

Экспериментальная и профилактическая медицина

УДК 616.831

DOI: 10.54503/0514-7484-2025-65.4-39

Влияние уровня освещенности на некоторые характеристики зрительных нейронов области 21а коры головного мозга**Д.К. Хачванкян, А.А. Меликсетян, В.В. Налбандян***Институт прикладных проблем физики НАН РА,
0014, Ереван, ул. Г. Нерсисяна, 25**Ключевые слова:* область 21а, зрительные нейроны, фоновое освещение

Зрительная система обеспечивает стабильное восприятие окружающего мира в чрезвычайно широком диапазоне уровней окружающей освещенности. Такая способность обуславливает необходимость постоянно регулировать свою чувствительность, то есть адаптироваться к меняющимся условиям освещенности непосредственного окружения. Адаптация обычно решает две проблемы: повышает чувствительность, когда входные сигналы слабые, чтобы улучшить соотношение сигнал/шум, и снижает чувствительность (уменьшает ответ), когда входные сигналы сильные, для предотвращения насыщения реакции и, таким образом, потери информации [7, 10, 15, 26]. С пионерской работы Гранита [11], в которой впервые было отмечено понижение порога возбудимости ганглиозных клеток сетчатки при темновой адаптации, было положено начало исследованиям модулирования чувствительности сетчатки в зависимости от уровня освещения (световой адаптации). Позднее такие исследования были расширены и проведены на разных уровнях зрительного анализатора. Однако на сегодняшний день подавляющее большинство работ, посвященных изучению этой проблемы, закономерно сконцентрированы на сетчатке и ее отдельных клетках, где активируется этот процесс [1, 18, 21]. Изучению влияния уровня световой адаптации на корковом уровне посвящено небольшое число работ и преимущественно на нейронах первичной зрительной коры. Было установлено, что при сохранении базовых качеств нейрона, таких как избирательность к ориентации и направлению движения стимула, происходит определенная перестройка его рецептивного поля (РП) [8, 13, 19, 20, 23, 24]. Исходя из вышеизложенного, представляет большой интерес исследование воздействия уровня фонового освещения (ФО) на различные функциональные характеристики нейронов ассоциативной области 21а, являющейся важной частью вентрального коркового потока обработки зрительной информации, играющего значимую роль в стереоскопическом бинокулярном зрении и восприятии формы образов [14, 25].

В представленной работе ставилось несколько задач: исследовать влияние уровня ФО на ответные реакции одиночных нейронов области 21a при раздражении их РП неподвижными мерцающими зрительными стимулами, при этом специальное внимание уделялось сопоставлению влияния уровня ФО на ответы нейронов, отличающихся друг от друга по типу – ON, OFF, ON-OFF, и по паттерну ответов – фазические, тонические. Другой вопрос, который мы хотели осветить в ходе экспериментов, установить зависит ли и каким образом частота спонтанной активности (СА) нейронов области 21a от уровня ФО. Как известно, начиная с сетчатки, у нейронов различных отделов зрительного анализатора, даже в полной темноте, при отсутствии какой-либо зрительной стимуляции, регистрируется некоторый уровень спайковой активности. Исследования показали, что частота такой СА в определенной степени зависит от уровня общей освещенности, однако и в этом аспекте также более детально изучены нейроны сетчатки, а высшие корковые отделы малоизучены [2, 9, 16, 22]. Кроме того, на наш взгляд, большой интерес представляет сравнение частоты СА при разных уровнях ФО у нейронов с разными типами и паттернами ответов на неподвижные мерцающие зрительные стимулы, с целью чего и было проведено данное исследование.

Материал и методы

Опыты были проведены на кошках массой 2,5–3,5 кг. Все экспериментальные процедуры и методические приемы описаны детально в предыдущих статьях [12, 13]. Предварительные хирургические процедуры – трахеотомия, введение канюли в бедренную артерию и претригеминальное сечение ствола мозга [27] – выполнялись под эфирным наркозом. В течение эксперимента для полного обезболивания дополнительно вводили хлоралозу 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 21a. Костное окно заливалось 4% раствором агар-агара в физиологическом растворе. Животное обездвигивалось путем внутримышечного введения миорелаксанта дитилина (7 мг/кг) и переводилось на искусственное дыхание, частота которой 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 перепонки осуществлялось путем закапывания в глаз 1% раствора неосинефрина. Артериальное давление поддерживалось на уровне 90–100 мм рт. ст. Для мониторинга состояния животного периодически регистрировали ЭЭГ и ЭКГ.

Импульсную активность одиночных нейронов коры регистрировали вольфрамовыми микроэлектродами с диаметром кончика 1–3 мкм. Получен-

ные данные поступали на цифровой амплитудно-интервальный анализатор и выстраивались постстимульные гистограммы (ПСТГ), с шириной бина 8 мс. Усреднение достигалось суммированием реализаций каждого теста 16 раз. Средние ПСТГ вычислялись путем нормализации силы реакции и корректировки времени до порога вероятности $P < 0,05$ и стандартного отклонения (σ) 4 мс. Обработка результатов измерений и статистический анализ полученных данных проведены программой Excel. Визуальное отображение полученных результатов осуществлялось программой Grapher.

Параметры РП нейронов и расположение *area centralis* относительно зрительных координат определяли на экране периметра, который находился на расстоянии 1,0 м от нодальных точек глаз и мог перемещаться, перекрывая все поле зрения [3]. Зрительную стимуляцию осуществляли путем предъявления неподвижных мерцающих в РП нейрона стимулов в виде пятен разного размера (1–8°), каждая фаза (освещенности-темноты) составляла 500 мс. Освещенность светлых стимулов составляла 1–10 лк. Регистрировались ответы нейронов при 3 уровнях адаптации темновой (фон – 0,1 лк) и световой (фон – 1 лк и 3,5 лк). С целью сохранения разницы между освещенностями стимула и фона (поддержания уровня контраста), вместе с увеличением уровня ФО, повышалась также и освещенность стимула, таким образом обеспечивая постоянство разницы в освещенности между стимулом и фоном. С целью минимизации эффектов влияния рассеянного света в условиях темновой адаптации, для каждого нейрона подбирался размер стимула существенно меньшего, чем величина его РП, при этом вызывающего четкую, выраженную реакцию. Время для световой и темновой адаптации составляло 15 и 30 мин соответственно. При регистрации СА нейрона после соответствующего периода адаптации к конкретному уровню освещенности в течение 2–3 мин, 3 раза регистрировались 10-секундные отрезки активности нейрона, затем данные суммировались, вычислялись средние значения, и частота СА высчитывалась в имп/сек.

Исследование на животных было одобрено этической комиссией Ереванского государственного медицинского университета в соответствии со Всеобщей декларацией о защите животных.

Результаты и обсуждение

В первой серии экспериментов изучалось влияние разных уровней ФО на ответы нейронов области 21a, вызванные неподвижными мерцающими в их РП световыми пятнами разного диаметра. В целом было исследовано 192 нейрона, проявляющих четкие ответы на такого типа стимуляцию. Подавляющее большинство из них – 77% составили нейроны с ON-OFF ответом на вспышки света, то есть нейроны реагировали как на включение, так и на выключение стимула, 15% оказались OFF нейронами, которые реагировали только на выключение света, и 8% являлись ON нейронами и отвечали только на включение света. Полученные результаты показали, что наиболее распространенным эффектом, оказываемым повышением уровня ФО независимо от

функциональных характеристик нейронов, является подавление ответной реакции. Суммарно у 55,2% из всех исследованных нейронов повышение уровня ФО приводило к торможению ответов в большей или меньшей степени. На рис.1 представлены примеры трех нейронов с разными типами ответов, интенсивность реакции которых резко сокращалась при повышении уровня ФО.

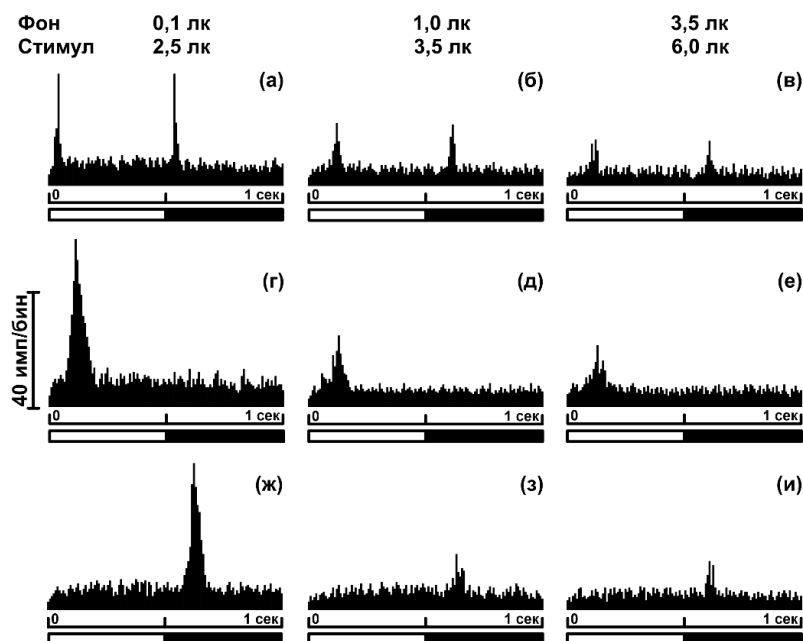


Рис.1. Тормозное влияние фонового освещения на ответы трех нейронов области 21а на неподвижные мерцающие в их РП стимулы: а, б, в – ПСТГ ответов ON-OFF нейрона при разных уровнях ФО, г, д, е – ПСТГ ответов ON нейрона при разных уровнях ФО, ж, з, и – ПСТГ ответов OFF нейрона при разных уровнях ФО. По оси абсцисс – время раздражения – 1 сек, белый прямоугольник под гистограммой – фаза света (500 мс), черный прямоугольник – фаза темноты (500 мс). По оси ординат – число импульсов в бине. Освещенности стимула и фона указаны над гистограммами. Объяснения те же для последующих рисунков

На рис. 1 а, б, в, представлены ответы ON-OFF нейрона на мерцающее пятно света при трех уровнях ФО. Как видно из рис. 1а, в темноте (ФО = 0,1лк) отмечается интенсивный ответ на обе фазы стимуляции. Повышение ФО до 1 лк (рис.1б), затем до 3,5 лк (рис. 1в) при сохранении уровня контраста между стимулом и фоном, приводит к ярко выраженному сокращению числа импульсов в ответе. Аналогичное тормозящее влияние ФО наблюдается и у ON нейрона, представленного на рис.1 г, д, е, а также у OFF нейрона, показанного на рис.1 ж, з, и. Следует подчеркнуть, что у всех трех нейронов повышение ФО уже до уровня 1лк приводит к многократному уменьшению количества импульсов в ответе, которое мало меняется при дальнейшем уве-

личении ФО до 3,5 лк. Также важно отметить, что среди ON-OFF нейронов, во многих случаях, изменения у двух компонентов ответа при разных уровнях ФО происходили независимо друг от друга. В группе ON-OFF нейронов, тормозящих свою активность при ФО, лишь у 56% наблюдались параллельные, согласованные изменения в ответах, причем у 22% из этих нейронов было отмечено полное подавление, а у 34% сокращалось число импульсов в обоих компонентах ответа. Среди остальных ON-OFF нейронов у 28% повышение ФО приводило к полному подавлению OFF ответа, в то время как ON компонент менялся лишь количественно – сокращалось число импульсов. Обратная картина – полное торможение ON компонента и ослабление OFF компонента наблюдались у 16% исследованных ON-OFF нейронов.

Другую группу (24,1%) составили нейроны, в ответах которых при повышении уровня ФО наблюдался облегчающий эффект, выражающийся в увеличении количества импульсов. Примеры нейронов из этой группы представлены на рис.2. Как видим, у всех трех нейронов – ON-OFF – а, б, в, ON – г, д, е и OFF – ж, з, и (рис. 2), при световой адаптации наблюдается существенное увеличение количества разрядов в ответе по сравнению с реакцией в темноте. И в этом случае, как видно на рисунке, также переход от темновой 0,1 лк к световой адаптации уже до уровня 1 лк приводит к основным изменениям в ответах и дальнейшее увеличение ФО до 3,5 лк практически не влияет на ответы. В этой группе также среди ON-OFF нейронов координированные, согласованные изменения двух компонентов ответа происходили только у 59% нейронов. У остальных нейронов эффект ФО у отдельных компонентов ответа проявлялся не согласованно: в большинстве случаев усиление наблюдалось у ON компонента ответа, в то время как OFF компонент почти не менялся.

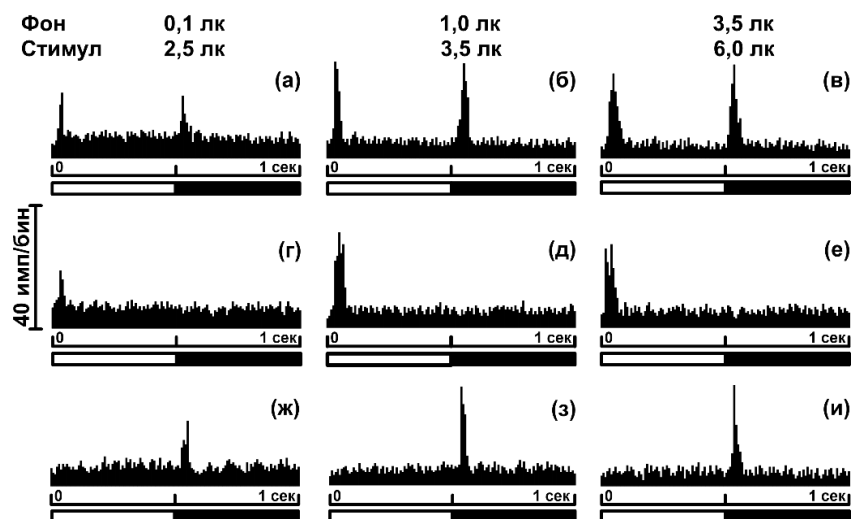


Рис.2. Облегчающее влияние фонового освещения на ответы трех нейронов области 21а на неподвижные мерцающие в их РП стимулы: а, б, в – ПСТГ ответов ON-OFF нейрона при разных уровнях ФО, г, д, е – ПСТГ ответов ON нейрона при разных уровнях ФО, ж, з, и – ПСТГ ответов OFF нейрона при разных уровнях ФО

Последнюю, наименее многочисленную группу (20,7%) составили нейроны, в ответах которых не наблюдалось значимых изменений при повышении уровня ФО. Примеры трех нейронов из этой группы с разными типами ответов представлены на рис.3. Как видно на рисунке, при всех трех рассмотренных уровнях ФО существенных изменений в ответе не наблюдается.

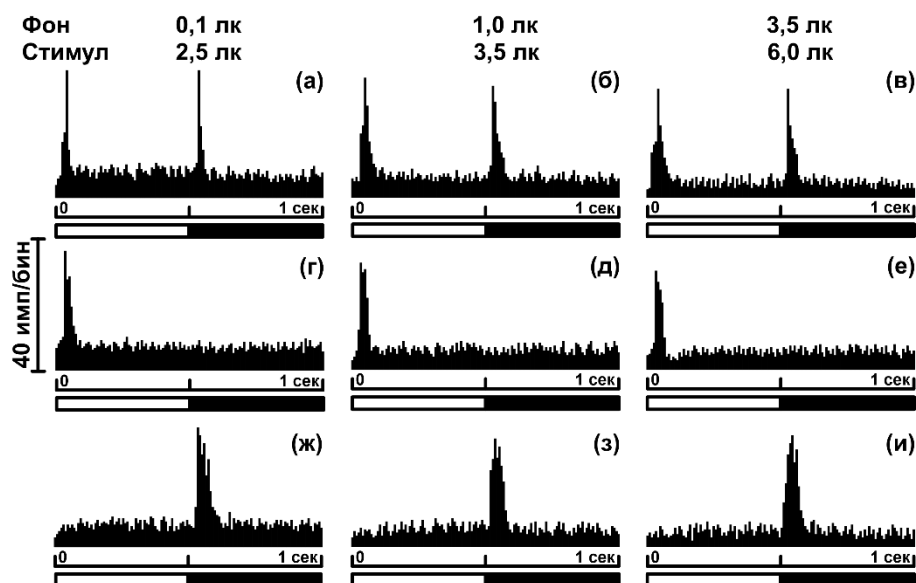


Рис.3. Отсутствие влияния фонового освещения на ответы трех нейронов области 21а на неподвижные мерцающие в их РП стимулы: а, б, в – ПСТГ ответов ON-OFF нейрона при разных уровнях ФО, г, д, е – ПСТГ ответов ON нейрона при разных уровнях ФО, ж, з, и – ПСТГ ответов OFF нейрона при разных уровнях ФО

Таким образом, результаты выявили, что увеличение уровня ФО может оказывать все возможные варианты воздействия на ответы нейронов: торможение, облегчение и отсутствие заметного влияния. Однако сопоставление этих эффектов с другими функциональными свойствами нейронов выявило наличие существенных отличий у разных групп нейронов. В табл.1 количественно представлены все вышеописанные воздействия ФО на различные группы нейронов области 21а, отличающихся типом и паттерном ответов.

Как видно из таблицы, наибольшей чувствительностью к повышению ФО обладают нейроны с тоническим паттерном, интенсивность ответов которых, как правило, резко сокращается, превращаясь в фазический, или полностью исчезает. Нейроны с фазическим паттерном ответов оказались более устойчивыми к переменам уровня освещенности, и во многих случаях эффект повышения уровня ФО выражался в количественном сокращении числа разрядов. Среди нейронов с фазическим паттерном ответа тормозное влияние ФО наблюдается чаще всего среди OFF нейронов, а наименее подвержены влиянию ФО – ON нейроны.

Таблица 1

Влияние уровня фонового освещения на ответы нейронов области 21а нейронов, отличающихся типом и паттерном ответов

Тип нейрона	Количество нейронов	Торможение, %	Облегчение, %	Без изменения, %
ON-OFF фазические	99	47,5	30,0	22,5
OFF фазические	19	52,0	16,0	32,0
ON фазические	10	42,8	42,8	14,4
Среднее для фазических	–	47,5	29,6	22,9
ON-OFF тонические	49	79,2	12,7	8,1
OFF тонические	9	78,0	11,0	11,0
ON тонические	5	80,0	20,0	–
Среднее для тонических	–	79,1	14,6	6,3
Общее среднее	–	55,2	24,1	20,7

В следующей серии экспериментов исследовались характеристики СА нейронов области 21а, ее зависимости от уровня фонового освещения и в сопоставлении с разными типами и паттернами ответов. После идентификации нейрона, как зрительного, и определения его базовых функциональных характеристик, стимуляция прекращалась, предоставлялось время для адаптации – к темновой 0,1лк, а затем световой 2лк, и регистрировалась СА нейрона.

Таблица 2

Основные характеристики спонтанной активности нейронов области 21а, отличающихся типом и паттерном ответов при разных уровнях фонового освещения

Группы нейронов	Число нейронов	Средняя частота спонтанной активности имп/сек	σ	Средняя частота спонтанной активности имп/сек	σ
		0,1 лк		2 лк	
ON-OFF фазические	34	4,40	0,11	4,00	0,10
OFF фазические	18	4,61	0,15	3,80	0,12
ON фазические	9	4,52	0,20	4,25	0,19
ON-OFF тонические	19	4,29	0,08	3,80	0,07
Среднее	–	4,45	0,135	3,96	0,12

В целом детально были исследованы 86 нейронов. Как показали результаты, у нейронов области 21а в условиях темновой адаптации достаточно низкая частота СА, так у 23% она составляла 1 имп/сек, большинство (64%) нейронов имели частоту до 5 имп/сек, 24% нейронов проявляли частоту СА от 5 до 10 имп/сек и у 12% нейронов она превышала 10 имп/сек. Среднестатистическая

частота СА в темноте составила 4,45 имп/сек. При повышении уровня ФО до 2лк частота СА еще более снижается, и средняя частота составила 3,96 имп/сек. В табл. 2 суммированы показатели СА у нейронов, отличающихся типом и паттерном ответов, при разных уровнях ФО.

Таким образом, как видно из табл.2, частота СА в темноте для всех групп нейронов в среднем выше (4,45), чем при ФО 2лк (3,96). При сопоставлении величин частот СА у нейронов, по-разному реагирующих на неподвижные мерцающие вспышки света обнаружилось, что средняя частота СА фазических нейронов превышает таковую у тонических. Наиболее высокая средняя частота СА в темноте отмечена у чисто OFF фазических нейронов и при этом у них же наблюдается наиболее существенное ее понижение при повышении ФО. Также оказалось, что минимальное влияние повышение уровня ФО оказывает на СА чисто ON нейронов.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что уровень ФО безусловно оказывает заметное влияние на функциональные характеристики нейронов области 21а. Исследованная в данной работе такая характеристика зрительного нейрона, как реакция на неподвижный мерцающий стимул, оказалась существенно модулируемой уровнем ФО. При том, что влияние ФО оказалось неоднозначным, большинство нейронов испытывали тормозное влияние. Ранее схожие результаты были получены при исследовании ганглиозных клеток сетчатки [4, 18], нейронов первичной зрительной коры [5] и постеротемпоральной области коры [17]. В аспекте влияния ФО на СА нейронов области 21а эффект оказался более определенным – средние показатели частоты СА у всех нейронов, независимо от типа и паттерна ответа, в темноте ощутимо выше таковых при световой адаптации, видимо в этом случае определенное значение имеет отмеченная нами разница в степени изменения частоты СА у нейронов с разными характеристиками. Эти результаты также схожи с ранее полученными данными относительно нейронов сетчатки, латерального коленчатого тела и стриарной коры [6, 16], у которых повышение ФО приводит к снижению СА. Для более полного представления о перестройке, происходящей в деятельности центральных зрительных нейронов при изменении уровня ФО, необходимо дальнейшее исследование более широкого спектра их функциональных свойств.

Поступила 23.09.25

Լուսավորության մակարդակի ազդեցությունը 21ա շրջանի տեսազգայուն նեյրոնների որոշ բնութագրերի վրա

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

Ներկայացված են հետազոտության արդյունքները, որոնք վերաբերում են ֆոնային լուսավորության (ՖԼ) մակարդակի ազդեցությանը 21ա դաշտի

առանձին տեսողական նեյրոնների պատասխանների վրա, երբ նրանց ընկալման դաշտերը գրգռվում են անշարժ թարթող տեսողական գրգռիչներով: Ստացված տվյալները ցույց տվեցին, որ ուսումնասիրված նեյրոնների մեծ մասի մոտ ՖԼ մակարդակի բարձրացումն այս կամ այն չափով արգելակում է պատասխանները: Միննույն ժամանակ որոշ նեյրոնների մոտ, ընդհակառակը, պատասխաններն ուժեղացել են ՖԼ մակարդակի բարձրացման հետ, իսկ մյուս խմբի նեյրոնների մոտ պատասխանները գրեթե չեն փոխվել: ՖԼ ազդեցության համադրությունը տարբեր տեսակների և ձևաչափերի պատասխաններով նեյրոնների վրա ցույց տվեց, որ ՖԼ մակարդակի աճի նկատմամբ առավել զգայունություն են ցուցաբերում տոնիկ ձևաչափերի պատասխաններով նեյրոնները: Ֆազիկ ձևաչափի պատասխաններով նեյրոններն ավելի կայուն գտնվեցին լուսավորության մակարդակի փոփոխությունների նկատմամբ: ՖԼ արգելակող ազդեցությունն առավել հաճախ դիտվում է OFF նեյրոնների մոտ, իսկ ամենաքիչը ՖԼ ազդեցությանը ենթակա են ON նեյրոնները: ՖԼ մակարդակի ազդեցության ուսումնասիրությունը 21ա դաշտի նեյրոնների սպոնտան ակտիվության (ՄԱ) հաճախականության վրա ցույց տվեց, որ իմպուլսների միջին հաճախականությունը բավականին ցածր է եղել և մթության ադապտացիայի պայմաններում (0,1 լուքս) կազմել է 4,45 իմպ/վրկ: ՖԼ մակարդակի բարձրացումը մինչև 2 լուքս հանգեցրել է ՄԱ հաճախականության միջին արժեքի նվազման՝ հասնելով 3,96 իմպ/վրկի: Ամենաբարձր միջին ՄԱ հաճախականությունն ունեցել են OFF նեյրոնները՝ ֆազիկ ձևաչափի պատասխանով, իսկ ամենացածր միջին ցուցանիշը նկատվել է տոնիկ ձևաչափի պատասխանով ON-OFF նեյրոնների մոտ:

Impact of Lighting Intensity on Certain Properties of Visual Neurons in Area 21a

D.K. Khachvankyan, A.A. Meliksetyan, V.V. Nalbandyan

This study presents observations on how background illumination (BI) affects the responses of individual visual neurons in area 21a, stimulated by stationary flickering visual stimuli that activate their receptive fields (RF). The data indicate that as the BI level rises, most of the examined neurons exhibit varying degrees of response inhibition. Nevertheless, as BI levels increased, the responses in one set of neurons remained rather constant, whilst another group exhibited an increase in responses. An assessment of the effects of BI influence on neurons exhibiting various response types and patterns indicates that neurons with a tonic response pattern demonstrate the highest sensitivity to elevated BI levels. Research indicated that neurons exhibiting phasic responses show greater resilience to variations in light intensities. OFF neurons are more prone to demonstrate the inhibitory influence of BI, while ON neurons are less susceptible to its effects. A study investigating the influence of BI levels on the incidence of spontaneous activity (SA) in neurons of the 21a area revealed that the

mean pulse frequency was comparatively low, recorded at 4,45 pulses per second under dark adaptation conditions (0,1 lx). Upon elevating the BI level to 2 lx, the mean SA frequency diminished to 3,96 imp/sec. OFF neurons demonstrating a phasic response pattern displayed the greatest mean SA frequency, whereas ON-OFF neurons exhibiting a tonic response pattern revealed the lowest mean frequency.

Литература

1. Barlow H.B., Fitzhugh R. and Kuffler S.W. Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation J. Physiol., 137, 338–354, 1957.
2. Barlow H.B. and Levick W.R. Changes in the maintained discharge with adaptation level in the cat retina. J. Physiol., 202, 699–718, 1969.
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. Chander D. and Chichilnisky E.J. Adaptation to temporal contrast in primate and salamander retina. J. Neurosci., 21, 9904–9916, 2001.
5. Chao-yi Li. and Creutzfeldt O. The representation of contrast and other stimulus parameters by single neurons in area 17 of the cat. Pflügers Archiv, 401, 304–314, 1984.
6. Corazza R., Tradardi V. and Umiltà C. Tonic responses to steady diffuse illumination of the maintained neuronal discharge in the cat central visual pathways. Brain Res., 27, 241–250, 1971.
7. Demb J.B. Functional circuitry of visual adaptation in the retina J. Physiol., 586, 4377–4384, 2008.
8. Duffy K.R. and Hubel D.H. Receptive field properties of neurons in the primary visual cortex under photopic and scotopic lighting conditions. Vision Res., 47, 2569–2574, 2007.
9. Frishman L.J. and Levine M.W. Statistics of the maintained discharge of cat retinal ganglion cells. J. Physiol., 339, 475–494, 1983.
10. Gaudry K.S. and Reinagel P. Contrast adaptation in a nonadapting LGN model. J. Neurophysiol., 98, 1287–96, 2007.
11. Granit R. The dark adaptation of mammalian visual receptors. Acta Physiol. Scand., 7, 216–220, 1944.
12. Harutiunian-Kozak B.A., Khachvankian D.K. and Dyavadian R.L. Effects of background illumination on visually evoked responses of neurons in the Clare-Bishop area of the cat. Acta Neurobiol. Exp. 1981, 41, 471–480.
13. Harutiunian-Kozak B.A., Ghazaryan A.L., Momjian M.M., Khachvankian D.K. and H.R. Aslanian. Contrast-dependent restructuring of neuronal visual receptive fields in the cat extrastriate cortex. Neurophysiology, 49, 36–43, 2017.
14. Kayser C. and König. P. Feature selectivity in area 21a of the cat. NeuroReport 17, 809–812, 2006.
15. Kohn A. Visual adaptation: physiology, mechanisms, and functional benefits J. Neurophysiol., 97, 3155–64, 2007.

16. *Kuffler S.W., Fitzhugh R. and Barlow H.B.* Maintained activity in the cat's retina in light and darkness. *J. Gen. Physiol.*, 40, 683–702, 1957.
17. *Manasyan K.A.* Adaptivity of receptive fields of neurons in the posterotemporal cortex and their sensitivity to parameters of light stimulation in cats. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 18, 43–49, 1988.
18. *Milosavljevic N., Storchi R., Eleftheriou C.G., Colins A., Petersen R.S. and Lucas R.J.* Photoreceptive retinal ganglion cells control the information rate of the optic nerve. *Proc. Natl. Acad. Sci., U S A*, 115, E11817–E11826, 2018.
19. *Nunokawa S.* Effects of background illumination on the receptive field organization of single cortical cells in area 18 of the immobilized cat. *Jap. J. Physiol.*, 1973, 23, 13–25.
20. *Ramo A.S., Freeman R.D. and Macy A.* Comparison of response properties of cells in the cat's visual cortex at high and low luminance levels. *J. Neurophysiol.*, 54, 61–72, 1985.
21. *Ruda K., Rudzite A.M. and Field G.D.* The functional organization of retinal ganglion cell receptive fields across light levels. Published in bioRxiv, DOI:10.1101/2022.09.15.508164.
22. *Sanseverino E.R., Galletti C. and Maioli M.G.* Maintained activity of single neurons in the cat visual cortex at different levels of retinal adaptation. *Brain Res.*, 124, 251–61, 1977.
23. *Sanseverino E.R., Galletti C. and Squatrito S.* Stimulus-response function at several levels of background luminance, in the cat visual areas 17 and 18. *Experientia*, 35, 358–359, 1979.
24. *Sasaki H., Saito H.Y., Bear D.M. and Ervin F.R.* Quantitative variation in striate receptive fields of cats as a function of light and dark adaptation. *Exp. Brain Res.*, 13, 273–293, 1971.
25. *Villeneuve M.Y., Vanni M.P. and Casanova C.* Modular organization in area 21a of the cat revealed by optical imaging: comparison with the primary visual cortex. *Neuroscience*, 164, 1320–1333, 2009.
26. *Weber A.I., Krishnamurthy K. and Fairhall A.L.* Coding Principles in Adaptation. *Annu Rev. Vis. Sci.*, 5, 427–449, 2019.
27. *Zernicki B.* Pretrigeminal cat: a review. *Brain Res.*, 9, 1–14, 1968.