

УДК 591.185.6 : 597.5

ДЕТЕКТОРЫ ОРИЕНТИРОВАННЫХ ЛИНИЙ В ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ КАРАСЯ *CARASSIUS CARASSIUS*

Е. М. Максимова, В. В. Максимов

Институт проблем передачи информации АН СССР, Москва

Резюме

Детекторы ориентированных линий, избирательно чувствительные к движущимся и неподвижным контрастным полосам и границам определенной ориентации, сходные по своей организации со «сложными» рецептивными полями зрительной коры млекопитающих, обнаруживаются в зрительной системе рыб уже на уровне сетчатки, т. е. на 4 синаптических переключения раньше, чем у млекопитающих. Реакции этого типа отводятся от окончаний аксонов ганглиозных клеток в тектуме, образующих там локальный подслой между слоем детекторов движущегося контраста и слоем спонтанно-активных элементов. В любом поле зрения рыбы регистрируется только два типа детекторов ориентированных линий с взаимно перпендикулярными оптимальными ориентациями стимулов. Обсуждается возможное место этих детекторов в цепи переработки информации в зрительной системе рыб.

Введение

У кошек и обезьян зрительная информация подвергается основательной переработке только в зрительной коре [1]. До этого, на уровне сетчатки и коленчатого тела, нервные клетки имеют концентрическую организацию рецептивного поля. Только в коре появляются так называемые «простые», «сложные» и «сверхсложные» клетки, основная особенность которых состоит в избирательной чувствительности к линиям и границам определенной ориентации [2, 3]. При этом элементы с разными предпочтительными ориентациями образуют в коре регулярную, топографически упорядоченную структуру. Эти особенности организации зрительной коры млекопитающих уже детально исследованы и активно используются для объяснения тех или иных психофизических феноменов [4—6]. Высказывались также отдельные соображения относительно их функциональной роли [7—9]. Но окончательная цель такого предварительного разложения изображения по элементам всевозможных ориентаций пока неясна.

В зрительной системе низших позвоночных, напротив, анализ изображения начинается уже на уровне сетчатки. Причем узкоспециализированным ганглиозным клеткам сетчатки приписывается роль «детектирования» биологически значимых объектов — «ключевых стимулов», запускающих некоторые стереотипные формы зрительно управляемого поведения [10].

Элементы, чувствительные к движению горизонтальной контрастной границы в поле зрения, впервые были открыты в сетчатке голубя [11]. Функциональную роль этих детекторов естественно было связать с визуальным определением положения горизонта, столь необходимым для организации полета. Позднее детекторы горизонтального края встречали при отведении реакций от окончаний аксонов ганглиозных клеток в тек-

туме рыб [12—14]. Систематическое исследование элементов, чувствительных к ориентации, в зрительной системе рыб мы предприняли, после того как нам в электрофизиологических исследованиях, проводившихся на карасе и карпе [15], стали регулярно попадаться наряду с детекторами горизонтального края также и идентичные им по свойствам детекторы с другой предпочтительной ориентацией — не горизонтальной, а скорее ей перпендикулярной. В результате этого наблюдения возник вопрос о том, представлены ли здесь детекторы ориентированных линий всего двумя типами или, так же как в коре млекопитающих, существует большее разнообразие предпочтительных ориентаций. Кроме того, оно потребовало пересмотра прежних представлений [12] о функциональной роли таких детекторов в зрительной системе рыб. Проведенная в настоящей работе классификация этих детекторов и детальное исследование структуры их рецептивного поля дают необходимый фактический материал для сопоставления их с аналогичными элементами зрительной коры млекопитающих.

Методика

Одиночные реакции нервных элементов регистрировали платинированными микроэлектродами из тектума кураризированного караса *Carassius carassius* (L.) по обычной методике [14]. Опыты на одной рыбе продолжались, как правило, в течение 1 нед и дольше.

Перед аквариумом с закрепленной рыбой на горизонтальной поверхности стола, освещенной лампой накаливания, помещали листы белой бумаги, на фоне которых перемещали стимулы. Яркость фона составляла около 10 нит. Изображение этой поверхности проецировали в нужное место поля зрения рыбы с помощью зеркала. Положение рецептивного поля регистрируемой клетки зарисовывали прямо на этих листах бумаги. Кроме того, в каждом опыте отмечали пространственное расположение всех преломляющих (прозрачные стенки аквариума или поверхность воды) и отражающих плоскостей, что позволяло впоследствии рассчитать ход световых лучей и определить положение, угловые размеры и ориентацию рецептивного поля клетки в поле зрения рыбы. Стимулы и фоны были выполнены из черной, белой или цветных бумаг с известными коэффициентами отражения.

Результаты

Электрофизиологически у рыб наблюдается четкая стратификация тектума [12, 14]. Ответы ганглиозных клеток сетчатки регистрируются от окончаний их аксонов в трех отдельных слоях, разделенных более или менее выраженными промежутками: 1) в верхнем слое отводятся дирекционно-чувствительные элементы, 2) глубже располагается слой детекторов движущегося контраста и элементов цветового типа и 3) в нижнем слое оканчиваются спонтанно-активные элементы. Реакции детекторов ориентированных линий регистрируются в нижней части второго слоя, на глубине около 120 мкм от поверхности тектума. Короткие трехфазные импульсы этих элементов по своей форме напоминают импульсы, которые обычно отводятся от разветвлений аксонов ганглиозных клеток, и совсем не похожи на низкочастотные импульсы, характерные для тектальных нейронов. Аппликация на поверхность тектума ГАМК (обратимо блокирующей передачу импульсов от ганглиозных клеток к нейронам тектума [12]) не устраняла ответов детекторов ориентированных линий, что также говорит об их сетчаточном происхождении.

По свойствам своих рецептивных полей детекторы ориентированных линий оказались настолько схожими между собой, что здесь мы ограничимся описанием только одного из типов — детекторов вертикального края, для которых адекватными стимулами являются вертикальные полосы и границы. Хотя эти клетки отвечают непрерывным разрядом импульсов и на неподвижные стимулы, движение тех же стимулов в горизонтальном направлении более эффективно. Горизонтальные полосы и границы тормозят реакцию детектора.

Возбуждающее рецептивное поле детектора вертикального края определяли как область, в которую должна войти вертикальная полоса (или

ее кончик), для того чтобы вызвать ответ клетки (рис. 1, а). Для определения области, из которой можно было вызвать торможение реакции клетки, в рецептивное поле клетки помещали стационарную вертикальную полосу, вызывающую непрерывную импульсацию, а затем, двигая горизонтальные полосы вверх—вниз в разных участках поля зрения (рис. 1, б), отмечали границы области, в которой эти стимулы тормозят импульса-

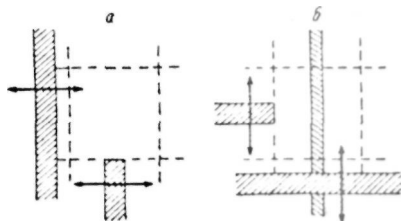


Рис. 1. Картирование рецептивного поля детектора вертикального края.

а — определение границ рецептивного поля с помощью возбуждающих стимулов (показаны стимулы, движение которых позволяло найти левую и нижнюю границы рецептивного поля клетки; правая и верхняя границы находятся аналогично); б — определение границ рецептивного поля с помощью движущихся тормозящих стимулов.

цию. Такое картирование рецептивного поля детекторов ориентированных линий показало, что области возбуждения и торможения у них полностью совпадают. Размеры рецептивного поля одинаковы в вертикальном и горизонтальном измерениях и составляют 5—7 угловых градусов. Никакие стимулы, предъявляемые вне этого рецептивного поля, не влияли на реакцию клетки.

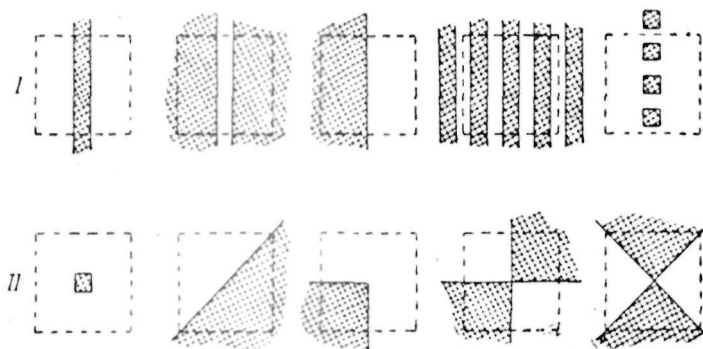


Рис. 2. Разнообразные стационарные стимулы, возбуждающие (I) и не возбуждающие (II) детекторы вертикального края.

Штрих — рецептивное поле клетки. Остальные объяснения в тексте.

Рсцептивное поле детекторов ориентированных линий функционально однородно: на один и тот же стимул клетка отвечала одинаково, в какой бы части рецептивного поля его ни предъявляли. Знак контраста стимула и фона (черные полосы на белом фоне или белые — на черном) безразличен. Эти детекторы не реагировали на диффузный засвет, но давали слабые реакции на включение и выключение микропятна в пределах рецептивного поля. Тестирование полосами и границами разных ориентаций показало, что для полного исчезновения реакции клетки стимул следует повернуть на 45° от оптимальной ориентации в ту или другую сторону. В верхнем ряду рис. 2 приведены некоторые из стационарных конфигураций, предъявление которых вызывало реакцию детекторов вертикального края. Те же конфигурации, будучи повернуты на 90° , тормозили их реакцию, но активировали детекторы горизонтального края. Стимулы, представленные в нижнем ряду рис. 2, не вызывали реакции ни одного из типов детекторов.

Аксоны ганглиозных клеток, чувствительных к ориентации, по-видимому, оканчиваются в одном подслое тектума, так как часто удается одновременно регистрировать реакции двух детекторов ориентированных линий разных типов. Всего было 15 таких парных отведений. Во всех случаях рецептивные поля регистрируемых детекторов совпадали. При

предъявлении движущихся полос разной ориентации можно было видеть, что поворот полосы на 90° приводил к смене реакции одного детектора на другой, а стимулы, ориентированные наклонно, под углом 45° к оптимальному направлению, не вызывали реакции ни одного из элементов. Эти опыты показали, что в любом месте поля зрения рыбы регистрируется только два типа детекторов ориентированных линий с взаимно перпендикулярными оптимальными ориентациями.

С помощью цветных стимулов мы исследовали цветовые свойства этих детекторов. Результаты этой работы будут опубликованы отдельно, здесь же мы приведем только вывод: в зрительной системе рыб детекторы ориентированных линий (в отличие от аналогичных элементов в коре обезьян [16]) не различаются по цветовым свойствам, а представляют собой единую популяцию нейронов. Их реакции определяются в основном светлотным, но не цветовым контрастом.

Итак, в зрительной системе рыб существует два типа детекторов ориентированных линий, отличающихся только предпочтительными ориентациями. В боковом поле зрения рыбы эти ориентации соответствуют вертикальному и горизонтальному направлениям.*

Обсуждение

Функциональная роль детекторов ориентированных линий. В отношении сетчатки рыб этот вопрос должен решаться по-разному и разными средствами в зависимости от того, являются ли они детекторами двух разных ключевых стимулов, запускающих разные поведенческие реакции, или они представляют собой только некоторый этап предварительного анализа зрительной информации (рис. 3). Так, в первом случае имеет смысл выяснить, какие формы поведения обслуживаются этими детекторами, найти для них ключевые стимулы, что предполагает проведение соответствующих этологических и поведенческих исследований. Во втором случае устройство детекторов в меньшей степени связано с видом конкретных объектов и с конкретными формами зрительно управляемого поведения. Здесь целесообразны морфологические и электрофизиологические исследования путей последующей переработки информации, а также поиск теоретических (модельных) представлений о том, почему изображения следует анализировать именно таким способом. Аналогичные (теоретические) проблемы стоят в связи с исследованиями детекторов ориентированных линий в зрительной коре млекопитающих [8, 9].

Нам кажется, что изученные свойства детекторов ориентированных линий в сетчатке рыб делают первое предположение маловероятным. Действительно, попробуем сопоставить характерные особенности зрительного окружения рыб с устройством этих детекторов. Линия горизонта редко попадает в поле зрения рыбы, и мы не знаем, изображения каких объектов внешней среды могла бы использовать рыба, если бы ей действительно требовалось определить вертикальное или горизонтальное направление в пространстве. Но в качестве примеров, иллюстрирующих их качественную разнородность, можно привести следующие. Указателем вертикального направления могли бы служить поднимающиеся со дна пузырьки воздуха или вертикально расположенные стебли растений. Горизонтальное направление легко может определяться по распределению яркости толщи воды, практически всегда попадающей в поле зрения рыбы: интенсивность освещения, диффузно рассеиваемого в воде, постоянна для разных горизонтов и плавно меняется с глубиной. Эти примеры показывают, что

* Вообще говоря, следует отметить условность названий: детекторы вертикального края и детекторы горизонтального края, так как в других местах поля зрения (например, в зените) понятия вертикали и горизонтали не определены.

в естественной среде обитания рыб вертикаль и горизонталь — это не просто взаимно перпендикулярные (но равноправные) направления в пространстве, это — выделенные и качественно разные направления. Специфические особенности ключевых стимулов неминуемо должны были отразиться и на устройстве рецептивных полей соответствующих детекторов. С этой точки зрения вызывает удивление обнаруженная идентичность свойств детекторов вертикального и горизонтального края во всем, кроме ориентации. Более того, перечисленные примеры показывают, что направления вверх—вниз или вперед—назад не симметричны (в частности, яркость водяного фона всегда убывает сверху вниз, пузырьки воздуха поднимаются снизу вверх). В то же время эти свойства никак не отразились на устройстве детекторов ориентированных линий — структура их рецептивного поля полностью симметрична.

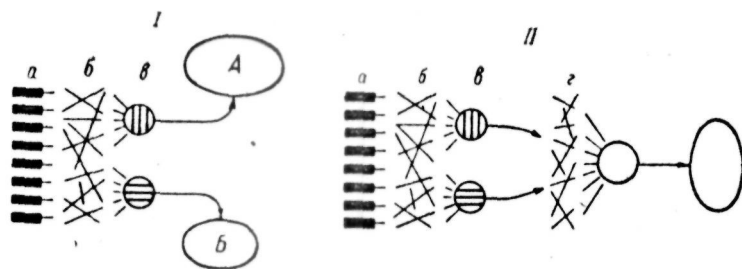


Рис. 3. Место детекторов ориентированных линий в цепи переработки зрительной информации.

Изображение, попадающее на слой фоторецепторов (а), претерпевает обработку в нервных слоях сетчатки (б), в результате чего формируются сигналы детекторов ориентированных линий (в), которые затем либо (I) направляются не смешиваясь в разные центры, организующие разные формы поведения (А, Б), либо (II) подвергаются в дальнейшем совместной обработке (з).

Тот факт, что оба типа детекторов ориентированных линий проецируются в один и тот же подслой тектума, может служить дополнительным аргументом против того, что они служат для обнаружения некоторых ключевых стимулов. Действительно, детектированием ключевых стимулов практически завершается обработка зрительного сигнала, а назначение выходного сигнала детектора состоит только в запуске соответствующей поведенческой реакции. Поэтому естественно предположить, что разные ключевые стимулы паправляются в различные центры мозга (или хотя бы в разные слои тектума), организующие разные формы поведения.

Таким образом, можно считать, что описанные нами два типа ганглиозных клеток сетчатки, чувствительных к ориентации границ, осуществляют разложение сетчаточного изображения по двум ортогональным составляющим, что является только промежуточным этапом переработки зрительного сигнала. В таком представлении, по-видимому, естественнее говорить не о детектировании вертикальных и горизонтальных направлений, а о единой векторной операции преобразования изображения. Результат этого преобразования — двумерная (покоординатная) характеристика локальных элементов изображения — передается по нервным волокнам двух типов в некоторое место тектума для последующей совместной обработки (рис. 3, II).

Дальнейшие пути этой обработки в зрительной системе рыб пока неизвестны. У млекопитающих в зрительной коре удастся проследить последовательные этапы построения и дальнейшего усложнения структуры рецептивных полей детекторов ориентированных линий [2, 3, 16]; у голубя известны тектальные элементы, на которые, по-видимому, конвергируют ганглиозные клетки, чувствительные к ориентации [17, 18]. Однако у рыб нам ни разу не удалось зарегистрировать ответы клеток тектума, связанных с детекторами ориентированных линий (хотя регулярно попадались тектальные элементы, получающие сигналы от ганглиозных клеток дру-

гих типов: дирекционально-чувствительных элементов, детекторов контраста, элементов цветового типа и т. п.).

Цель именно такого преобразования изображений также пока неясна. Но сходство его с преобразованием, осуществляемым в зрительной коре млекопитающих, заставляет думать, что здесь мы встречаемся с некоторыми общими принципами переработки зрительной информации.

Наряду со сходством следует также отметить и имеющиеся различия в организации систем такого анализа зрительной информации. Главное из них состоит в большом разнообразии типов клеток у млекопитающих: зрительная кора кошки и обезьяны осуществляет разложение изображения по элементам разных ориентаций (хотя у кошки горизонтальная и вертикальная оптимальные ориентации представлены все-таки чаще, чем наклонные [19]), в то время как зрительная система рыб обходится только двумя ориентациями. Примечательно, что согласно одной из моделей организации зрительной коры млекопитающих [9] для анализа изображений достаточно разложения изображения всего по двум ортогональным направлениям. В настоящее время остается открытым вопрос, определяются ли эти различия (между рыбами и млекопитающими) разными задачами, решаемыми зрительной системой, или они только отражают разные способы (и разную точность) их решения.

Строение рецептивного поля детекторов ориентированных линий. Антагонизм вертикали и горизонтали и отсутствие тормозящих флангов заставляет представить все рецептивное поле детекторов ориентированных линий в виде совокупности однородных более мелких субъединиц двух сортов: 1) чувствительных к вертикальной составляющей и 2) чувствительных к горизонтальной составляющей и оказывающих на детекторы противоположное действие. Рецептивное поле этих субъединиц может быть устроено аналогично «простым» рецептивным полям корковых нейронов млекопитающих [2, 3]. Размеры его по нашим оценкам не превышают 1° .

Сопоставление структуры рецептивных полей детекторов ориентированных линий в зрительной системе рыб с полями, встречающимися в коре млекопитающих, показывает, что по своим свойствам они соответствуют «сложным» полям [3, 16]. Так, с одной стороны, они не имеют тормозящих флангов, характерных для «простых» рецептивных полей, с другой стороны, у них отсутствуют свойственные «сверхсложным» полям «концевые зоны», ограничивающие оптимальную длину стимулов. Следует отметить, что одно из свойств, обнаруженных нами у рыб, — торможение стимулами противоположной ориентации, также соответствует тому, что наблюдается в клетках коры млекопитающих [20], хотя обычно в схемах организации рецептивного поля «сложных» клеток эту особенность их устройства упускают из рассмотрения и учитывают только возбуждающее влияние субъединиц одного сорта [3, 16].

Таким образом, если в сетчатке костистых рыб элементы, чувствительные к ориентации, со сложной организацией рецептивного поля имеются уже на уровне ганглиозных клеток, то в зрительной системе млекопитающих до формирования этих свойств зрительный сигнал претерпевает дополнительно 4 синаптических переключения: ганглиозные клетки — клетки коленчатого тела — концентрические элементы коры — «простые» клетки коры — «сложные» клетки коры [3, 16] (согласно другим представлениям [21], «сложные» клетки коры кошки получают непосредственную афферентацию от коленчатого тела — тогда количество синаптических переключений снижается до двух). Как отмечается всеми исследователями, первые три этапа в этой цепи сводятся к простой передаче сигнала от элемента к элементу без заметного усложнения организации рецептивного поля. Этот результат подкрепляет представление о том, что цефализация функций у высших позвоночных сопровождается дегенерацией обрабатывающей функции периферических отделов анализаторов, в результате чего сетчатка утрачивает роль органа, обрабатывающего зрительную ин-

формацию, и превращается в простую передаточную (релейную) станцию. Сравнительные исследования цитоархитектоники сетчатки приводили морфологов к аналогичному выводу [22].

Л и т е р а т у р а

- [1] Ч. Майкл. В кн. «Молекулы и клетки», вып. 5. М., Мир, 191 (1970). — [2] D. H. Hubel, T. N. Wiesel, J. Physiol. (London), 160, 106 (1962). — [3] D. H. Hubel, T. N. Wiesel, J. Physiol. (London), 195, 215 (1968). — [4] C. McCollough, Science, 141, 1115 (1965). — [5] F. W. Campbell, J. J. Kulikowski, J. Physiol. (London), 187, 437 (1966). — [6] И. Н. Пигарев, Г. М. Зенкин. В Кн. «Переработка информации и зрительной системе». Л., Наука, 168 (1976). — [7] Г. М. Зенкин, А. П. Петров, Биофизика, 12, 493 (1967). — [8] В. Д. Глезер, Физиол. ж. СССР, 64, 1719 (1978). — [9] D. Marr, T. Poggio, S. Ullman, A. I. Memo, № 491, MIT, Cambridge (1078). — [10] Н. Тинберген. Поведение животных, М., Мир (1969). — [11] H. R. Maturana, S. Frenk, Science, 142, 977 (1963). — [12] Г. М. Зенкин, И. Н. Пигарев, Биофизика, 14, 724 (1969). — [13] B. Liege, G. Galand. In «Visual information processing and control of motor activity». Sofia, Bulg. Acad. Sci., 63 (1971). — [14] Е. М. Максимова, О. Ю. Орлов, А. М. Диментман, Вопр. ихтиол., 11, 892 (1971). — [15] Е. М. Максимова, А. М. Диментман, В. В. Максимов, О. Ю. Орлов. В кн. «Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств». Л., Наука, 75, (1973). — [16] C. R. Michael, J. Neurophysiol., 41, 1250 (1978). — [17] В. И. Гусельников, Э. Д. Моренков, И. П. Гуцу, Нейрофизиология, 3, 99 (1971). — [18] D. Jassik-Gerschenfeld, J. Guichard, Brain Res., 40, 303 (1972). — [19] T. J. Hoerpner, Exp. Neurol., 45, 257 (1974). — [20] A. P. Petrov, I. N. Pigarev, G. M. Zenkin, Vision Res., 20, 1023 (1980). — [21] O. D. Creutzfeldt, U. Kuhnt, L. A. Benvento, Exp. Brain Res., 21, 254 (1974). — [22] Е. Г. Школьник-Яррос, Т. А. Подугольникова, А. П. Дюбина, Нейрофизиология, 7, 66 (1975).

Поступила 6 IV 1981

DETECTORS OF ORIENTED LINES IN THE VISUAL SYSTEM OF THE FISH *CARASSIUS CARASSIUS*

E. M. Maksimova, V. V. Maksimov

Institute of Problems of Information Transmission, USSR Academy
of Sciences, Moscow

SUMMARY

Detectors of oriented lines selectively sensitive to contrast moving or stationary bars and edges of proper orientation, similar to «complex» receptive fields of the mammalian visual cortex, have been found in fishes already in the retinal level — i. e. 4 synaptic relays earlier than in mammals. Responses of this type are recorded in tectum opticum from the ganglion cells axon terminals, forming there a local sublayer between two distinct layers: ones of detectors of moving contrast and units with spontaneous activity. Only two types of detectors of oriented lines, having optimal orientations perpendicular to each other, can be recorded in any visual field of the fish. Possible place of these units in the chain of information processing in the fish visual system is discussed.
