

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ ОДНОГО ИЗ ТИПОВ НЕЙРОНОВ СЕТЧАТКИ ПРИ ВИДИМОЙ СИММЕТРИИ ЕГО МОРФОЛОГИИ

Е.М. Максимова

*Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва
maximova@iitp.ru*

Дирекционально избирательные нейроны существуют на разных этапах зрительной системы у разных позвоночных и беспозвоночных животных. Такие клетки, как видно из названия, по-разному (асимметрично) реагируют на разнообразные движущиеся зрительные стимулы в зависимости от направления их движения. Контрастные границы, полоски, пятна любых размеров, движущиеся в предпочтительном направлении, вызывают мощный импульсный разряд нейрона, но те же самые стимулы, движущиеся в противоположном, «нуль»-направлении, не вызывают никакой реакции. Иными словами, такие нейроны умеют вычислять направление движения стимула, что может быть использовано в разных формах зрительно обусловленного поведения.

ДИРЕКЦИОНАЛЬНО ИЗБИРАТЕЛЬНЫЕ ГАНГЛИОЗНЫЕ КЛЕТКИ СЕТЧАТКИ

В сетчатке происходит существенная обработка изображения внешнего мира, проецируемого оптикой глаза на фоторецепторную поверхность. Выходные нейроны сетчатки – ганглиозные клетки (ГК) разных морфофизиологических типов (которых более двух десятков) посылают каждый свои описания изображения в разные зрительные центры мозга (Roska, Werblin, 2001; Marc, Jones, 2002; Rockhill et al., 2002; Sun et al., 2002; Kong et al., 2005; Masland, 2012).

Каждая ГК обрабатывает небольшую часть изображения, в пределах своего рецептивного поля (РП) – области рецепторной поверхности (от единиц до сотен рецепторов), с которой она связана через биполяры, горизонтальные клетки и амакриновые клетки. На какие признаки изображе-

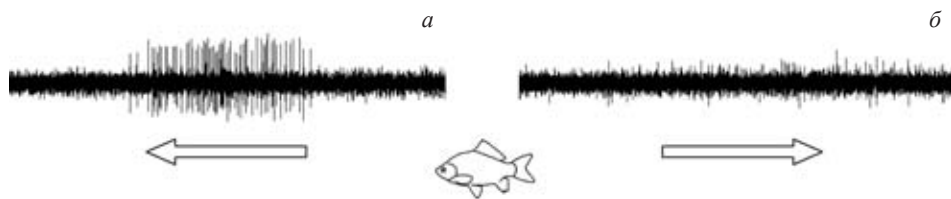


Рис. 1. Реакция дирекционально избирательной ганглиозной клетки сетчатки караса на стимул, движущийся через ее рецептивное поле (регистрация от аксональных окончаний в тектуме): *а* – стимул движется в предпочтительном каудо-ростральном направлении; *б* – отсутствие реакции при движении стимула в росто-каудальном, 0-направлении; стрелками указано направление движение стимула относительно рыбы.

ния – размер стимула, знак контраста, цвет, направление и скорость движения и т. д. – ГК «обращает внимание» (характер обработки изображения) определяется ее специфическими синаптическими связями с нейронами предыдущих этажей, т. е. устройством ее РП (рис. 1). Передача сигналов биполяров (10 типов) и сигналов разнообразных амакриновых клеток (более 20 типов) на дендриты ГК происходит во внутреннем синаптическом слое (ВСС), в разных его стратах, посредством разных нейромедиаторных механизмов (Marc, 1986; Masland, 2001; Максимова, 2008).

В сетчатке млекопитающих (кроликов, мышей) описано четыре физиологических типа дирекционально избирательных ганглиозных клеток (ДИГК), предпочитающих темпоро-назальное, дорзо-вентральное, вентро-дорзальное или назо-темпоральное направления движения стимулов. Это так называемые «быстрые» ДИГК, работающие в широком диапазоне скоростей движения стимулов (Barlow, Levick, 1965; Vaney, 1994; Weng et al., 2005). Недавно при помощи генетических методов удалось увидеть еще три новых типа ДИГК в сетчатке мыши (Rivlin-Etzion et al., 2011).

У рыб, черепах и японских перепелов ДИГК выделяют три направления: темпоро-назальное и два других, отстоящих от него на 120° (рис. 2) (Максимов В., Максимова Е., Maximov П., 2005; Maximov V., Maximova E., Maximov P., 2005); Bowling, 1980; Jacobson, Gaze, 1964; Uchiyama, Kanaya, Sonohata, 2000).

Кроме «быстрых» ДИГК у животных-представителей всех крупных таксонов есть т.н. «медленные» ДИГК, работающие в диапазоне малых скоростей движения стимулов. Медленные ДИГК подразделяются на три группы по одному из трех предпочтительных направлений движения стимулов, отличающихся друг от друга на 120° , сообразно плоскостям полукруглых каналов (Barlow et al., 1964; Giolli, Blanks, 2005; Sun et al., 2006; Yonehara et al., 2008).

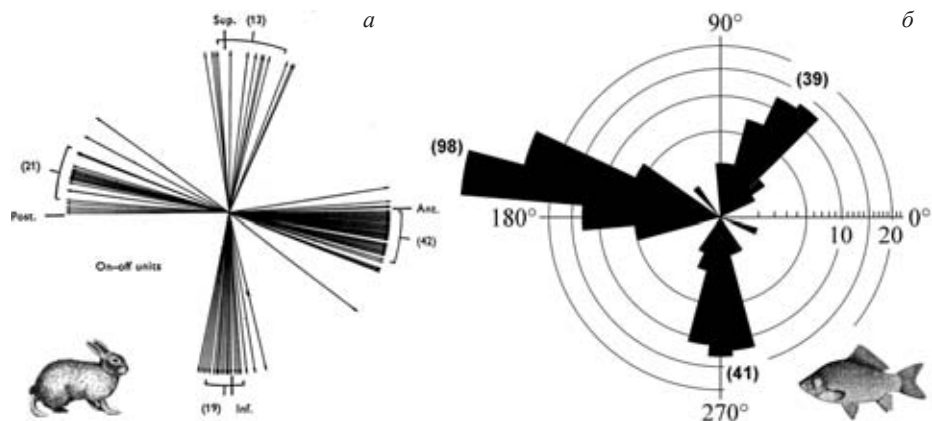


Рис. 2. Гистограммы распределения предпочтительных направлений дирекционально избирательных клеток сетчатки: *а* – кролика (по Барлоу и др., 1964), *б* – карася (собственные данные) в полярных координатах; цифрами в скобках указано количество клеток с данным предпочтительным направлением.

В разных лабораториях мира в течение 50 лет, начиная с 1965 г., когда впервые были описаны ДИГК в сетчатке кролика (Barlow, Levick, 1965), разными способами пытались выяснить механизм генерации асимметричной реакции ДИГК.

В первую очередь причину асимметрии реакции ДИГК пытались искать в форме их дендритов, поскольку физиологические свойства ганглиозных клеток во многом определяются морфологией дендритов: уровнем стратификации, размером и формой дендритного дерева, характером его ветвления, кабельными свойствами. Однако, все четыре типа «быстрых» дирекционалов кролика (а также других исследованных животных), имеющие разные предпочтительные направления, будучи окрашены внутриклеточно, оказались совершенно одинаковы по строению кроны дендритов*. Симметричные, относительно тела клетки, «кружевные» дендриты «быстрых» ДИГК плоско ветвятся в двух узких стратах ВСС, где они костратифицированы с плексусами отростков on- и off-популяций звездчатых (starburst) амакриновых клеток (He, Jin, Masland, 1999; Kittila, Massey, 1997; Dong et al., 2004; Максимова, Левичкина, Утина, 2006; O'Malley, Sandell, Masland, 1992; Lee, Kim, Zhou, 2010). Поля отростков звездчатых амакриновых клеток тоже симметричны относительно тела клетки и по размерам практически совпадают с дендритными полями ДИГК (Famiglietti, 1992; Dong et al., 2004; Masland, Mills, Hayden, 1984).

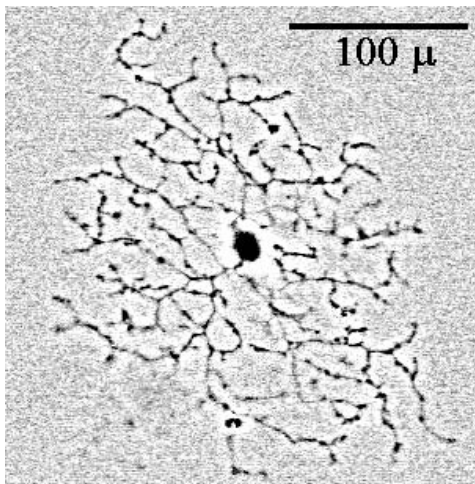


Рис. 3. Дендритное дерево предположительно дирекционально избирательной ганглиозной клетки сетчатки караса с характерной, симметричной относительно тела клетки, «кружевной» структурой. Окраска DiI со среза зрительного нерва. Изображение инвертировано по знаку контраста (по: Максимова и др., 2006).

При петч-клямп отведении от ДИГК было показано, что асимметрична именно импульсная выходная реакция. И ВПСР и ТПСР присутствуют в клетке при движении стимулов и в предпочтительном, и в 0-направлении. В первом случае – ВПСР больше ТПСР, и импульсная реакция возникает, а во втором – ТПСР больше ВПСР, и порог генерации импульсов не достигается (Fried, Münch, Werblin, 2002).

При помощи потенциалзависимых красок – метод функционального кальциевого имаджинга – было показано, что асимметрия возбуждения в сетчатке появляется впервые в звездчатых амакриновых клетках. Возбуждение развивается от тела клетки центрифугально в одном из секторов дендритного дерева, не затрагивая остальную крону (Euler, Detwiler, Denk, 2002).

Остается непонятно, каким образом это асимметричное возбуждение амакринов, в результате которого выделяется ГАМК, избирательно передается на дендриты разных типов ДИГК. Вопрос осложняется двумя обстоятельствами: 1) поля отростков звездчатых амакриновых клеток сильно перекрываются, 2) отростки звездчатых амакринов и дендритов ДИГК с разными предпочтительными направлениями не только костратифицированы, но и кофасцикулированы (Dong et al., 2004; Famiglietti, 1992; Vaney, 1994).

У разных исследованных животных морфология этих нейронов одинакова (рис. 3). Тщательная морфометрия дендритных ветвлений, подсчет первичных, вторичных и третичных отростков дендрита в разных участках дендритного поля не выявили никаких различий (корреляций) относительно предпочтительного и 0-направления в рецептивном поле ДИГК. Эта морфологическая симметрия заворачивала и ставила в тупик (Chen, Chiao, 2008).

Фармакологическими методами показано, что асимметрия реакции ДИГК – торможение импульсной реакции при движении стимула в 0-направлении – осуществляется γ -аминоасляной кислотой (ГАМК) (He et al., 1999). Причем ГАМК выделяется из варикозов дендритов именно звездчатых амакринов (Yoshida et al., 2001).

Наконец, применение нового подхода – комбинирование двухфотонного функционального кальциевого имэджинга и SBEM (serial block-face electron microscopy) привело к пониманию механизма асимметрии реакции «быстрых» ДИГК (Briggman, Helmstaedter, Denk, 2011).

На участке живой сетчатки мыши размером 300x300 мкм было визуализировано методом кальциевого имэджинга 25 звездчатых амакриновых клеток и 25 ДИГК. Последние были представлены четырьмя группами, с предпочтением к одному из четырех направлений движения стимулов, условно названными северным (6 ДИГК), восточным (8 ДИГК), южным (7 ДИГК) и западным (4 ДИГК). По данным SBEM были реконструированы «скелеты» этих 25 звездчатых амакринов и 25 ДИГК. Были рассмотрены контакты между отростками 6 ДИГК и 25 амакриновых клеток. Из 9260 контактов отростков амакриновых и ГК 831 были признаны синапсами. Картирование положения этих тормозных синапсов на участках дендритов ДИГК с разными предпочтительными направлениями позволила увидеть значительную асимметрию в количестве синаптических контактов на дендритах. Они в основном кластеризовались вдоль 0-направления ДИГК. Например, ориентированные на север веточки дендритов всех 25 амакринов образовывали синаптические контакты главным образом на веточках дендритов разных ДИГК, ориентированных в южном предпочтительном направлении. Каждая ДИГК организуют свою дирекциональную избирательность, собирая в основном те входы звездчатых амакринов, которые подавляют ее возбуждение в 0-направлении, то есть с веточек, ориентированных вдоль 0-направления. Это подтверждает идею, что расположенные в 0-направлении входы звездчатых амакринов подавляют возникновение дендритных спайков ДИГК при движении стимула в 0-направлении.

Об избирательном «напаивании» тормозных синапсов в определенном участке дендрита дирекционала свидетельствуют и результаты опытов с одновременной регистрацией реакций от пар ганглиозная – амакриновая звездчатая клетки (всего 25 пар), находящихся друг от друга на расстоянии «вытянутой руки»-дендрита. Тормозное влияние ГАМК на реакцию ДИГК, вызванное электрической стимуляцией звездчатой амакриновой клетки, было наибольшим в тех парах, когда амакриновые клетки были расположены в 0-направлении ДИГК. Тормозное влияние отсутствовало, когда амакриновые клетки находилась в предпочтительном направлении от ДИГК, и было незначительным при промежуточном взаимном расположении (Lee, Kim, Zhou, 2010).

В электрофизиологических опытах на рыбах при исследовании взаимодействия стимулов в пределах РП ДИГК, избирательных к трем разным направлениям движения стимулов, зона тормозного взаимодействия выявлялась с «нулевой» стороны их рецептивного поля (Damjanović, Maximova, Maximov V., 2009).

Кроме классических «быстрых» дирекционалов с описанными свойствами, проецирующихся в ТО, у млекопитающих, рыб и черепах, как говорилось выше, существуют «медленные» дирекционалы, проецирующиеся в ядра добавочной зрительной системы. Судя по морфологическим, иммунохимическим и фармакологическим критериям, их РП устроены сходным образом (He, Masland, 1998; Famiglietti, 1992; Dong et al., 2004).

Генетические исследования показали, что «быстрые» ДИГК, помимо классических, с симметричными кронами дендритов, включают в себя ДИГК с асимметричными кронами дендритов, причем предпочтительное направление совпадает с вектором направления ветвления кроны дендрита. Во всем остальном они сходны с классическими (Rivlin-Etzion et al., 2011).

РАЗВИТИЕ ДИРЕКЦИОНАЛЬНОЙ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ

В результате титанической ювелирной работы наконец была обнаружена морфологическая основа функциональной асимметрии. Каждый подтип ДИГК отвечает на движение вдоль одной из 4 осей зрительном поле, благодаря единственному типу синаптических входов, который он получает. Чтобы достичь такой замечательной степени напавания синаптических контактов (*wiring specificity*) внешне идентичные ДИГК вероятно различны на молекулярном уровне (Kay et al., 2011). Однако встает вопрос, как в процессе развития обеспечивается избирательность синаптических контактов участков одинаково направленных отростков многих звездчатых амакриновых клеток с контрпараллельными участками дендритов ДИГК?

При установлении избирательных контактов участков дендритов звездчатых амакринов с дендритными участками ДИГК не могут быть использованы такие ключи как уровень ветвления отростков дендритов, так как ДИГК с разными предпочтениями костратифицированы и кофасцикулированы; не может быть использовано и нейромедиаторное сродство или только клеточная фенотипическая идентификация. Должна как-то учитываться взаимная дендритная геометрия амакриновых и ганглиозных клеток.

Дендриты ганглиозных клеток сетчатки разных типов в процессе онтогенеза ведут себя по-разному. У одних – изначально диффузный дендрит, ветвящийся во всей толще ВСС, постепенно по ходу развития стратифицируется (Coombs, Vav Der List, Chapula, 2007). Изменение его формы происходит под влиянием ацетилхолиновых волн в сетчатке, зависит от раннего зрительного опыта. Stacy, Wong, 2003). У других – в том числе у дирекционально избирательных ганглиозных клеток – как «быстрых», так и «медленных», дендриты формируются в своем окончательном виде рано, к моменту возникновения светочувствительности, и не изменяются в процессе развития. Не изменяются и их аксональные проекции в ТО. Дирекци-

онная избирательность не зависит ни от АХ волн в сетчатке, ни от раннего зрительного опыта, а целиком определяется генетическими программами (Elstrott et al., 2008; Chen et al., 2009; Sun, Han, He, 2011).

Оптокинетический и оптомоторный рефлекс у мышей, связанные с деятельностью как быстрых, так и медленных ДИГК, возникают в онтогенезе к моменту прорезания глаз, сохраняются при темновом содержании (Yonehara et al., 2008).

У мальков данио (аквариумная рыбка *Danio rerio* L.) на 5-7 день после оплодотворения икринок уже выражены и опто-кинетический и оптомоторный рефлекс (Portugues, Engert, 2009).

У 6-дневной рыбки данио при помощи трансгенного маркера кальция (Ca⁺⁺) показано, что в ТО уже существуют упорядоченные проекции аксональных терминалей ДИГК трех типов (по предпочтительному направлению) (Nikolaou et al., 2012).

Реакции ДИГК, регистрируемые электрофизиологически, от их аксональных терминалей в ТО у взрослых рыб разных видов изучены подробно (V. Maximov, Maximova, P. Maximov, 2005; Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В., 2007; Damjanović et al., 2012). Генетические (морфологические) данные, полученные на 6-дневных мальках, и электрофизиологические данные на взрослых рыбах свидетельствуют о неизменности проекций ДИГК и по количественному соотношению отдельных типов по предпочтительным направлениям, и по относительной глубине регистрации реакций, избирательных к одному из трех направлений движения стимулов.

Инструментом избирательности связей клеток разных этажей зрительной системы и пространственной организации дендритных полей являются адгезивные молекулы, такие как JAM-B, Dasm-1, Dscam, Sidekick-1, Sidekick-2, SPIG 1, экспрессирующиеся на определенных этапах эмбриогенеза на мембранах клеток сетчатки (Yamagata et al., 2006; Yamagata, Sanes, 2008; Yonehara et al., 2008; Fuerst et al., 2008; Максимова, 2009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зенкин Г.М., Пигарев И.Н. 1969. Детекторные свойства ганглиозных клеток сетчатки щуки // Биофизика. Т. 14. С. 722–730.
- Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В. 2005. Классификация дирекционно-избирательных элементов, регистрируемых в тектуме карася // Сенсорные системы. Т. 19. № 4. С. 342–356.
- Максимова Е.М. 2008. Нейромедиаторы сетчатки и перестройки в нервных слоях сетчатки при дегенерации фоторецепторов. Обзор // Сенсорные системы. Т. 22. № 1. С. 36–51.
- Максимова Е.М. 2009. Молекулярно-генетическая идентификация нейронов сетчатки // Сенсорные системы. Т. 23. № 4. С. 283–292.

- Макимова Е.М., Левичкина Е.В., Утина И.А. 2006. Морфология предполагаемых дирекционально-избирательных ганглиозных клеток, трассированных DiI в сетчатке рыб // Сенсорные системы. Т. 20. № 4. С. 279–287.
- Макимов В.В., Макимова Е.М., Макимов П.В. 2007. Цветовые свойства детекторов направления движения, проецирующихся в тектуме карася // Сенсорные системы. Т. 21. № 1. С. 19–28.
- Barlow H.B., Levick W.R. 1965. The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina // J. physiol. V. 178. С. 477–504.
- Briggman K.L., Helmstaedter M., Denk W. 2011. Wiring specificity in the direction-selectivity circuit of the retina // Nature. V. 471. С. 183–188.
- Borst A., Euler. 2011. Seeing things in motion: models, circuits, and mechanisms // Neuron. С. 974–994.
- Chen Y.-C., Chiao C.-C. 2008. Symmetric synaptic patterns between starburst amacrine cells and direction selective ganglion cells in the rabbit retina // J. comp. neurol. V. 508. С. 175–183.
- Chen M., Weng S., Deng Q. et al. 2009. Physiological properties of direction-selective ganglion cells in early postnatal and adult mouse retina // J. physiol. V. 587. № 4. P. 819–828.
- Coombs J.L., Van Der List D., Chapula L.M. 2007. Morphological properties of mouse retinal ganglion cells during postnatal development // J. comp. neurol. V. 503. P. 803–814.
- Damjanović I., Maximova E.M., Maximov V.V. 2009. Receptive field sizes of direction-selective units in the fish tectum // J. integr. neurosci. V. 8. № 1. P. 77–93.
- Dong W., Sun W., Zhang Y. et al. 2004. Dendritic relationship between starburst amacrine cells and directionselective ganglion cells in the rabbit retina // J. physiol. V. 556. P. 11–17.
- Elstrott J., Anishchenko A., Greschner M. et al. 2008. Direction selectivity in the retina is established independent of visual experience and cholinergic retinal waves // Neuron. V. 58. № 4. P. 499–506.
- Euler T., Detwiler P.B., Denk W. 2002. Directionally selective calcium signals in dendrites of starburst amacrine cells // Nature. V. 418. P. 845–852.
- Famiglietti E.V. 1992. Dendritic co-stratification of ON and ON-OFF directionally selective ganglion cells with starburst amacrine cells in rabbit retina // J. comp. neurol. V. 324. P. 322–335.
- Fried S.I., Münch T.A., Werblin F.S. 2002. Mechanisms and circuitry underlying directional selectivity in the retina // Nature. V. 420. P. 411–414.
- Fuerst P.G., Koizumi A., Masland R.H., Burgess R.W. 2008. Neurite arborization and mosaic spacing in the mouse retina require DSCAM // Nature. V. 451. P. 470–474.
- Gabriel J.P., Trivedi C.A., Maurer C.M. et al. 2012. Layer-specific targeting of direction-selective neurons in the zebrafish optic tectum // Neuron. V. 76. P. 1147–1160.
- Giolli R.A., Blanks R.H.I., Lui F. 2005. The accessory optic system: basic organization with an update on connectivity, neurochemistry, and function // Progress in brain research. V. 151. P. 407–440.

- Grana A., Engert F.* Direction selectivity in the larval zebrafish tectum is mediated by asymmetric inhibition // *Frontiers in Neural Circuits* www.frontiersin.org September 2012|V.6|Article59. | 2
- He S., Masland R.H.* 1998. On direction-selective ganglion cells in the rabbit retina: dendritic morphology and pattern of fasciculation // *Vis. neurosci.* V. 15. P. 369–375.
- He S., Jin Z.F., Masland R.H.* 1999. The nondiscriminating zone of directionally selective retinal ganglion cells: comparison with dendritic structure and implications for mechanism // *J. neurosci.* V. 19. P. 8049–8056.
- Jacobson M., Gaze R.M.* 1964. Types of visual response from single units in the optic tectum and optic nerve of the goldfish // *Q. j. exp. physiol.* V. 49. P. 199–209.
- Kay J.N., De la Huerta I., Kim I.-J.* et al. 2011. Retinal ganglion cells with distinct directional preferences differ in molecular identity, structure, and central projections // *J. neurosci.* V. 31. № 21. P. 7753–7762.
- Kim I.-J., Zhang Y., Yamagata M.* et al. 2008. Molecular identification of a retinal cell type that responds to upward motion // *Nature.* V. 452. P. 478–482.
- Kittila C.A., Massey S.C.* 1997. Pharmacology of directionally selective ganglion cells in the rabbit retina // *J. neurophysiol.* V. 77. P. 675–689.
- Kong J.H., Fish D.R., Rockhill R.L., Masland R.H.* 2005. Diversity of ganglion cells in the mouse retina: Unsupervised morphological classification and its limits // *J. comp. neurol.* V. 489. № 3. P. 293–310.
- Lee S., Kim K., Zhou Z.J.* 2010. Role of ACh-GABA cotransmission in detecting image motion and motion direction // *J. neuron.* V. 11. 031.
- Masland R.H.* 2001. The fundamental plan of the retina // *Nature.* V. 4. P. 877–886.
- Masland R.H.* 2012. The neuronal organization of the retina // *Neuron* V. 76. № 2. P. 266–80.
- Masland R.H., Mills J.W., Hayden S.A.* 1984. Acetylcholine-synthesizing amacrine cells: identification and selective staining by using radioautography and fluorescent markers // *Proc. roy. soc. Lond. B.* V. 223. P. 79–100.
- Marc R.E.* 1986. Neurochemical stratification in the inner plexiform layer of the vertebrate retina // *Vision res.* V. 26. P. 223–238.
- Marc R.E., Jones B.W.* 2002. Molecular phenotyping of retinal ganglion cells // *J. neurosci.* V. 22. № 2. P. 413–427.
- Maturana H.R., Frenk S.* 1963. Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon retina // *Science.* V. 142. P. 977–979.
- Maximov V., Maximova E., Maximov P.* 2005. Direction selectivity in the goldfish tectum revisited // *Ann. N.-Y. acad. sci.* V. 1048. P. 198–205.
- Maximova E., Pushchin I., Maximov P., Maximov V.* 2010. Presynaptic and postsynaptic visual responses in the goldfish tectum as revealed by calcium channel blocker // *JIN.* V. 11. № 2. P. 183–191.
- Nikolaou N., Lowe A.S., Walker A.S.* et al. 2012. Parametric functional maps of visual inputs to the tectum // *Neuron.* V. 76. P. 317–324.

- Portugues R., Engert F.* 2012. The neural basis of visual behaviors in the larval zebrafish // *Frontiers neural. circuits.* V. 6. Art. 59. P. 1–9.
- Rivlin-Etzion M., Zhou K., Wei W.* et al. 2011. Transgenic mice reveal unexpected diversity of ON-OFF direction-selective retinal ganglion cell subtypes and brain structures involved in motion processing // *J. neurosci.* V. 31. № 24. P. 8760–8769.
- Rockhill R.L., Daly F.J., MacNeil M.A.* et al. 2002. The diversity of ganglion cells in a mammalian retina // *J. neurosci.* V. 22. P. 3831–3843.
- Roska B., Werblin F.* 2001. Vertical interactions across ten parallel, stacked representations in the mammalian retina // *Nature.* V. 410. P. 583–587.
- Stacy R.C., Wong R.O.L.* 2003. Developmental relationship between cholinergic amacrine cell processes and ganglion cell dendrites of the mouse retina // *J. compar. neurol.* V. 456. P. 154–166.
- Tsvilling V., Donchin O., Shamir M., Segev R.* 2012. Archer fish fast hunting maneuver may be guided by directionally selective retinal ganglion cells // *Europ. j. neurosci.* V. 35. P. 436–444.
- Sun L., Han X., He S.* 2011. Direction-selective circuitry in rat retina develops independently of GABAergic, cholinergic and action potential activity // *PLoS.* V. 6. Iss 5. e19477. P. 1–10.
- Uchiyama H., Kanaya T., Sonohata S.* 2000. Computation of motion direction by quail retinal ganglion cells that have a nonconcentric receptive field // *Vis. neurosci.*
- Vaney D.I.* 1994. Territorial organization of direction-selective ganglion cells in rabbit retina // *J. neurosci.* V. 14. P. 6301–6316.
- Weng S., Sun W., He S.* 2005. Identification of ON–OFF direction-selective ganglion cells in the mouse retina // *J. physiol.* V. 562. № 3. P. 915–923.
- Sun W., Deng Q., Levick W.R., He S.* 2006. On direction-selective ganglion cells in the mouse retina // *J. physiol.* V. 576. № 1. P. 197–202.
- Yamagata M., Sanes J.R.* 2008. Dscam and Sidekick proteins direct lamina-specific synaptic connections in vertebrate retina // *Nature.* V. 451|24.
- Yamagata M., Sanes J. R., Weiner A.* et al. 2006. Labeled lines in the retinotectal system: markers for retinorecipient sublaminae and the retinal ganglion cell subsets that innervate them // *Mol. cell. neurosci.* V. 33. P. 296–310.
- Yonehara K., Ishikane H., Sakuta H.* et al. 2008. Identification of retinal ganglion cells and their projections involved in central transmission of information about upward and downward image motion // *Nature.* V. 1. P. 4521.
- Yonehara K., Shintani T., Suzuki R.* et al. 2008. Expression of SPIG1 reveals development of a retinal ganglion cell subtype projecting to the medial terminal nucleus in the mouse // *PLoS ONE.* 3:e1533.
- Yoshida K., Watanabe D., Ishikane H.* et al. 2001. A key role of starburst amacrine cells in originating retinal directional selectivity and optokinetic eye movement // *Neuron.* V. 30. P. 771–780.

FUNCTIONAL ASYMMETRY OF ONE OF THE TYPES OF RETINA NEURONS DURING ITS VISIBLE MORPHOLOGICAL SYMMETRY

E.M. Maksimova

Direction-selective neurons exist at different levels of the visual system in different vertebrate and invertebrate animals. According to its name, such cells react differently (asymmetrically) to different moving incentives depending on their direction. Contrast borders, stripes, spots, which are moving in preferring direction, cause powerful impulse discharge of the neuron, but the same incentives moving in opposite direction, cause no reaction. So, these neurons are able to recognize the direction of an incentive movement. This may be used in different forms of visual-based behavior.