов в отдельных слоях, реализуемые с помощью простейших интегрирующих ячеек, сглаживающих поступающий на их вход сигнал

$$\tau \frac{dx_{\text{вых}}}{dt} + x_{\text{вых}} = x_{\text{вх}}$$

В этом случае подсчитанный по приведенным выше правилам сигнал подавался на вход ячейки ($x_{\text{вх}}$), а возбуждение элемента ($x_{l,i}$) определял сигнал, полученный на выходе ($x_{\text{вых}}$). Такие интегрирующие ячейки были вставлены в слои 3, 4, 6, 7 и 10. Постоянная времени τ для слоя 3 составляла 10 мс, во всех остальных случаях – по 20 мс.

Разделение на on- и off-каналы производится на уровне четвертого слоя: в off-канале продолжает обрабатываться сигнал по схеме, приведенной на рис. 4, а, в то время как на вход on-канала поступает сигнал с инвертированным знаком. В десятом слое сигналы этих двух каналов суммируются.

Входные сигналы (изменяющееся во времени распределение возбуждений колбочек) подавали на первый слой модели. В экспериментах с моделью, приведенных в следующем разделе, предъявляли одномерные движущиеся, включающие-выключаемые или мелькающие стимулы, эквивалентные в реальном опыте границам, полосам или решеткам. Затем регистрировали возбуждение центрального элемента выходного слоя $x_{10,0}$. Считалось, что развитие ответа модели ганглиозной клетки во времени эквивалентно изменению частоты спайков, а интегральный ответ за некоторый промежуток времени эквивалентен суммарному количеству спайков в залпе.

При сопоставлении результатов моделирования с экспериментальными данными принимали, что расстояние в 4.5 ряда колбочек соответствовало одному угловому градусу.

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Распространение сигнала. Для того чтобы проиллюстрировать преобразование сигналов от слоя к слою, на рис. 4, б и в приведены ответы всех слоев модели off-канала на стационарные стимулы, эквивалентные темной (б) и светлой (в) полоскам толщиной в одну колбочку, предъявляемым на однородном фоне. Для этого на все элементы входного слоя, кроме центрального, подавали одинаковый сигнал $x_{l,i} = 1, i \neq 0$, а возбуждение центрального элемента вдвое отличалось от фона в ту или другую сторону. Между вторым и пятым слоями преобразования линейны, поэтому их порядок в схеме не имеет значения. На рисунке можно видеть, что в результате этих преобразований к пятому слою сигнал с центрального элемента «растекается» на соседние элементы и, благодаря латеральному торможению, у него появляются фланги противоположного знака. Кардинальные изменения происходят в шестом слое, когда в результате применения пороговой функции на этом уровне изображение становится бинарным. В случае предъявления узкой темной полоски (б) возбужденными оказываются несколько близких к ней по положению элементов шестого слоя, в случае светлой (в) – возбуждены группы элементов, окаймляющих эту полоску с двух сторон.

Те же графики на рис. 4, б и в могут дать представление о распространении сигналов в оп-канале модели (при условии, что все параметры оп-канала такие же, как у off-канала). В ответ на предъявление темной полосы оп-канал, начиная с четвертого слоя, отвечает так, как отвечает off-канал на светлую полосу (рис. 4, в). В ответ на предъявление светлой полосы все выглядит симметрично: оп-канал, начиная с четвертого слоя, отвечает так, как отвечает off-канал на темную полосу (рис. 4, б). Поскольку на выходе модели ОИ ГК сигналы оп- и off-каналов суммируются, получается, что модель ОИ ГК с одинаковыми оп- и off-каналами будет отвечать абсолютно одинаково на светлые и темные полосы.

Зависимость от скорости. В физиологических экспериментах на предъявление движущейся контрастной границы ОИ ГК отвечают импульсацией, которая длится все время, пока граница находится в пределах РП. Это свойство определяет способ измерения размеров РП по продолжительности залпа импульсов в ответ на движение границы. Было показано, что этот способ дает воспроизводимые результаты, совпадающие с результатами измерения размеров РП другими методами, в частности, с помощью мелькающих полос оптимальной ориентации (Максимов и др., 2009; Damjanović et al., 2009). Полученные при этом оценки размеров РП почти не зависят от скорости движения границ. Если строить постстимульные гистограммы для залпов не во временной, а в пространственной шкале (по положению границы в поле зрения в момент возникновения спайка), то в экспериментах ширина залпа получается примерно одинаковой для скоростей движения, отличающихся в 40 раз. В то же время из-за задержек в цепи обработки сигналов в сетчатке залпы запаздывают, и при больших скоростях, сохраняя постоянную ширину, оказываются заметно смещенными в сторону движения стимула. На рис. 5, а и б показаны примеры постстимульных гистограмм, построенных в пространственной шкале, в ответ на движение границ с разными скоростями для двух детекторов горизонтального края, отличающихся размерами РП. Можно видеть, что у каждой из клеток ширина залпов при разных скоростях движения стимулов остается примерно одинаковой. Размеры РП для этих клеток, оцениваемые по ширине аппроксимирующей гауссианы (Damjanović et al., 2009), были равны $4^{\circ}10'$ и $7^{\circ}10'$. При этом залпы на нижних гистограммах, соответствующих скоростям движения в 16 раз большим, чем для верхних гистограмм, несколько смещены по положению относительно последних. При еще больших

скоростях (на рисунке не показаны) залпы вообще могут возникать после того, как движущаяся граница уже исчезла с экрана монитора.

В программе обработки результатов электрофизиологических экспериментов в режиме off-line была предусмотрена процедура, позволяющая учитывать «сетчаточную задержку» момента возникновения спайка в ганглиозной клетке. Измеренные при помощи этой процедуры сетчаточные задержки варьировали в разных опытах, у разных рыб и в разных клетках (в частности, задержка заметно зависела от температуры воды, циркулирующей в установке). Систематического исследования сетчаточных задержек в зрительной системе рыб проведено не было, но в среднем в наших опытах они составляли примерно 50 мс, что вдвое больше сетчаточной задержки, оцениваемой тем же способом для сетчатки теплокровных (Cleland, Harding, 1983). Легко подсчитать, что на скорости $22.2^{\circ}/с$ (соответствующей нижним гистограммам на рис. 5) за 50 мс положение спайков сместится относительно их истинного места возникновения более чем на 1° , что и видно на рисунке.

На рис. 5, в показаны результаты аналогичного эксперимента, поставленного на модели. Видно, что модель воспроизводит основные особенности ответов ОИ ГК на движущиеся границы: неизменная ширина залпа при разных скоростях движения и отставание залпа при больших скоростях. Ширина РП и величина «сетчаточной задержки», оцененные теми же способами, что и для реальных экспериментов, составляли у модели 18 колбочек и 50 мс соответственно.

Зависимость от яркости. На рис. 6, а приведены кривые зависимости величины ответа детектора вертикального края от яркости границ, движущихся на разных фонах, отличающихся по яркости вдвое. Контрастная чувствительность у этой клетки была заметно выше, чем у клетки, представленной на рис. 1, б. Видно, что изменение яркости фона просто сдвигает кривые ответов (вблизи пороговых яркостей стимулов) в логарифмическом масштабе. Иными словами, ответ клетки определяется не абсолютным, а относительным приростом силы раздражителя, что говорит о справедливости для них закона Вебера-Фехнера.

Зависимость ответа off-канала модели от яркости стимула показана на рис. 6, б. Как можно видеть, выполняются следующие требования, перечисленные в постановке задачи. Во-первых, ответ модели насыщается и не зависит от яркости стимула при больших контрастах. Во-вторых, видно, что при изменении яркости фона вдвое кривая ответов также сдвигается (в логарифми-

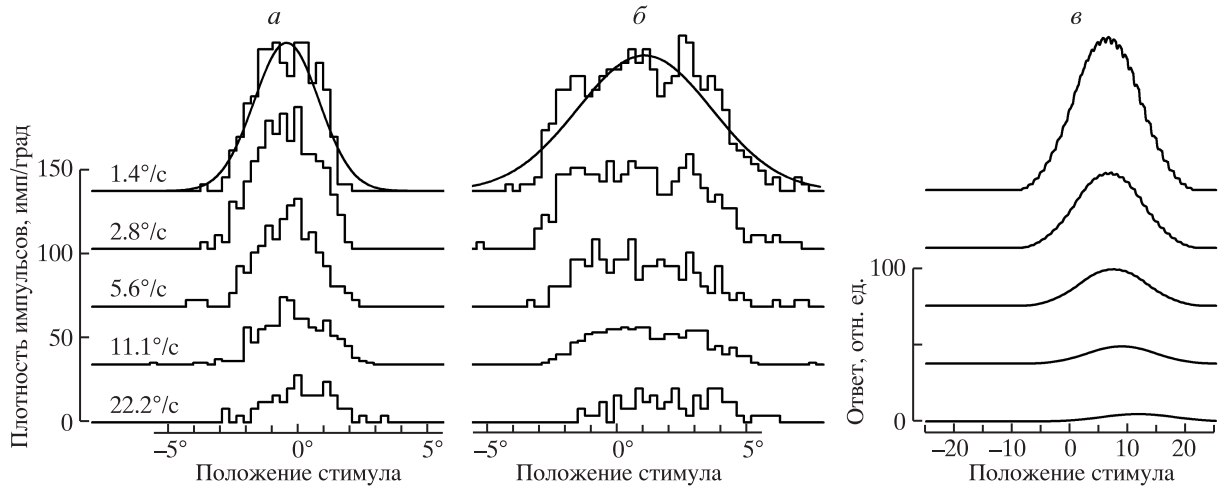


Рис. 5. Ответы ОИ ГК в эксперименте и в модели на движение контрастных границ с разными скоростями.

На *a* и *б* ступенчатыми кривыми представлены постстимульные гистограммы ответов двух детекторов горизонтального края на движение сверху вниз светлой границы по темному фону (*a*) и темной границы по светлому фону (*б*). Для наглядности гистограммы для разных скоростей смещены по вертикали. Плавные кривые на верхних гистограммах – аппроксимации гистограмм гауссианами. Область стимуляции представляла собой квадрат на экране стимулирующего монитора со сторонами около 11 угловых градусов. По оси абсцисс отложено мгновенное положение движущейся границы в пределах области стимуляции (положительные значения соответствуют центральному смещению границы). Скорости движения стимулов указаны рядом с кривыми слева.

На *в* приведены ответы off-канала модели центральной ганглиозной клетки на движения темной границы по светлому фону с соответствующими скоростями. Положение границы измерялось в межколбочковых расстояниях.

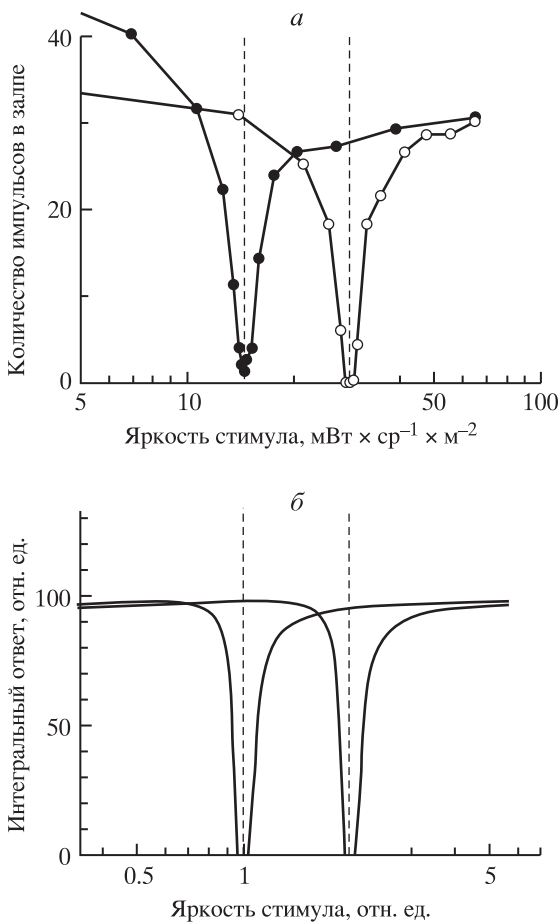


Рис. 6. Зависимости ответов детектора вертикального края (*a*) и модели (*б*) от яркости границ, движущихся на разных фонах.

На *a* точками показано среднее по трем измерениям количество спайков в ответе клетки на стимулы, представляющие собой границы разной яркости, движущиеся через РП клетки от хвоста к голове со скоростью 16.7 °/с по фонам постоянной яркости. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Инкрементный и декрементный пороги детектора, определенные по результатам этого опыта, равнялись 3.4 и 2.6% соответственно для темного фона и 3.1 и 3.7% – для светлого.

ческом масштабе) вдоль оси абсцисс и, соответственно, выполняется закон Вебера-Фехнера. Следует обратить внимание на то, что, хотя здесь рассматривался только один off-канал, в кривых ответов представлены обе ветви: для стимулов темнее фона и для стимулов светлее фона. Наличие ответа на светлые стимулы в off-канале модели объясняется латеральным торможением. В

этом случае модель ганглиозной клетки получает по off-каналу не прямые сигналы от освещенных колбочек, а сигналы от их соседей. Как и в случае реальных ОИ ГК величины инкрементного и декрементного порогов у модели слабо зависели от скорости движения границ и составляли около 5%, причем декрементный порог был ниже инкрементного.

Тормозные фланги. Если приведенные выше свойства модели были предсказуемы, исходя из свойств ее конструктивных элементов, то результаты пространственного взаимодействия стимулов разной конфигурации в модели, содержащей два слоя латерального торможения с различными характеристиками, не были столь очевидными. На рис. 7 приведены результаты экспериментов по исследованию пространственного взаимодействия сигналов в пределах РП с помощью двух мелькающих черных полос, одна из которых предъявляется в центре возбудительной области РП, а другая – в разных местах поля зрения, для детектора горизонтального края (*а*) и для модели (*б*). Видно, что модель демонстрирует основные особенности ОИ ГК, проявляющиеся в этих экспериментах. Во-первых, выявлены две протяженные тормозные зоны РП, расположенные по обе стороны от центральной зоны суммации (там, где столбики на нижней гистограмме рис. 7, *б* направлены вниз) и уходящие далеко за пределы возбудительной области РП. Во-вторых, выявлена узкая центральная зона суммации (там, где столбики гистограммы направлены вверх), заметно меньшая по размерам, чем возбудитель-

ная область РП модели ГК (верхняя гистограмма рис. 7, *б*).

Пространственное разрешение. На рис. 8 сопоставлены результаты экспериментов на одной ОИ ГК и на модели по стимуляции движущимися решетками разных периодов. Как и реальные ОИ ГК на очень редкие решетки off-канал модели отвечает отдельными залпами импульсов на передний и на задний край каждой черной полосы. В случае более частых решеток ответ на задний край черной полосы начинает сливаться с ответом на ее передний край – клетка и модель «считают» полосы (см. ответы на стимулы 2 и 3 на рис. 8, *а*). При еще более частых решетках ответы на отдельные полосы начинают сливаться в сплошной разряд (стимул 4 на рис. 8, *а*). Дальнейшее увеличение частоты приводит к уменьшению силы этого разряда. И наконец, наступает такой момент, когда ганглиозная клетка перестает разрешать решетки – остается только ответ на введение ее переднего фронта в РП, но пропадает непрерывный разряд на движение самой решетки (стимул 5 на рис. 8, *а*). Пороговыми для клетки, представленной на

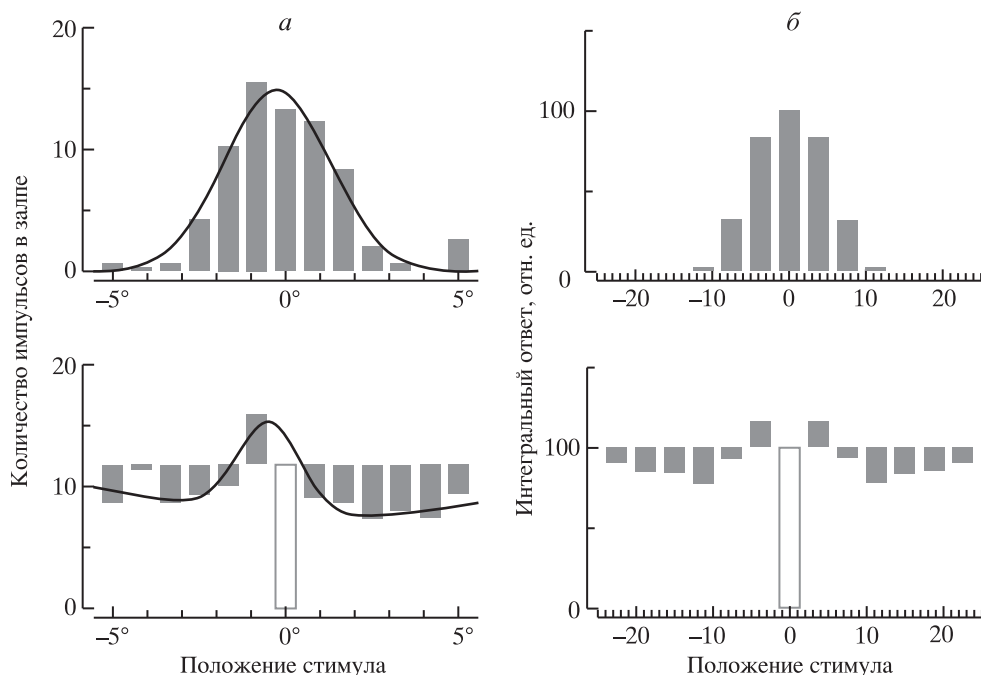


Рис. 7. Зависимости ответов детектора горизонтального края (*а*) и модели (*б*) от положения полос оптимальной ориентации, включаемых в разных местах поля зрения.

Детектор, представленный на *а*, стимулировался горизонтальными темными полосами шириной 37'. Положительные значения абсциссы соответствуют вентральному смещению относительно центра области стимуляции. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

На *б* приведены ответы off-канала модели центральной ганглиозной клетки на темные полосы эквивалентной ширины. Размер и положение стимула представлены в межколбочковых расстояниях.

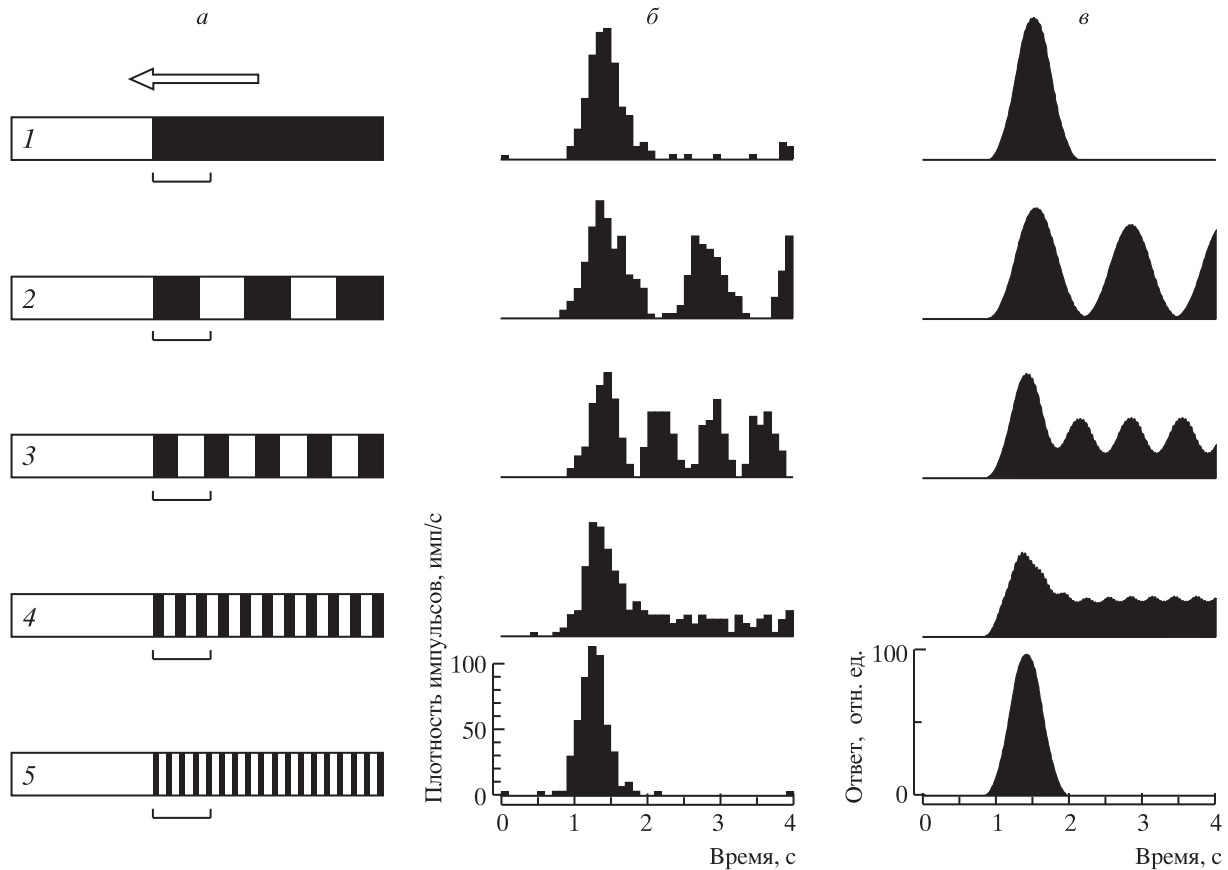


Рис. 8. Ответы детектора горизонтального края (*б*) и модели (*в*) на движение в РП контрастных решеток (*а*). *а* – типы стимулов. Горизонтальная граница (*1*) или горизонтальные решетки разных периодов (*2–5*) двигались по РП снизу вверх со скоростью 5.6 °/с. Размеры РП клетки (4°20′) показаны горизонтальной скобкой под стимулами для сравнения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

рис. 8, *б*, и для модели были решетки с шириной полосы 30′.

Отсутствие ответов на движение решетки с шириной полосы 30′ еще не означает, что такие полосы сливались в сплошной серый фон. Если бы это было так, то залпы на введение переднего края решетки (стимул 5) не отличались бы от залпов на введение переднего края границы (стимул 1). Однако на рис. 8 можно видеть, что залпы на введение решетки были короче и появлялись раньше, чем залпы на введение границы, как будто РП клетки уменьшилось и сместилось против движения границы. Такие же различия между залпами на введение частой решетки и контрастной границы видны и для детектора вертикального края, приведенного на рис. 3. Эти отличия в форме и моменте возникновения ответов на введение решетки и на введение границы не могут объясняться разницей в яркостях этих стимулов (контраст между белым фоном и вдвигаемой в РП черной границей был велик, в то время как контраст между белым фоном и вдвигаемой

решеткой был намного меньше, так как средняя яркость решетки из-за чередования черных и белых полос была вдвое меньше яркости фона). Как было показано выше, и для ОИ ГК, и для модели ответы в этом диапазоне интенсивностей не зависели от величины контраста. Тем более нельзя объяснить различиями в контрасте преждевременное появление ответа на вдвигаемую частую решетку по сравнению с черной границей. При больших контрастах сетчаточные задержки не зависят от контраста, но при очень малых контрастах, для близпороговых яркостей, задержки только увеличиваются, отчего ответ мог бы только отставать.

Первоначально такая особенность реакций на введение частых решеток (уже не разрешаемых ганглиозными клетками, но еще разрешаемых колбочками) была замечена на модели. Когда это было проверено на нашей базе экспериментальных данных, оказалось, что эти различия подтвердились и для опытов с движущимися решетками, проведенных на ОИ ГК.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты компьютерных экспериментов с предложенной функциональной моделью ОИ ГК продемонстрировали, что модель качественно воспроизводит основные свойства (в том числе и неординарные) реакций реальных ОИ ГК сетчатки рыб. Этого удалось добиться, представив их РП в виде совокупности субъединиц с существенно меньшими зонами суммации, чем размеры самого РП, и введя нелинейную обработку сигналов на всех уровнях. По-видимому, такая структура РП и такого рода нелинейности в схеме характерны не только для ОИ ГК рыб, так что предложенная схема может найти более широкие приложения. В частности, схемы, представляющие РП сетчаточных нейронов в виде совокупности мелких субъединиц, неоднократно предлагались (Hochstein, Shapley, 1976; Vaccus et al., 2008) взамен классических линейных пространственно-оппонентных моделей, восходящих еще к Хартлину (Hartline, 1940). Точно так же на существование быстрого насыщения реакции зрительных нейронов при увеличении контраста стимулов не всегда обращали внимание. Между тем насыщение обнаруживается не только у ОИ ГК рыб, но, по-видимому, распространено гораздо шире, в частности, проявляется и у ориентационно-избирательных клеток стриарной коры млекопитающих (Finn et al., 2007).

Что является морфологическим субстратом ОИ ГК в сетчатке рыб пока не известно. Ганглиозные клетки on-off-типа (по физиологической классификации) принято отождествлять с двуслойными ганглиозными клетками сетчатки, дендриты которых ветвятся в on- и off-слоях внутреннего синаптического слоя и собирают сигналы с биполярных клеток on- и off-типа, отвечающих деполяризацией на посветление и потемнение соответственно. Результаты представленного здесь моделирования показали, что сигнал на светлые стимулы может доходить до ОИ ГК и по off-каналу, через блок латерального торможения, инвертирующего знак сигнала. В результате весь набор моделируемых свойств может быть воспроизведен с помощью одного off-канала. И хотя в сетчатке рыб известны морфологические типы двуслойных ганглиозных клеток (Hitchcock, Easter, 1986), которые могли бы быть кандидатами в ОИ ГК, возникло предположение, что реальные ОИ ГК могут работать в соответствии с моделью одного off-канала. Описанные ниже экспериментальные результаты могут служить дополнительным аргументом в пользу такого соображения.

Один из методов измерения размеров РП клетки основан на том, что в линейной системе, состоящий из центральной возбуждательной зоны и широкого тормозного окружения, ответ клетки на стимулы постепенно увеличивающегося размера сначала растет до тех пор, пока стимул не станет размером с возбуждательную зону РП, а затем начинает спадать. Ширина стимула, при которой реакция достигает максимума, и определяет размер возбуждательной зоны РП; рис. 9 иллюстрирует результаты соответствующих экспериментов на ОИ ГК и на модели. Подробно результаты экспериментов с расширяющимися светлыми и тем-

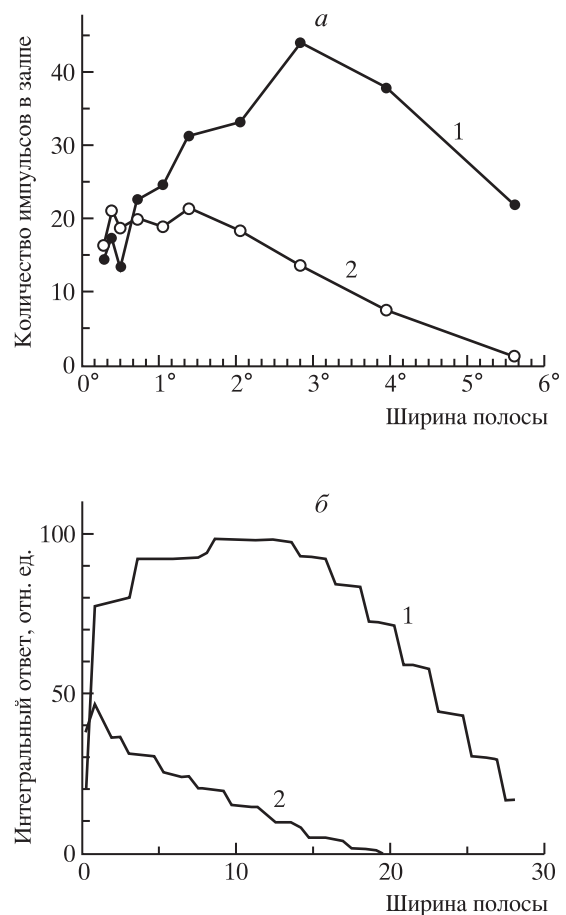


Рис. 9. Зависимости ответов детектора горизонтального края (а) и модели (б) от ширины полос оптимальной ориентации, включаемых в центре поля зрения.

Детектор и модель стимулировались горизонтальными темными (1) и светлыми (2) полосами на сером фоне. Для детектора, представленного на а, по ординате отложено среднее по трем измерениям количество импульсов в ответе клетки, появившихся в течение 500 мс после включения стимула.

На б приведены ответы off-канала модели центральной ганглиозной клетки на полосы, проинтегрированные за первые 500 мс после включения стимула. Ширина стимула измерялась в межколбочковых расстояниях.

ными полосами описаны в статье Дамяновича и др. (Damjanović et al., 2009). Целью этих экспериментов было выявить несоответствие поведения реальных ОИ ГК и линейной модели, описывающей РП в виде разности двух гауссиан. Однако попутно было показано, что реакции этих клеток на светлые и на темные полосы систематически ведут себя совершенно по-разному. В частности, ответы на темные полосы достигали максимума при существенно больших значениях ширины полосы и у большинства клеток были больше ответов на светлые полосы. Сходным образом ведет себя модель off-канала (рис. 9, б). В этой связи следует отметить, что описанные различия между реакциями на светлые и темные расширяющиеся полосы впервые были обнаружены на модели, и только потом подтвердились в экспериментах. До этого считалось, что ответы на светлые и на темные стимулы настолько симметричны, что экспериментатор не может судить о знаке контраста предъявляемых стимулов только по реакциям клетки.

В модели оп-канала, естественно, все выглядит совершенно симметрично (здесь ответы на светлые, а не темные полосы достигают максимума при больших значениях ширины полосы), что не соответствует экспериментальным данным. Отсюда следует вывод, что, если оп-канал и задействован в передаче сигнала к ОИ ГК, то он вносит меньший вклад, чем off-канал или обладает существенно отличными пространственно-временными свойствами.

Различие между реакциями на светлые и темные расширяющиеся полосы является не единственным проявлением нарушения симметрии оп- и off-свойств ОИ ГК. Еще одна асимметрия связана с обработкой сигналов от колбочек разных спектральных классов (Gačić et al., 2009). Если селективная стимуляция длинноволновых колбочек дает ответ как на инкрементные, так и на декрементные стимулы (ОИ ГК отвечают по оп-off-типу), то на стимуляцию средневолновых колбочек ОИ ГК всегда отвечают только по off-типу, а на стимуляцию коротковолновых – по оп-типу. Чем объясняется эта асимметрия, и каким образом включены разные типы колбочек в схему обработки сигналов этими ганглиозными клетками, предстоит еще разбираться. Заметные различия в латентных периодах этих ответов, а также данные по тормозному взаимодействию при совместной стимуляции разных типов колбочек заставляют предположить некую «каскадную» схему передачи цветовых сигналов на уровне горизонтальных клеток, типа предложенной в работе В.В. Максимова и А.Л. Бызова (Maximov,

Byzov, 1996). Однако переход от функциональной модели к детальной клеточной модели ОИ ГК пока невозможен ввиду крайней неполноты сведений о нейронах сетчатки, предшествующих ганглиозным клеткам.

Автор выражает благодарность Е.М. Максимова, П.В. Максимова и И. Дамяновичу, собравшим богатый экспериментальный материал по физиологии ОИ ГК, Тому Ройтеру (Университет Хельсинки) за плодотворные обсуждения, а также Д.Н. Лапшину, Д.С. Лебедеву и И.Н. Пигареву за критические замечания.

Работа поддержана РФФИ (грант № 07-04-00516).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зенкин Г.М., Пигарев И.Н.* Детекторные свойства ганглиозных клеток сетчатки щуки // *Биофизика*. 1969. Т. 14. № 4. С. 722–730.
- Зенкин Г.М., Пигарев И.Н.* Специфические элементы в сетчатке щуки на уровне ганглиозных клеток // *Биология внутренних вод*. 1970. № 5. С. 45–49.
- Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В.* Классификация дирекционально-избирательных элементов, регистрируемых в текуме карася // *Сенсорные системы*. 2005. Т. 19. № 4. С. 342–356.
- Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В.* Классификация ориентационно-избирательных элементов, регистрируемых в текуме карася // *Сенсорные системы*. 2009. Т. 23. № 1. С. 13–23.
- Максимова Е.М., Максимов В.В.* Детекторы ориентированных линий в зрительной системе карася, *Carassius carassius* // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*. 1981. Т. 17. № 5. С. 519–525.
- Максимова Е.М., Орлов О.Ю., Диментман А.М.* Исследование зрительной системы нескольких видов морских рыб // *Вопросы ихтиологии*. 1971. Т. 11. № 5. С. 893–899.
- Сунин А.Я.* Модель «сложного» рецептивного поля нейрона зрительной коры // *ДАН СССР*. 1981. Т. 260. С. 505–508.
- Adelson E.H., Bergen J.R.* Spatiotemporal energy models for the perception of motion // *J. Opt. Soc. Am. A*. 1985. V.2. P. 284–299.
- Baccus S.A., Ölveczky B.P., Manu M., Meister M.* A retinal circuit that computes object motion // *J. Neurosci*. 2008. V. 28. P. 6807–6817.
- Bilotta J., Abramov I.* Orientation and direction tuning of goldfish ganglion cells // *Visual Neurosci*. 1989. V. 2. P. 3–13.
- Bloomfield S.A.* Orientation-sensitive amacrine and ganglion cells in the rabbit retina // *J. Neurophysiol*. 1994. V. 71. P. 1672–1691.

- Cleland B.G., Harding T.H.* Response to the velocity of moving visual stimuli of the brisk classes of ganglion cells in the cat retina // *J. Physiol. (Lond.)*. 1983. V. 345. P. 47–63.
- Damjanović I., Maximova E.M., Maximov V.V.* On the organization of receptive fields of orientation-selective units recorded in the fish tectum // *J. Integrative Neurosci.* 2009. V. 8. No. 3. P. 323–344.
- Enroth-Cuegel C., Robson J.G.* The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of cat // *J. Physiol. (Lond.)*. 1966. V. 187. P. 517–552.
- Finn I.M., Priebe N.J., Ferster D.* The emergence of contrast-invariant orientation tuning in simple cells of cat visual cortex // *Neuron*. 2007. V. 54. P. 137–152.
- Gačić Z., Maximova E.M., Damjanović I., Maximov P.V., Kasparson A.A., Maximov V.V.* Colour properties of movement detectors in the *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) tectum opticum studied by selective stimulation of different cone types // *Arch. Biol. Sci.* 2009. V. 61. P. 1–2.
- Galand G., Liège B.* Réponses visuelles unitaires chez la truite // *Vision in fishes* / Ed. M.A. Ali. New-York: Plenum Publ. Corp. 1975. P. 127–135.
- Hartline H.K.* The receptive fields of optic nerve fibers // *Am. J. Physiol.* 1940. V. 130. P. 690–699.
- Hitchcock P.F., Easter S.S. Jr.* Retinal ganglion cells in goldfish: A qualitative classification into four morphological types, and a quantitative study of the development of one of them // *J. Neurosci.* 1986. V. 6. P. 1037–1050.
- Hochstein S., Shapley R.M.* Linear and nonlinear spatial subunits in Y cat retinal ganglion cells // *J. Physiol. (Lond.)*. 1976. V. 262. P. 265–284.
- Hubel D., Wiesel T.* Receptive fields, binocular interactions and functional architecture in cat's visual cortex // *J. Physiol. (Lond.)*. 1962. V. 160. P. 106–154.
- Hubel D., Wiesel T.* Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex // *J. Physiol. (Lond.)*. 1968. V. 195. P. 215–243.
- Karklin Y., Lewicki M.S.* Emergence of complex cell properties by learning to generalize in natural scenes // *Nature*. 2009. V. 457. P. 83–87.
- Kawasaki M., Aoki K.* Visual responses recorded from the optic tectum of the Japanese dace, *Tribolodon hakonensis* // *J. Comp. Physiol. A*. 1983. V. 152. P. 147–153.
- Macy A.* Growth-related changes in the receptive field properties of retinal ganglion cells in goldfish // *Vision Res.* 1981. V. 21. P. 1491–1496.
- Maximov V.V., Byzov A.L.* Horizontal cell dynamics: what are the main factors? // *Vision Research*. 1996. V. 36. P. 4077–4087.
- Maximova E.M.* Colour and spatial properties of detectors of oriented lines in the fish retina // *Iugoslav. Physiol. Pharmacol. Acta*. 1999. V. 34. P. 351–358.
- Maximova E.M., Maximov V.V.* Spatial resolution of movement detectors in the fish tectum // *Abstracts of the «Visionarium VII»* / Ed. M. Lindström. Tvärminne: University of Helsinki. 2008. P. 17–18.
- Movshon J.A., Thompson I.D., Tolhurst D.J.* Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex // *J. Physiol. (Lond.)*. 1978. V. 283. P. 79–99.
- Rodieck R.W., Stone J.* Analysis of receptive fields of cat retinal ganglion cells // *J. Neurophysiol.* 1965. V. 28. P. 832–849.
- Teich A.F., Qian N.* Comparison among some models of orientation selectivity // *J. Neurophysiol.* 2006. V. 96. P. 404–419.

A Model of Receptive Field of Orientation-Selective Ganglion Cells of the Fish Retina

V. V. Maximov

*Institute for Information Transmission Problems, RAS
127994 Moscow, Bolshoi Karetny 19*

A one-dimensional computer model of receptive field of orientation-selective ganglion cells of the fish retina was developed which reproduced the main physiological properties of these cells, in particular: absence of the responses to homogeneous illumination and presence of sustained responses to edges and stripes of any sign of contrast switched on and off or moving across the receptive field; high contrast sensitivity and independence of the magnitude of responses on the brightness (under the conditions of sufficient contrast) when stimulated by flashing stripes or moving edges; validity of the Weber-Fechner law; existence of a narrow central excitatory zone noticeably smaller than the responsive receptive field, flanked on both sides by inhibitory areas extending far beyond the limits of the responsive receptive field; high spatial resolution when tested by moving periodic gratings.

To meet the above requirements, receptive fields of the orientation-selective ganglion cells should be composed of subunits with significantly smaller zones of signal summation than the size of the receptive field, and must fulfill nonlinear transformations of signals at all levels of signal processing. Since many of these properties are not specific to the orientation-selective cells of the fish retina, the described structure of the receptive field with this kind of nonlinearities in the circuit may find wider applications, in particular, to other types of retinal ganglion cells or to the orientation-selective cells of mammalian striate cortex.

Key words: fish, vision, retina, ganglion cells, tectum opticum, orientation selectivity, model.