

Влияние возбуждения дальней периферии рецептивного поля детекторов ориентированных линий на их центральную реакцию

Тимофеева Т.Н.

Московский физико-технический институт
Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича
timoofeevatanyamipt@gmail.com

Максимова Е.М., Максимов В.В.

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича
maximova@iitp.ru, maximov@iitp.ru

Аннотация

Для дальних взаимодействий в сетчатке есть морфологические [1], электрофизиологические [2] и функциональные [3] предпосылки. Так в сетчатке рыбы существует три типа горизонтальных клеток, объединенных в три независимых электрических синцития щелевыми контактами. В подобных сетях сигнал может распространяться на дальние расстояния. Горизонтальные клетки собирают информацию с большой области рецепторов через цветоселективные контакты с колбочками и передают свой суммарный ответ обратно на рецепторы, тем самым влияя на выходной сигнал сетчатки – реакцию ганглиозных клеток. Такое воздействие периферии на сигнал из центра рецептивного поля ганглиозных клеток служит основой для механизма константности цветовосприятия – правильного узнавания цвета предметов в изменяющихся условиях освещения. Предметом данного исследования стал вопрос о влиянии, которое оказывает стимуляция каждого типа колбочек на периферии на ответ специализированных ганглиозных клеток – детекторов вертикального и горизонтального края.

1. Введение

Принципы (механизмы) обработки зрительной информации имеют много общего у представителей разных таксонов позвоночных. Рыбы (в частности, карась) являются удобным объектом для изучения этих механизмов. Их поведение во многом зрительно обусловлено. У карасей 3-х мерное цветовое зрение. Их сетчатка обладает богатым набором рецепторов (палочками и тремя типами колбочек). Кроме того, на данный момент уже изучены многие

свойства выходных нейронов сетчатки – ганглиозных клеток.

Сетчатку справедливо называют мозгом, выдвинутым на периферию. По аксонам ганглиозных клеток передается в мозг уже в значительной степени обработанная зрительная информация. Каждая ганглиозная клетка «рассматривает» определенную область рецепторной поверхности сетчатки – это ее рецептивное поле. С этими рецепторами ганглиозная клетка связана биполярными клетками, которые получают сигналы от рецепторов в наружном синаптическом слое и передают свои сигналы на дендрит ганглиозной клетки во внутреннем синаптическом слое. Размер рецептивного поля ганглиозной клетки определяется размером дендритного дерева клетки. На изменения освещенности на площадке рецепторов, с которыми напрямую через биполяры связана ганглиозная клетка, она отвечает собственной импульсной реакцией. Характер этой реакции зависит от типа ганглиозной клетки. В настоящее время известно, что в сетчатке рыбы существует, по крайней мере, 12 типов ганглиозных клеток, каждый из которых по-своему интерпретирует изображение, создаваемое оптикой глаза на слое фоторецепторов. Тип ганглиозной клетки формируется связями ее дендрита с предыдущими нейронами: биполярами и амакриновыми клетками. Помимо прямых связей со «своими» рецепторами, ганглиозные клетки оказываются связанными с отдаленными рецепторами через горизонтальные клетки (рис. 1, а). В наружном синаптическом слое в синапсы рецепторов с биполярами врастают еще и окончания горизонтальных клеток (рис. 1, б). У рыб есть три типа колбочковых горизонтальных клеток, каждый из которых образует электрический синцитий. В электрофизиологических опытах показано, что

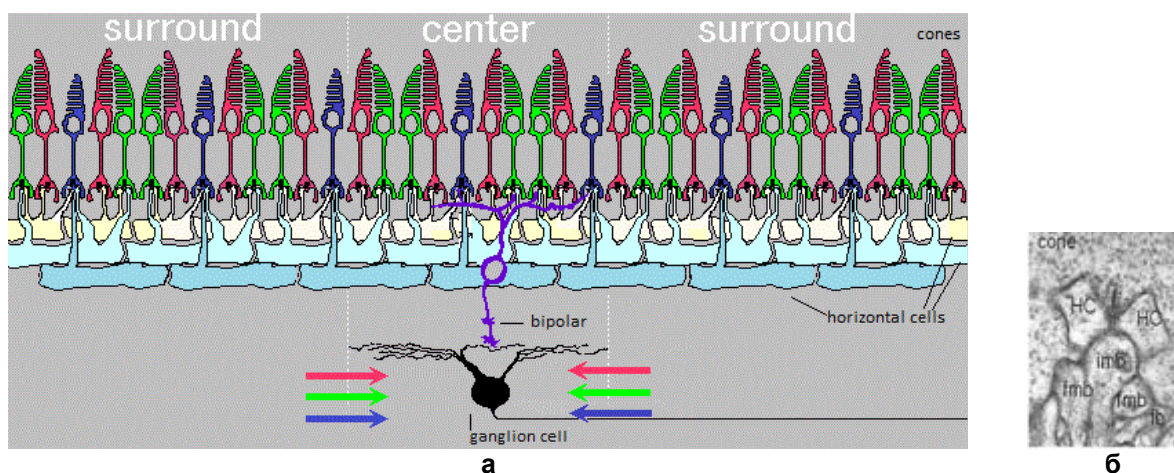


Рис. 1. Схема сетчатки. а) Схема строения центра и дальней периферии рецептивного поля ганглиозной клетки. Поле рецепторов, связанных напрямую через биполяры с дендритом ГК – центр поля. Сигналы с удаленных рецепторов передаются по синцитиям горизонтальных клеток (указано стрелками). б) Триадный ленточный синапс в ножке колбочки – электронно-микроскопическая картина (cone – ножка колбочки, HC – отростки горизонтальных клеток, imb, fmb – отростки биполяров).

периферию рецептивных полей ганглиозных клеток, оппонентную по свойствам центра, организуют горизонтальные клетки [4].

Влияние периферии на сигнал центра рецептивного поля ганглиозных клеток может служить основой для механизма константности цветовосприятия. Зрительная система, имея в своем распоряжении цвета, отраженных от окрашенных поверхностей излучений, зависящие от условий освещения, тем не менее, воспринимает окраски неизменными (константно). Это предполагает, что зрительная система каким-то образом определяет цвет освещения и делает на него поправку. Ранее в опытах на цветооппонентных клетках карася и карпа было показано, что зрительная система этих рыб способна вводить необходимую поправку на освещение уже на уровне сетчатки, используя свет, проходящий от далеких участков поля зрения [3]. Однако механизмы влияния далекой периферии исследованы не были.

В настоящей работе исследовалось влияние селективного возбуждения колбочек дальней периферии на реакции ориентационно-избирательных ганглиозных клеток или детекторов ориентированных линий.

2. Методика

Исследуемый объект – серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1782). Эксперимент ставился на обездвиженной рыбе.

Регистрировались экстраклеточно одиночные реакции ганглиозных клеток от окончаний их аксонов, приходящих в тектум – основной зрительный центр рыб. В тектум приходят окончания более 12 специализированных ганглиозных клеток. Например, детекторы направленного движения *on*- и *off*-типов (реагирующие на стимул светлее фона и темнее фона соответственно), избирательные к одному из трех разных преимущественных направлений движения [5], детекторы ориентированных линий, отвечающие на горизонтально или вертикально ориентированные движущиеся границы и полосы [6], детекторы пятен и т.д. Из всех зарегистрированных нами типов детекторов сетчатки рыб, проецирующихся в тектум, наиболее стабильных отведений удавалось добиться от детекторов ориентированных линий. Поэтому основные результаты получены именно на этих клетках.

Всего было поставлено 9 опытов. Результаты основываются на успешных регистрациях 15 детекторов ориентированных линий (13 детекторов горизонтального края и 2 детектора вертикального края).

Цветовое зрение взрослых серебряных карасей определяется тремя типами колбочек, чувствительными к длинноволновой (L), средневолновой (M) и коротковолновой (S) частям видимого спектра, с максимумами чувствительности при 622, 545 и 434 нм соответственно. Как оказалось, спектры излучения трех стандартных люминофоров CRT

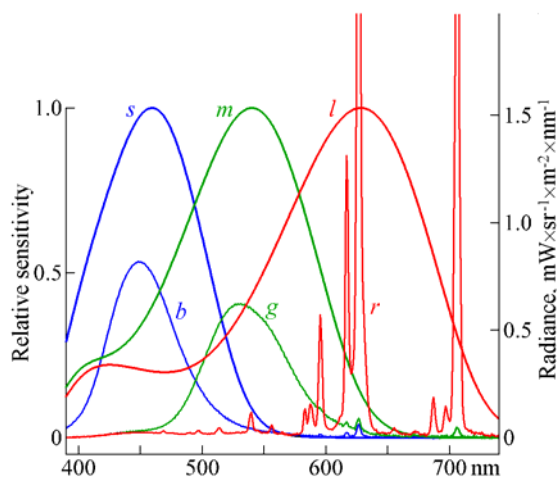


Рис. 2. Кривые спектральной чувствительности, определяемые длинноволновыми (*l*), средневолновыми (*m*) и коротковолновыми (*s*) колбочками карася, и распределения интенсивности излучения для трех люминофоров (*r*, *g* и *b*) монитора при максимальной яркости.

мониторов в значительной степени совпадают со спектральной чувствительностью колбочек карася (рис. 2), поэтому они стали удобным инструментом для стимуляции каждого конкретного типа колбочек.

Для монитора были рассчитаны 7 цветов, в том числе серый или нейтральный (*N*), такой цвет всегда имел фон, на котором предъявлялись стимулы в пределах рецептивного поля. Оставшиеся шесть цветов использовались для стимула и дальней периферии, каждый из этих цветов отличался от фона только для одного типа колбочек. Инкрементные цвета, обозначаемые как *L+*, *M+* и *S+* были в 1,6 раз интенсивнее нейтрального *N* для соответствующего типа колбочек, а интенсивность декрементных цветов *L-*, *M-* и *S-* была в 1,6 раз меньше нейтрального.

В качестве стимулов в эксперименте в области стимуляции, размером $11 \times 11^\circ$, предъявлялись границы одного из шести цветов, движущиеся на нейтральном фоне, или мелькающие полосы тех же цветов (рис. 3). Периферией служила оставшаяся часть монитора, размером $43 \times 32^\circ$, которая была постоянно окрашена в один из 6 вышеописанных цветов (*L+*, *M+*, *S+*, *L-*, *M-* или *S-*) или в нейтральный цвет *N*.

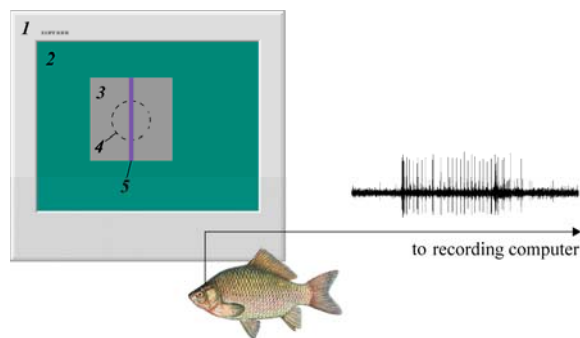


Рис. 3. Схематическое изображение типичной экспериментальной ситуации. Вид поля зрения в случае, когда рыбе предъявляется стимул *S+* на нейтральном фоне *M* в окружении *L-* (1 – стимулирующий монитор, 2 – экран монитора, 3 – область стимуляции, 4 – положение рецептивного поля регистрируемой ГК, 5 – предъявляемая вертикальная полоска).

В ходе эксперимента сначала устанавливали нейтральный цвет периферии и последовательно предъявляли стимулы всех 6 селективных цветов в следующем порядке: *L+*, *M+*, *S+*, *L-*, *M-*, *S-*. Регистрировали моменты появления импульсов ганглиозной клетки в ответ на стимуляцию. Каждый цвет тестировали по 6 раз. Для оценки стабильности отведения, стимул цвета *L+* предъявлялся повторно в конце серии. Зрительная стимуляция и регистрация в эксперименте осуществлялась с помощью специального программного инструмента СС (Color Coding), автоматизирующего процесс.

Затем изменяли цвет периферии на один из селективных цветов и снова запускали инструмент СС, а потом для контроля повторяли обмер в нейтральной периферии. Это позволяло сравнивались ответы ганглиозных клеток на одинаковую стимуляцию при цветном и при нейтральном окружении.

3. Результаты и выводы

Наши эксперименты ставились на детекторах ориентированных линий, которые реагируют на горизонтальные или вертикальные стимулы (движущиеся границы и мелькающие линии). Ранее было показано, что при стимуляции *L* колбочек эти клетки одинаково отвечают на стимулы предпочитаемой ориентации вне зависимости от того, какого они цвета, *L+* или *L-*. В то же время детекторы ориентированных линий при стимуляции *M* и *S* колбочек оказались избирательны к знаку контраста стимулов.

Они всегда отвечали на M^- и S^+ стимулы, в то время как на M^+ и S^- стимулы реакции не было, или она была значительно слабее [7].

Мы показали, что освещение дальней периферии рецептивного поля, возбуждающее определенный тип колбочек, по-разному влияло на ответ ганглиозной клетки. При определенной комбинации цветов дальняя периферия могла усилить реакцию, при другой – подавить ее, а в 75% случаев сочетаний мы не увидели никакого достоверного влияния окружения. Например, из-за плохой чувствительности таких клеток к стимулам M^+ и S^- достоверного влияния периферии на эти стимулы зафиксировать не удалось.

Обычно в сером окружении детекторы ориентированных линий отвечают на стимул L^- хорошей импульсной реакцией. Оказалось, что эта реакция может еще возрасти благодаря цветному окружению M^+ , дополнительно стимулирующему средневолновые колбочки (рис. 4). Периферия же цвета M^- никак не влияла на ответ на стимул L^- . Окружение цвета S^+ или L^- ослабляло реакцию клетки. А дальнейе окружение цвета L^- уменьшало ответы ганглиозных клеток на стимулы всех цветов. Точно так же периферия цвета S^+ подавляла реакцию на стимул того же цвета. При периферии цвета M^- ответ детекторов ориентированных линий на стимул цвета S^+ усиливался, а при периферии цвета M^+ реакция, наоборот, ослаблялась. Как видно из графиков рис. 5, б, периферии L^- и L^+ тоже ослабляли реакцию на стимул S^+ .

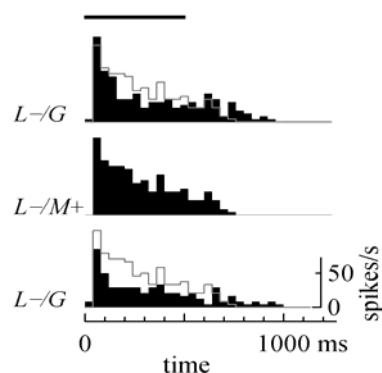


Рис. 4. Увеличение реакции детектора горизонтального края на стимулы L^- окружением M^+ . Сверху вниз: три постстимульные гистограммы ответов клетки на включение полоски цвета L^- в окружении N , в окружении цвета M^+ и снова в окружении N . Для сравнения серыми контурными линиями нанесена гистограмма для реакции в окружении M^+ . Горизонтальный отрезок сверху – время действия стимула.

Все эти результаты суммированы в Таблице 1, где стрелками вверх (\uparrow) обозначено статистически достоверное усиление, а стрелками вниз (\downarrow) – ослабление реакции на стимул определенного цвета под влиянием цветной периферии (по сравнению с нейтральной периферией). В случае отсутствия влияния (или отсутствия достоверных данных) ячейки таблицы оставлены пустыми.

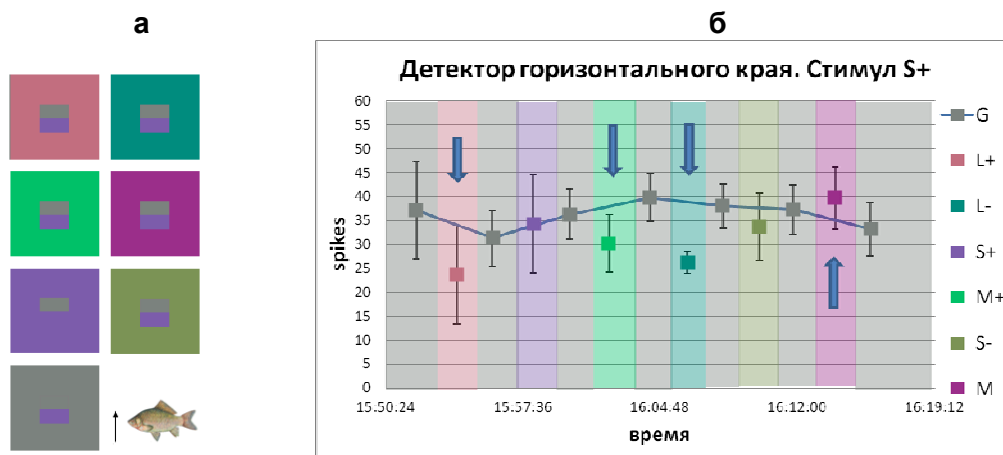


Рис 5. Влияние цвета дальнего окружения на реакцию детектора горизонтального края на движущуюся границу цвета S^+ в РП. (а) Картины стимуляции, предъявляемые рыбе на мониторе компьютера: в рецептивном поле (внутренний квадрат) проводилась граница снизу-вверх (указано стрелкой) относительно положения рыбы; периферия была окрашена в один из шести цветов. (б) График зависимости ответов ГК от цвета периферии (на графике обозначен цветом маркера).

Табл.1. Влияние цвета периферии на ответ детекторов ориентированных линий из центра рецептивного поля

		цвет периферии					
		L+	M+	S+	L-	M-	S-
цвет стимула	L+				↓		
	M+						
	S+	↓	↓	↓	↓	↑	
	L-		↑	↓	↓		
	M-						
	S-						
	S-						

Итак, наше предварительное исследование показало, что влияние цветного окружения на реакции ганглиозных клеток очень разнообразно и, по-видимому, далеко от простых схем, предлагавшихся для объяснения механизмов константности цветовосприятия в сетчатке. Так, простейшая зональная модель константности цветовосприятия с помощью горизонтальных клеток [8] предполагала независимый вклад сигналов разных колбочек по каждому цветовому каналу в реакцию ганглиозных клеток. Согласно такой модели периферия, возбуждающая один тип колбочек, не должна влиять на реакцию ганглиозных клеток, которая вызвана предъявлением в рецептивном поле стимула, возбуждающего другой приемник (другой тип колбочек). Кроме того, периферия инкрементных цветов должна ослаблять реакцию на стимул такого же цвета, а периферия декрементных цветов, напротив, усиливать ее. Таким образом, результаты наших экспериментов указывают на несостоятельность простейшей зональной модели константности цветовосприятия у рыб.

Литература

- [1] E. Yamada and T. Ishikawa, *The fine structure of the horizontal cells in some vertebrate retinae*, Cold Spring Harb Symp Quant Biol. 30, 383–392 (1965).
- [2] А.Л. Бызов, *Горизонтальные клетки сетчатки – регуляторы синаптической передачи*, Физиол. Журн. Им. И.М. Сеченова 53, 1115-1124 (1967).
- [3] Е.М. Maximova, *Cellular mechanisms of the colour constancy*, *Activ. nerv. sup.* (Praha), 19, 199-201 (1977).
- [4] Е.М. Максимова *Влияние внутриклеточной поляризации горизонтальных клеток на активность ганглиозных клеток сетчатки рыб // Биофизика*. 1969. Т. 14. № 3. С. 537-544. – Translated in *Neuroscience Translations*. 1969-1970. No 11. P. 114-120.
- [5] В.В. Максимов, Е.М. Максимова и П.В. Максимов, *Классификация дирекционально-избирательных элементов, регистрируемых в тектуме карася*, *Сенсорные системы* 19, 322–335 (2005).
- [6] В.В. Максимов, Е.М. Максимова и П.В. Максимов, *Классификация ориентационно-избирательных элементов, регистрируемых в тектуме карася*, *Сенсорные системы* 23, 13-23 (2009).
- [7] Z. Gačić, Е.М. Maximova, I. Damjanović, P.V. Maximov, A.A. Kasparson and V.V. Maximov, *Colour properties of movement detectors in the Carassius gibelio (Bloch, 1782) tectum opticum studied by selective stimulation of different cone types*, *Arch. Biol Sci* 61, 1-2 (2009).
- [8] P.V. Maximov and V.V. Maximov, *Colour constancy via horizontal cells: Can it be realized by means of a feedback mechanism?*, 6th International Congress of Neuroethology. Bonn. 55 (2001).
<http://cool.iitp.ru/projects/posters/feedback/index.html>