

Физиология зрительного анализатора

ВВЕДЕНИЕ

Зрение в жизни животных

Трудно переоценить роль зрения в жизни животных. Зрение необходимо и при добывании пищи и при поиске брачного партнера, и для самосохранения. Важно по виду отличить съедобное от несъедобного, увидеть зрелые плоды среди листвы, найти спрятавшихся насекомых. Важно выбрать достойного полового партнера. Важно вовремя обнаружить и устрасшить врага или удрать, или слиться с фоновым окружением. Яркая окраска, половой диморфизм и поведенческие ритуалы птиц, рыб, насекомых и многих млекопитающих привлекают особей противоположного пола и отпугивают соперников. Многоцветная яркая окраска, демонстрируемая самцами при охране своей территории, помогает избежать ненужного кровопролития (хамелеоны, раки-богомолы). Покровительственные (камуфлирующие, расчленяющие и изменяющиеся сезонно) окраски животных, позволяют обмануть хищника, сделавшись "невидимкой" (козодой на гнезде, заяц-беляк, полярные куропатки). Интересны примеры мимикрии, когда безобидные животные притворяются хищниками (мухи-журчалки – осами) или неодушевленными несъедобными предметами (гусеницы пяденицы – сухими веточками). В эволюции выработались разнообразные стратегии поведения, рассчитанные на восприятие заинтересованного зрителя. Несколько ярких примеров: танцы, построение и украшение шалашей шалашниковыми птицами; тока тетеревиных, куликов, райских птиц; приманивание добычи специальными подвижными выростами, напоминающими червячка, – рыба удильщик. Известно много примеров коэволюции растений и животных и подстраивание ок-

расок плодов под характеристики зрения и наоборот – появление и закрепление цветоразличительных механизмов под влиянием определенной пищевой диеты. Приматы едят крупные оранжевые и желтые плоды; птицы – мелкие красные и оранжевые ягоды; грызуны – мелкие синие и черные плоды. В фекалиях они и распространяют семена этих растений. Есть гипотеза, что многоцветный мир растений обязан своим многообразием наличию цветового зрения у животных.

В природе идет жесточайший естественный отбор по качеству зрительной системы. Среди птиц неизвестны особи с дефектами оптики. Среди обезьян Старого света нет дихроматов, тогда как среди людей – их ближайших родственников, в результате отсутствия естественного отбора, дефектное зрение (близорукость, дихромазия и др.) – явление обычное.

Существует гипотеза, что появление глаз, формирующих изображение, возможно, явилось главной причиной «большого взрыва» видообразования в начале Кембрия. Глаза камерного типа впервые обнаруживаются палеонтологами у гетеростраков, живших 500 млн лет тому назад. Камерный глаз позвоночных животных принципиально не изменился за долгий период эволюции. Все изменения носят только адаптивный характер.

Общие сведения о строении глаза позвоночных на примере глаза рыбы

На Рис.1 представлен глаз рыбы в разрезе. Он имеет шарообразную форму. Твердая защитная соединительнотканная оболочка глаза – *склера* почти непрозрачна. Спереди она переходит в прозрачную *роговицу*, через которую свет попадает внутрь глаза. Свет затем проходит через водянистую влагу передней камеры, через *хрусталик*, стекловидное тело и, поскольку сетчатка у позвоночных инвертирована, он проходит через слои нервных клеток и, наконец, попадает на *фоторецепторы* – *палочки и колбочки*.

Хрусталик у рыб сферический, твердый, с изменяющимся показателем преломления от периферии к центру, что корректирует сферическую aberrацию. У рыб фокусирование изображения на сетчатке происходит при помощи только хрусталика. Кривизна роговицы не играет роли в преломлении света в глазу, т.к. показатель преломления роговицы близок к показателю преломления воды. Оптический аппарат глаза костистых рыб настроен на четкое видение близких предметов и аккомодирует при удалении рассматриваемого предмета от глаза рыбы. Аккомодация (приспособление к четкому видению различно удаленных предметов) осуществляется смещением хрусталика относительно сетчатки специальной мышечной внутриглазной конструкцией (рис.1), а не изменением кривизны чечевицеобразных мягких упругих хрусталиков, как у наземных позвоночных.

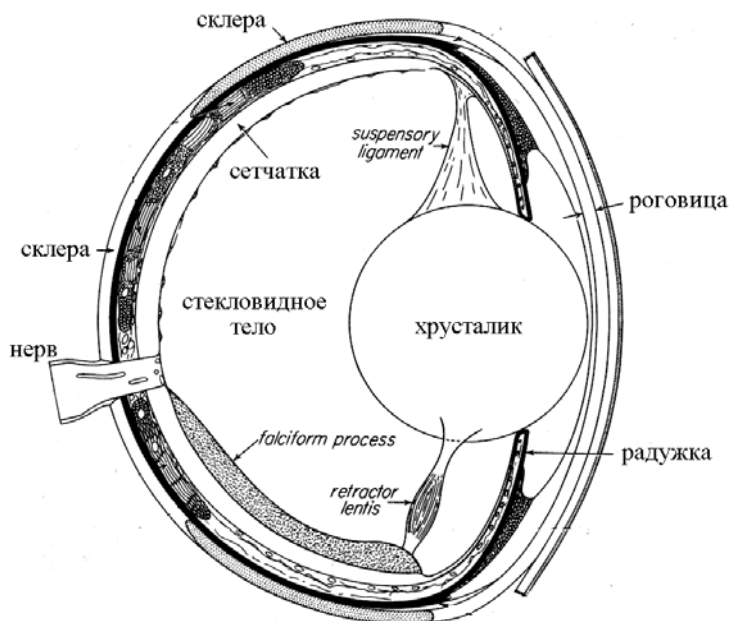


Рис. 1. Строение глаза рыбы (*suspensory ligament*, *falciform process*, *retractor lentis* – аккомодационная система).

Общие сведения о строении сетчатки позвоночных

Сетчатка — светочувствительная нервная ткань, состоящая из трех слоев клеточных элементов и двух синаптических слоев (или сетчатых, или плексиформных), где и происходит взаимодействие этих клеток. Сетчатка глаза позвоночных инвертирована. Свет, прежде чем попасть на рецепторы, проходит через слои нервных клеток, которые абсолютно прозрачны. Для визуализации клеток сетчатки требуются специальные методы окрашивания. Детальное сравнительно морфологическое исследование сетчаток разных видов животных, принадлежащих к разным таксонам, было предпринято Рамон-и-Кахалем более ста лет тому назад. Методом серебрения по Гольджи Р. Кахаль визуализировал отдельные клетки сетчатки и разбил их на классы: *рецепторы* — *палочки и колбочки, биполяры, горизонтальные клетки, амакриновые клетки, ганглиозные клетки*. Он установил, что сетчатки животных разных видов построены по единому принципу, состоят из сходных наборов нейронов, представил схемы строения сетчаток амфибий, рыб, рептилий, птиц, млекопитающих и описал их отличительные черты (рис.2). За последние 20 лет, благодаря новым методическим приемам, таким как иммунохимическое окрашивание, трассирование из первичных зрительных центров, внутриклеточное окрашивание в живых и фиксированных препаратах, фотоинъекция краски, автордиография, электронная микроскопия, окраска зеленым флуоресцирующим белком (GFP), конфокальная микроскопия с применением маркеров на специфические белки, а также разнообразным электрофизиологическим исследованиям, стало известно, как выглядит и как работает практически любая клетка сетчатки. Про многие известно, в какие функциональные ансамбли объединены эти клетки.



Рис. 2. Схема строения сетчатки позвоночного животного по Кахалю, радиальный срез.

Кратко о строении и электрических реакциях клеток сетчатки

Фоторецепторная клетка состоит из наружного, собственно светочувствительного, сегмента, внутреннего сегмента с эллипсоидом или параболоидом, миоида, ядра и аксона, оканчивающегося сферулой у палочек или конической ножкой у колбочек. Наружный сегмент у палочек цилиндрический, состоит из стопки, от сотни до тысячи двухслойных дисков, в мембрану которых встроен зрительный пигмент – родопсин (составляющий 90% строительных белков мембраны). У колбочек это не диски, а складки мембраны. Поглощение кванта света молекулой пигмента приводит к изменению ее конфигурации (цис-транс изомеризации) и запуску процесса фототрансдукции, приводящей к воз-

никновению электрического сигнала рецептора. Рецепторы, палочки и колбочки, сетчатки позвоночных животных при освещении гиперполяризуются (в отличие от фоторецепторов беспозвоночных и рецепторов других модальностей, которые при возбуждении деполяризуются). Амплитуда реакции градуально зависит от интенсивности стимула.

Биполяры получают входные сигналы от рецепторов и передают свои сигналы на ганглиозные клетки. Как и рецепторы, биполяры отвечают градуальным изменением мембранного потенциала на освещение. В разных областях сетчатки каждый биполяр может быть синаптически связан с разным количеством рецепторов. В фовеальной части сетчатки человека биполяр связан с единственной колбочкой. Эта колбочка и обеспечивает поле зрения, или рецептивное поле (РП) этого биполяра. Вне фовеа каждый биполяр синаптически связан с несколькими рецепторами, соответственно, рецептивные поля таких биполяров больше. РП биполяра не однородно. При освещении сетчатки не диффузным светом, а микропятном (непосредственно под микроэлектродом) можно видеть, что при увеличении диаметра пятна реакция биполяра сначала увеличивается, а затем, при дальнейшем его увеличении, начинает уменьшаться. Это сказывается влияние периферии РП, тормозящей (уменьшающей) реакцию на освещение его центра. Свойства центра РП биполяра определяется его прямыми связями с рецепторами, периферия организуется через вставочные нейроны – горизонтальные клетки.

Существует биполяры двух физиологических типов, одни деполяризуются при освещении центра их РП (ON-тип), другие – гиперполяризуются (OFF-тип)*. Одни и те же колбочки связаны с обоими типами биполяров. Так в самом начале зрительного пути возникают два канала: ON-канал, в котором клетки реагируют на посветление, и OFF-канал, в котором клетки реагируют на потемнение. Специальный тип биполяров связан только с палочка-

* Эти названия происходят от английского switch ON the light – зажигать свет и switch OFF the light – тушить свет.

ми. Палочковые биполяры всегда деполяризуются при освещении, т.е. палочковые биполяры принадлежат к ON-типу.

Горизонтальные клетки тоже генерируют градуальные потенциалы. В отличие от биполяров, горизонтальные клетки имеют большие однородные рецептивные поля за счет того, что они образуют электрически непрерывный слой – синцитий. Горизонтальные клетки получают сигналы от рецепторов и передают свои сигналы тоже на рецепторы, осуществляя обратную связь с одних рецепторов на другие, а также на биполяры и горизонтальные клетки других типов. Именно горизонтальные клетки организуют периферию рецептивных полей биполяров и ганглиозных клеток, оппонентную по свойствам центру РП.

Передача сигнала с рецепторов на биполяры и горизонтальные клетки в центрипетальном направлении и с горизонтальных клеток на биполяры и рецепторы – в обратном происходит в *наружном синаптическом слое*. Во *внутреннем сетчатом слое* (ВСС) выходные нейроны сетчатки – ганглиозные клетки – получают сигналы от биполяров и амакриновых клеток. Аксоны разных по строению *биполярных клеток* оканчиваются на разных уровнях внутреннего сетчатого слоя. Современные исследования – внутриклеточные отведения с последующим мечением красителями – показали, что аксоны колбочковых OFF-биполяров оканчиваются дистальнее аксонов колбочковых ON-биполяров. Принято делить ВСС на две подпластины: *a* – дистальную, занимающую одну треть по толщине ВСС, или OFF-подпластину, и *b* – проксимальную ON-подпластину. Биполяры, связанные только с палочками, оканчиваются в самой проксимальной порции ВСС, которую иногда выделяют в *c*-подпластину. Переплетения отростков амакриновых клеток, окончаний биполяров и дендритов ганглиозных клеток образуют во ВСС тонкие страты.

Амакриновые клетки – это интернейроны сетчатки, встроенные между биполярами, амакриновыми клетками разных типов и ганглиозными клетками. Они разнообразны по строению, нейромедиаторным механизмам и способам взаимодействия.

Ганглиозные клетки – выходные нейроны сетчатки передают сигналы на относительно большие расстояния в первичные зрительные центры: зрительные покрывки (*tectum opticum*), коленчатое тело и в претектальные ядра. Бездекрементная передача сигнала осуществляется импульсами. Ганглиозные клетки (ГК) разнообразны по своим физиологическим свойствам (по патерну импульсной реакции на разные стимулы), которые определяются строением их РП, в свою очередь определяемое связями дендрита ГК с определенным набором фоторецепторов через специальные биполярные и амакриновые клетки в ВСС. Физиологический тип ганглиозной клетки отражается в морфологии ее дендрита. Синаптические связи определены генетически, устанавливаются в процессе развития и уточняются постнатально. Дендриты ГК каждого типа покрывают как кафелем всю сетчатку.

Есть ГК, импульсная реакция которых возникает при включении света и длится в течение всего периода освещения. Это так называемые тонические клетки ON-типа. Другие – фазические ГК ON-типа реагируют кратким разрядом импульсов только в момент включения. Есть фазические и тонические клетки OFF-типа. Есть ГК, реагирующие как на включение, так и на выключение света – клетки ON-OFF-типа. Тип реакции клетки на диффузный свет сохраняется и при стимуляции центра РП микропятном. Дендриты ГК OFF-типа ветвятся в дистальной, а дендриты ГК ON-типа – в проксимальной подпластине ВСС; ганглиозные клетки ON-OFF-типа бистратифицированы, т.е. имеют двухэтажную крону (рис.2).

Зрительные проекции

Главным первичным зрительным центром в мозге низших позвоночных является крыша среднего мозга или *tectum opticum* (ТО) – рис.3. Туда проецируется подавляющая часть аксонов ганглиозных клеток. Кроме того существует зачаток коленчатого тела, у лягушек и жаб – т.н. ядро Беллончи, и три ядра добавочной зрительной системы. У рыб современные исследователи на-

считывают 8 первичных зрительных центров. У высших позвоночных главным становится ретино-геникуло-кортикальный путь, а *tectum* – верхние бугры четверохолмия, и ядра добавочной зрительной системы – обслуживают лишь движения глаз (опто-кинетический и оптомоторный рефлекс).

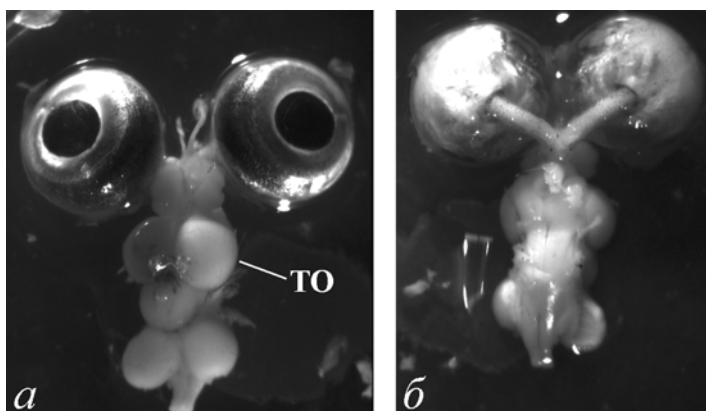


Рис. 3. Препарат глаза-мозг карася с дорзальной (а) и вентральной (б) сторон.

Первичные зрительные проекции можно визуализировать при помощи специальных трейсеров – красок (или др. веществ), которые апплицируют на срез зрительного нерва. Трейсеры, например, пероксидаза хрена (HRP), распространяются прямым аксональным транспортом до окончаний аксона, и обратным - до тела и по дендритам. Флуоресцирующая краска DiI распространяется диффузионно по липидам мембраны не только живых клеток, но, что удобно, и в фиксированном формалином материале. Эти трейсеры не проходят трансинаптически и поэтому выявляют именно первичные зрительные центры в мозге и ГК в сетчатке.

Ретинотопическая проекция

У рыб – полный перекрест зрительных нервов: правый глаз проецируется в левый тектум, а левый глаз – в правый (рис. 3). Там аксоны ганглиозных клеток переключаются на собственно нейроны тектума. В ретинорецепиентном слое тектума (как и в других зрительных центрах) существует ретинотопическая проекция. Это значит, что там существует «карта» сетчатки, где назальным ее участкам соответствуют каудальные, а темпоральным – ростральные отделы тектума, дорзальным – вентральные и наоборот. В *tectum opticum* установлено соответствие карты тела и окружающего мира: передним полям зрения соответствуют ростральные отделы тектума, задним – каудальные, верхним – медиальные, а нижним – вентральные – рис. 4. Аксоны ганглиозных клеток разных типов оканчиваются в *tectum opticum* в разных подслоях ретинорецепиентного слоя (*stratum griseum superficiale*).

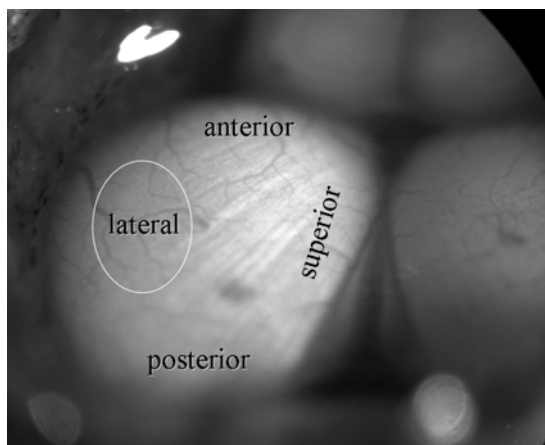


Рис. 4. Вид левого полушария тектума с примерным обозначением проекций полей зрения правого глаза. Видны кровеносные сосуды и пучки зрительных волокон.

Самой природой tectum opticum низших позвоночных с его рациональной организацией и внешней доступностью предназначен для изучения различных зрительных функций методами электрофизиологии. В 1959 году была опубликована статья Летвина с соавторами «Что глаз лягушки сообщает мозгу лягушки?» Эта работа заставила по-новому увидеть функцию сетчатки в обработке зрительной информации и организации зрительно обусловленного поведения и открыла новое направление в исследованиях. Авторы разработали методику экстраклеточной регистрации реакций ганглиозных клеток от окончаний их аксонов в тектуме при помощи специально изготовляемых низкоомных электродов. Опыт проводился на целом животном с сохранной оптикой глаза, что позволяло предъявлять лягушке близкие к реальным стимулы: подвижные контрастные пятна разных размеров, полосы и т.д. Впервые были обнаружены ганглиозные клетки, реагирующие только на малые подвижные пятнышки, и не реагирующие на изменения общей освещенности и пятна больших размеров; было высказано предположение, что такие ганглиозные клетки могут запускать охотничье поведение лягушки. Их стали называть *детекторами* жука. На пятна большого размера реагировали другие ганглиозные клетки, реакции которых регистрировались в тектуме на другой глубине. Позднее другими авторами были получены экспериментальные доказательства того, что именно специализированные ГК сетчатки запускают ту или иную поведенческую реакцию: детектор пятна – охотничью, детектор затемнения – оборонительную.

Методика регистрации реакций ганглиозных клеток от окончаний их аксонов в тектуме была модифицирована вскоре и для работы на рыбах.

О детекторной концепции

По двумерному перевернутому изображению на растре рецепторов сетчатки зрительная система животного умеет восстановить многообразие трехмерного окружающего нас мира и помочь

выстроить адекватное зрительно обусловленное поведение. Для узнавания предметов важно уметь выделять значимые их признаки, такие как размер, форму, цвет, направление движения и пр. Не только природный естественный стимул, но и его сильно упрощенная модель, если она воспроизводит некоторый значимый для животного *ключевой* признак, может вызывать цепь стандартных поведенческих реакций. Известно, например, что контрастные подвижные пятна малого размера воспринимаются лягушкой (жабой, рыбой) как потенциальные пищевые объекты, а большого размера – как потенциальная опасность. Так черное маленькое подвижное пятнышко, попавшее в поле зрения жабы или лягушки, обращает на себя ее внимание. Следует стандартная цепь последовательных двигательных реакций – поворот en face к пятнышку, фиксация взора, подход на расстояние выброса языка и, наконец, выброс языка. Замена маленького пятнышка на большее приводит к смене пищевой реакции на оборонительную – животное затаивается или пытается скрыться.

Показано, что в зрительной системе животных (на разных ее этапах) существуют нейроны, выделяющие значимые признаки изображения, так называемые *детекторы*. У высших животных такие детекторы, (например детекторы ориентированных линий, приближающихся объектов, направления движения и т.д.) обнаруживаются электрофизиологами в центральных отделах зрительного анализатора, в разных проекционных зонах зрительной коры. У низших позвоночных животных (рыб, лягушек, черепах) существенная часть обработки изображения происходит прямо в сетчатке. Ганглиозные клетки – выходные нейроны сетчатки сообщают в отделы мозга, организующие моторное поведение (стимул-реакция), сведения о размерах, знаке контраста, направлении движения, ориентации, окраске стимула. Причем на детектирование каждого из перечисленных свойств стимула существует специальный тип ГК: детекторы малых контрастных подвижных пятен, детекторы ориентированных линий, детекторы направления движения и пр. В сетчатке рыб насчитывается более 10 типов ганглиозных клеток-детекторов. Это значит, что в сетчатке

обработка изображения идет в параллель более чем по 10 различным каналам. ГК разных типов посылают свои аксоны в разные отделы мозга – первичные зрительные центры, главным из которых, как говорилось выше, является ТО, где аксоны разных детекторов оканчиваются в разных подслоях.

Ганглиозные клетки-детекторы, проецирующиеся в ТО

ГК, реагирующие только на маленькие контрастные пятна, (причем особенно мощную реакцию вызывают движущиеся пятнышки) называют *детекторами пятен*. При увеличении пятна, ганглиозная клетка-детектор пятна перестает на него реагировать, но такое большое подвижное пятно оказывается адекватным стимулом для ГК другого типа - *детектора затемнения*. Есть ГК, для которых важно направление движения стимула, при этом безразлично какого он размера, контраста. Такие клетки бурно реагируют при движении стимула в предпочтительном направлении и "молчат" при его движении в обратном направлении. Это так называемые *дирекционально-избирательные (ДИ) ГК*, или *детекторы направления движения*.

Ни детекторы пятен, ни дирекционалы не реагируют на общее изменение освещения. Для этого существуют другие сорта ганглиозных клеток. Они имеют некоторый постоянный фоновый уровень импульсации, который изменяется при увеличении (у одних) или уменьшении (у других) уровня освещения сетчатки.

Существуют ГК, выделяющие определенную ориентацию стимула; одни из них реагируют на горизонтально ориентированные в их поле зрения полосы или границы, другие – только на вертикальные. Ориентационно-избирательные (ОИ) ГК называют также *детекторами ориентированных линий*. Иными словами, ГК разных типов поставляют в первичные зрительные центры мозга разные (собственные) описания изображения внешнего мира, сформированного оптикой на растре рецепторов.

- Ниже предлагаются задачи, позволяющие ознакомиться
- с ретинотопической проекцией в ТО серебряного карася,
 - с разными типами ГК-детекторов, проецирующихся в тектум карася,
 - строением и свойствами их рецептивных полей,
 - взаиморасположением (стратификацией) разных типов реакций в тектуме,
- а также составить представление о цветоразличительных возможностях разных типов детекторов.

В процессе работы студенты знакомятся со специализированными оригинальными компьютерными программами предъявления стимулов, обработки и представления результатов в on-line и off-line режиме.

ОБЩИЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

Работу проводят на выходных нейронах сетчатки – ганглиозных клетках, регистрируя импульсную активность от окончаний их аксонов в крыше среднего мозга (tectum opticum). Усиленные импульсы прослушивают через динамик, наблюдают на экране осциллографа и записывают в память компьютера для дальнейшей обработки.

Объекты.

Рыба – карась *Carassius auratus gibelio* Bloch размером от 10 до 15 см и весом от 35 до 100 г из подмосковных прудовых хозяйств, содержится в лабораторных аквариумах объемом 60 л с аэрацией и фильтрацией воды в течение многих месяцев при комнатной температуре и естественном световом режиме. Кормят рыб живым кормом.

Приборы.

Усилитель переменного тока, с полосой пропускания от 100 Гц до 3.5 кГц (Виноградов, 1986); динамик, осциллограф, компьютеризованная установка для предъявления стимулов и записи реакций с АЦП и ЦАП с частотой дискретизации 25 кГц.

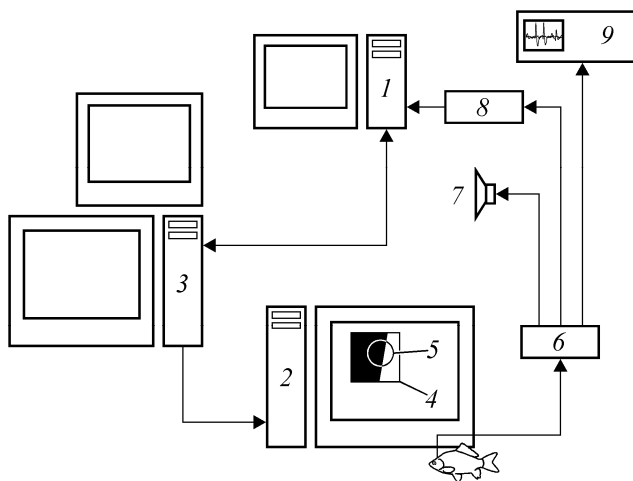


Рис. 5. Схема установки.

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 Виноградова, 7 – громкоговоритель, 8 – АЦП, 9 – осциллограф.

Компьютерное обеспечение.

Общая схема экспериментальной установки изображена на рис. 5. Всего в установке задействовано три связанных друг с другом синхронизованных компьютерных модуля. Регистрирующий модуль (1) 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. Стимулирующий модуль (2) обслуживает стимулирующий монитор. 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 (рис. 6), позволяющий экспериментатору легко ориен-

тироваться в трех десятках параметров и быстро перестраивать программу опыта. Стандартные экспериментальные процедуры (обследование РП, обмер диаграммы направленности, измерение контрастной чувствительности, исследование цветоразличительных свойств и пр.) оформлены в виде программных «инструментов», автоматизирующих процесс, и запускаются при нажатии соответствующих кнопок, в частности:

PD - измерение диаграммы направленности,

VT – измерение зависимости реакции от скорости движения стимула,

RF и **RS** – измерение размеров рецептивного поля движущимися или мелькающими пятнышками,

BW – измерение контрастной чувствительности,

CC – исследование цветовых свойств детекторов.

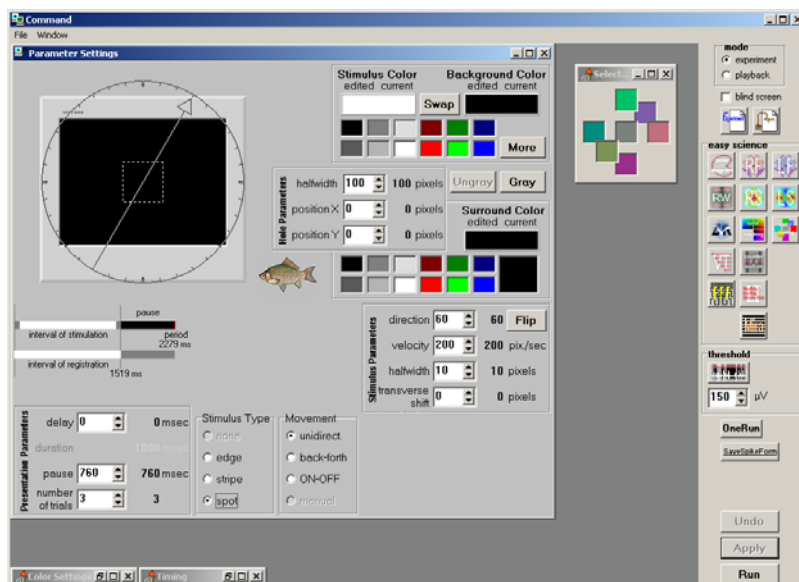


Рис. 6. Интерфейс командного модуля

Инструменты и материалы.

Скальпель малый, пинцет-кусачки, два тонких пинцета. Вата. Бинт.

Изготовление электродов.

Отведение экстраклеточной активности производится металлическими, заключенными в стекло, платинированными микроэлектродами. Из легкоплавкого стекла вытягиваются микропипетки с длиной шейки до 1 см. Длина толстой части 3-4 см. Под биноклем подламывают кончик микропипетки до диаметра 2 мкм. В толстую часть пипетки вставляют стерженек из сплава Вуда и под биноклем, прогревая шейку пипетки, под давлением загоняют сплав (температура плавления 68.5°C) в тонкую часть пипетки, до появления шарика сплава из тонкой части пипетки. Шарик стряхивают легким щелчком по электроду. С другой стороны к стерженьку приплавляют медную проволочку, так чтобы ее конец торчал из стеклянной пипетки для контакта со входом усилителя. Электрод почти готов, осталось наварить электролитически шляпку из губчатой платины. Для этого заготовку микроэлектрода помещают в электролитическую ванночку, заполненную 0,1% раствором хлор-платиновой кислоты, так, чтобы тонкий кончик микропипетки был опущен в раствор, и пропускают толчки тока (единицы мка) определенной полярности (минус на электроде). Процесс контролируют визуально под биноклем и на экране осциллографа калибратором, дающим представление о сопротивлении электрода. В течение нескольких минут на кончике электрода вырастает шляпка губчатой платины размером около 3 мкм (рис. 7). Сопротивление такого электрода 200-500 кОм на частоте 1 кГц.

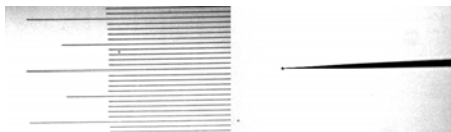


Рис. 7. Вид шейки микроэлектрода с платиновой шляпкой.
Цена малого деления объект-микрометра – 10 мкм.

Экспериментальная процедура.

На время опыта обездвиженную рыбу (внутримышечная инъекция d-губокурарина из расчета 0.3 мг на 100 г веса) закрепляют в естественном положении в экспериментальном аквариуме из плексигласа с принудительным протоком воды через жабры. В установке в течение опыта циркулирует около 10 л воды, которая постоянно аэрируется и фильтруется. Циркуляция обеспечивается термостатирующим насосом. К рыбе вода поступает самотеком под давлением 50 см водяного столба.

Для доступа к зрительным покрывкам у рыбы с одной стороны черепа, контралатерально относительно «рабочего» глаза, удаляют теменно-затылочную кость. Перед вскрытием участок черепа анестезируют охлаждением льдом. Тонкими пинцетами под контролем бинокля удаляют жировую клетчатку, затем паутинную и мягкую оболочки мозга, стараясь не повредить кровеносные сосуды мозга. При повреждении сосудов кровь отсасывают ватным тампончиком. По интенсивности кровотока (скорости движения эритроцитов в сосудах мозга и радужной оболочке глаза) судят о состоянии животного. Непрерывное плавное быстрое движение эритроцитов и светлый яркий цвет крови характеризует ее хорошую оксигенацию и хорошее состояние рыбы. Потемнение сосудов и пульсирующее движение крови свидетельствует о гипоксии и плохом состоянии подопытного животного. Так как рыбий глаз на воздухе очень близорук, надо поддерживать уровень воды в аквариуме постоянным так, чтобы глаз рыбы был под водой, но вода не заливалась в мозг. Если рыба маленькая, и вода может попасть в мозг, воду заменяют на физиологический раствор. В таких условиях рыба может жить и нормально работать в течение суток и более (до недели). После опыта рыбу отсаживают в отдельный аквариум, и на следующий день она зачастую нормально плавает и питается. В ряде случаев на одной и той же рыбе можно работать несколько раз. Но обычно после опыта рыбу забивают, а мозг и глаза используют для морфологических исследований.

Зрительная стимуляция.

Предъявление стимулов осуществляется через прозрачную стенку аквариума на экране монитора LG Flatron 775FT, установленного на подвижном столике, что позволяет помещать его в нужное место поля зрения рыбы. В основном исследуют 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 составляет 30–40 см. Стимулами служат движущиеся границы, полосы и пятна разных размеров или стационарные (включаемые - выключаемые) пятна, генерируемые компьютером. Обычно область стимуляции ограничивают квадратом со стороной около 11° . На остальной поверхности экрана поддерживается неизменная яркость.

Регистрация.

Микроэлектрод под контролем бинокюляра микроманипулятором подводят к интересующей области поверхности тектума с учетом ретинотопической проекции, ориентируясь по картине кровеносных сосудов (рис. 4). Медленно погружая микроэлектрод и одновременно двигая в поле зрения рыбы рукой, прослушивают импульсную активность. Когда коррелированная с движением зрительного стимула импульсная активность становится ясно слышимой, уточняют положение поля зрения. Продолжая погружение по градиенту звука, добиваются стабильного одностороннего отведения, о чем судят по величине импульсов и по соотношению сигнала и шума. Введенный в течение интервала регистрации сигнал (импульсы) либо записывают на диск в необработанном виде (если предполагался последующий анализ формы импульсов), либо, отсекая импульсы по задаваемому уровню, формируют компрессированную запись в виде последовательности моментов появления импульсов (в мс), отсчитанных от начала пробега. Импульсы, усиленные усилителем переменного тока с полосой пропускания от 100 Гц до 3.5 кГц, прослушивают с помощью громкоговорителя, наблюдают на экране осциллографа и вводят в память регистрирующего компьютера.

ЗАДАЧА 1

Ознакомление с ретинотопической проекцией

Установив микроэлектрод в определенном положении на поверхности мозга (лучше, зарисовав его относительно сетки сосудов), определим вручную стимуляция какой области зрительного пространства вызывает импульсную реакцию. Смещая электрод по поверхности тектума и отмечая каждый раз положение рецептивного поля в пространстве, убедимся в регулярности его смещения. Так можно нарисовать карту и убедиться, что при смещении электрода по тектуму спереди назад мы регистрируем активность клеток сначала смотрящих вперед, затем вбок и, наконец, назад.

Хрусталик создает обратное изображение внешнего мира на растре рецепторов сетчатки. При этом предметы в переднем поле зрения проектируются на височную область сетчатки, в заднем поле зрения – на назальную часть сетчатки, в верхнем поле зрения – на вентральную, а в нижнем – на дорзальную область сетчатки. Таким образом, в тектуме существует обратная проекция сетчатки, и тем самым устанавливается единая система координат тела рыбы и внешнего мира (рис. 4).

ЗАДАЧА 2

Ознакомление с ГК-детекторами, характеризующимися разными диаграммами направленности

Типичная процедура обмера диаграммы направленности движущимися контрастными границами состоит в следующем. После установления глубины погружения микроэлектрода, обеспечивающей одиночное отведение элемента, стимулирующий монитор устанавливают в нужное место поля зрения рыбы, положение и размеры области стимуляции (квадрат 4 на рис. 5) на экране выбирают так, чтобы она охватывала предполагаемое РП (кружок

5 на рис.5), и задают параметры стимуляции: скорость движения границы, яркости фона и границы, а также яркость окружения (поверхности экрана вне области стимуляции). Кроме того задают начальное направление обмера, общее количество направлений, в которых движется граница (обычно достаточно 12 или 24 направлений; в процессе обмера разные направления автоматически перебираются попеременно), и количество пробегов в каждом направлении, по которым усредняются реакции. Поскольку ДИ и ОИ элементы дают воспроизводимое количество импульсов в ответе на повторную стимуляцию, в большинстве случаев ограничиваются тремя пробегами.

Фактически, при обмере диаграммы границами стимул представляет собой широкую полосу с шириной, превышающей диаметр области стимуляции. Поэтому в каждом пробеге, сначала в данном направлении от края до края области стимуляции вдвигается граница – полуплоскость заданной яркости (яркость стимула), которая постепенно замещает фон. Во время движения этой границы по РП элемента регистрируется его ответ на введение (IN) стимула. Сразу вслед за этим с той же скоростью в том же направлении движется граница обратного контраста, в результате чего происходит замещение стимула фоном и регистрируется ответ элемента на выведение (OUT) стимула. Кроме границ для обмера диаграмм направленности иногда используют стимулы в виде полосок разной ширины или пятен разного размера.

После задания параметров стимуляции и регистрации (уровень отсечки и продолжительность интервала регистрации) сам обмер диаграммы производится автоматически и занимает 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 повторяется обмер для начального направления, чтобы оценить стабильность отведения. Результаты обмера заносятся в память компьютера в виде отдельного файла специального формата для последующей обработки в режиме off-line. После проведения всего цикла обмера диаграммы направленности по его результатам определяется точ-

ное положение РП элемента относительно области стимуляции. Если оно попадает на ее край, то область стимуляции центрируют относительно РП и обмер диаграммы повторяют.

Типы диаграмм направленности.

Зрительные нейроны по их избирательности к движущимся границам принято делить на неизбирательные, дирекционально-избирательные и ориентационно-избирательные. Типичные примеры диаграмм направленности, измеренных для разных ГК, проецирующихся в тектум рыб, показаны на рис. 8. 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 диаграмм направленности.

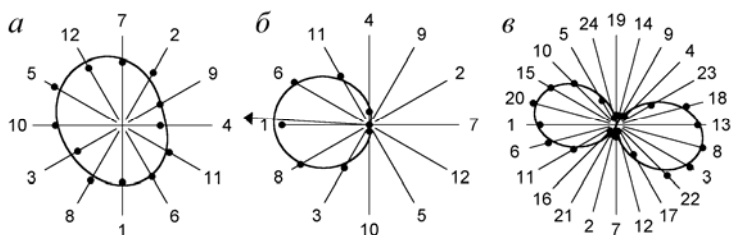


Рис. 8. Примеры трех основных типов диаграмм направленности ганглиозных клеток, проецирующихся в тектум.

а – детектор черного пятна, реакции на движение черной полосы 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 полосы по черному фону в 24 направлениях. Диаграммы в полярных координатах. Цифрами на диаграммах справа обозначен порядок перебора направлений. Точками показано среднее по трем пробегам количество импульсов в ответе клетки. Плавные кривые – аппроксимации гармоническими функциями второго порядка.

1. Элементы, чувствительные к направлению движения стимула

Как правило, первыми при погружении электрода попадают элементы, реагирующие на движение контрастного пятна, полоски или границы в направлении от хвоста к голове (рис. 9, 1, 2) и

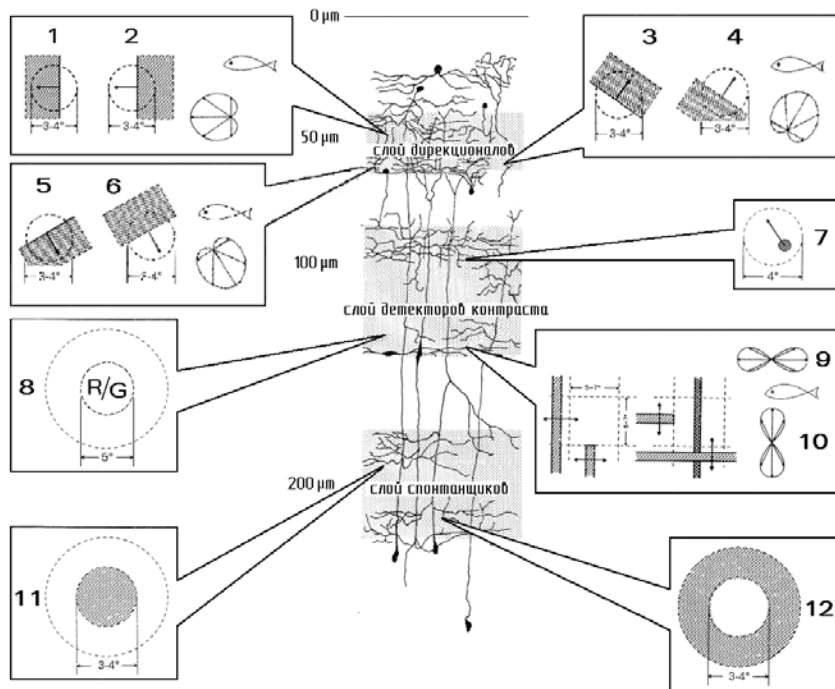


Рис. 9. Схема стратификации аксональных окончаний ганглиозных клеток разных типов в текуме. В центре – схема ретинорецептивного слоя текума. Справа и слева в рамках, указывающих уровень, на котором регистрируются реакции разных типов, условно изображены дирекционалы ON- и OFF- типов каудо-рострального (1, 2), вентро-дорзального (3, 4) и дорзо-вентрального (5, 6) предпочтительного направления; детектор пятна (7); цвето-опponentная клетка (8); детекторы вертикального и горизонтального края (9, 10) и темновые (11) и световые спонтанные элементы (12).

не реагирующие на движение стимула в обратном направлении, от головы к хвосту. Это суммарная реакция многих ганглиозных клеток, (о чем можно судить по многоголосому звучанию и разнообразию амплитуд спайков) смотрящих в одну ограниченную область зрительного пространства. Тонкими движениями микроэлектрода удастся добиться одиночного отведения, о чем можно судить по одинаковой высокой (сотни микровольт) амплитуде импульсов. При дальнейшем погружении электрода реакция дирекционалов «от хвоста к голове» (у крупных рыб – после «промежутка молчания») постепенно слабеет и исчезает и появляется реакция других элементов, реагирующих на движение стимулов в направлении снизу вверх или сверху вниз (рис. 9, 1-6).

В большинстве случаев векторная диаграмма направленности имеет вид кардиоиды (рис.8, б и рис. 14, А). Бывает, что при одном положении кончика микроэлектрода регистрируется одновременно два дирекционала: один – ON, другой – OFF. Как правило, они различаются на слух по высоте звука и по амплитуде реакции. При этом их РП примерно совпадают, а диаграммы направленности – идентичны. 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 (размеры РП, контрастная чувствительность, зависимость от скорости движения стимула и пр.) ON и OFF типы ДИ ГК не различались между собой. Таким образом, у рыб ДИ ГК представлены шестью физиологическими типами, различающимися по предпочтительным направлениям и по знаку предпочтительного контраста. В отличие от наземных позвоночных (кролика), ДИ ГК которых избирательны к четырем взаимно перпендикулярным направлениям, у рыб они оказались избира-

тельны к трем направлениям, отстоящим друг от друга примерно на 120° (рис. 10, б).

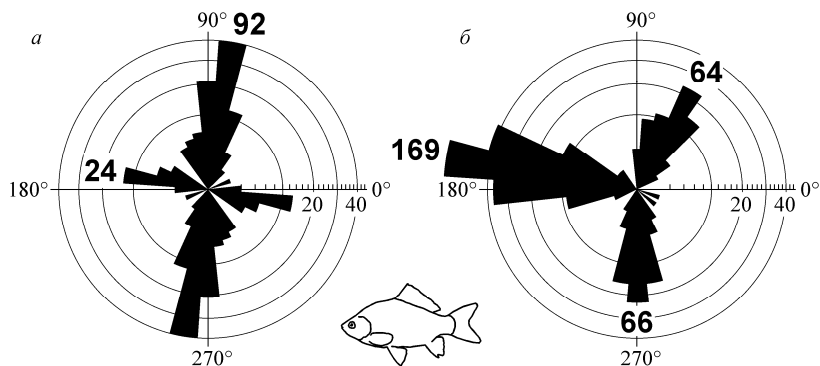


Рис. 10. Полярные гистограммы распределения предпочтительных направлений движения стимулов для ориентационно избирательных (а) и дирекционально избирательных элементов (б), регистрируемых в тектуме карася.

По радиусам отложено количество клеток в каждом угловом секторе. Цифры рядом с отдельными модами гистограмм обозначают суммарное количество клеток соответствующего типа.

Размеры РП элемента по одному из направлений можно оценить по продолжительности его ответа на движущуюся границу в этом направлении и по скорости ее движения. У ДИ ГК средние размеры РП, измеренные таким способом, составляют $5 \pm 1.5^\circ$.

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 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 пред-

метном стекле сетчатке под микроскопом был найден участок с хорошо различимой регулярной квадратной мозаикой двойных колбочек (рис. 11, *а*). В фотопических условиях ДИ ГК получают сигналы в основном от главных элементов двойных колбочек (о чем можно судить по их спектральной чувствительности). При таком растре рецепторов получается, что всего на одну ДИ ГК конвергирует от 200 до 500 красночувствительных колбочек (рис. 11).

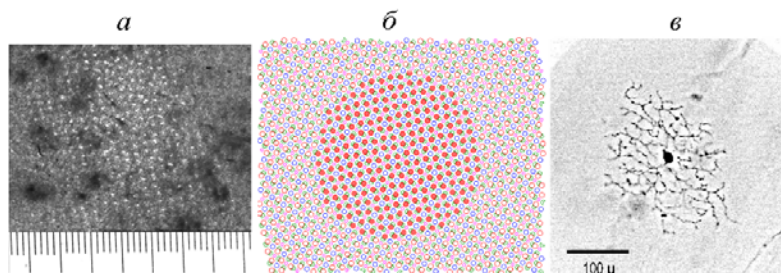


Рис.11. Соотношение раstra рецепторов и размеров дендритного дерева ДИ ГК.

а – участок рецепторной поверхности сетчатки карася (пигментный эпителий удален); хорошо видны ряды двойных колбочек. *б* – схема мозаики рецепторов сетчатки карася. Область, соответствующая по размеру рецептивному полю дирекционально-избирательных элементов, выделена сплошным закрашиванием красночувствительных колбочек. *в* – дендритное дерево ДИ ГК сетчатки карася, окрашенное липофильной карбоцианиновой краской DiI.

2. Детекторы малых контрастных подвижных объектов

Глубже дирекционалов расположен слой аксональных проекций ганглиозных клеток, реагирующих на движение небольшого контрастного пятна в любом направлении и не отвечающих на изменение диффузного освещения (рис. 9, 7). По свойствам эти элементы напоминают детекторы пятна у лягушки – см. рис. 8, *а*.

3. Элементы, реагирующие на подвижные и неподвижные полосы и границы, ориентированные определенным образом в пространстве, – детекторы вертикального и горизонтального края, или детекторы ориентированных линий

Детекторы ориентированных линий были описаны у млекопитающих в высших отделах зрительной системы. У рыбы аналогичные элементы мы обнаруживаем уже в сетчатке. Окончания их аксонов ветвятся в тонком слое между слоем окончаний детекторов контраста и спонтанно активными элементами (рис. 9, 9-10). Эти детекторы безразличны к знаку контраста. Они реагируют на движущуюся полосу (или границу) произвольной длины, ориентированную должным образом. При остановке стимула в РП импульсация ослабевает, но не прекращается (рис. 12, А, Б).

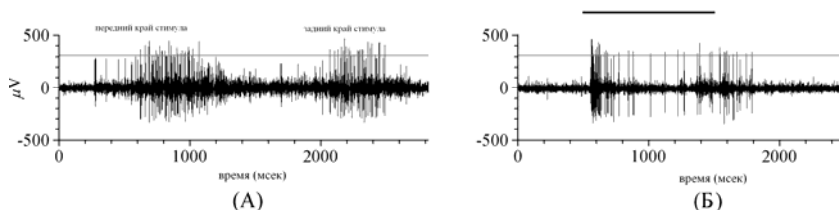


Рис.12. Реакции детектора вертикального края на разные стимулы.

(А) Разряды импульсов детектора, вызванные темной и светлой границами, движущимися через рецептивное поле в каудо-ростральном направлении со скоростью 11 °/с по нейтральному (серому) фону.

(Б) Реакция того же детектора на неподвижную тонкую черную вертикальную полосу (ширина полосы 10'), включенной на 1 сек (отметка раздражения на рисунке сверху) на сером фоне в центре рецептивного поля.

Если к оптимально ориентированной в РП неподвижной полосе подвести другую полосу, ориентированную перпендикулярно, импульсация прекращается – см. рис. 9, 9-10). Границы РП, определенные с помощью возбуждающего и тормозного стимула, совпадают. Если поместить оптимально ориентированную полосу

в центре РП, а затем поворачивать ее в том или ином направлении вокруг центра, то по достижении угла примерно 45° относительно начального положения, она перестанет вызывать реакцию. Диаграмма направленности детекторов ориентированных линий выглядит как цифра «8» или знак «бесконечность» (рис. 13, а, б). При работе в боковых полях зрения оптимальные ориентации близки к вертикали для одного класса детекторов и к горизонтали – для другого (рис. 10, а). Аксональные окончания детекторов этих двух классов, видимо, расположены в тектуме так близко, что при одном положении электрода иногда удается отводить одновременно реакции обоих типов детекторов, различая их по звуку и амплитуде импульсов. Оптимальные ориентации стимулов двух таких элементов всегда взаимно перпендикулярны друг другу. Оптимальная ориентация стимула – единственный признак, по которому отличаются эти два типа детекторов. Как и ДИ элементы, ОИ элементы характеризуются высокой контрастной чувствительностью, работают в широком диапазоне скоростей стимулов и имеют высокую разрешающую способность.

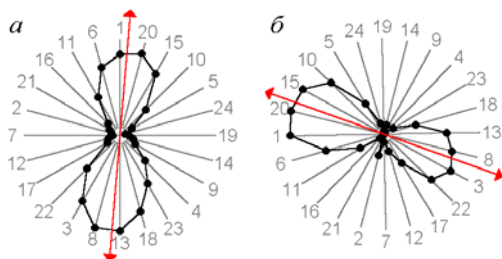


Рис. 13. Полярные диаграммы направленности детекторов горизонтального (а) и вертикального края (б).

В зрительной коре млекопитающих регистрируются реакции ОИ нейронов со всевозможными предпочтительными ориентациями и довольно узкой ориентационной настройкой – угол настройки там порядка 15° .

4. Элементы со световой и темновой спонтанной активностью.

Далее, по мере погружения микроэлектрода (у карасей длиной 10-15 см на глубине примерно 200 мкм) мы обнаруживаем элементы, реагирующие на постоянный диффузный засвет. Самым характерным их свойством является спонтанная активность, причем одни спонтанят в темноте, включение света тормозит эту активность. Другие ровно наоборот спонтанно активны на свету, и их активность прекращается при выключении света. Можно показать, что оптимальной формой стимула, вызывающего наиболее мощную импульсацию, для них является (для первых) темное пятно размером около 5 угловых градусов на белом фоне, для вторых – белое пятно того же размера, окруженное черной периферией, см. рис. 9, 11, 12. Эти элементы реагируют и на подвижные стимулы.

Если мы сравним положение рецептивных полей элементов разных типов, реакции которых отводили по ходу погружения электрода (в одном треке), мы увидим, что они совпадают (или очень слабо смещаются, в случае, если погружение производится не строго перпендикулярно поверхности тектума). Таким образом, в тектуме перекрываются с совпадением точек проекции несколько карт различного описания зрительного образа.

5. Тектальные нейроны.

Кроме (афферентных реакций) аксональных окончаний ГК, в тектуме можно зарегистрировать и реакции клеток собственно тектума. Они отводятся реже и отличаются от реакций сетчаточного происхождения большей амплитудой импульсов, формой и спектром отдельных импульсов, характером самого залпа в ответ на стимуляцию, большим размером РП и рядом других свойств. Чтобы убедиться, что критерии для различения пресинаптических реакций (реакций от аксональных окончаний ганглиозных клеток) и постсинаптических реакций (реакций собственно нейронов тектума) выбраны правильно, можно посмотреть, как на

эти различные реакции действует универсальный блокатор си-наптической передачи – хлористый кобальт.

ЗАДАЧА 3

Определение размеров рецептивных полей разных типов элементов и исследование их свойств

Для измерения размеров РП применялся специальный инстру-мент (**RF**). Одна из стандартных процедур определения размеров РП зрительных нейронов состоит в последовательном предъявлении малых контрастных мелькающих пятен в разных участках поля стимуляции (в случайном порядке) и оценке величины реак-ции (количества импульсов) на каждое из них (рис. 14).

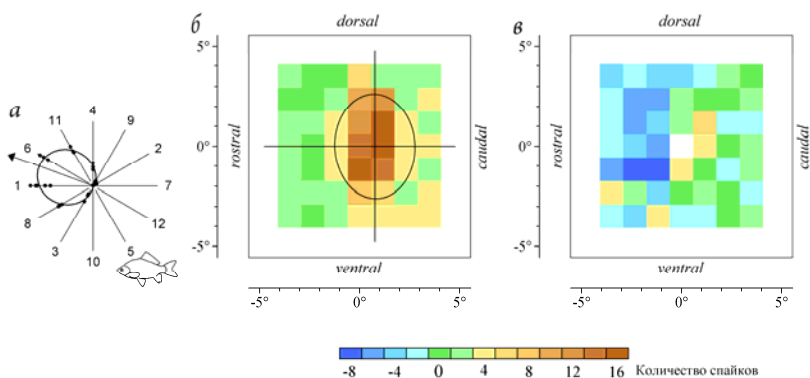


Рис. 14. Рецептивное поле дирекционала с каудо-ростральным пред-почтительным направлением (а), картированное маленьким мелькаю-щим пятнышком (б), и возбуждительные и тормозные взаимодействия в рецептивном поле, выявленные двумя мелькающими пятнами (в).

Обычно размеры РП ДИ ГК, детекторов ориентированных ли-ний, детекторов пятна и спонтанно активных (темновых и свето-вых) элементов, измеренные этим способом в боковом поле зре-

ния рыбы, получаются одинаковыми для разных детекторов и составляют 3-5°.

ЗАДАЧА 4

Определение контрастной чувствительности ДИ ГК, детекторов пятна и детекторов ориентированных линий

Для измерения контрастной чувствительности применяют программный инструмент (BW). Предъявляются движущиеся в предпочтительном направлении и оптимально ориентированные границы разной яркости, отличающиеся от фона (нейтрального серого) в сторону посветления и потемнения в большом диапазоне (от примерно на 1% до более чем 20-кратного увеличения и уменьшения). Контрастная чувствительность исследуемых элементов обычно оказывается довольно высокой и приближается к

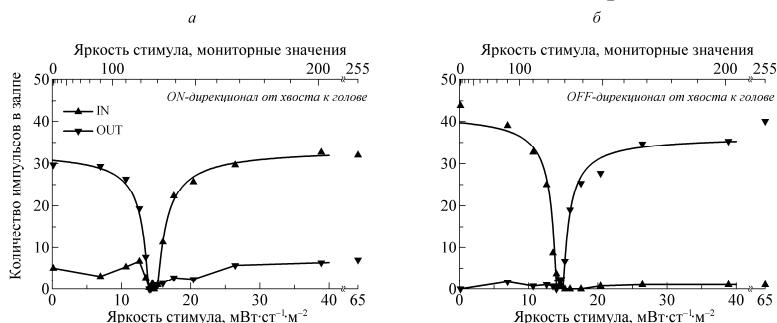


Рис. 15. Примеры зависимости ответов ДИ ГК от яркости стимула.

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

контрастной чувствительности человеческого глаза, что можно видеть прямо в ходе эксперимента. Так, движение контрастной границы, отличающейся от фона всего на одну градацию яркости

(в мониторных единицах), с трудом видно человеческому глазу, и большая часть ДИ и ОИ ГК тоже не реагирует на такие слабые контрасты, но уже различия в две градации заметны как человеку, так и ганглиозным клеткам рыбы. Примеры таких зависимостей для ON и OFF типов ДИ ГК приведены на рис. 15 и для детекторов вертикального и горизонтального края на рис. 16.

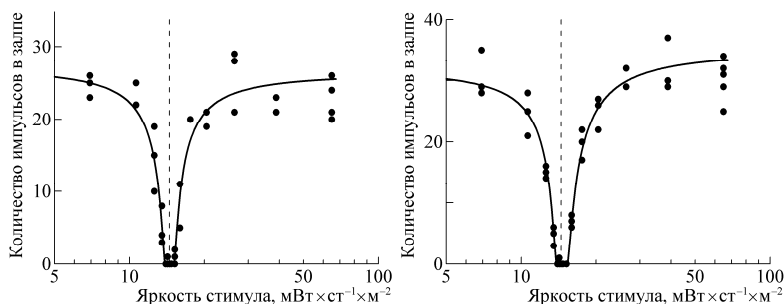


Рис. 16. Примеры зависимости ответов ОИ ГК от яркости.

Слева – детектор вертикального края стимулировали границами разной яркости, движущимися через РП клетки от хвоста к голове, со скоростью 11.1 %/с на фоне яркостью 14.5 мВт·ст⁻¹·м⁻² (пунктирная линия). Инкрементный порог детектора вертикального края, определенный по результатам этого опыта, равнялся 4.1%, декрементный – 3.9%.

Справа – детектор горизонтального края стимулировали границами разной яркости, движущимися снизу вверх со скоростью 6 %/с на фоне яркостью 14.5 мВт·ст⁻¹·м⁻² (пунктирная линия).

ЗАДАЧА 5

Выяснение цветоразличительных свойств элементов разных типов, проецирующихся в тектум

В сетчатке взрослого серебряного карася существуют три типа колбочек с разной спектральной чувствительностью и палочки. При работе на изолированной сетчатке рыбы и отведении импульсов от тел ганглиозных клеток можно обнаружить цвето-

оппонентные клетки нескольких типов. Колориметрическое исследование показывает, что они связаны с колбочками двух, а иногда и трех типов. При отведении реакций от окончаний аксонов из тектума можно (крайне редко) зарегистрировать реакцию единственного цвето-оппонентного типа, а именно ON-OFF на красный и OFF – на сине-зеленый. Эти элементы встречаются в слое детекторов малых контрастных пятен и имеют характерный вид разряда при движении стимула в их рецептивное поле: парочки импульсов, в отличие от очень равномерного «забора» разряда дирекционалов. Они также отвечают на включение и выключение диффузного света. Вероятно, цветооппонентные ганглиозные клетки других типов сетчатки караса посылают свои аксоны не в тектум, а в другой первичный зрительный центр, например, в коленчатое тело, как у млекопитающих.

Поскольку большинство детекторов (дирекционалы, детекторы малых контрастных пятен, детекторы ориентированных линий) не реагируют на вспышки света, их цветоразличительные свойства, (т.е. возбуждение каких типов колбочек вызывает их реакцию), можно изучать только с помощью соответствующих оформленных цветных стимулов. Наблюдая реакцию (или ее отсутствие) при перемещении цветного стимула по серому или цветному фону (положение стимулов и фонов в цветовом пространстве рыбы известно), можно составить представление о том, что видит и чего не видит регистрируемый элемент. Выясняется, что и детекторы пятна и дирекционалы всех шести типов и детекторы ориентированных линий связаны преимущественно с единственным типом колбочек – красночувствительными. Зеленочувствительные и синечувствительные колбочки вносят незначительный вклад в реакцию.

Сравнение результатов экспериментов, проведенных на рыбе и известными по литературе свойствами ретинальных проекций в тектуме лягушек.

Общие свойства:

- принцип ретинотопической проекции в среднем мозге;
- существование конечного числа типов ганглиозных клеток с неперекрывающимися свойствами – детекторов;
- послойное расположение элементов разных типов по ходу продвижения электрода;
- совпадение положения рецептивных полей в одном треке;
- отсутствие (ограниченное количество) в тектуме цветокодирующих элементов;
- детекторы пятна у лягушки и рыб очень похожи.

Отличия:

- различие наборов детекторов, проецирующихся в тектум: у лягушки в тектуме нет ДИ, ОИ и спонтанно активных элементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнивая строение зрительного анализатора низших позвоночных и млекопитающих, можно видеть, что операции по анализу сетчаточного изображения, производимые у рыб в сетчатке, обнаруживаются и у кролика и мыши, но у приматов смещены в зрительную кору. Анализ изображения, производимый в коре, более детален, чем анализ, производимый в сетчатке низших. Это видно на примере детекторов ориентированных линий.

Вероятно, что у рыб, также как и у лягушек, детекторы пятна выделяют *ключевые признаки стимула*, являются триггерами пищеводобывательной реакции. Функции детекторов направления движения и ориентированных линий пока не ясны, но, судя по их

свойствам (высокая контрастная чувствительность, высокая разрешающая способность и т.д.) они осуществляют предварительную обработку зрительной информации, необходимую в организации зрительно-обусловленного пищедобывательного и социального поведения.

Рекомендуемая литература

1. *Хьюбел Д.* Глаз, мозг, зрение. М.: Мир, 1990.
2. *Смит К.* Биология сенсорных систем. М.: Бином. 2009.
3. Webvision // сайт в интернете:
<http://www.webvision.med.utah.edu>
4. *Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В.* Классификация дирекционально-избирательных элементов, регистрируемых в тектуме карася // Сенсорные системы. 2005. Т. 19. № 4. С. 322–335.
http://www.iitp.ru/upload/publications/689/MMM_SenSys05.pdf
5. *Максимова Е.М., Левичкина Е.В., Утина И.А.* Морфология предполагаемых дирекционально-избирательных ганглиозных клеток, трассированных DiI в сетчатке рыб // Сенсорные системы, 2006, Т. 20, № 4, С. 279–287.
http://www.iitp.ru/upload/publications/746/MLU_SenSis06.pdf
6. *Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В.* Классификация ориентационно-избирательных элементов, проецирующихся в тектум карася // Сенсорные системы, 2009, Т. 23, №1, С. 13–23
http://www.iitp.ru/upload/publications/773/SenSis1_09MaksimovLO.pdf