

КЛАССИФИКАЦИЯ ДИРЕКЦИОНАЛЬНО-ИЗБИРАТЕЛЬНЫХ
ЭЛЕМЕНТОВ, РЕГИСТРИРУЕМЫХ В ТЕКТУМЕ КАРАСЯ

© 2005 г. В. В. Максимов, Е. М. Максимова, П. В. Максимов

Институт проблем передачи информации РАН
127994 Москва, Б. Каретный пер., 19,

E-mail: maximov@iitp.ru

Поступила в редакцию 28.06.2005 г.

Ответы дирекционально-избирательных (ДИ) элементов регистрировали экстраклеточно в верхних слоях тектума серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch. Диаграммы направленности измеряли, предъявляя рыбе на экране монитора движущиеся в пределах рецептивного поля (РП) в разных направлениях контрастные границы. Показано, что у рыб ДИ ганглиозные клетки (ГК), проецирующиеся в тектум, представлены шестью физиологическими типами, делящимися по избирательности к знаку контраста стимула на *on*-элементы, отвечающие на введение в РП светлой границы, и *off*-элементы, отвечающие на введение темной границы, и по предпочтительным направлениям: три направления, отстоящие друг от друга примерно на 120°. Размеры их РП составляли 3–7°. При тестировании неподвижными мелькающими пятнышками ДИ ГК *on*-типа отвечали на включение, а *off*-типа – на выключение света. ДИ нейроны собственно тектума идентифицируются по характерной форме импульсов, по низкочастотному их спектру и по виду самого залпа в ответ на стимуляцию. В отличие от ДИ ГК, они имеют большие РП, предпочитают те же направления, что и ДИ ГК, но реагируют на стимулы как светлее, так и темнее фона (*on-off*-тип). Предполагается, что ДИ ГК, проецирующиеся в тектум рыб, могут быть вовлечены в систему мультимодальной сенсорной интеграции, обеспечивающей управление позой, локомоцией и движением глаз рыб в подвижной водной среде.

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

ВВЕДЕНИЕ

Зрительные нейроны, отвечающие на движение стимула в одном (предпочтительном) направлении, и не отвечающие на движение в противоположном (нулевом) направлении называют дирекционально-избирательными (ДИ). Нейроны с такими свойствами встречаются на разных уровнях зрительной системы у разных животных. Дирекционально-избирательные ганглиозные клетки (ДИ ГК) сетчатки впервые были обнаружены у кролика (Barlow et al., 1964) и золотой рыбки (Jacobson, Gaze, 1964; Cronly-Dillon, 1964) 40 лет назад. С тех пор ДИ ГК кролика подробно исследовали (см. обзор Vaney et al., 2001). Показано, что ДИ ГК представлены двумя основными типами, отличающимися их специфичностью к стимулам (контрасту, размеру, скорости), а также по их центральному проецированию и функциям. Наиболее многочисленными ДИ ГК *on-off*-типа возбуждаются подвижными стимулами, независимо от того, светлее они или темнее фона, и проецируются в передние бугры четверохолмия и таламус, в то время как ДИ ГК *on*-типа отвечают только на медленное движение стимулов более светлых,

чем фон, проецируются в ядра добавочной зрительной системы и участвуют вместе с полукруглыми каналами в сохранении направления взора при движениях головы. В свою очередь ДИ ГК *on-off*-типа делятся на четыре физиологических подтипа по своим предпочтительным направлениям вдоль вертикальной и горизонтальной зрительных осей, а ДИ ГК *on*-типа делятся на три физиологических подтипа по предпочтительным направлениям, соответствующим положению трех плоскостей полукруглых каналов (Oyster, Barlow, 1967).

Рыбы обследованы менее основательно. Известно только несколько работ 60–80-х гг., где реакции ДИ ГК изучали с доступной тогда точностью с предъявлением стимулов “от руки” или механически при регистрации ответов ГК сетчатки от окончаний их аксонов в крыше среднего мозга (тектуме). Работы разных авторов выполнены на щуке (Зенкин, Пигарев, 1969), форели (Liege, Garland, 1971) и нескольких видах морских рыб (Максимова и др., 1971), а также на разных видах карповых: карпе (Гусельников и др., 1972), золотой рыбке (Jacobson, Gaze, 1964; Cronly-Dillon, 1964; Wartzok, Marks, 1973), дальневосточной красно-

перке (Kawasaki, Aoki, 1983). Всюду отмечается, что ДИ реакции отводятся из поверхностных слоев тектума, причем преобладают элементы с предпочтительным направлением от хвоста к голове в разных областях поля зрения. Однако детальной классификации этих клеток ни по типу ответов на стимулы разных знаков контраста относительно фона (разделения на *on*-, *off*- и *on-off*-типы), ни по предпочтительным направлениям, до сих пор проведено не было.

Ранее, работая с довольно редкими цветокодирующими элементами (Максимова и др., 1971; Maximova, 1977) и детекторами ориентированных линий (Максимова, Максимов, 1981; Maximova, 1999), проецирующимися в тектум рыб, мы постоянно регистрировали и ДИ ответы. Даже не ставя задачу (и не имея тогда технической возможности) исследовать их подробно, мы вынуждены были знать их свойства, чтобы позиционироваться в слоях тектума. В результате сложились следующие представления о стратификации и свойствах ДИ элементов. В отличие от кролика, у рыб ДИ ГК, проецирующиеся в тектум, делятся на два одинаково часто встречающихся типа: чистые *on*-элементы и чистые *off*-элементы. Такие реакции (и только они) регистрируются в самом верхнем подслое ретинореципиентного слоя тектума. Наиболее многочисленны ДИ ГК с предпочтительным направлением движения стимула в горизонтальном направлении от хвоста к голове, которые сосредоточены в верхней половине этого подслоя. Под ними располагаются окончания ДИ ГК, избирательных скорее к противоположному направлению – от головы к хвосту, хотя не исключалось и наличие элементов, предпочтительные направления которых было ближе к вертикали, чем к горизонтали.

В настоящей работе мы систематически исследовали предпочтения к контрасту стимулов и к направлениям движения у ДИ элементов, регистрируемых в тектуме серебряного карася: реакций, приписываемых согласно разработанным ранее критериям (Зенкин, Пигарев, 1969; Максимова и др., 1971; Wartzok, Marks, 1973) окончаниям аксонов ДИ ГК сетчатки, проецирующихся в тектум, и ДИ клеток собственно тектума. Разработана система классификационных признаков для ДИ ГК сетчатки, и на их основе по результатам электрофизиологических экспериментов составлена номенклатура этих элементов. Показано, что они представлены шестью четкими подтипами, существенно отличными от того, что наблюдается у кролика.

МЕТОДИКА

Животные. Серебряные караси *Carassius auratus gibelio* Bloch размером от 10 до 15 см и весом от 35 до 100 г из подмосковных прудовых хо-

зяйств, содержались в лабораторных аквариумах объемом 60 л с аэрацией и фильтрацией воды в течение многих месяцев при комнатной температуре и естественном световом режиме. Кормили рыб живым кормом.

Экспериментальная процедура. Для доступа к зрительным покрывкам у рыбы с одной стороны черепа, контралатерально относительно “рабочего” глаза, удаляли теменно-затылочную кость, убирали жировую клетчатку и вскрывали мягкую оболочку мозга. На время опыта обездвиженную рыбу (внутримышечная инъекция d-тубокурарина из расчета 0.3 мг на 100 г веса) закрепляли в естественном положении в экспериментальном аквариуме из плексигласа с принудительным протоком воды через жабры. В установке в течение опыта циркулировало около 10 л воды, которая постоянно аэрировалась и фильтровалась. Циркуляцию обеспечивали термостатирующим насосом. К рыбе вода поступала самотеком под давлением 50 см водяного столба. Уровень воды в аквариуме поддерживался так, чтобы глаза рыбы были под водой, но вода не заливалась в мозг. После опыта рыбу отсаживали в отдельный аквариум, и на следующий день она зачастую нормально плавала и питалась. В ряде случаев на одной и той же рыбе работали несколько раз. Но обычно после электрофизиологического опыта рыбу забивали, а мозг и глаза использовали для морфологических исследований.

Зрительная стимуляция. Предъявление стимулов осуществлялось через прозрачную стенку аквариума на экране монитора LG Flatron 775FT, установленного на подвижном столике, что позволяло помещать его в нужное место поля зрения рыбы. В основном исследовали латеральные поля зрения в довольно широком угле: свыше 60° по горизонтали и около 40° по вертикали. Расстояние от монитора до глаза рыбы в ходе эксперимента составляло 30–40 см. Стимулами служили движущиеся границы, полосы и пятна разных размеров или стационарные (включаемые-выключаемые) пятна. Типичные размеры рецептивного поля (РП) интересующих нас элементов составляли единицы градусов, поэтому в ходе опыта не было нужды двигать стимулы по всей поверхности экрана (размером 45 × 35°), и обычно область стимуляции ограничивали квадратом со стороной около 11°. На остальной поверхности экрана поддерживалась неизменная яркость. В экспериментах, описанных в настоящей статье, использовались только “ахроматические” цвета. Значения коррелированной цветовой температуры, яркости и контраста монитора были установлены так, чтобы обеспечить наиболее плавное перекрытие диапазона яркостей. Относительные спектры излучения экрана были промерены при помощи модульной спектрометрической системы MCS 500 Modules фирмы Carl Zeiss. Максималь-

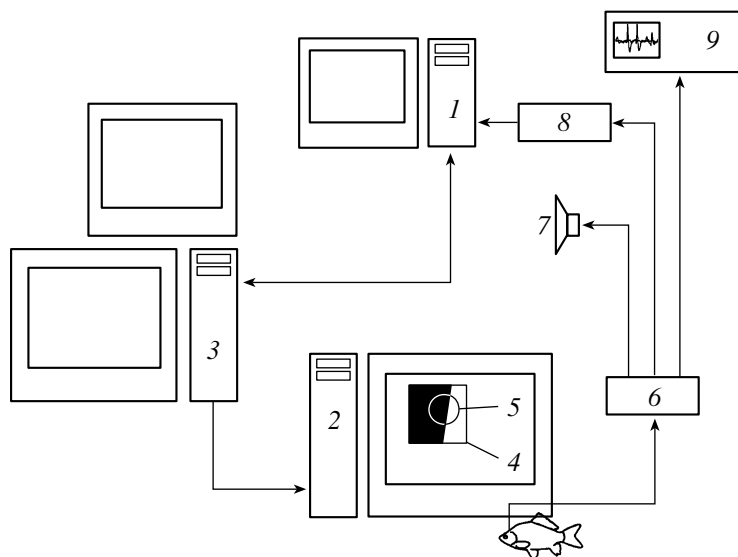


Рис. 1. Схема установки.

1 – регистрирующий модуль, 2 – стимулирующий модуль, 3 – командный модуль с двумя мониторами, 4 – область стимуляции на экране стимулирующего монитора, 5 – положение РП регистрируемого элемента, 6 – усилитель, 7 – громкоговоритель, 8 – АЦП, 9 – осциллограф.

ная 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 $56 \text{ мВт ст}^{-1} \text{ м}^{-2}$. Согласно нашим данным (Maximova et al., 2005), фотопическая спектральная чувствительность ДИ ГК карая определяется в основном его красночувствительными колбочками и смещена по сравнению с таковой у человека на 75 нм в длинноволновую сторону. Соответствующая функция спектральной чувствительности была рассчитана по формуле Говардовского с соавторами (Govardovskii et al., 2000) для зрительного пигмента системы витамина А2 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 ДИ ГК карая получилась равной $65 \text{ мВт ст}^{-1} \text{ м}^{-2}$.

Регистрация. Ответы ганглиозных клеток регистрировали экстраклеточно от окончаний их аксонов в верхних слоях тектума заключенными в стекло металлическими платинированными микроэлектродами (Gesteland et al., 1959) с диаметром платиновой шляпки $3\text{--}5 \text{ мкм}$ и сопротивлением $200\text{--}500 \text{ кОм}$ на частоте 1 кГц . Микроэлектрод под контролем бинокляра микроманипулятором подводили к интересующей области поверхности тектума (с учетом ретинопической 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 . Введенный в течение интервала регистрации сигнал либо записывали на диск в необработанном виде (если предполагался последующий анализ формы импульсов), либо, отсекая импульсы по задаваемому уровню, формировали компрессированную запись в виде последовательности моментов появления импульсов (в мс), отсчитанных от начала пробега.

Компьютерное обеспечение. Общая схема экспериментальной установки изображена на рис. 1. Всего в установке задействовано три связанных друг с другом синхронизованных компьютерных модуля: один – регистрирующий модуль (1), как уже говорилось, соединен через АЦП (8) и усилитель (6) с микроэлектродом и служит для регистрации реакций нейронов, выведения их на экран и записи в память результатов эксперимента; второй – стимулирующий модуль (2) обслуживает стимулирующий монитор; третий – командный модуль (3) служит для графического представления результатов экспресс-обработки (на отдельном мониторе) и для оперативного управления параметрами стимуляции и регистрации. Для командного модуля разработан специальный интерфейс, позволяющий экспериментатору легко ориентироваться в трех десятках параметров и быстро перестраивать программу опыта. Стандартные экспериментальные процедуры (обследование РП, обмер диаграммы направленности,

измерение контрастной чувствительности, колориметрическое исследование и пр.) оформлены в виде программных “инструментов”, автоматизирующих процесс, и запускаются при нажатии соответствующих кнопок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Типичная процедура обмера диаграммы направленности движущимися контрастными границами состояла в следующем. После установления глубины погружения микроэлектрода, обеспечивающего одиночное отведение элемента, стимулирующий монитор ставили в нужное место поля зрения рыбы, положение и размеры области стимуляции (квадрат 4 на рис. 1) на экране выбирали так, чтобы она охватывала предполагаемое РП (кружок 5 на рис. 1), и задавали параметры стимуляции: скорость движения границы, яркости фона и границы, а также яркость окружения (поверхности экрана вне области стимуляции). Кроме того, задавали начальное направление обмера, общее количество направлений, в которых двигалась граница (обычно достаточно было 12 или 24 направлений; в процессе обмера разные направления перебирались попеременно), и количество пробегов в каждом направлении, по которым усреднялись реакции. Поскольку ДИ элементы дают воспроизводимое количество импульсов в ответе на повторную стимуляцию, в большинстве случаев ограничивались тремя пробегами.

Фактически, при обмере диаграммы границы стимул представлял собой широкую полосу с шириной, превышающей диаметр области стимуляции. Поэтому в каждом пробеге сначала в данном направлении от края до края области стимуляции вдвигалась граница – полуплоскость заданной яркости (яркость стимула), которая постепенно замещала фон. Во время движения этой границы по РП элемента регистрировался его ответ на введение (*in*) стимула. Сразу вслед за этим с той же скоростью в том же направлении двигалась граница обратного контраста, в результате чего происходило замещение стимула фоном и регистрировался ответ элемента на выведение (*out*) стимула. Кроме границ для обмера диаграмм направленности иногда использовали стимулы в виде полосок разной толщины или пятен разного размера.

После задания параметров стимуляции и регистрации (уровень отсечки и продолжительность интервала регистрации) сам обмер диаграммы производился автоматически и занимал от 0.5 до 2 мин (в зависимости от числа перебираемых направлений, скорости движения стимула и размеров области стимуляции). По окончании перебора всех направлений еще раз повторялся обмер для начального направления, чтобы оценить ста-

бильность отведения. Результаты обмера заносились в память компьютера в виде отдельного файла специального формата для последующей обработки в режиме off-line. Обычно после проведения всего цикла обмера диаграммы направленности по результатам этого обмера определялось точное положение РП элемента относительно области стимуляции. Если оно попадало на ее край, то область стимуляции центрировалась относительно РП и обмер диаграммы повторяли.

В качестве меры величины реакции использовали среднее количество импульсов N за время прохождения границы по РП элемента. Зависимость ответа от направления движения ϕ аппроксимировали гармоническими функциями второго порядка:

$$N(\phi) = a_0 + a_1 \cos(\phi - \phi_1) + a_2 \cos(2\phi - 2\phi_2),$$

и каждую диаграмму характеризовали пятью параметрами: амплитудами нулевой (a_0), первой (a_1) и второй (a_2) гармоник, а также фазами первой (ϕ_1) и второй (ϕ_2) гармоник. За исходное направление отсчета в работе было принято движение стимула от головы к хвосту, движению снизу вверх соответствовало $+90^\circ$. Для элементов, которые отвечали как на введение границы, так и на ее выведение, строили две отдельные диаграммы направленности.

Типы диаграмм направленности. Зрительные нейроны по их избирательности к движущимся границам принято делить на неизбирательные, дирекционально-избирательные и ориентационно-избирательные (Barlow et al., 1964). Типичные примеры диаграмм направленности, измеренных для разных ГК, проецирующихся в тектум рыб, показаны на рис. 2, А. Обычно экспериментатору бывает достаточно нескольких взмахов руки перед глазом животного для того, чтобы определить, с каким типом элементов он имеет дело. Однако для такой классификации можно предложить и формальные критерии, опираясь на параметры диаграммы направленности элемента. Три типа отличаются друг от друга относительным вкладом разных гармоник. При этом амплитуда нулевой гармоники является показателем среднего уровня ответа, а амплитуды первой и второй гармоник отражают силу дирекционального и ориентационного компонентов соответственно и, таким образом, могут служить классификационным признаком. Тот факт, что ганглиозные клетки, проецирующиеся в тектум рыб, делятся на эти три группы, иллюстрирует рис. 2, Б. Для него из базы экспериментальных данных были отобраны 530 элементов, ответы которых приписывались окончаниям ГК сетчатки (критерии, разделяющие реакции, отводимые от окончаний ГК и от нейронов собственно тектума, приведены в последнем разделе *Результатов*).

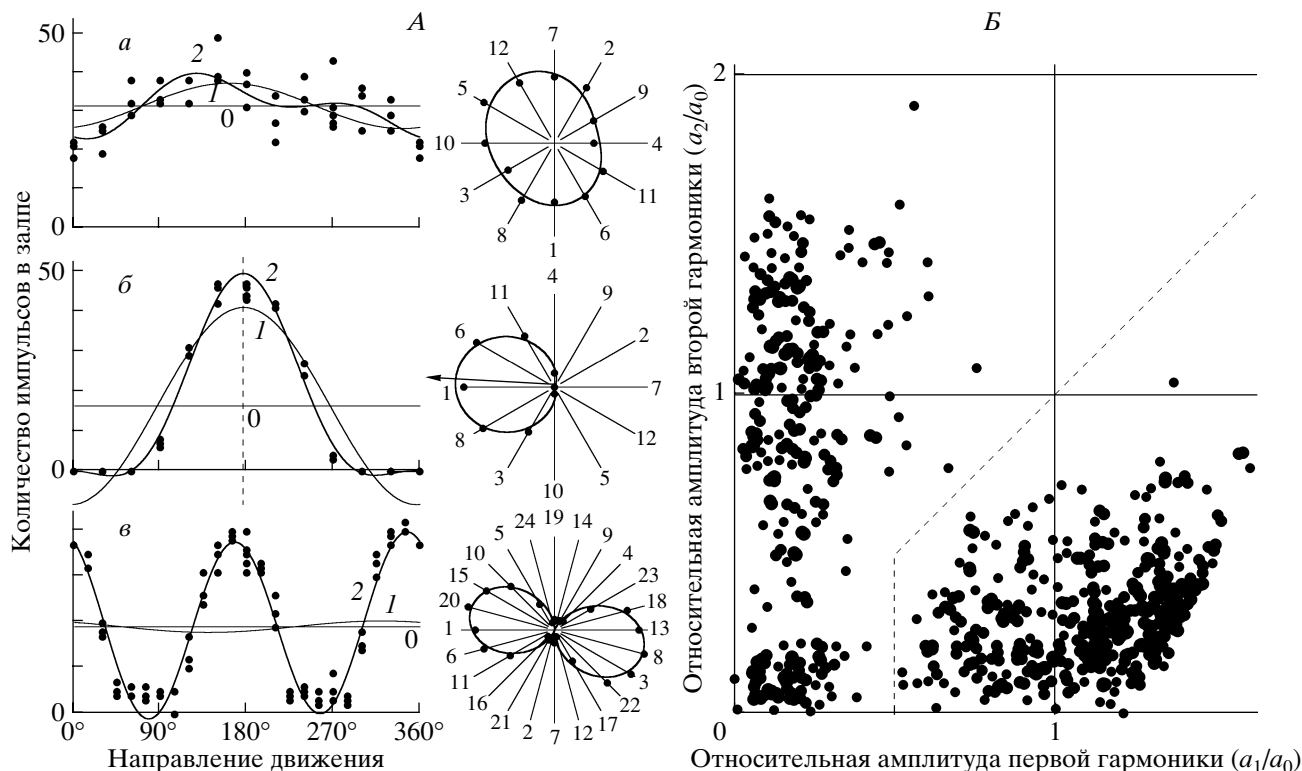


Рис. 2. Классификация диаграмм направленности ганглиозных клеток, проецирующихся в тектум.

А – примеры трех основных типов диаграмм: а – детектор черного пятна, реакции на движение черной полоски по белому фону в 12 направлениях; б – ДИ ГК off-типа с предпочтительным направлением от хвоста к голове (указано стрелкой на полярной диаграмме), реакции на введение черной границы в 12 направлениях; в – детектор вертикального края, реакции на движение белой полоски по черному фону в 24 направлениях. Диаграммы в декартовых (слева) и полярных (справа) координатах построены по одним и тем же экспериментальным данным. Цифрами на диаграммах справа обозначен порядок перебора направлений. Точками показано количество импульсов в ответе клетки: индивидуально для каждого из трех пробегов по ординатам слева и средние по трем пробегам по радиусам-векторам справа. Плавные кривые – аппроксимации гармоническими функциями нулевого (0), первого (1) и второго (2) порядков.

Б – распределение относительных амплитуд первых двух гармоник диаграмм направленности, измеренных для 530 элементов.

По соответствующим файлам было построено свыше 600 диаграмм направленности, обмеренных в разных условиях контрастными границами или полосками. У каждой диаграммы определены амплитуды гармоник разложения. Как можно видеть из распределения, представленного на рис. 2, Б, по относительной величине амплитуд первой (a_1/a_0) и второй (a_2/a_0) гармоник все зарегистрированные нами диаграммы направленности действительно распадаются на три группы: диаграммы, у которых обе гармоники сравнительно малы (соответствующие точки образуют компактную группу вблизи начала координат); диаграммы, у которых выражена первая гармоника (соответствующие точки группируются на рис. 2, Б справа, вблизи оси абсцисс), и диаграммы, у которых выражена вторая гармоника (соответствующие точки группируются вблизи оси ординат). Несмотря на то, что эти группы образуют достаточно выраженные кластеры, каждая из них неоднородна по составу. В первую группу входят диаграммы на-

правленности разнообразных и не до конца классифицированных неизбирательных элементов, регистрируемых во втором и третьем подслоях ретинореципиентного слоя тектума рыб, таких как детекторы белого и черного пятна, элементы on- и off-типов без спонтанной активности, цветокодирующие ганглиозные клетки, элементы со спонтанной активностью и пр. В последнюю группу попадают детекторы ориентированных линий, представленные двумя типами: детекторами горизонтального и вертикального краев. Классификации элементов с дирекциональной избирательностью, составляющих вторую группу (попадающих в область, где $a_1 > \frac{1}{2}a_0$ и $a_1 > a_2$ – ограничена пунктирной линией на рис. 2, Б), посвящена настоящая работа.

Классификация ДИ ГК по предпочтительным направлениям. Казалось бы, естественное определение предпочтительного направления

как направления, в котором элемент дает наибольший ответ, не совсем удобно для классификации. Во-первых, оно может обеспечить нужную точность только при достаточно большом числе перебираемых направлений. Во-вторых, в случае, когда диаграмма направленности имеет форму “тыковки”, т.е. имеет два максимума, предпочтительное направление вообще следует проводить где-то между ними. Из-за этого под предпочтительным направлением иногда предлагают понимать направление, противоположное тому, где ответ элемента минимален, или направление, перпендикулярное “линии равных ответов”, движение стимула вдоль которой дает одинаковые по величине реакции (Oyster, Barlow, 1967). В настоящей работе предпочтительное направление определяли фазой первой гармоники (ϕ_1) фурье-разложения диаграммы направленности (см. рис. 2, А, Б, где предпочтительное направление элемента показано пунктирной линией в декартовых координатах и стрелкой – в полярных). Численно оно совпадает с направлением вектора, представляющего собой сумму векторов реакций для всех перебираемых направлений в полярных координатах. Вычисление предпочтительного направления таким способом обеспечивает большую точность. В частности, если повторно промерять диаграмму, скажем, с другим начальным углом или с другим числом перебираемых направлений, то полученные цифры для предпочтительного направления воспроизводятся с точностью большей, чем величина угла между соседними направлениями.

На рис. 3 представлена гистограмма распределения ДИ ГК по предпочтительным направлениям, построенная в декартовых координатах по результатам одиночных отведений от 180 клеток. На гистограмме видны три четкие моды, разделенные пустыми промежутками. Наибольшая по количеству зарегистрированных клеток мода соответствует направлению движения стимулов от хвоста к голове и немного вверх – максимум моды лежит в районе 170° . Две другие моды соответствуют направлению сверху вниз (270°) и снизу вверх с существенным каудальным компонентом – максимум последней лежит в районе $50-60^\circ$.

Повторные измерения на одном и том же элементе при варьируемых параметрах стимулов показали, что предпочтительное направление в определенной мере не зависит ни от скорости движения, ни от величины контраста, ни от формы и размера стимулов (толщины полос или размера пятен). В том числе – и от того, в какой части РП предъявляют движущиеся стимулы.

Классификация ДИ ГК по селективности к знаку контраста. При обследовании ДИ ГК движущимися контрастными границами бросается в глаза то, что у рыб отсутствуют характерные для

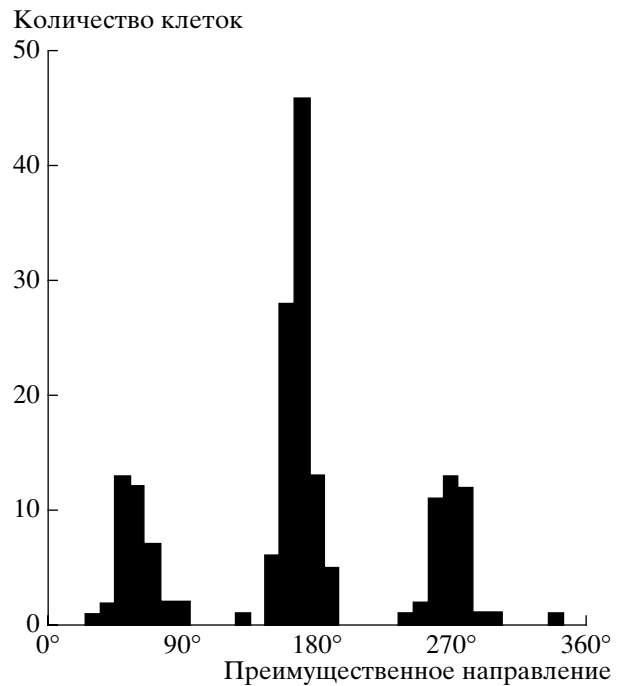


Рис. 3. Распределение предпочтительных направлений для 180 ДИ ГК, проецирующихся в тектум караса.

сетчатки кролика элементы *on-off*-типа, одинаково хорошо реагирующие на движение светлой границы по темному фону и темной границы по светлому фону. Вместо этого там имеется два отдельных типа клеток: реагирующие преимущественно на движение светлой границы – элементы *on*-типа, и реагирующие на движение темной границы – элементы *off*-типа. Этот факт долгое время оставался незамеченным из-за того, что экспериментаторы, как правило, применяли стимулы в виде полос или пятен, которые одновременно содержат границы обоих знаков контраста. Кроме того, в опытах не всегда полностью отсутствует реакция на неадекватную стимуляцию (движение темной границы в случае *on*-элементов и движение светлой границы в случае *off*-элементов), в частности, из-за неоднородности отведения или из-за спонтанной активности. Для того чтобы оценить селективность ДИ ГК клеток к знаку контраста количественно, мы сравнивали ответы клетки на движение границ одного и другого знаков контраста в предпочтительном направлении. Для этого не было нужды ставить специальные опыты, а использовали накопленные в базе данных эксперименты по обмеру диаграмм направленности и по измерениям контрастной чувствительности.

Для этого исследования приходилось тщательно отбирать опыты с наиболее одиночными ответами. Дело в том, что кроме общей стратификации ответов сетчаточных детекторов в тектуме

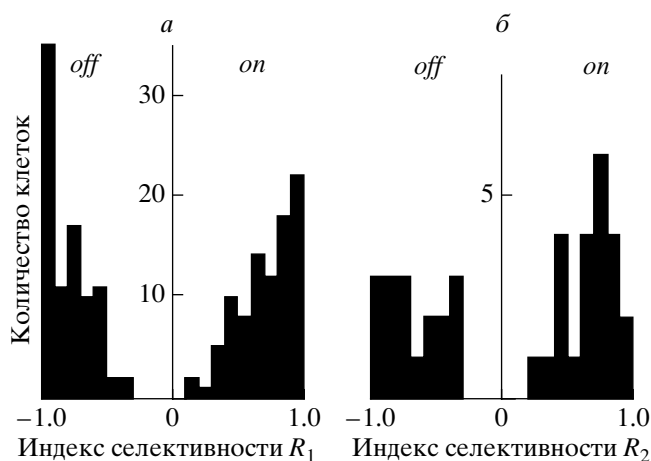


Рис. 4. Гистограммы распределения индексов селективности ДИ ГК к знаку контраста при стимуляции их движущимися контрастными границами в черном окружении.

a – стимуляция белой границей по черному фону или черной границей по белому фону; *b* – стимуляция такими же белой и черной границами по серому фону. Значения яркостей белого, серого и черного составляли 65.0, 14.5 и 0.13 мВт ст⁻¹ м⁻² соответственно.

рыб, там, по-видимому, имеется также более тонкая структурная организация в этих окончаниях, связанная с взаимным расположением приходящих волокон и дендритов клеток собственно тектума, принимающих эти сигналы. Обычно добиться хорошей одиночности отведения бывает трудно, так как в том же месте, где регистрируются импульсы некоторого детектора, как правило, одновременно с ними видны сравнимые по величине импульсы другого элемента, с другими, в каком-то смысле противоположными, свойствами. Так, при регистрации импульсов от некоторого ДИ элемента (например, *on*-типа), как правило, в том же месте одновременно регистрируется ДИ элемент с тем же предпочтительным направлением и с РП, смотрящим в ту же область пространства, но избирательного к противоположному знаку контраста (т.е., *off*-типа). Аналогично, если в каком-то месте регистрируется детектор горизонтального края, то вместе с ним регистрируются импульсы детектора вертикального края. В некоторых случаях такая организация сетчаточных проекций, позволяющая одновременно регистрировать клетки с противоположными свойствами, может быть полезна (Максимова, Максимов, 1981). Но при исследовании селективности ДИ ГК к знаку контраста случаи такого неодинокного отведения интерпретировались бы как отсутствие селективности.

Поскольку при обмере диаграмм направленности движущимися контрастными границами в каждом опыте предъявлялись сначала введение границы в РП, а потом ее выведение, в этих опы-

тах всегда тестировались оба знака контраста, независимо от того, каким стимулом и на каком фоне производилось обследование: белым по черному или черным по белому. Для оценки степени селективности по результатам обмера диаграммы направленности из всех направлений, в которых двигались стимулы в конкретном опыте, выбирали направление, ближайшее к предпочтительному, и подсчитывали среднее количество импульсов в залпе в ответ на движение белой границы по черному фону $N_{W/B}$ и на движение черной границы по белому фону $N_{B/W}$. Индекс селективности к знаку контраста определяли по формуле

$$R_1 = \frac{N_{W/B} - N_{B/W}}{N_{W/B} + N_{B/W}}.$$

Гистограмма распределения значений определенного таким образом индекса селективности для 180 ДИ ГК приведена на рис. 4а. Видно, что по этому критерию весь массив клеток практически поровну поделится на две группы: преимущественно *on*-элементов, у которых R_1 положительно, и преимущественно *off*-элементов, у которых R_1 отрицательно. Примерно треть из них составляли “чистые” *on*- или *off*-элементы (у которых $R_1 = +1$ или $R_1 = -1$ соответственно), и практически отсутствовали элементы с близкими по величине ответами на движение границ противоположного контраста. В группу элементов низкой селективности к знаку контраста (где абсолютная величина R_1 меньше 0.5) попало всего 22 клетки из 180.

Иной способ стимуляции применялся в опытах по измерению контрастной чувствительности. Здесь движущиеся границы разной яркости – в том числе и белые, и черные – предъявляли на фоне одной и той же промежуточной яркости. Тем самым обеспечивались одинаковые условия адаптации во всех таких опытах, чего не было в опытах по обмеру диаграмм направленности, часть из которых делалась на черном фоне, а часть – на белом. Для оценки степени селективности по результатам обмера контрастной чувствительности подсчитывали среднее количество импульсов в залпе в ответ на движение белой границы по серому фону $N_{W/G}$ и на движение черной границы по тому же фону $N_{B/G}$. Индекс селективности к знаку контраста определяли по аналогичной формуле

$$R_2 = \frac{N_{W/G} - N_{B/G}}{N_{W/G} + N_{B/G}}.$$

Соответствующая гистограмма, построенная по обмерам 40 ДИ ГК, приведена на рис. 4б. Видно, что и для этих экспериментальных условий весь

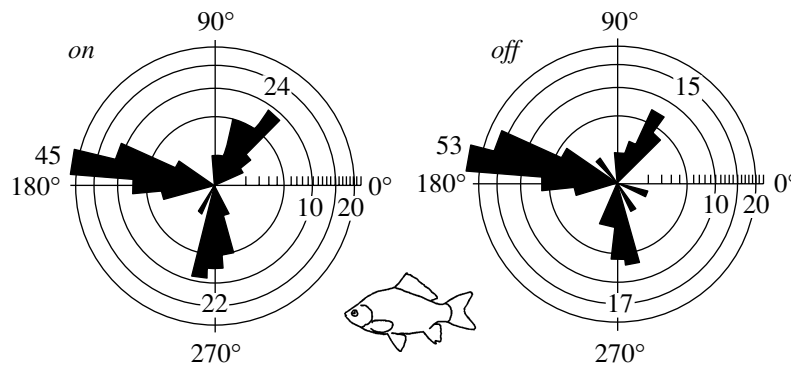


Рис. 5. Шесть типов ДИ ГК, различающихся по предпочтительному контрасту (*on*- и *off*-клетки) и по предпочтительным направлениям движения стимула в поле зрения рыбы.

Гистограммы распределения представлены в полярных координатах. По радиусам отложено количество клеток в каждом угловом секторе. Цифры рядом с отдельными модами гистограммы обозначают суммарное количество клеток соответствующего типа.

массив клеток поделился на *on*- и *off*-типы. Несмотря на сравнительную малочисленность этой выборки, такой вывод можно сделать с высокой достоверностью. Так, если поделить элементы по значению индекса R_2 на две группы: на клетки с высокой селективностью к знаку контраста, где абсолютная величина R_2 больше 0.5, и на клетки с низкой селективностью, то в группу низкой селективности попадает 12 клеток из 40. При таком соотношении гипотеза о равномерном распределении отвергается с уровнем значимости 0.01.

Известно, что ДИ ГК не отвечают на включение и выключение диффузного света, но реагируют на включение или выключение локальных пятен в пределах РП. Тестирование ДИ ГК такими стимулами показало, что эта их реакция соответствует классификации, проведенной движущимися границами разного знака контраста: клетки *on*-типа (реагирующие на движение светлой границы) на пятна отвечают преимущественно на включение света, а клетки *off*-типа – на выключение.

По всем другим признакам *on*- и *off*-типы ДИ ГК между собой не различались. Иными словами, если не известно, какая граница движется на экране монитора, светлая или темная, то по реакциям нельзя узнать, с каким именно типом клеток имеем дело. Никакой корреляции между предпочтением к знаку контраста и предпочтительным направлением элемента также обнаружено не было. Как можно видеть на рис. 5, в каждом из трех предпочтительных направлений ДИ ГК практически поровну распределены между *on*- и *off*-типами.

Размеры РП элемента по одному из направлений можно оценить по продолжительности его ответа на движущуюся границу в этом направле-

нии и по скорости ее движения. В этом разделе приведены результаты таких измерений размеров РП вдоль предпочтительного (или близкого к нему) направления для ДИ ГК разных типов. Поскольку у всех зарегистрированных ДИ ГК были измерены их диаграммы направленности, необходимо выборку составляли по готовой базе экспериментальных данных. Для этого сначала по результатам замера для каждого элемента из всех обмеренных направлений находили направление, ближайшее к предпочтительному, а потом по постстимульной гистограмме для всех пробегов в этом направлении определяли длительность ответа как интервал между первым и последним импульсом в залпе. Последнее не представляет труда, когда нет спонтанной активности. Однако многие ДИ ГК обладали слабой спонтанной активностью. Кроме того, не всегда отведения были абсолютно одиночными, и иногда могли вмешиваться ответы других элементов. Поэтому, чтобы избежать субъективных моментов и автоматизировать обработку для выделения конденсированного залпа на постстимульной гистограмме была разработана специальная процедура, использующая метод наибольшего правдоподобия.

Предполагалось, что последовательность импульсов в записи была реализацией двух случайных процессов: процесса с высокой вероятностью появления импульса во время залпа в ответ на движение стимула в пределах РП и процесса с низкой вероятностью появления импульса, отражающего спонтанную активность до и после залпа. Для этой статистической модели была составлена функция правдоподобия, зависящая от значений этих вероятностей и от значений моментов времени, задающих начало (t_1) и конец (t_2) залпа. Задача процедуры состояла в том, чтобы максимизировать эту функцию, варьируя эти



Рис. 6. Распределение диаметров РП для 156 ДИ ГК.

параметры, и тем самым определить t_1 и t_2 . После этого разность $t_2 - t_1$ умножалась на скорость движения стимула, что и давало оценку размеров возбуждательной части РП для данного элемента.

На рис. 6 приведена гистограмма распределения измеренных таким способом размеров РП для 156 ДИ ГК, из которых 76 были элементами *on*-типа, и 80 – элементами *off*-типа. Размеры РП варьировали от 2 до 8° со средним значением $5.2 \pm 1.4^\circ$ (с.о.). При этом не обнаружено никаких различий в размерах РП между элементами *on*- и *off*-типа и между ДИ ГК с разными предпочтительными направлениями.

Чтобы составить представление о том, каким линейным размерам на сетчатке соответствуют эти угловые величины, у одного из карасей длиной 10 см после опыта были промерены необходимые геометрические параметры глаза и сетчатки. Диаметр его хрусталика составлял 3.2 мм, откуда по соотношению Маттиссена (Matthiessen, 1880) было определено фокусное расстояние (радиус кривизны сетчатки), которое получилось равным 4.0 мм. При таком фокусном расстоянии РП размером в 5° на сетчатке имеет в поперечнике 350 мкм. На выделенной из этого глаза и распластанной на предметном стекле сетчатке под микроскопом был найден участок с хорошо различимой регулярной квадратной мозаикой двойных колбочек. Среднее расстояние между двойными колбочками в этом месте составляло 14 мкм. В фотопических условиях ДИ ГК получают сигналы в основном от главных элементов двойных колбочек (о чем можно судить по их спектральной чувствительности). Поэтому при таком растре рецепторов получается, что в среднем по диаметру РП клетки вмещается 25 таких колбочек, а всего на одну ДИ ГК с РП такого размера конвергирует примерно 500 колбочек. Никакой привязки исследованного уча-

стка сетчатки (как и точной привязки РП исследуемых клеток к направлениям в зрительном пространстве) здесь не делалось. Так, что эти цифры – только ориентировочные, чтобы показать порядок величин при морфологических сопоставлениях.

Контрастная чувствительность ДИ ГК оказалась довольно высокой и в этих условиях стимуляции приближалась к контрастной чувствительности человеческого глаза, что можно было заметить прямо в ходе эксперимента. Так, движение контрастной границы, отличающейся от фона всего на одну градацию яркости (в мониторных единицах), с трудом было видно человеческому глазу, и большая часть ДИ ГК тоже не реагировала на такие слабые контрасты, но уже различия в две градации были заметны как человеку, так и ДИ ГК. Для систематического измерения контрастной чувствительности применялся специальный программный инструмент, в котором на фоне некоторой, задаваемой экспериментатором яркости, попеременно предъявлялись движущиеся границы разных яркостей и строились графики зависимости среднего количества импульсов в залпе нейрона в ответ на введение и выведение этой границы. Примеры таких зависимостей для *on*- и *off*-типов ДИ ГК приведены на рис. 7. На каждом графике нарисованы по две кривые: для ответов на введение границы (*in*) в РП и на ее выведение (*out*). Видно, что кривые имеют вид ступенчатой функции со слегка скругленными ступеньками. Можно сказать, что ответ ДИ ГК на стимуляцию движущейся границей подчиняется принципу “все-или-ничего”. На неадекватные стимулы (например, введение темной границы для клеток *on*-типа и светлой границы для клеток *off*-типа) их ответ мал или вообще отсутствует – на уровне спонтанной активности. На адекватные стимулы, существенно отличающиеся по яркости от фона, ответ максимален и практически не зависит от яркости. И только при яркостях, близких к фону, наблюдается плавный переход от одного уровня ответа к другому. Оказалось, что эта ступенька вблизи фоновых яркостей хорошо аппроксимируется двухпараметрической кривой (гиперболой). По результатам каждого из таких измерений строились две аппроксимирующие гиперболы: для кривой на введение и для кривой на выведение. Места пресечения этих гипербол с осью абсцисс определяли величины инкрементного и декрементного порогов. Таким способом была измерена контрастная чувствительность для 40 ДИ ГК. Обычно величины инкрементного и декрементного порогов по отношению к фону совпадали по абсолютной величине и практически не зависели от яркости фона – следовали закону Вебера. У 30 клеток пороговые контрасты составляли от 1.1 до 6.4% в обе стороны со средним

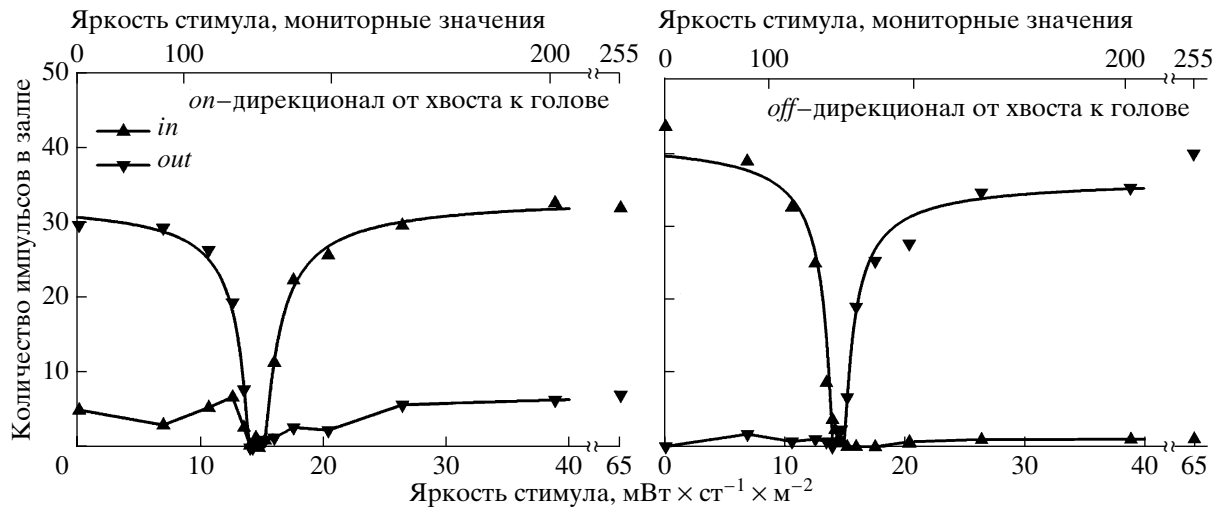


Рис. 7. Примеры зависимости ответов ДИ ГК разных типов от яркости стимула.

По оси ординат отложено усредненное по трем пробегам количество импульсов в залпе клетки в ответ на введение (*in*) и выведение (*out*) границ разной яркости, движущихся по направлению от хвоста к голове со скоростью $11^\circ/\text{с}$ на фоне, яркостью $14.5 \text{ мВт ст}^{-1} \text{ м}^{-2}$.

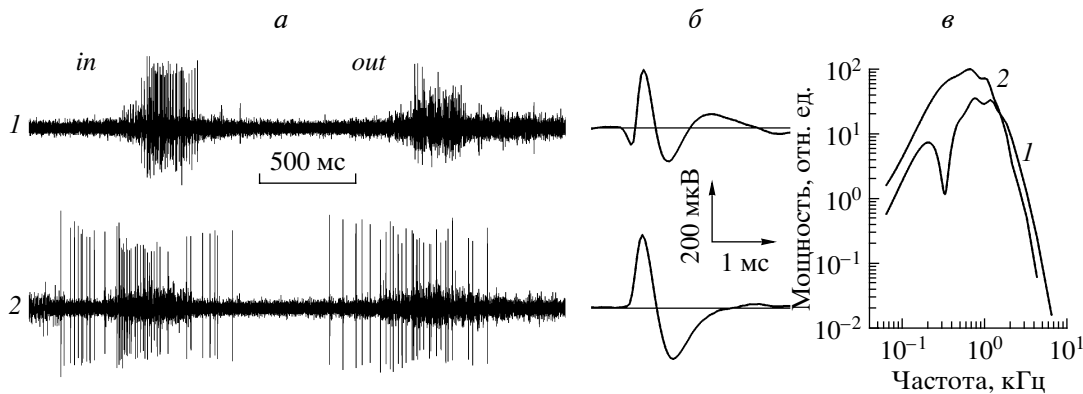


Рис. 8. Пример ответов одновременно регистрируемых ДИ ГК *on*-типа и ДИ тектального нейрона на стимуляцию движущейся границей.

В верхнем ряду (1) – ответ ДИ ГК -типа на движение белой границы по черному фону со скоростью $11^\circ/\text{с}$ снизу вверх; в нижнем ряду (2) – ответ ДИ тектального нейрона на движение той же границы с той же скоростью сверху вниз. В колонке *a* показаны последовательности импульсов в ответ на введение и выведение границы в РП; в колонке *б* – форма усредненных импульсов ($N = 42$ – для ДИ ГК и $N = 61$ – для тектального нейрона) при большем временном разрешении; *в* – энергетические спектры усредненных импульсов ДИ ГК (кривая 1) и тектального нейрона (кривая 2).

значением $\pm 3.0\%$ от яркости фона. Остальные 10 клеток имели плохую контрастную чувствительность. Как правило, такие клетки (и только такие клетки) регистрировались в течение всего экспериментального дня. По-видимому, клетки с плохой контрастной чувствительностью не представляют собой какой-то особый тип ДИ ГК, а просто отражали состояние рыбы.

Тектальные нейроны. Кроме реакций ДИ ГК, составляющих довольно однородную группу, в тектуме регистрируются также реакции с совсем другими свойствами, которые приписывают ДИ клеткам собственно тектума (Максимова и др., 1971; Wartzok, Marks, 1973; Guthrie, Banks, 1978). Ответы такого типа встречаются реже ДИ ГК, но

обычно характеризуются большой амплитудой. От ДИ ГК они отличаются целым комплексом свойств, а именно: формой и спектром отдельных импульсов, характером самого залпа в ответ на стимуляцию, размером РП и отсутствием избирательности к знаку контраста.

Пример реакции такого тектального нейрона приведен на рис. 8. В этом опыте одновременно регистрировались ответы элемента сетчаточного происхождения – ДИ ГК *on*-типа с предпочтительным направлением снизу вверх и тектального нейрона с предпочтительным направлением сверху вниз. Поэтому, хотя элементы в этом опыте давали примерно одинаковые по высоте импульсы, их ответы легко можно было рассорти-

ровать, двигая контрастные границы в разных направлениях. В верхнем ряду (кривая 1) рис. 8 показаны ответы ДИ ГК на движение белой границы снизу вверх. В колонке *a* показана общая картина ответа, где видны мощный залп импульсов на введение (*in*) белой границы в РП клетки и слабый ответ на ее выведение (*out*) – ответ на стимул неадекватного контраста. В колонке *b* приведена усредненная форма импульсов этого элемента при большом временном разрешении. Аналогично ответы тектального нейрона на движение такой же границы сверху вниз показаны в нижнем ряду (кривые 2), в колонках *a* и *b*.

По форме импульсы тектальных нейронов всегда были двухфазны с большим первым положительным отклонением и последующим заметно более медленным отрицательным отклонением, что характерно при экстраклеточном отведении для импульсов, генерируемых в районе микроэлектрода. Импульсы ДИ ГК всегда состояли из нескольких заметно более быстрых фаз колебания, причем первой положительной волне всегда предшествовала выраженная отрицательная волна, что характерно при экстраклеточном отведении входящих импульсов или импульсов, проходящих по аксону мимо микроэлектрода. Соответственно импульсы ДИ ГК имели более высокочастотный спектр, а тектальные нейроны – более низкочастотный, что позволяло легко идентифицировать последние на слух по характерному “бубнящему” звуку. Пример энергетических спектров усредненных импульсов для ДИ ГК (кривая 1) и тектального нейрона (кривая 2) показан на рис. 8в. По виду разряда ответы тектальных нейронов отличались тем, что у них наблюдались характерные (для экстраклеточной регистрации от тела нейрона) изменения амплитуды импульсов – амплитуда первого импульса в залпе была большой, а затем прогрессивно спадала тем быстрее, чем выше была частота разряда. Этим они отличались от ответов ДИ ГК, представляющих собой залп постоянных по высоте импульсов.

Обычно зрительные ответы с такими свойствами регистрируются из глубоких слоев, где сосредоточены клеточные тела нейронов собственно тектума (Зенкин, Пигарев, 1969; Максимова и др., 1971). Поэтому перечисленные выше свойства импульсной реакции можно считать электрофизиологическим критерием того, что мы имеем дело с реакцией тектального происхождения. Аргументом в пользу этого служат также эксперименты по аппликации ГАМК к поверхности тектума, которая устраняла такие реакции (Зенкин, Пигарев, 1969). Однако ответы тектальных нейронов с дирекционально-избирательными свойствами регистрировались и в других сло-

ях. Чаще всего – в самом поверхностном слое, еще до появления ответов, приписываемых окончаниям ДИ ГК. В ряде случаев ответ ДИ тектального элемента регистрировался на всем пути погружения микроэлектрода в тектум от начала до конца, на фоне которого можно было увидеть ответы всех основных типов сетчаточных проекций: от ДИ ГК в поверхностных слоях до спонтанно активных элементов в глубине ретинорецептивного слоя тектума.

В отличие от ДИ ГК тектальные нейроны с дирекционально избирательными свойствами всегда отвечали как на введение, так и на выведение стимула примерно одинаковым по мощности залпом, т.е. были элементами *on-off*-типа. Еще одна характерная особенность этих клеток – огромные РП, которые часто невозможно было обмерить нашим способом, так как они превышали размеры экрана стимулирующего монитора.

ОБСУЖДЕНИЕ

О типах ДИ ГК у рыб. Регистрируемые в тектуме импульсные ответы ДИ элементов принадлежат либо клеткам собственно тектума, либо отводятся от окончаний аксонов, входящих в тектум. Есть все основания приписывать последние ганглиозным клеткам сетчатки, поскольку такие же ответы регистрировали ранее и при отведении реакций от волокон зрительного нерва в хиазме (Jacobson, Gaze, 1964; Зенкин, Пигарев, 1969), и непосредственно в сетчатке (Bilotta, Abramov, 1989). Нами была разработана система классификационных признаков и на их основе по результатам электрофизиологических экспериментов проведена классификация ДИ ГК ретино-тектальной системы рыб. Оказалось, что у рыб ДИ ГК избирательны не к двум (как предполагалось ранее – от хвоста к голове и от головы к хвосту) и не к четырем (как соответствующие ДИ ГК кролика) направлениям, а к трем направлениям, отстоящим друг от друга на 100–140°. Также в отличие от кролика, имеющего только смешанный *on-off*-тип ДИ ГК, проецирующихся в четверохолмие, рыбы имеют чистые *on*-клетки, отвечающие на введение в РП светлой границы, и чистые *off*-клетки, отвечающие на введение темной границы. По остальным свойствам (включая ширину диаграммы направленности, размеры и структуру РП, специфичность к форме и скорости движения стимулов) эти типы клеток не отличаются друг от друга и, таким образом, представляют собой единообразную по свойствам группу элементов.

Об устройстве. Так называемые “быстрые” ДИ ГК сетчатки кролика, проецирующиеся в средний мозг и наружное коленчатое тело, реаги-

руют на включение и выключение световых пятен в пределах РП, а также на движущиеся границы независимо от знака контраста, вследствие этого, их называют ДИ элементами *on-off*-типа. Морфологическим субстратом этих элементов являются двухслойные ГК, ветвящиеся в *on*- и *off*-подпластинах внутреннего синаптического слоя (ВСС) сетчатки, где они контактируют с окончаниями *on*- и *off*-биполяров соответственно (Amthor et al., 1984). Соотношение *on*- и *off*-ответов у разных клеток может быть разным, что объясняется разной степенью выраженности *on*- и *off*-дендритных ветвлений. Но большинство клеток дают сравнимые по величине реакции на стимулы противоположного контраста. Напротив, у рыб, как показано в настоящей работе, такое соотношение встречается редко и ДИ ГК делятся на два физиологических типа по преимущественным ответам на границы разных контрастов. Поэтому для рыб логично предположить наличие двух отдельных морфологических типов однослойных ГК, различающихся уровнем ветвления дендритов в ВСС. Действительно, наши предварительные морфологические исследования ГК сетчатки серебряного карася выявили наличие именно таких двух типов однослойных ГК, ветвящихся в разных подпластинах ВСС, с характерным для ДИ ГК кружевным рисунком дендритных ветвлений (Максимова и др., 2004). Диаметр этих ветвлений составлял 200–500 мкм, что также соответствует размерам РП, измеренным электрофизиологически. Такие же два типа однослойных клеток с узнаваемой морфологией дендритов описаны в сетчатке другой карповой рыбы – даннио (Mangrum et al., 2002).

Возможно, что обнаруженное у рыб разделение ДИ ГК на два типа по селективности к знаку контраста не имеет функционального смысла. В тектуме клетки *on*- и *off*-типов проецируются на одни и те же ДИ тектальные нейроны, что делает последние безразличными к знаку контраста. Таким образом, у кролика селективные *on*- и *off*-каналы, существующие на уровне биполяров и звездчатых амакриновых клеток, объединяются в единый *on-off*-канал на уровне ВСС сетчатки, а у рыбы – при следующем синаптическом переключении уже в тектуме.

О количественных соотношениях. В сетчатке кролика дендритные ветвления соседних ДИ ГК *on-off*-типа для каждого из четырех предпочтительных направлений не перекрываются и образуют плотные упаковки (мозаики) в пределах *on*- и *off*-подпластин ВСС. Поскольку размеры возбуждательного центра РП определяются размерами дендритных ветвлений клетки, это позволяет по размерам РП однозначно определить плотность соответствующих ГК в сетчатке. Если принцип плотной упаковки применим и к сетчат-

ке рыб, то при среднем диаметре РП, равном 350 мкм, плотность ДИ ГК каждого из подтипов будет 10 клеток на мм². Причем одинаковой у всех типов, так как измеренные нами средние размеры РП оказались у всех типов одинаковыми с точностью до десятых долей градуса. Казалось бы, это утверждение противоречит общеизвестному факту: все исследователи, регистрировавшие ДИ элементы в тектуме рыб, отмечали, что там доминируют ГК с предпочтительным направлением от хвоста к голове. На этом основании предполагалось, что функция ДИ ГК состоит в том, чтобы сигнализировать о сносе по течению, а "... предпочтение рыб ориентироваться головой против потока может служить объяснением тому факту, что сетчатка лучше оснащена средствами детектирования движения в темпорональном направлении" (Cronly-Dillon, 1964). Количество стабильных одиночных отведений от ДИ ГК с таким предпочтительным направлением, зарегистрированных в настоящем исследовании, также более чем вдвое превышает количество отведений от клеток с двумя другими направлениями вместе взятых (рис. 3). Однако соотношение удачных отведений от окончаний тех или иных ГК в тектуме не обязательно должно соответствовать соотношению их плотностей в сетчатке. Что касается ДИ ГК с предпочтительным направлением от хвоста к голове, то одна из возможных причин их "доминирования" в тектуме состоит просто в более удобном для одиночного отведения расположении их окончаний в слоях тектума, а не в "лучшей оснащенности сетчатки" именно этими ДИ ГК. Действительно, самый верхний подслой ретинорецепиентного слоя тектума, где оканчиваются ДИ ГК разных типов, сам стратифицирован, причем в верхней его половине оканчиваются как раз ДИ ГК с предпочтительным направлением от хвоста к голове. Поэтому "уже при подходе к слою, когда регистрируется суммарная реакция многих элементов, дирекциональность их ответов выступает совершенно отчетливо" (Зенкин, Пигарев, 1969). В такой ситуации добиться одиночного отведения на краю слоя может оказаться существенно проще, чем в его глубине, где микроэлектрод окружен множеством других окончаний ГК.

О контрастной чувствительности. В работе впервые исследована зависимость ответа ДИ ГК от контраста стимула, когда на постоянном фоне предъявляли границы разной яркости, движущиеся через РП в предпочтительном направлении. При этом, во-первых, оказалось, что ДИ ГК обладают довольно высокой контрастной чувствительностью. Большинство из них уверенно отвечали на границы, отличающиеся по яркости от фона всего на 5%. Во-вторых, при достаточном контрасте величина их реакции уже не за-

висит от яркости – клетки дают одинаковый ответ на стимулы, отличающиеся в пять раз от фона, и на стимулы, отличающиеся всего на 20%. Последнее свойство согласуется с классическими представлениями о “детекторах движения”, когда нейроны кодируют одну, существенную характеристику стимула (“детектируют” само движение), но не чувствительны к изменениям других характеристик (независимо от конкретных свойств движущихся объектов).

Эти результаты существенны не только для понимания механизмов и функций дирекциональной избирательности, но и в чисто методическом плане – в частности, при проведении исследований, связанных с уравниванием цветов по яркости. С одной стороны, колориметрические измерения продуктивны только при достаточно высокой контрастной чувствительности исследуемого объекта. Обычно при этом опираются на “тест на чистое стекло” – вставляемое в луч света чисто отмытое стекло поглощает около 5% света. Этому критерию ДИ ГК удовлетворяют. С другой стороны, их контрастная чувствительность не настолько высока, чтобы сделать использование для этой цели монитора на электронно-лучевой трубке совершенно бесполезным. Действительно, на управляемом компьютером мониторе возможны только дискретные значения яркостей. В нашей установке различия между дискретами яркости в рабочем диапазоне составляют около 1.7%. Как правило, это меньше величины инкрементного и декрементного порогов, поэтому для большинства ДИ ГК в опытах удается добиться колориметрического равенства.

О функциях. Обычно с работой ДИ ГК связывают оптокинетические (прослеживающие движения глаз во вращающемся полосатом барабане) и оптомоторные (движение самого животного в таком же барабане) реакции. В частности, первоначально предполагалось, что четыре типа направленных в разные стороны *on-off* клеток сетчатки кролика могут принимать участие в компенсаторных движениях глаза, напрямую управляя четырьмя прямыми глазодвигательными мышцами (Oyster, Barlow, 1967). Однако к обеспечению оптокинетической реакции тектум, по-видимому, не имеет отношения. У более подробно изученных к настоящему времени кролика (Vaneu et al., 2001), черепахи (Rosenberg et al., 1991) и лягушки (Бастаков и др., 1992) этим занимаются ядра добавочной зрительной системы, куда проецируются совсем другие ДИ ГК, обладающие другими свойствами (в частности, имеющие очень большие РП и, соответственно, плохое пространственное разрешение). У рыб известны гомологи этих ядер (Finger, Karten, 1978), но не известна их физиология. Кроме того, известно, что удаление тектума

у рыб не нарушает оптокинетических реакций (Springer et al., 1977).

Что касается тектума, то естественно предположить, что одна из функций ДИ ГК, из всех детекторов сетчатки, обладающих наибольшим пространственным разрешением, может состоять в локальном детектировании мелких движущихся объектов в зрительном окружении. Нацеливание на такие объекты всегда связывали с имеющими высокое разрешение “детекторами движения”. Но зачем тогда у рыб и кроликов эти детекторы наделены дирекциональной избирательностью, а у лягушек нет, и почему у рыб они представлены шестью типами, а у кролика – четырьмя, остается неясным.

Оптомоторная реакция рыб, для осуществления которой необходим сохранный тектум (Springer et al., 1977), также не требует высокой разрешающей способности. Возможно, именно ее обслуживают описанные нами ДИ тектальные нейроны с большими РП, на которые конвергируют ДИ ГК. Однако для организации оптомоторной реакции существенны клетки с предпочтительным направлением движения от хвоста к голове, и роль клеток других типов, избирательных к другим направлениям, остается необъясненной.

Для взвешенных в толще воды рыб одна из сенсомоторных функций должна состоять в сохранении ориентации животного, несмотря на существенные внешние воздействия, связанные с движением воды (крайние проявления – в водовороте, где доминируют вращательные моменты вокруг вертикальной оси, или в прибойной зоне, где проявляются существенные опрокидывающие моменты внешних сил). В плане механики и процессов управления движением эта задача сродни той, которая решается в системе “взвешенных” в глазных орбитах глаз для стабилизации взора при движениях головы. Стабилизация взора осуществляется под воздействием вестибулярных и зрительных сигналов, которые через систему вестибулярных и окулomotorных ядер управляют глазными мышцами. Аналогичным образом должна осуществляться и стабилизация ориентации рыбы в водовороте. Возможно, именно этим объясняется совпадение числа предпочтительных направлений у ДИ ГК, проецирующихся в тектум рыб, и ДИ ГК *on*-типа, проецирующихся в добавочную зрительную систему кролика, с числом полукружных каналов в вестибулярной системе.

Авторы выражают благодарность В.А. Бастакову, В.И. Говардовскому, В.В. Горбунову, О.Ю. Орлову, А.В. Минору, А.К. Панютину, И.Н. Пигареву и Г.И. Рожковой, оказывавших содействие на разных этапах выполнения работы.

Работа поддержана РФФИ (грант № 04-04-49430).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бастаков В.А., Орлов О.Ю., Панютин А.К.* Дирекционно-чувствительные ганглиозные клетки сетчатки в добавочной зрительной системе лягушки // Сенсорные системы. 1992. Т. 6. № 3. С. 23–26.
- Виноградов Ю.А.* Электронные приборы в электрофизиологических, морфологических и этологических исследованиях. Препринт № 13. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 23 с.
- Гусельников В.И., Моренков Э.Д., Габов А.И.* Зависимость дирекциональной избирательности ганглиозных клеток сетчатки карпа от параметров зрительных стимулов // Физиол. журн. СССР. 1972. Т. 58. № 2. С. 172–178.
- Зенкин Г.М., Пугарев И.Н.* Детекторные свойства ганглиозных клеток сетчатки щуки // Биофизика. 1969. Т. 14. № 4. С. 722–730.
- Максимова Е.М., Левичкина Е.В., Денисенко А.В.* Морфология дирекционально-избирательных ганглиозных клеток (ДИ ГК) сетчатки карася, трассированных DiI // Рос. физиол. журн. 2004. Т. 90. № 8. С. 323–324.
- 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.
- Amthor F.R., Oyster C.W., Takahashi E.S.* Morphology of on-off direction-selective ganglion cells in the rabbit retina // Brain Res. 1984. V. 298. P. 187–190.
- Barlow H.B., Hill R.M., Levick W.R.* Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image motion in the rabbit // J. Physiol. (Lond.). 1964. V. 173. P. 377–407.
- Bilotta J., Abramov I.* Orientation and direction tuning of goldfish ganglion cells // Visual Neurosci. 1989. V. 2. P. 3–13.
- Cronly-Dillon J.R.* Units sensitive to direction of movement in goldfish tectum // Nature. 1964. V. 203. P. 214–215.
- Douglas R.H.* The transmission of the lens and cornea of the brown trout (*Salmo trutta*) and goldfish (*Carassius auratus*) – effect of age and implications for ultraviolet vision // Vision Res. 1989. V. 29. P. 861–869.
- Finger T.E., Karten H.J.* The accessory optic system in teleosts // Brain Res. 1978. V. 153. P. 144–149.
- Gesteland R.C., Howland B., Lettvin J.Y., Pitts W.H.* Comments on microelectrodes // Proc. IRE. 1959. V. 47. P. 1856–1862.
- Govardovskii V.I., Fyhrquist N., Reuter T., Kuzmin D.G., Donner K.* In search of the visual pigment template // Visual Neurosci. 2000. V. 17. P. 509–528.
- Guthrie D.M., Banks J.R.* The receptive field structure of visual cells from the optic tectum of the freshwater perch (*Perca fluviatilis*) // Brain Res. 1978. V. 141. P. 211–225.
- Jacobson M., Gaze R.M.* Types of visual response from single units in the optic tectum and optic nerve of the goldfish // Quart. J. Exp. Physiol. 1964. V. 49. P. 199–209.
- 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.
- Liege B., Galand G.* Types of single-unite visual responses in the trout's optic tectum // Visual Information Processing and Control of Motor Activity / Ed. A. Gydikov. Sofia: Bulgarian Acad. of Sci. 1971. P. 63–65.
- Mangrum W.I., Dowling J.E., Cohen E.D.* A morphological classification of ganglion cells in the zebrafish retina // Visual Neurosci. 2002. V. 19. P. 767–779.
- Matthiessen L.* Untersuchungen uber den Aplanatismus und die Periscopie der Krystallinsen des Fischeauges // Pfluger Arch. Ges. Physiol. 1880. Bd. 21. S. 287–307.
- Maximova E.M.* Cellular mechanisms of colour constancy // Activ. nerv. sup. (Praha). 1977. V. 19. P. 199–201.
- Maximova E.M.* Colour and spatial properties of detectors of oriented lines in the fish retina // Yugoslav. Physiol. Pharmacol. Acta. 1999. V. 34. P. 351–358.
- Maximova E.M., Govardovskii V.I., Maximov P.V., Maximov V.V.* Spectral sensitivity of direction-selective ganglion cells in the fish retina // Annals of the NYAS. 2005. V. 1048. P. 433–434.
- Oyster C.W., Barlow H.B.* Direction-selective units in rabbit retina: distribution of preferred directions // Science. 1967. V. 155. P. 841–842.
- Rosenberg A.F., Ariel M.* Electrophysiological evidence for a direct projection of direction-sensitive retinal ganglion cells to the turtle's accessory optic system // J. Neurophysiol. 1991. V. 65. P. 1022–1033.
- Springer A.D., Easter S.S., Agranoff B.W.* The role of the optic tectum in various visually mediated behaviors of goldfish // Brain Res. 1977. V. 128. P. 393–404.
- Vaney D.I., He S., Taylor W.R., Levick W.R.* Direction-Selective Ganglion Cells in the Retina // Motion Vision – Computational, Neural, and Ecological Constraints / Eds. J.M. Zanker, J. Zeil. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag, 2001. P. 13–56.
- Wartzok D., Marks W.B.* Directionally selective visual units recorded in optic tectum of the goldfish // J. Neurophysiol. 1973. V. 36. P. 588–604.

Classification of Direction-Selective Units Recorded in the Goldfish Tectum

V. V. Maximov, E. M. Maximova, P. V. Maximov

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

Responses of direction-selective (DS) units were recorded extracellularly in superficial layers of the tectum opticum of goldfish *Carassius auratus gibelio* Bloch. Directional tuning curves were measured with contrast edges presented at the computer-controlled CRT monitor and moving in different directions across the receptive field (RF). DS ganglion cells (GCs) projecting to the tectum were shown to comprise six physiological types according to their selectivity to sign of stimulus contrast (ON units responding at the introduction of a light edge into the RF, and OFF units responding at the introduction of a dark one) and their preferred directions: three directions separated by about 120°. The sizes of their RFs were of 3° - 7°. When tested with stationary flickering spots, the ON cells respond predominantly to the onset of illumination, whereas the OFF cells respond predominantly to its off-set. DS neurons of the tectum itself can be identified by the waveform and low-frequency spectrum of individual spikes and the pattern of spike train in response to the stimulation. They prefer the same three directions but, in contrast to DS GCs, they have enormous RFs and respond to both light and dark stimuli (ON-OFF type). It is supposed that DS GCs projecting to tectum may be involved in some multimodal sensory integration that provides postural, locomotor, and oculomotor control in the mobile aquatic environment.

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