

УДК 616.831

DOI:10.54503/0514-7484-2022-62.4-48

Нейроны – детекторы движения в экстрастриарной области 21б коры головного мозга кошки

**Д.К. Хачванкян, А.А. Меликсетян, А.Л. Казарян,
Б.А. Арутюнян-Козак**

*Институт прикладных проблем физики НАН РА,
лаборатория физической медицины
0014, Ереван, ул. Г. Нерсисяна, 25*

Ключевые слова: область 21б, рецептивное поле, детектор движения

Одним из основных вопросов в понимании центрального анализа зрительной информации по-прежнему остается проблема нейронных механизмов, обеспечивающих распознавание и четкую диверсификацию воспринимаемой зрительной информации. На основе ранних классических исследований [12,13,16,17] долгое время превалировала концепция о том, что стационарная пространственная структура классического рецептивного поля (КРП) одиночного зрительного нейрона, определенная неподвижным мерцающим стимулом, играет решающую роль также и в восприятии и дискриминации движущихся зрительных объектов. Однако со временем накапливались экспериментальные данные, которые не укладывались в такое базовое представление. Так, рядом авторов было показано, что ответные реакции нейронов в зрительной коре при стимуляции их КРП могут быть избирательно модулированы стимулами, расположенными в окружающем пространстве, за пределами границ КРП [4,7,8,22,23]. Результаты наших предыдущих исследований свойств нейронов экстрастриарной зрительной коры мозга кошки (область 21а) также подтвердили существование моделирующего воздействия окружающего КРП зрительного пространства на ответы нейронов, приводящего к пространственной реструктуризации КРП нейрона [1,19]. Более того, была обнаружена небольшая группа зрительно-чувствительных нейронов (5,2%), которые не проявляли никакой реакции на неподвижные мерцающие световые стимулы, расположенные в рецептивном поле нейрона, определенном ручным стимулом (РПрс), однако демонстрировали интенсивный ответ на движущиеся через него зрительные стимулы [2]. Как оказалось, при исследовании функциональных характеристик нейронов области 21б, и здесь присутствует группа нейронов (примерно в той же пропорции), не реагирующих на неподвижные мерцающие стимулы, но с выраженными от-

ветами на движущиеся зрительные стимулы. Таким образом, можно предположить, что нейроны с данными свойствами могут присутствовать и в других корковых зрительных областях. В данной работе представлены результаты экспериментов по детальному изучению паттернов ответов таких нейронов корковой области 21б на движущиеся зрительные стимулы с целью выявления функциональной роли этой группы нейронов в центральной обработке информации, связанной с восприятием движущихся объектов.

Материал и методы

Опыты были проведены на кошках массой 2,5–3,5 кг. Предварительные хирургические процедуры – трахеотомия, введение канюли в бедренную артерию и претригеминальное сечение ствола мозга – выполнялись под эфирным наркозом [29]. В течение эксперимента для полного обезболивания дополнительно вводили хлоралозу в дозе 10 мг/кг/час. Голова животного фиксировалась в стереотаксическом аппарате, модифицированном для исследований зрительной системы. Участок черепной кости, расположенный над задней супрасильвиевой извилиной коры, вместе с твердой мозговой оболочкой удалялись, что позволяло осуществлять визуальный контроль исследуемой области. Костное окно заливалось 4% раствором агар-агара в физиологическом растворе. Животное обездвиживалось путем внутримышечного введения миорелаксанта дитилина (7 мг/кг) и переводилось на искусственное дыхание, частота которого составляла 19/мин, объем вдоха – 20–25 мл/кг. Температура тела поддерживалась в пределах 37,5–38°C при помощи согревающего пледа. Зрачки расширялись путем закапывания в глаз 0,1% раствора атропина. Роговицы защищались от высыхания контактными линзами с диоптрической силой “0”. Для обеспечения фокусирования глаз на экране периметра при необходимости применялись коррекционные линзы. Сокращение мигательных перепонок осуществлялось путем введения в конъюнктивальный мешочек 1% раствора неосинефрина. Артериальное давление поддерживалось на уровне 90–100 мм рт. ст. Для мониторинга состояния животного периодически регистрировали ЭЭГ и ЭКГ.

Импульсная активность одиночных нейронов регистрировалась спустя 2–3 ч после прекращения действия эфирного наркоза, применялись вольфрамовые микроэлектроды с диаметром кончика 2–3 мкм. Анализ проводился путем построения постстимульных гистограмм (ПСТГ), с помощью специализированного амплитудно-интервального анализатора. Эпоха анализа составляла 5с, ширина бина – 10мс. Обычно для каждого теста суммировались данные 16 реализаций.

Границы РП нейронов и расположение *area centralis* (AC) относительно зрительных координат определялись на экране периметра, который

находился на расстоянии 1,0 м от нодальных точек глаз и мог перемещаться, перекрывая все поле зрения [3,9]. Зрительная стимуляция осуществлялась путем предъявления темных и светлых стимулов разной формы и размеров, неподвижных мерцающих или движущихся по РП нейрона. Движущиеся стимулы представляли собой пятна и полосы разных контрастов и величин. Освещенность светлых стимулов составляла 12 лк на фоне 2 лк, темных стимулов – 2 лк на фоне 12 лк. Таким образом, контраст стимула относительно фона во всех опытах был постоянным. В конце каждого эксперимента осуществлялась коагуляция точек отведения, посредством пропускания через микроэлектрод электрического тока 10 мА в течение 5 с. Затем производилась перфузия головного мозга и его фиксация в 10 % растворе формалина. Локализацию кончика электрода верифицировали на срезах толщиной 30 мкм.

Результаты и обсуждение

Границы корковой области 21б определялись согласно работам Sprague et al. [26] и Tusa and Palmer [27]. Во избежание путаницы с нейронами смежных областей электрод вводился в центральную часть области. В целом были исследованы ответы 137 зрительно-чувствительных нейронов области 21б коры головного мозга кошки. Рецептивное поле каждого исследуемого нейрона сначала определялось вручную движущимся стимулом (РПрс), а затем оно сканировалось неподвижным мерцающим световым пятном, располагаемым бок о бок поочередно по всей поверхности РПрс и близлежащего зрительного пространства. Такой метод позволял выявить полную карту РП, его форму, размеры, структуру стационарной функциональной организации и расположение в системе зрительных координат. Подавляющее большинство исследованных нейронов проявляло четкие реакции как на неподвижные мерцающие световые пятна, так и на движущиеся зрительные раздражители. Однако небольшая группа нейронов (8 из 137) не обнаруживала никаких ответов на неподвижные мерцающие световые пятна, при этом отвечала интенсивными вспышками разрядов при предъявлении движущихся зрительных стимулов. В данной работе представлены результаты детального изучения качественных и количественных характеристик ответов нейронов этой группы на зрительные стимулы, с целью определения их функционального значения в центральной обработке поступающей зрительной информации. На рис. 1 представлены ответы одного из нейронов этой группы. Нейрон не реагировал на неподвижное мерцающее световое пятно (диаметром 5°), расположенное в РПрс (рис.1 А1,2). Между тем стимуляция светлым и темным пятнами той же величины (5°), движущимися горизонтально в двух противоположных направлениях в том же пространстве, вызывала четкий ответ нейрона (рис. 1 А3,4). Как видно на рисунке, нейрон энергично реагировал на светлое (А3) и темное (А4) пятна, движущиеся вдоль

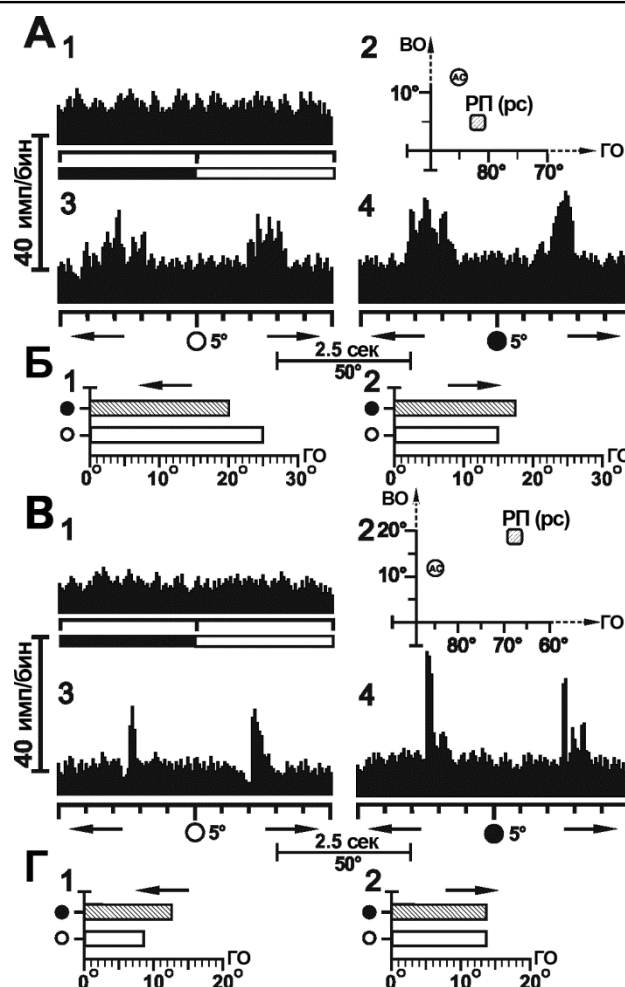


Рис.1. Паттерны ответов двух нейронов области 21б на неподвижные и движущиеся зрительные стимулы.

A1 – постстимульная гистограмма (ПСТГ) ответов нейрона на неподвижное мерцающее светлое пятно (5°), расположенное в центре РПрс, – ответ отсутствует. A2 – расположение РПрс нейрона в системе зрительных координат. A3,4 – ПСТГ ответов нейрона на светлое и темное пятна (5°), движущиеся по горизонтальной оси РПрс в двух противоположных направлениях. B1,2 – графическое представление размеров «разрядного поля» в градусах для двух противоположных контрастов использованных стимулов. B1 – ПСТГ ответов другого нейрона, не реагирующего на раздражение неподвижным мерцающим пятном, расположенным в центре РПрс. B2 – расположение РПрс нейрона в системе зрительных координат. B3,4 – ПСТГ ответов нейрона на движущиеся светлое и темное пятна (5°) по горизонтальной оси РПрс. G1,2 – графическое представление размеров «разрядного поля» в градусах. Темная полоска под гистограммами отражает фазу выкл., светлая – фазу вкл. света мерцающего стимула. Стрелки указывают направление движения стимула.

Здесь и в последующих рисунках объяснения аналогичны

горизонтальной оси РПрс. Таким образом, оказалось, что нейрон, не проявлявший никакой реакции на неподвижные зрительные раздражители, отвечал всплесками разрядов при применении движущихся зрительных стимулов. На основе длительности течения ответной реакции нейрона на конкретный стимул, которая переводилась в градусы, оценивалась величина зрительного пространства, оказывающего влияние на активность нейрона, и интерпретировалась как «разрядное поле». У данного нейрона «разрядное поле» составило 25° при движении светлого стимула влево и 15° при движении вправо (рис. 1 Б1,2). При движении темного стимула те же показатели составили 20° влево и $17,5^\circ$ в правом направлении движения (рис. 1 Б1,2). Таким образом, как видим, наблюдаются некоторые различия в величине вовлечённого в формирование ответа нейрона зрительного пространства, окружающего РПрс, в зависимости как от контраста используемых зрительных стимулов, так и от направления движения. Следующий нейрон, представленный на рис.1 В, также не реагировал на раздражение неподвижным мерцающим световым пятном (5°), расположенным в его РПрс (рис. 1 В1). Однако, когда тот же стимул двигался в двух противоположных направлениях вдоль горизонтальной оси РПрс, возникали четкие реакции нейрона (рис.1 В3). Длины «разрядного поля» составили $8,7^\circ$ при движении стимула влево и $13,7^\circ$ – вправо (рис. 1 Г1,2). Сходные возбуждающие реакции нейрона вызывало движущееся темное пятно (рис. 1 В4), а длины «разрядного поля» составили $12,5^\circ$ влево и $13,7^\circ$ – вправо для двух противоположных направлений движения (рис.1 Г1,2). Более того, как видно на рис.1 В3,4, при смене контраста стимула (темный на светлом фоне) наблюдается также качественное изменение паттерна ответа нейрона, в реакции нейрона исчезают выявленные изначально тормозные компоненты. Как оказалось, у шести из восьми нейронов этой группы наблюдались как количественные (число разрядов), так и качественные различия в паттернах ответа в зависимости от контраста, направления и ориентации движения применяемых зрительных стимулов. Паттерны ответов другого нейрона из этой группы на зрительные стимулы, движущиеся в горизонтальной и вертикальной ориентациях представлены на рис.2. Неподвижное мерцающее световое пятно (5°), расположенное в РПрс, не вызывало никакой реакции нейрона (рис. 2 А1). Однако световое пятно того же размера, движущееся вдоль горизонтальной оси РПрс, вызывало интенсивные разряды нейрона в обоих направлениях движения (рис. 2 Б1). Изменение контраста стимула на противоположный (темный) вызывало еще более интенсивный ответ (рис. 2 Б2) и, как оказалось, расширение «разрядного поля» более выражено при предъявлении темного стимула, 20° – при движении в левом направлении и $13,7^\circ$ – в правом, по сравнению со светлым стимулом – 10° в обоих направлениях движения (рис. 2 В1,2). Интенсивные разряды нейрона на стимулы обоих контрастов также отмечались при изменении

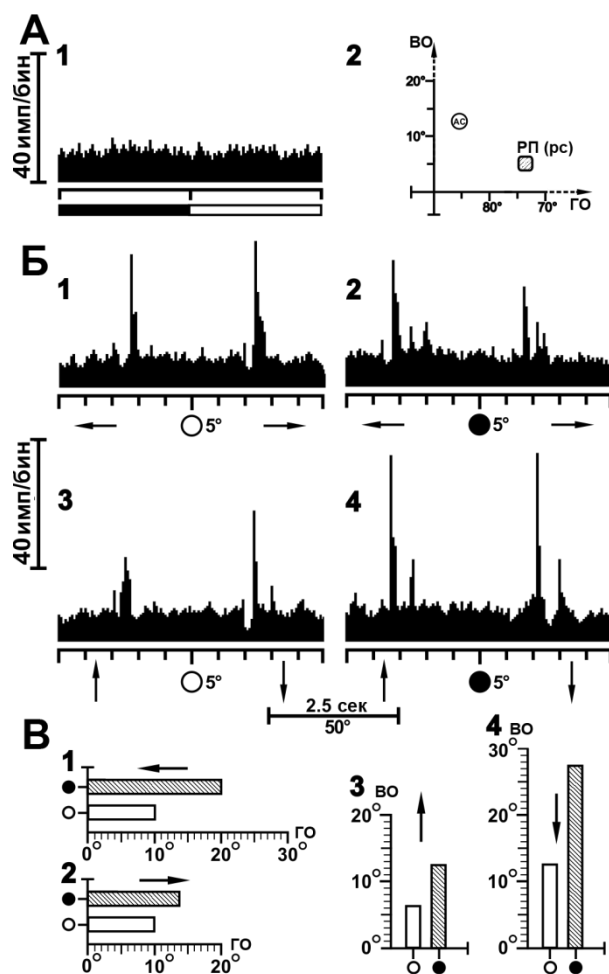


Рис.2. Паттерны ответов нейрона на неподвижный и движущиеся в горизонтальной и вертикальной ориентациях зрительные стимулы.

A1 – ПСТГ ответов нейрона на неподвижное мерцающее световое пятно, расположенное в РПрс, – отсутствие реакции. A2 – расположение РПрс нейрона в системе зрительных координат. Б1,2 – ПСТГ ответов нейрона на светлое и темное пятна, движущиеся вдоль горизонтальной оси РПрс. Б3,4 – ПСТГ ответов нейрона на движение светлых и темных пятен вдоль вертикальной оси РПрс. В1-4 графическое представление размеров «разрядного поля» нейрона в градусах по горизонтальной и вертикальной осям

ориентации движения стимула на вертикальную – вдоль вертикальной оси РПрс (рис. 2 Б3,4). При вертикальном движении светлого пятна размеры «разрядного поля» составили $6,2^\circ$ при движении стимула вверх и $12,5^\circ$ – в противоположном направлении (рис. 2 В3,4). Величина «разрядного поля» при движении темного стимула составила $12,5^\circ$ вверх и $27,5^\circ$ при движении вниз (рис. 2 В3,4). Ответы этого же нейрона были дополни-

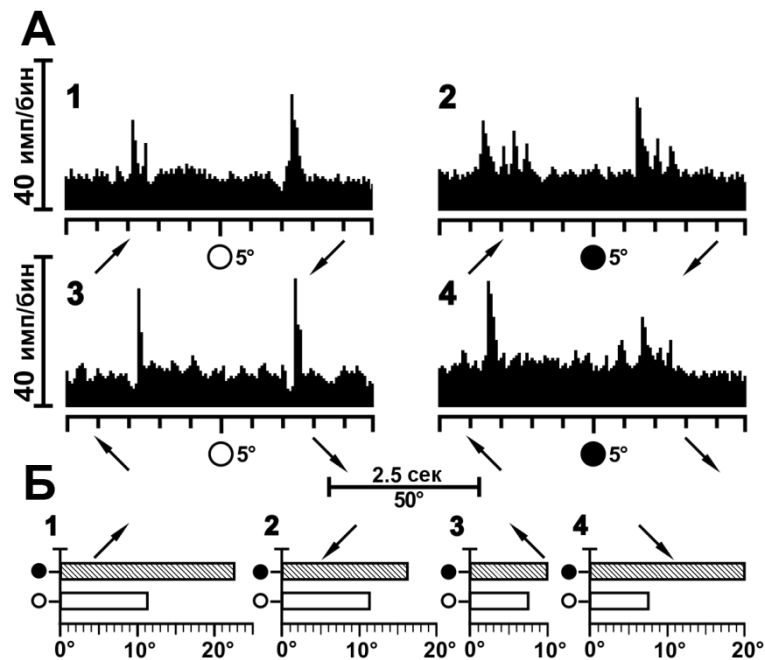


Рис. 3. Паттерны ответов того же нейрона, что и на рис.2, на движение светлого и темного пятен по наклонным ориентациям.

A1,2 – ПСТГ ответов нейрона на движение светлого и темного пятен в ориентации 45° по РПрс. A3,4 ПСТГ ответов нейрона на движение светлого и темного пятен в ориентации 135° по РПрс. Б1-4 – графическое представление размеров «разрядного поля» нейрона в градусах на различные ориентации движения стимулов

тельно исследованы с применением стимулов, движущихся через центр его РПрс в наклонных ориентациях (45° и 135°). На рис. 3 А1–4 представлены паттерны ответов нейрона на светлое и темное пятна, движущиеся в наклонных ориентациях 45° и 135° через РПрс. Как видно из рисунка, при всех ориентациях и направлениях движения (3 Б1-4) размеры «разрядного поля» при применении темного стимула увеличиваются больше ($22,5^\circ$; $16,2^\circ$; 10° ; 20°), по сравнению с движением светлого стимула ($11,2^\circ$; $11,2^\circ$; $7,5^\circ$; $7,5^\circ$). Таким образом, можно отметить, что в ответной реакции нейрона наблюдается диверсификация между двумя противоположными контрастами использованных стимулов. Далее, тот же нейрон был дополнительно исследован на предъявление движущихся стимулов другой формы, светлых и темных полос величиной $1^\circ \times 4^\circ$. На рис. 4 представлены паттерны ответов этого же нейрона на движение светлой и темной полосок в горизонтальной (рис. 4 А1,2) и вертикальной (рис. 4 А3,4) ориентациях по РПрс. Как видим, наблюдаются различия в паттернах ответов нейронов, обусловленные как контрастом использованных зрительных стимулов, так и ориентацией (горизонтальной или вертикальной)

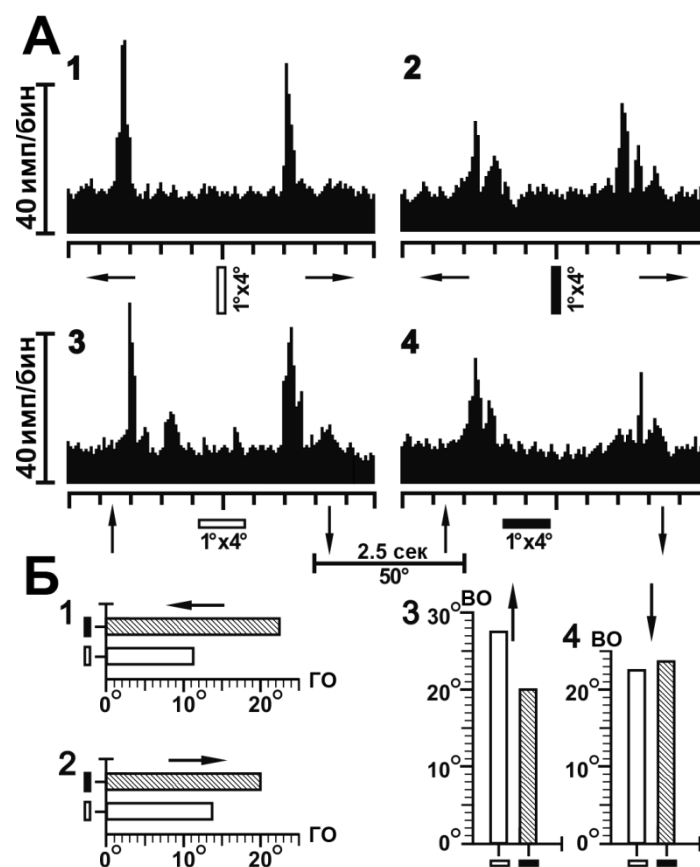


Рис.4. Паттерны ответов того же нейрона на светлую и темную полосы, движущиеся в горизонтальной и вертикальной ориентациях.

A1,2 – ПСТГ ответов нейрона на светлую и темную полосы ($1^\circ \times 4^\circ$), движущиеся по горизонтальной оси РПрс. A3,4 – ПСТГ ответов нейрона на движение светлой и темной полосок по вертикальной оси РПрс. B1,2 – графическое представление размеров «разрядного поля» нейрона в градусах при горизонтальной ориентации движения полосок. B3,4 – графическое представление размеров «разрядного поля» нейрона в градусах при вертикальной ориентации движения полосок

их движения. При горизонтальной ориентации движения размеры «разрядного поля» нейрона для темной полосы достигали $22,5^\circ$ влево и 20° в правом направлении движения (рис. 4 B1,2), в то время как для светлой полосы эти показатели составили $11,2^\circ$ и $13,7^\circ$ соответственно (рис. 4 B1,2). Изменение ориентации движения стимула на вертикальное вызывало еще большее удлинение «разрядного поля» нейрона, и если при движении стимулов вниз «разрядное поле» при обоих контрастах было примерно равным ($22,5^\circ$; $23,7^\circ$), то при движении светлой полосы вверх наблюдалась максимальная величина «разрядного поля» – $27,5^\circ$ (рис. 4 B3,4). В качестве следующего шага были протестированы наклонные (45°

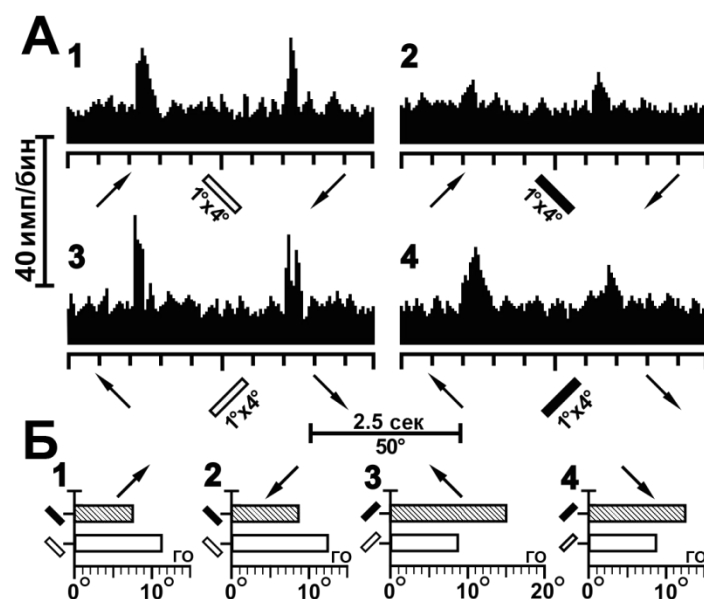


Рис.5. Паттерны ответов того же нейрона на наклонные ориентации движения светлой и темной полосок.

A1,2 – ПСТГ ответов нейрона на движение светлой и темной полосок в ориентации 45° по РПрс. A3,4 – ПСТГ ответов нейрона на движение светлых и темных полос в ориентации 135° по РПрс. B1-4 – графическое представление размеров «разрядного поля» нейрона в градусах на различные ориентации движения стимулов

и 135°) ориентации движения тех же зрительных стимулов. Как видно из рис.5 A1-4, и в данном случае наблюдаются различия в паттернах ответов нейрона, связанные как с контрастом применяемых стимулов, так и с ориентациями их движения. Так, движение светлой полоски при наклонной (45°) ориентации вызывало большее удлинение «разрядного поля» до 11,2° (вверх) и 12,5° (вниз), по сравнению с движением темной полоски, где удлинение «разрядного поля» составило 7,5° и 8,7° соответственно (рис. 5 A, B1,2). При ориентации движения стимула под углом в 135° (рис. 5 A, B3,4) наблюдался обратный эффект, большее увеличение размеров «разрядного поля» при движении темной полоски (15° и 12,5°), по сравнению с таковым при движении светлой полоски (8,7° и 8,7°).

Результаты экспериментов, представленные в данной работе, показали, что в экстрастриарной корковой области 21б присутствует небольшая группа зрительно-чувствительных нейронов (5,8%), которые не реагируют на стационарное мерцающее светлое пятно, расположенное в их РПрс, но при этом демонстрируют четкие и разнообразные реакции на движущиеся зрительные стимулы. Ранее существование таких нейронов было показано Spear et al. [25] в вентральном латеральном колленчатом ядре, а также Debanne et al. [6] в стриарной зрительной коре – поле 17.

Кроме того, недавно нами было показано, что такие нейроны составляют примерно 5% зрительно-чувствительных нейронов в экстрастриарной корковой области 21a [20].

За последние годы накопилось множество экспериментальных данных, полученных при изучении различных зрительных структур, свидетельствующих о том, что окружающее КРП зрительное пространство оказывает значительное влияние на паттерны ответа нейрона [5,10,18, 24,28]. В экстрастриарной области 21a коры головного мозга кошки схожие результаты были получены и нами [14,15,21]. Таким образом, подтверждается мнение, что карта организации стационарной структуры КРП оказывается недостаточна для объяснения характеристик ответов многих нейронов на движущиеся зрительные раздражители [11], и в формировании ответов нейрона на движущиеся в поле зрения объекты задействованы более сложные нейронные механизмы.

Подводя итог представленным данным, можно предположить, что такие нейроны, не имеющие стационарной структуры РП, специализируются на обнаружении и восприятии движущихся зрительных образов, и их реакции обусловлены модулирующим влиянием активности множества взаимосвязанных нейронов, через РП которых проходит движущийся стимул. Ясно, что любое изменение какого-либо параметра стимула (размер, форма, контраст, направление, ориентация и т.д.) и проводит к наблюдаемым как качественным, так и количественным изменениям паттерна ответа. Возможно, именно такой механизм координированной деятельности нейронных сетей и обеспечивает конкретизацию и детализацию поступающей зрительной информации.

Поступила 24.08.22

Նեյրոններ՝ շարժման դետեկտորներ կատվի գլխի կեղևի 21բ էքստրաստրիար դաշտում

**Դ.Կ. Խաչվանքյան, Ա.Ա. Մելիքսեթյան, Ա.Լ. Ղազարյան,
Բ.Ա. Հարությունյան-Կոզակ**

Տեսողական ֆիզիոլոգիայում երկար ժամանակ գերակայում էր այն կարծիքը, որ տեսողական նեյրոնների հատկությունների օրինաչափությունները, ի պատասխան տեսողական դաշտում շարժվող գրգռիչների ներկայության, ձևավորվում են՝ անշարժ գրգռիչներով որոշված նեյրոնի ընկալման դաշտի կառուցվածքով պայմանավորված: Այնուամենայնիվ, այս ուսումնասիրության մեջ ներկայացված փորձերի արդյունքները ցույց են տվել, որ էքստրաստրիար կեղևային 21բ դաշտում գոյություն ունի նեյրոնների փոքր խումբ, որոնք չեն արձագանքում անշարժ գրգռիչներին, մինչդեռ ինտենսիվ

արձագանքում են շարժվող տեսողական գրգռիչներին: Այս նեյրոնների պատասխանների օրինաչափությունների մանրամասն ուսումնասիրությունը՝ տարբեր ձև, կոնտրաստ և շարժման օրինատացիա ունեցող շարժվող գրգռիչների կիրառմամբ, բացահայտեց մուտք գործող տեսողական ինֆորմացիայի դիվերսիֆիկացման շատ բարձր աստիճան: Ենթադրվում է, որ այս նեյրոնները խիստ մասնագիտացված են տեսադաշտում շարժվող օբյեկտների հայտնաբերման և կենտրոնական մշակման գործում:

Motion Detector Neurons in Extrastriate Area 21b of the Cat Cortex

**D. K. Khachvankian, A. A. Meliksetian, A. L. Ghazarian,
B. A. Harutiunian-Kozak**

In visual physiology, for a long time, the prevailing opinion was that the patterns of properties of visual neurons in response to the presence of moving stimuli in the visual field depend on the structure of the neuron's receptive field determined by stationary stimuli. However, the results of the experiments presented in this study showed that there is a small group of neurons in extrastriate cortical 21b field that do not respond to stationary stimuli, while showing an intense response to moving visual stimuli. A detailed study of the response patterns of these neurons using moving stimuli of different shape, contrast, and motion orientation revealed a very high degree of diversification of incoming visual information. These neurons are thought to be highly specialized in the detection and central processing of moving objects in the visual field.

Литература

1. Aslanian H. R., Khachvankian D. K., Harutiunian-Kozak B. A., Ghazarian A. L. and Kozak J.A. Motion detector neurons in area 21a of the cat cortex. *El. J. Nat. Sci, Nat. Acad. of Sci. of RA* 1, (22), 45-49, 2014.
2. Aslanian H. R., Antonian A. P., Harutiunian-Kozak B. A., Khachatrian A.V., Ghazarian A. L. and Khachvankian D. K. Movement dependent spatial expansion of visual receptive field on neurons of the extrastriate cortex. *Neurophysiology* 49, 47-55, 2017.
3. Bishop P.O., Kozak W. and Vakkur G. J. Some quantitative aspects of the cat's eye axis and plane reference, visual field coordinates and optics. *J. Physiol.*, 163, 466-502, 1962.
4. Das A. and Gilbert C. D. Receptive field expansion in adult visual cortex is linked to dynamic changes in strength of cortical connections. *J. Neurophysiol.*, 74, 779-792, 1995.
5. De Angelis G., Ghose G., Ohzawa J., and Freeman R. Spatiotemporal receptive field structure and phase relationships between adjacent simple cells in the cat's striate cortex. *Soc. Neuroscience Abstr.*, 18, 10, 1992.
6. Debanne D., Shulz D. E., and Fregnac J. Activity-dependent regulation of "ON" and "OFF" responses in cat visual cortical receptive fields. *J. Physiol.*, 508, 523-548, 1998.
7. Eisel U. T., Eyding D. and Schweigart G. Receptive field optical stimulation elicits fast receptive field changes in mature visual cortex. *Neuroreport* 9, 949-954, 1998.
8. Eisel U. T., Eyding D. and Schweigart G. Spatiotemporal plasticity of cortical receptive fields in response to repetitive visual stimulation in the adult cat. *Neuroscience* 112, 195-215, 2002.

9. Fernald R. and Chase R. An improved method for plotting retinal landmarks and focusing the eyes. *Vis. Res.*, 11, 95-96, 1971.
10. Fisher T. G., Alitto H. J. and Usrey W. M. Retinal and nonretinal contributions to extraclassical surround suppression in the lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.*, 37, 226-235, 2017.
11. Fries W. and Albus K. Static and dynamic properties of receptive fields of some simple striate cells in the cat's striate cortex. *Vision Res.*, 16, 563-566, 1976.
12. Hartline H. K. Response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of retina. *Am. J. Physiol.*, 121, 400-415, 1938.
13. Hartline H. K. The receptive field of optic nerve fibers. *Am. J. Physiol.*, 130, 690-699, 1940.
14. Harutunian-Kozak B. A., Sharanbekian A. B., Ghazarian A. L., Grigorian G. G., Kozak J. A., Sarkisyan G. S. and Khachvankian D. K. Spatial summation processes in the receptive fields of visually driven neurons of the cat's cortical area 21a. *Arch. Ital. Biol.*, 144, 127-144, 2006.
15. Harutunian-Kozak B. A., Ghazarian A. L., Momjian M. M., Khachvankian D. K. and Aslanian H. R. Contrast dependent restructuring of visual receptive field stationary structure in the cat extrastriate cortex. *Neurophysiology* 49, 39-46, 2017.
16. Hubel D. H. and Wiesel T. N. Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex. *J. Physiol.*, 148, 574-591, 1959.
17. Hubel D. H. and Wiesel T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.*, 160, 106-154, 1962.
18. Ishida J. N., Scwabe L., Bressloff P. C., and Angelucci A. Response facilitation from the "suppressive" receptive field surround of macaque V1 neurons. *J. Neurophysiol.*, 98, 2168-2181, 2007.
19. Khachvankian D. K., Ghazarian A. L., Aslanian H. R., Meliksetian A. A. and Harutunian-Kozak B. A. Visual stimulation from beyond the classical receptive field modifies firing properties of 21a neurons of extrastriate area. *El. J. Nat. Acad. of Sci. of RA El. J. of Nat. Sci.*, 1 (28), 39-42, 2017.
20. Khachvankian D. K., Aslanian H. R., Harutunian-Kozak B. A., Ghazarian A. L. and Kozak J. A. Responses of cortical extrastriate area neurons specialized in motion detection. *Neurophysiology* 47, 191-197, 2015.
21. Khachvankian D. K., Aslanian H. R., Harutunian-Kozak B. A., Ghazarian A. L. and Kozak J. A. Expansions of visual receptive fields in the extrastriate visual cortex: dependence on the trajectory of a moving stimulus. *Neurophysiology* 49, 122-129, 2017.
22. Pettet J. J. and Gilbert C. D. Dynamic changes in receptive field size in cat primary visual cortex. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 89, 8366-8370, 1992.
23. Piché M., Thomas S. and Casanova C. Spatiotemporal profiles of receptive fields of neurons in the lateral posterior nucleus of the cat LP-pulvinar complex. *J. Neurophysiol.*, 114, 2390-2403, 2015.
24. Rizzolatti G. and Camarda R. Inhibition of visual responses of single units in the cat visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) by the introduction of a second visual stimulus. *Brain Res.*, 88, 357-361, 1975.
25. Spear P. D., Smith D. C. and Williams L. L. Visual receptive field properties of single neurons in cat's ventral lateral geniculate nucleus. *J. Neurophysiol.*, 40, 390-409, 1977.
26. Sprague J. M., Levi J., Di Berardino A. and Berlucchi G. Visual cortical areas mediating form discrimination in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 172, 441-488, 1977.
27. Tusa R. J. and Palmer L. A. Retinotopic organization of areas 20 and 21 in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 193, 147-164, 1980.
28. Walker G. A., Ohzawa J. and Freedman R. D. Suppression outside the classical cortical receptive field. *Vis. Neurosci.*, 17, 369-379, 2000.
29. Zernicki B. Pretrigeminal cat. *Brain Res.*, 9, 1-14, 1968.