Экспериментальная и профилактическая медицина

УДК 616.831 DOI:10.54503/0514-7484-2023-63.3-44

## Влияние окружающего рецептивное поле пространства на паттерны ответов зрительно-чувствительных нейронов экстрастриарной области 21а

### Д.К. Хачванкян, А.А. Меликсетян, В.В. Налбандян

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

Ключевые слова: область 21а, рецептивное поле, окружающее пространство

Нейрофизиологические механизмы, лежащие в основе центрального анализа зрительной информации, в частности, каким образом происходит кодирование нейронными ансамблями информации, обеспечивающей распознавание и четкое восприятие зрительных образов, до сих пор остаются фундаментальной проблемой зрительной физиологии. Хорошо известно, что зрительно-чувствительные нейроны коры головного мозга в большей или меньшей степени настроены на восприятие стимулов, обладающих определенными пространственно-временными параметрами [1,6,8,9,13]. Любые изменения какого-либо параметра предъявляемого стимула (величины, формы, контраста, направления, угла и скорости движения) приводят к изменениям в реакции нейрона, вплоть до ее полного подавления, а максимальный ответ нейрона может быть вызван только при раздражении стимулом с весьма узкими рамками своих характеристик. Логично предположить, что такое поведение нейронов, во многих случаях, объясняется фактором вовлечения в формирование ответа конкретного нейрона различных, как в качественном, так и в количественном аспекте, групп взаимосвязанных нейронов. Как было показано во многих исследованиях, на разных уровнях зрительного анализатора, раздражение пространства вне рецептивного поля (РП) зрительночувствительного нейрона оказывает модулирующее влияние на паттерны его ответов на стимулы, предъявляемые в пределах РП [3,5,21,23-25,28]. Однако представленные в литературе данные несколько разноречивы. Так, согласно данным, представленным Walker et al. [28,29], раздражение окружающего РП пространства оказывает в основном подавляющее влияние на активность нейронов, вызванную стимуляцией РП. Сходные результаты получены также и в исследованиях De Angelis et al. [5], Jones et al. [11], где показано, что РП нейронов первичной зрительной коры со всех сторон окружены тормозными зонами. С другой стороны, в работах Ikeda a. Wright [14,15] и Ishida et al. [16], отмечается, что влияние окружения РП на активность нейронов в первичной зрительной коре может быть также облегчающим. В исследовании Li a. Li [20] было показано наличие обширного интегрирующего пространства за пределами РП нейронов стриарной коры, активирование которого может оказывать как тормозное. так и облегчающее влияние. Вместе с тем в литературе отсутствуют данные относительно закономерностей взаимодействия между одновременным возбуждением РП и окружающего его пространства у нейронов экстрастриарных областей коры головного мозга. В одной из наших предыдущих работ [17] отмечалось тормозящее влияние объёмного возбуждения поля зрения на активность нейрона, однако проблеме не было уделено специального внимания. В представляемой работе описываются результаты экспериментов, предпринятых для исследования влияния одновременного раздражения движущимся стимулом зрительного пространства окружающего РП нейрона области 21а на паттерны его ответов.

### 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 [33] выполнялись под эфирным наркозом. В течение эксперимента для полного обезболивания дополнительно вводилась хлоралоза в дозе 10мг/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°С при помощи согревающего пледа. Зрачки расширялись путем закапывания в глаз 0,1% раствора атропина. Роговицы защищались от высыхания контактными линзами с диоптрической силой "0". При необходимости для фокусирования глаз на экране периметра 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 [2,7]. Зрительная стимуляция осуществлялась путем предъявления темных и светлых стимулов разной формы и величины, неподвижных мерцающих или движущихся по РП нейрона. 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 точки отведения, посредством пропускания через микроэлектрод электрического тока 10 мА в течение 5 с. Затем производили перфузию головного мозга и его фиксацию в 10 % растворе формалина. Локализацию кончика электрода верифицировали на срезах толщиной 30 мкм.

### Результаты и обсуждение

46

Экстрастриарная область коры 21а определялась согласно работам Sprague et al. [26] и Tusa a. Palmer [27]. Всего были изучены ответы 127 зрительно-чувствительных нейронов области 21а коры головного мозга кошки. Основной задачей исследования являлось выявление закономерностей модулирующего влияния, оказываемого на паттерны ответов нейрона раздражение окружающего его РП пространства.. На первом этапе, после определения границ РП ручным стимулом, методом поточечного сканирования всей площади РП и близлежащего зрительного пространства неподвижным мерцающим стимулом, уточнялись границы и размеры РП, а также его стационарная функциональная организация. В данной работе представлены результаты исследования взаимовлияния РП с окружающим его пространством у нейронов, обладающих однородной стационарной структурой РП, т.е. нейронов, отвечающих одним и тем же типом ответов (On, Off или On-Off) на неподвижное мерцающее пятно со всей площади РП. На рис. 1 представлены ответы нейрона области 21а на неподвижное мерцающее световое пятно величиной 2°, располагаемое бок о бок, поочередно по всей поверхности РП. Как видно из рис. 1 А1-6, из всех тест-зон РП регистрировался Off паттерн ответа, т. е. стационарная функциональная структура РП нейрона имела гомогенную Off организацию ши-



Рис. 1. Паттерны ответов нейрона области 21а на неподвижное мерцающее светлое пятно и стационарная функциональная организация РП нейрона. А 1–6 – постстимульные гистограммы (ПСТГ) ответов нейрона на неподвижное мерцающее светлое пятно (2°), расположенное последовательно в тест-зонах РП; Б 1– пространственное расположение тест-зон, Б 2 – функциональная организация РП, Б 3– локализация РП нейрона в системе зрительных координат. Светлая полоска под гистограммами отражает фазу освещения, темная – фазу затемнения мерцающего стимула. Закрашенные кружки (●) обозначают Off ответы нейрона

риной 6° и высотой 4° (рис. 1 Б1,2,3). Далее этот же нейрон тестировался с использованием движущихся вдоль горизонтальной оси РП зрительных стимулов разной величины и формы (пятна и прямоугольники) двух противоположных контрастов (светлого и темного). Как видно из рис. 2 А1-3, при движении светлого пятна величиной 4°, светлой полоски величиной 1°х4°, не превышающих высоты РП, а также полоски величиной 2°x10° регистрируются четкие дирекционно-чувствительные ответы нейрона, с предпочитаемым направлением движения справа налево. Однако интересно, что максимальный ответ нейрона наблюдался при величине полоски 2°х10°, значительно превышающей высоту РП (рис. 2 АЗ). Дальнейшее увеличение стимула до высоты, охватывающей весь вертикальный меридиан зрительной системы координат и шириной 1°, приводит к полному подавлению ответной реакции нейрона (рис. 2 А4). Практически аналогичные результаты были получены при предъявлении стимулов тех же размеров, но противоположного контраста (темные стимулы). Как видно на рис. 2 Б1-4, и в этом случае интенсивность ответов растет до величины стимула 2°х10° и затем полностью подавляется. На рис. 2 В1,2 графически представлено распределение числа потенциалов действия в ответе на каждый использованный стимул и, как видим, четко отмечается максимальная интенсивность ответа при предъявлении светлых и темных полос величиной 2°х10°.



Рис. 2. Паттерны ответов нейрона, представленного на рис. 1, на движущиеся светлые и темные зрительные стимулы разной формы и величины. А 1 – ПСТГ ответов нейрона на движущееся светлое пятно (4°) по горизонтальной оси РП, А 2,3 – ПСТГ ответов нейронов на движущиеся светлые прямоугольники разных величин (указаны под гистограммами), А 4 – ПСТГ ответа на стимул в виде светлой полоски шириной 1° и высотой, покрывающей весь вертикальный меридиан зрительных координат; Б 1–4 – ПСТГ ответов нейрона на стимулы тех же размеров, но противоположного контраста (темные); В 1,2 – графическое распределение числа вызванных потенциалов действия в ответе на каждый из использованных стимулов (представлены под графиком). Стрелки указывают направление движения стимула. Пояснения те же и для следующих рисунков

Таким образом, в данном случае можно сделать вывод, что ближайшее окружение РП оказывает облегчающее влияние на реакцию нейрона, вызванную стимуляцией РП, в то время как более дальнее периферическое окружение оказывает тормозное воздействие на активность нейрона.

На рис.3 представлены паттерны ответов другого нейрона на неподвижное мерцающее светлое пятно диаметром 1°, расположенное поочередно, по всей поверхности РП. Как видно на рис. 3 А1–9, из всех точек РП нейрона вызывался On-Off тип ответа, т. е. РП данного нейрона представляет собой квадрат величиной 3° х 3° с однородной On-Off стационарной функциональной организацией (рис. 3 Б1-3). Тестирование



Рис. 3. Паттерны ответов другого нейрона на неподвижное мерцающее светлое пятно и стационарная функциональная организация РП нейрона.
А 1–9 – ПСТГ ответов нейрона на неподвижное мерцающее светлое пятно (1°), расположенное последовательно в тест-зонах РП; Б 1– пространственное расположение тест-зон, Б 2– функциональная организация РП, Б 3 –локализация РП нейрона в системе зрительных координат. Черно-белые кружки ( €) обозначают Оп-Off ответы нейрона

этого же нейрона было продолжено с использованием движущихся вдоль горизонтальной оси его РП темных зрительных стимулов разной величины и формы. Как видно на рис. 4 А1-6, по мере увеличения размеров стимулов, вне зависимости от их формы в ответах нейрона наблюдается облегчающий эффект, причем максимальный ответ наблюдается при применении пятна диаметром  $10^{\circ}$  и прямоугольника размером  $2^{\circ} \times 10^{\circ}$ , более чем в 3 раза превышающих размеры всего РП (рис. 4 АЗ,6, В1,2). Однако и у этого нейрона дальнейшее увеличение размеров стимулов – движение темной полоски шириной 1° и высотой, охватывающей весь вертикальный меридиан зрительных координат (рис. 4 Б1), а также границ света и темноты, смещающихся по всему полю зрения (рис. 4 Б2,3), приводили к полному торможению ответов нейрона. Тестирование этого нейрона далее было продолжено стимулами тех же размеров, но противоположного контраста (светлые). Как видно на рис. 5 А1-6, и этом случае увеличение размеров движущихся светлых пятен и светлых прямоугольников вызывало все более интенсивный ответ нейрона. Максимальная ответная реакция нейрона наблюдалась при применении движущегося светлого пятна диаметром 10° и полоски величиной 2°х10° (рис. 5 А3,6, В1,2). И опять же, при использовании стимулов в виде светлой полоски шириной 1° и высотой, охватывающей весь вертикальный меридиан зрительных координат, а также границ света и темноты, перемещающихся по всему полю зрения, ответы нейрона полностью подавлялись (рис. 5 Б1-3). Рас-



Рис. 4. Паттерны ответов нейрона, представленного на рис.3, на темные движущиеся стимулы разной формы и величины.
А 1–3 – ПСТГ ответов нейрона на движущиеся вдоль горизонтальной оси РП темные пятна разного диаметра, А 4–6 – ПСТГ ответов на движущиеся темные прямоугольники разной высоты; Б 1– ПСТГ реакции на движущуюся темную щель шириной в 1° и высотой, охватывающей весь вертикальный меридиан системы зрительных координат (отсутствие ответа), Б 2,3 – ПСТГ реакции на движение стимула в виде границы света и темноты, смещающейся по всему полю зрения (отсутствие ответа); В 1,2 – графическое распределение числа вызванных потенциалов действия в ответе на каждый из использованных зрительных стимулов

пределение числа потенциалов действия в ответе нейрона в зависимости от использованного стимула показано графически на рис. 5 В1,2.

Результаты экспериментов, представленные в данном исследовании, показали, что параллельное, синхронное активирование окружающего РП пространства может значительно модулировать паттерны ответов нейронов экстрастриарной области 21а на движущиеся зрительные стимулы, оказывая как облегчающее, так и тормозящее влияние. Как оказалось, в большинстве случаев (примерно 70%) облегчающий эффект наблюдался при раздражении ближнего окружения РП, тогда как активирование более удаленных областей поля зрения чаще всего приводило к торможению ответов, вплоть до их полного подавления. У небольшой группы нейронов после облегчающего эффекта, обусловленного увеличением величины стимулов, интенсивность ответа сохранялась на том же уровне и при дальнейшем увеличении стимулов. Кроме того, были зарегистрированы несколько нейронов, ответ которых не претерпевал никаких заметных из-



Рис. 5. Паттерны ответов этого же нейрона на светлые движущиеся стимулы разной формы и величины.

А 1–3 – ПСТГ ответов нейрона на движущиеся вдоль горизонтальной оси РП светлые пятна разного диаметра, А 4–6 – ПСТГ ответов нейрона на движущиеся светлые прямоугольники разной высоты; Б 1 – ПСТГ реакции на движущуюся светлую щель шириной в 1° и высотой, охватывающей весь вертикальный меридиан системы зрительных координат (отсутствие ответа), Б 2,3 – ПСТГ реакции на движение стимула в виде границы света и темноты, смещающейся по всему полю зрения (отсутствие ответа); В 1,2– распределение числа вызванных потенциалов действия в ответе на каждый использованный стимул

менений независимо от величины стимула. Согласно ряду более ранних исследований, модулирующее влияние окружающего РП пространства наблюдается как на уровне сетчатки [15,22], так и в первичной зрительной коре [6,10]. Таким образом, можно сделать вывод, что взаимодействие РП с окружающим зрительным пространством является важным и неотъемлемым компонентом процесса обработки зрительной информации на всех уровнях зрительного анализатора. Еще McIllwain [22] высказал предположение, что наблюдаемое взаимодействие РП с окружающим пространством представляет собой координированную, совместную деятельность РП отдельных зрительно-чувствительных нейронов. В дальнейшем во многих работах была подтверждена эта точка зрения Jones et al. [11], Li et al. [18,19]. Позднее Xing a. Gerstain [31,32] в результате экспериментов по

моделированию активности нейронов соматосенсорной коры головного мозга пришли к выводу, что центральная обработка сенсорной информации осуществляется кластерами нейронов, которые организованы в функциональные группы. Авторы подчеркивали, что такие группы динамичны и могут меняться в зависимости от входных сигналов. В 2004г. Warren et al. [30] подтвердили такое представление. Учитывая насыщенность синаптических контактов между соседними нейронами [4,12], взаимная коммуникация между множеством одновременно активируемых нейронов с перекрывающимися РП становится очень важным элементом в интеграции и диверсификации поступающей зрительной информации. Результаты экспериментов, представленные в данном исследовании, позволяют предположить, что, возможно, именно посредством такого механизма координированной деятельности функциональных групп нейронов и происходит оценка информации о форме и величине зрительного образа.

Поступила 12.05.23

# Ընկալման դաշտը շրջապատող տարածքի ազդեցությունը տեսազգայուն նեյրոնների պատասխանների օրինաչափությունների վրա էքստրաստրիար 21ա շրջանում

## Դ.Կ.Խաչվանքյան, Ա.Ա. Մելիքսեթյան, Վ.Վ. Նալբանդյան

Հետազոտության հիմնական նպատակն էր բացահայտել մոդուլացնող ազդեցությունը, որը գործադրվում է գլխուղեղի կեղևի 21ա դաշտի նեյրոնների արձագանքման ձևերի վրա՝ նրանց ընկալման դաշտի (ԸԴ) շրջապատող տարածության գրգոմամբ։ Արդյունքները ցույց են տվել, որ ԸԴ-ից դուրս տարածության միաժամանակյա գրգոումը զգալի ազդեցություն ունի նեյրոնների ձնշող մեծամասնության շարժվող գրգոիչների նկատմամբ արձագանքների վրա։ Ինչպես պարզվեց, նեյրոնների արձագանքների վրա այս ազդեցությունը կարող է ունենալ ինչպես ինտենսիվացնող, այնպես էլ արգելակող ազդեցություն։ Որպես կանոն, ԸԴ-ի մոտ միջավայրի խթանումը հանգեցնում է նեյրոնի արձագանքի ուժեղացման, իսկ ավելի հեռավոր տարածքների խթանումը՝ նեյրոնի արձագանքների արգելակման, ընդհուպ մինչև ամբողջական ձնշում։ Այսպիսով, ակնհայտ է դառնում, որ միմյանց հետ սինապտիկորեն կապված նեյրոնների ԸԴ-ի միջև փոխազդեցությունը տեսողական պատկերների ձևի և չափի մասին տեղեկատվության կենտրոնական վերլուծության մեխանիզմների կարևոր բաղադրիչ է։

## Receptive Field Surround Influences on the Response Patterns of Visually Sensitive Neurons in Extrastriate Area 21a

#### D. K. Khachvankian, A. A. Meliksetian, V. V. Nalbandyan

The study's main objective was to identify the modulating effect on visually sensitive neuron activity in cortical area 21a by visual stimuli presented in areas outside of the neuron receptive field (RF). The results showed that the simultaneous stimulation of the space outside the RF significantly influences the responses of the vast majority of neurons to moving stimuli. As it turned out, this influence can have both facilitating and inhibitory effects on neuron responses. As a rule, stimulation of the immediate environment of the RF led to an increase in the neuron's response, and stimulation of more distant areas led to inhibition of the neuron's responses up to their complete suppression. Thus, it becomes evident that the mutual influence between RFs of synaptically connected neurons to each other is an essential component in the mechanisms of the central analysis of information about the shape and size of visual images.

## Литература

- 1. *Albus K.* The detection of movement direction and effects of contrast reversal in the cat's striate cortex. Brain Res., 20, 289-293, 1980.
- 2. 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.
- 3. *Blakemore C. and Tobin E. A.* Lateral inhibition between orientation detectors in the cat's visual cortex. Exp. Brain Res., 15, 439-440, 1972.
- 4. Bringuier V., Chavane F., Gleaser L. and Fregnac J. Horizontal propagation of visual activity in the synaptic integration field of area 17 neurons. Science, 283, 695-699. 1999.
- 5. De Angelis G. C., Robson J. G., Ohzawa J. and Freeman R. D. Organization of suppression in receptive fields of neurons in cat visual cortex. J. Neurophysiol., 68, 144-163, 1992.
- 6. *De Angelis G. C., Freeman R. D. and Ohzawa J.* Length and width tuning of neurons in the cat's primary visual cortex. J. Neurophysiol., 71, 347-374, 1994.
- 7. *Fernald R. and Chase R.* An improved method for plotting retinal landmarks and focusing the eyes. Vis. Res., 11, 95-96, 1971.
- Galli L., Chalupa L., Maffei L. and Bisti S. The organization of receptive fields in area 18 neurons of the cat varies with the spatiotemporal characteristics of the visual stimulus. Exp.Brain Res., 71, 1-17, 1988.
- Gizzi M. S., Katz E., Schmer R. A., and Movshon J.A. Selectivity for orientation and direction of motion of single neurons in cat striate and extristriate visual cortex. J.Neurophysiol., 97, 1529-1543, 1990.
- 10. Jones B. H. Responses of single neurons in cat visual cortex to a simple and more complex stimulus. Am. J. Physiol., 218, 1102-1107, 1970.
- 11. Jones H. E., Grieve K. L., Wang W. and Sillito A. M. Surround suppression in primate VI. J. Neurophysiol., 86, 2011-2028, 2001.
- 12. Hensh T. K. and Stryker M. P. Columnar architecture sculpted by GABA circuits in developing cat visual cortex. Science, 303, 1678-1681, 2004.
- 13. *Hubel D. H. and Wiesel T. N.* Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in cat's visual cortex. J. Phisiol., 160, 106-154, 1962.

- 14. *Ikeda H. and Wright M. J.* Functional organization of the periphery effect in retinal ganglion cells. Vis. Res., 12, 1857-1879, 1972.
- 15. *Ikeda H. and Wright M. J.* The outer disinhibitory surround of the retinal ganglion cell receptive field. J. Physiol., 226, 511-544, 1972.
- 16. *Ishida J. M., Scwabe L., Bressloff P.C. and Angelucci A.* Response facilitation from the "suppressive" receptive field surround of macaque VI neurons. J. Neurophysiol., 98, 2168-2181, 2007.
- Khachvankyan D. K., Aslanian H. R., Harutiunian-Kozak B. A., Ghazarian A. L. and Kozak J. A. Responses of cortical extrastriate area 21a neurons specialized in motion detection. Neurophysiology, 47, 191-197, 2015.
- Li C. Y., Pei X., Zhow Y. X. and Mitzlaff H. C. Role of the extensive area outside the Xcell receptive field in brightness information transmission. Vis, Res., 31, 1529-1540, 1991.
- 19. *Li C. Y., Zhow Y. X., Pei X., Qiu F. T., Tang C. Q. and Hu X. Z.* Extensive disinhibitory region beyond the classical receptive field of cat retinal ganglion cells. Vis. Res., 32, 219-228, 1992.
- 20. *Li C. Y. and Li W.* Extensive integration field beyond the classical receptive field of cat's striate cortical neurons-classification and tuning properties. Vis. Res., 34, 2337-2355, 1994.
- 21. *McIllwain J. T.* Receptive fields of optic tract axons and lateral geniculate cells: peripheral extent and barbiturate sensitivity. J. Neurophysiol., 27, 1154-1173, 1964.
- 22. *McIllwain J. T.* Some evidence concerning the physiological basis of the periphery effect in cat's retina. Exp. Brain Res., 1, 265-271, 1966.
- 23. Pack C. C., Hunter J. N. and Born R. T. Contrast dependence of suppressive influences in cortical area MT of alert macaque. J. Neurophysiol., 93, 1809-1815, 2005.
- 24. *Passaglia C. L., Enroth-Cugell C. and Troy J. B.* Effects of remote stimulation on the mean firing rate of cat retinal ganglion cells. J. Neurosci., 21, 5794-5803, 2001.
- 25. Sengpiel F., Sen A. and Blackmore C. Characteristics of surround inhibition in cat area 17. Exp. Brain Res., 116, 216-228, 1997.
- 26. *Sprague J. M., Levi J., DiBerardino A. and Berlucchi G.* Visual cortical areas mediating form discrimination in the cat. J. Comp. Neurol., **1**72, 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 Freeman R. D. Asymmetric suppression outside the classical cortical receptive field of the visual cortex. J. Neurosci., 19, 10536-10553, 1999.
- 29. Walker G. A., Ohzawa J. and Freeman R.D. Suppression outside the classical cortical receptive field. Vis. Neurosci., 17, 369-379, 2000.
- Warren D. J., Koulakov cA. and Norman R.A. Spatio-temporal encoding of a bar's direction of motion ensembles in cat primary visual cortex. Ann. Biomed. Eng., 32, 1265-1275, 2004.
- Xing J. and Gerstain G. J. Networks with lateral connectivity. I. Dynamic properties mediated by the balance of intrinsic excitation and inhibition. J. Neurophysiol., 75, 184-199, 1996.
- Xing J. and Gerstain G. J. Networks with lateral connectivity. II. Development of neuronal grouping and corresponding receptive field changes. J. Neurophysiol., 75, 200-216, 1996.
- 33. Zernicki B. Pretrigeminal cat: a review. Brain Res., 9, 1-14, 1968.