

## 鲫鱼外层视网膜突触强度可塑性及模型分析

郑雷<sup>1</sup>, 庄天戈<sup>1</sup>, 胡剑锋<sup>2</sup>, 刘渝<sup>2</sup>, 梁培基<sup>2</sup>

(1. 上海交通大学生命科学技术学院生物医学工程系, 上海 200030;

2. 中国科学院上海生命科学研究院上海生理研究所, 上海 200031)

**摘要:** 视网膜亮度型水平细胞的光谱敏感性随刺激模式而变。建立一数学模型以对此种现象的生理机制进行探讨。模型包括两个并行的信号通道, 即红敏视锥和绿敏视锥信号通道, 神经元之间的突触连接强度在模型中表示为相应通道的放大系数; 系统输出, 即水平细胞对光反应幅度, 为由两个通道输出之线性总和。模型假设各个通道的状态是可调的, 其各个时刻的放大系数与其自身状态呈正相关, 而与系统输出呈负相关。模型输出能对实验数据做出较好的描述。

**关键词:** 视网膜水平细胞; 光谱敏感性; 对光反应; 模型分析

**中图分类号:** Q811.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-6737(2001)03-0477-10

在鲤科鱼视网膜, 亮度型水平细胞(L型水平细胞)接收来自红敏和绿敏两类视锥系统的输入。不同视锥输入信号在水平细胞上具有相互作用, 其效应呈相互增强或相互抑制, 在很大程度上取决于信号间的相互时相关系。早期曾有报道, 在金鱼视网膜上施予一短暂绿色调节光, 可导致L型水平细胞对紧随其后的红色刺激光的电反应明显增大, 反应了L型水平细胞上红敏和绿敏视锥信号的相互增强作用<sup>[1]</sup>。然而, 亦有报道, 持续的红光作用使L型水平细胞对随后施加的绿光刺激的电反应变小, 表明水平细胞上亦存在红敏-绿敏-视锥信号的相互抑制作用<sup>[2]</sup>。除了上述电生理方面的证据, 尚有形态学方面的依据表明视锥和水平细胞之间突触连接的强度是可调节的, 其调节作用在相当程度上依赖于相关神经元的活动程度<sup>[3,4]</sup>。

最近实验结果表明, L型水平细胞对不同视锥信号输入的反应可因给光刺激模式而变化<sup>[5]</sup>, 表明其光谱敏感特性可为刺激模式所调节。本项研究的目的在于, 应用系统方法, 对电生理实验中观察到的不同波长(501nm, 绿色; 703nm, 红色)重复闪光刺激作用时鲫鱼视网膜L型水平细胞光谱敏感性的变化现象进行分析, 据此对离体灌流的鲫鱼视网膜外网状层突触连接强度随刺激模式而变化的动态过程提出一个系统模型。

### 1 实验材料与数据获取

实验方法如前文所述<sup>[5]</sup>。鲫鱼体长15~20cm, 在自然光照条件下饲养于室内透明鱼缸中。在解剖手术之前暗适应20分钟, 以利于视网膜的分离。然后在暗红光照明条件下迅速取出眼球, 弃去角膜及晶状体, 将视网膜与色素上皮分离并随即置于灌流小槽中, 用通以95%

收稿日期: 2000-12-18

基金项目: 中国科学院“九五”重大项目(KJ952-S1); 中国科学院生物科学与生物技术研究特别支持费(STZ-01-28)

作者简介: 郑雷, 1978年生, 在读硕士研究生, 电话: (021)52540226, E-mail: zleizheng@citiz.net.

通讯作者: 梁培基, 1962年生, 副研究员, 博士, 电话: (021)64370080, 传真: 021-64332445,

E-mail: pliang@server.shcnc.ac.cn.

$O_2$  和 5%  $CO_2$  混合气体的任氏液(内含 116.0mmol/L NaCl, 2.4mmol/L KCl, 1.2mmol/L  $CaCl_2$ , 1.2mmol/L  $MgCl_2$ , 1.0mmol/L  $NaH_2PO_4$ , 30.0mmol/L  $NaHCO_3$ , 10.0mmol/L 葡萄糖), 以 1.4ml/min 的流速进行灌流, 以维持标本的正常生理状态。光刺激系统主要由光源(100W 卤钨灯, 德国 Osram)、快门(MS-101, 日本 Hirogo)、干涉滤色片(波长选择)、中性滤色片(光强调节)等部件组成。刺激光通过光学系统形成投射于视网膜表面的直径为 8mm 的均匀圆形光斑。刺激光的强度由 UDT-114A(美国 United Detector Technology)测定。本项研究中光强均以相对对数单位表示。未经衰减( $\log I = 0$ )的 703nm 光强度为  $6.11 \times 10^{13}$  光子/( $cm^2 \cdot s$ )。实验中所用红光(703nm)刺激相对强度为 -1.13 对数单位, 绿光(501nm)刺激相对强度为 -2.21 对数单位。实验采用重复闪光刺激, 闪光频率 1Hz, 给光时程 500ms, 重复闪光持续 20 次。刺激时神经元电反应由玻璃微电极从胞内测得(参考电极置于任氏液中), 经由微电极放大器(MEZ-8300, 日本 Kohden)放大, 实时显示于示波器(DSS-6521, 日本 Kikusui)上。细胞反应所产生膜电位变化通过 A/D 接口(AD8111, 台湾 ADlink)采样, 频率为 200Hz, 数据存储于计算机硬盘上供离线分析用。

## 2 系统模型建立

### 2.1 系统模型的结构及参数

从生理学角度而言, 本项研究主要在于分析鲫鱼外层视网膜中视锥细胞和亮度型水平细胞之间信号传递及其随刺激模式变化的情况。鲫鱼视网膜亮度型水平细胞接受来自两类视锥细胞的信号输入: 一类是红敏视锥, 其膜电位对光反应灵敏度曲线在红光波段(623nm 处)存在响应峰值; 另一类是绿敏视锥, 其膜电位对光反应灵敏度曲线在绿光波段(537nm 处)存在响应峰值<sup>[6]</sup>。视锥细胞与水平细胞之间通过突触连接相互传递信息。由于水平细胞同时接收两种视锥的输入信号, 又将自身膜电位的变化反馈给视锥细胞, 因而它的膜电位响应特征随着输入刺激的光谱特性及时相关系的不同而具有丰富的变化。我们的系统模型就是按照这样的生理特性设计的。

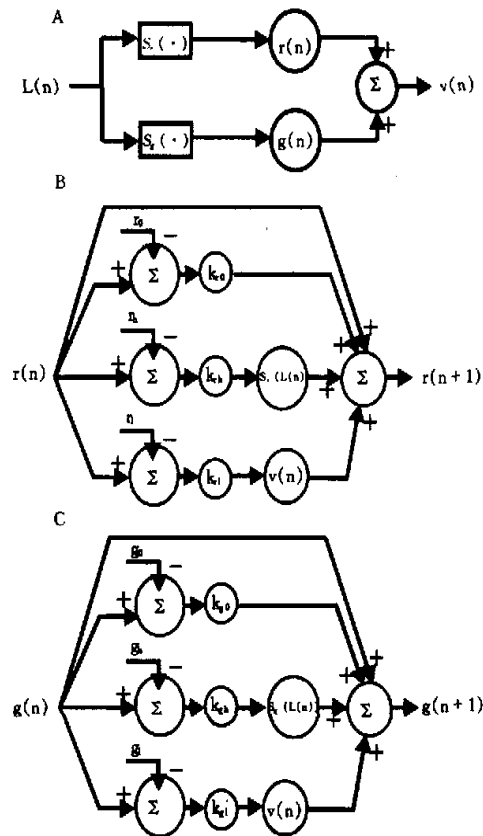


Fig.1 Block diagram representation of the model system. A, the horizontal cell's response to light stimulus is represented by the model output  $v(n)$ , which consists of signals of red- and green-sensitive pathways. B, C, modulation of the gain of the two signal pathways ( $r(n)$  and  $g(n)$ ) respectively

本项研究中,我们将主要分析在一定的条件下,由鲫鱼外层视网膜中突触强度的可塑性所引起的亮度型水平细胞上红敏和绿敏视锥信号之间的竞争现象,在确定的闪光频率(1Hz)及给光时程(500ms)条件下建立系统模型。同时,模型忽略了响应的暂态特性,即给光过程中水平细胞对光反应产生的膜电位变化的动态过程,仅对其反应幅度进行考察。

根据实验结果所得到的数据,所设计的模型结构如图1A。模型系统光输入为 $L(n)$ ,其取值为:

$$L(n) = \begin{cases} R & \text{红光输入} \\ G & \text{绿光输入} \\ 0 & \text{无输入} \end{cases}$$

模型系统输出为 $v(n)$ ,代表水平细胞的膜电位变化,其取值对应于膜电位响应峰值的相对幅度,为关于对照状态时水平细胞对光反应幅度归一。根据系统的生理学性质,设系统有两个时变参数, $r(n)$ 和 $g(n)$ ,分别表示系统两个信号通道(红敏视锥信号通道和绿敏视锥信号通道)的放大系数,即红敏、绿敏视锥与水平细胞之间突触连接的强度。其变化特性如图1B、1C所示。

数学上可表示为:

$$v(n) = S_r(L(n)) \cdot r(n) + S_g(L(n)) \cdot g(n) \quad (1)$$

$$\Delta r(n) = S_r(L(n)) \cdot k_{r*} \cdot (r(n) - r_0) + v(n) \cdot k_{r1} \cdot (r(n) - r_1) + k_{r0} \cdot (r(n) - r_0) \quad (2a)$$

$$r(n+1) = r(n) + \Delta r(n) \quad (2b)$$

$$\Delta g(n) = S_g(L(n)) \cdot k_{g*} \cdot (g(n) - g_0) + v(n) \cdot k_{g1} \cdot (g(n) - g_1) + k_{g0} \cdot (g(n) - g_0) \quad (3a)$$

$$g(n+1) = g(n) + \Delta g(n) \quad (3b)$$

其中,式(1)为输出方程。式中的 $S_r(\cdot)$ 和 $S_g(\cdot)$ 分别为由红敏视锥细胞和绿敏视锥细胞的相对光谱敏感度函数所决定的两条信号通道对相应光刺激的输入分配,在确定波长 $\lambda$ 输入时,可简写为 $S_r(\lambda)$ 和 $S_g(\lambda)$ 。当信号作用于系统时,两条信号通道对信号的响应为由各自相对光谱敏感度函数分别决定。例如,给予红光刺激时 $L(n) = R$ ,红敏信号通道接收的输入为 $S_r(R)$ ,同时,绿敏信号通道的输入为 $S_g(R)$ 。然后,两条通道对所收信号按实时放大系数 $r(n)$ 和 $g(n)$ 分别进行放大输出。最后,系统输出为两条通道输出的和。于是,在红光输入的情况下,系统输出为 $v(n) = S_r(R) \cdot r(n) + S_g(R) \cdot g(n)$ 。

式(2)、(3)为参数方程,分别描述输入信号作用下红敏、绿敏信号通道放大系数的变化。(2a)、(3a)分别为时刻 $n$ 两条通道放大系数变化量 $\Delta r(n)$ 和 $\Delta g(n)$ ,其分别由激励、抑制和恢复三个部分组成。其中激励项当输入不为0时,取值为正,其值与被考察突触的网上强度成正比,其增益系数为 $k_{**}$ ( $*$  =  $r, g$ ),反映了突触强度的自增强效应;抑制项幅值和水平细胞反应幅度与突触网上强度之间的乘积成正比,其增益系数 $k_{*1}$ 为负数,反映了水平细胞输出和突触强度间的负反馈关系;恢复项和突触强度与稳态值之间的差值成正比,增益系数为 $k_{*0}$ ,其意义为,突触强度在一定刺激模式作用下产生的增强或抑制,将在刺激撤销后逐渐恢复并接近其稳态值。

## 2.2 系统的性质

实验结果表明,水平细胞对光反应具有下列特点:(1)静息趋稳特性,即当连续较长一段时间没有输入后,给予某一波长光刺激,此时水平细胞对此刺激光的反应幅值是一个稳态值(如

输入红光, 输出  $v = v_{0r}$ ); (2) 相同输入的自激励作用, 即连续输入某一波长光, 水平细胞的反应输出会不断增强并趋于一个相对高值 (如连续输入红光, 最终输出  $v \rightarrow v_{rr}$ , 有  $v_{rr} > v_{0r}$ ); (3) 不同输入间的相互抑制作用, 即在连续输入某一波长光之后, 水平细胞对另一波长光刺激的反应幅值将接近于一个相对低值 (如连续输入绿光后再输入红光, 输出  $v = v_{gr}$ , 有  $v_{gr} < v_{0r}$ )。这三个特点的综合结果, 就形成了一种具有竞争特性的自增强和互抑制作用。

在模型中, 系统由红敏视锥-水平细胞和绿敏视锥-水平细胞两条信号通道组成, 其特征由模型中的相对光谱敏感度函数和放大系数表征, 而后的变化则是由方程决定的。即各通道激励分项体现了通道增益变化的正反馈; 由后级 (水平细胞) 输出的幅值与通道增益之间的负反馈相互作用构成各通道的抑制作用。因此, 当系统输入为 0 时, 只有式(2a)和式(3a)中的恢复项作用, 使状态变量趋于一个稳态值。当系统处于一定的刺激模式时, 激励作用项通过正反馈使状态变量呈增大趋势, 抑制作用项则通过负反馈的作用使状态变量在一定程度上减小。不同波长光输入作用下不同信号通道放大系数的增强与抑制, 由输入信号对各通道形成的激励作用及输出效应对其所产生的负反馈等诸方面因素综合决定。

### 3 结 果

#### 3.1 实验数据

图 2 所示为电生理实验结果一示例<sup>[5]</sup>。重复红色闪光 (703nm;  $\log I = -1.13$ , 给光时程 500ms, 闪光频率 1Hz, 连续闪烁 20 次) 使水平细胞对红光反应幅度逐渐增大, 并趋于稳定。重复红色闪烁刺激前后细胞对红光反应幅度分别为 28.4mV 和 33.3mV, 刺激后比刺激前反应幅度增加了 17.2%。而红光闪烁前后细胞对绿光 (501nm,  $\log I = -2.21$ ) 刺激的反应幅度明显降低, 由 27.9mV 降低至 22.5mV, 下降了 19.4%。这说明对红敏视锥-水平细胞通路的持续刺激导致水平细胞对红敏视锥信号输入反应敏感性的增强和同时发生的水平细胞对绿敏视锥信号输入反应敏感性的降低。相似实验中, 重复绿色闪光 (501nm,  $\log I = -2.21$ , 闪光

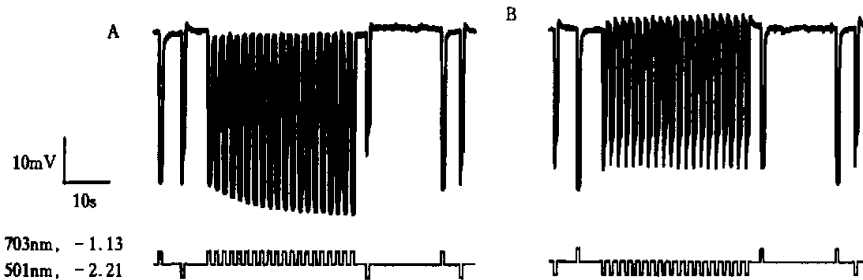
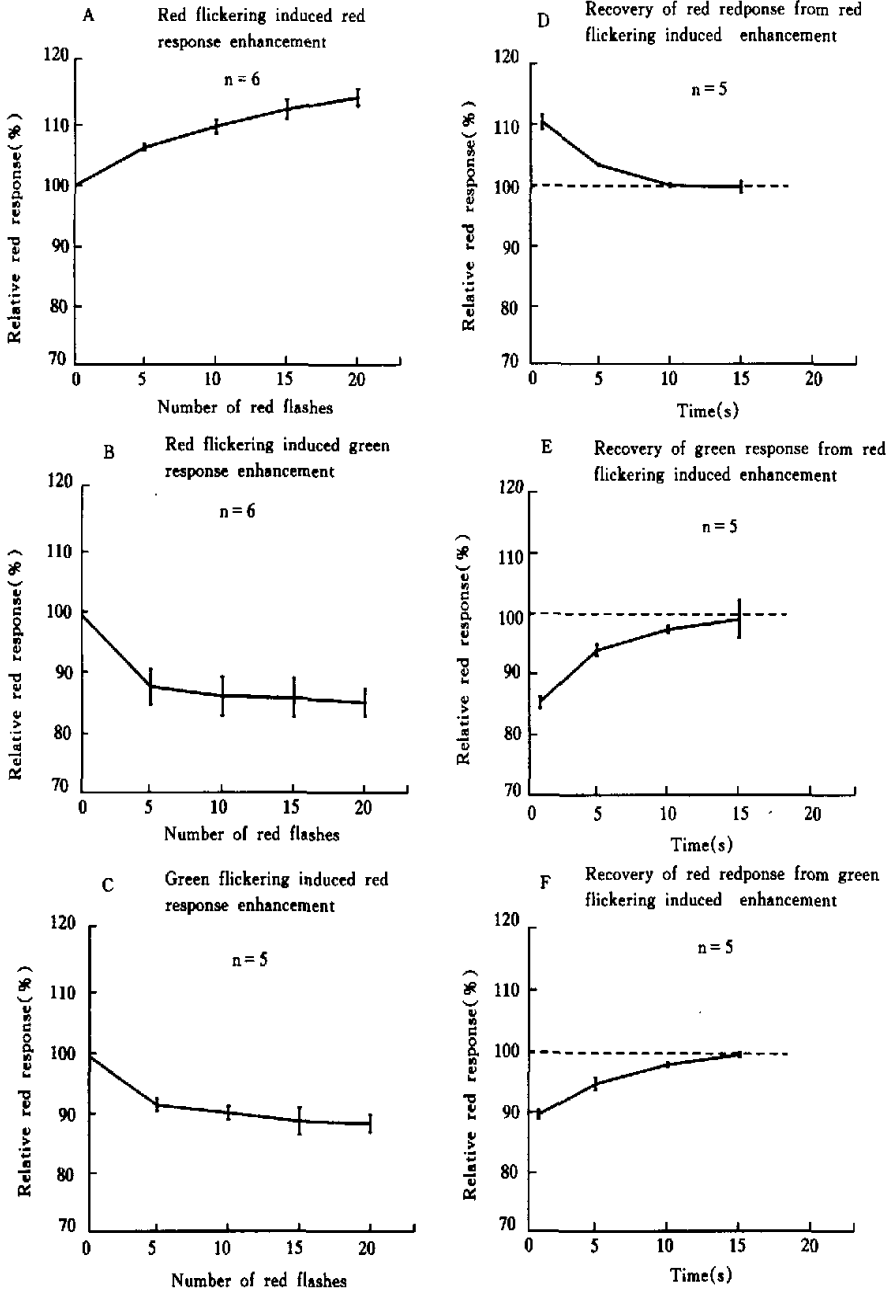


Fig.2 Effects of flickering light on LHC's chromatic plasticity. A, an LHC's light response before, during and after a red (703nm,  $\log I = -1.13$ ) flickering sequence (upper panel, LHC's response; lower panel, light flash signal). The repetitive red flashes increased the cell's red response but depressed its green response. The cell's chromatic sensitivity change was reversible. B, the cell's light response before, during and after a green (501nm,  $\log I = -2.21$ ) flickering sequence. No significant increase was observed in the cell's response to green light during the period of repetitive flashes; however, the cell's response to red flash was remarkably reduced. The change was reversible

时程 500ms, 闪光频率 1Hz, 连续闪烁 20 次)作用也可导致水平细胞光谱敏感特性的改变。虽然绿色闪光并未引起水平细胞对绿光刺激反应幅度的显著增大, 却使细胞对红光 (703nm,  $\log I = -1.13$ ) 反应受到明显压抑(绿色闪光刺激前后分别为 30.1mV 和 26.6mV), 反应幅度下降了 11.6%。



**Fig.3** The time course of development and recovery of flickering induced LHC chromatic plasticity. A, the development of red flickering induced red response enhancement. The response amplitude was sampled every 5s, and normalized against the value measured during control (mean  $\pm$  S.E.). B, the process of red flickering induced green response depression. The cells' green responses were measured during control, as well as immediately after 5, 10, 15, 20 red flashes were applied. C, the process of green flickering induced red response depression. D, the recovery of LHCs' red response from red flickering induced enhancement. The cells' red responses were measured immediately, as well as 5, 10, 15s after the 20-s red flickering had ceased. E, the recovery of green response from red flickering induced depression. F, the red response recovery from the green flickering induced depression.

为了考察研究水平细胞电学反应在不同刺激模式下产生的动态变化, 实验对不同刺激模式下水平细胞反应变化的过程进行了采样<sup>[5]</sup>。连续红光闪烁刺激下细胞对红光反应的增大过程可直接在 20 次闪光时测得。图 3A 中为间隔 5 次的相对响应幅度(与闪光刺激给予前测得之对照值相比, 均值  $\pm$  标准误)。为了测得连续红光闪烁刺激下细胞对绿光反应的抑制过程, 实验分别测量了连续红光闪烁前及闪烁 5 次、10 次、15 次、20 次之后的细胞对绿光刺激的反应。图 3B 中给出了它们的相对响应幅度。同样, 实验测得连续绿光闪烁刺激下细胞对红光反应的抑制过程, 如图 3C 所示。数据显示, 异色抑制过程与同色激励过程相似。实验还进一步测量了同色激励和异色抑制在刺激信号撤消后的恢复过程, 图 3D-F 分别对应图 3A-C 所示效应在连续闪光刺激撤消后的恢复过程。

**Table 1** Parameter values for the model and robust test

Parameters	Values	Maximum Relative Errors (%)			
		90*	95*	105*	110*
$k_{rh}$	0.2884	6.8	3.5	1.4	2.9
$k_{rl}$	-0.12415	5.7	2.7	2.5	4.9
$k_{gh}$	-0.00492	2.9	1.4	1.4	2.9
$k_{gl}$	-0.01277	4.8	2.4	2.4	4.7
$k_{ro}$	-0.27	2.4	1.1	1.0	2.0
$k_{go}$	-0.21	3.5	1.7	1.6	3.0
$\tau_b$	0.205672	1.7	0.8	0.9	1.7
$\tau_l$	-0.16711	0.8	0.3	0.4	0.8
$g_h$	44.17596	2.9	1.5	1.5	2.9
$g_l$	-9.13769	4.6	2.3	2.3	4.6
$r_o$	0.833	8.6	4.2	4.2	8.4
$g_o$	0.833	6.0	3.0	3.0	6.0

\* Relative changes of parameter values (%)

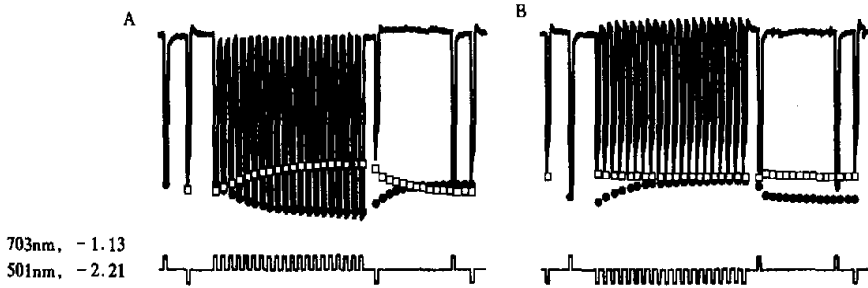


Fig.4 Model output compared to experimental measurement of flickering light induced LHC's chromatic plasticity. Upper panels, LHC's response: solid lines, experimental records; circles and squares, the calculated cell's response amplitude to red and green stimuli at each moment, respectively. Lower panels, light signals

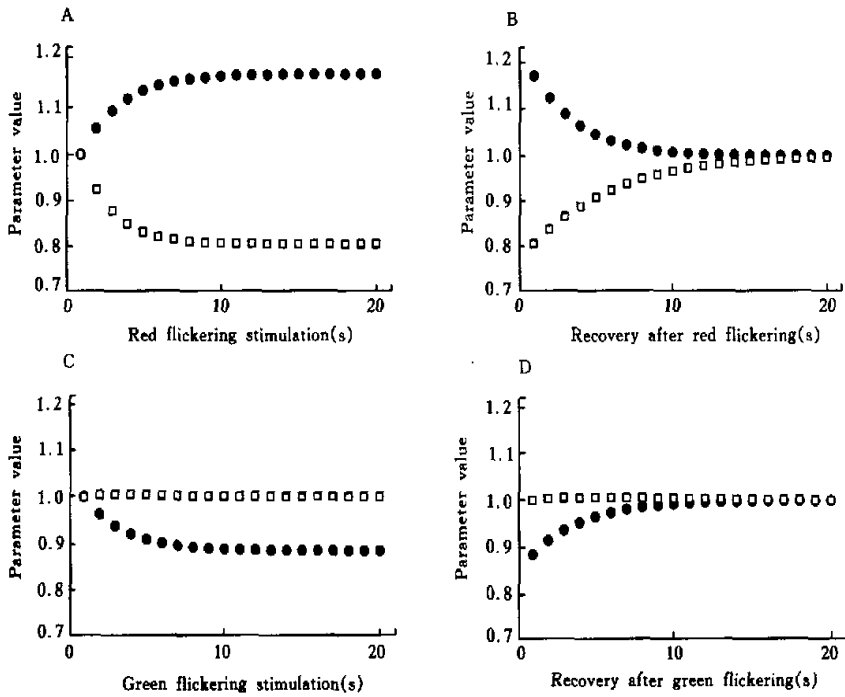


Fig.5 Model prediction for the states of red- and green-signal pathways. A, B,  $r(n)$  and  $g(n)$  changes (circles and squares respectively) during development and recovery of red flickering induced LHC's chromatic plasticity modification. The values of  $r(n)$  were increased when red flickering was given, and recovered when the flickering stimulation had ceased; accordingly, a decrease with a greater degree was calculated for the  $g(n)$  change during the period. C, D,  $r(n)$  and  $g(n)$  changes during development and recovery of green flickering induced LHC's chromatic plasticity modification. Both changes are mild, as compared to the changes caused by red flickering

### 3.2 系统模型的输出

为描述视网膜水平细胞在不同刺激模式下的光谱敏感性变化,本文构建了一个非线性系统对实验现象进行模拟。在这个模型中,水平细胞接受来自红敏、绿敏两个并行通道的输入;而这两个通道的放大系数为由刺激模式所调节:包括刺激引起的通道放大系数的正反馈,以及放大系数与水平细胞输出之间的负反馈。综合已有文献所提供的红敏、绿敏视锥对红光、绿光反应灵敏度函数<sup>[6]</sup>,以及文献报道的模型工作<sup>[7,8]</sup>,取 $S_r(0)=0$ ,  $S_g(0)=0$ ,  $S_r(R)=1.0$ ,  $S_g(R)=0.2$ ,  $S_r(G)=0.5$ ,  $S_g(G)=0.7$ 。另外,根据实验结果图2,图3所示,不同模式刺激作用时水平细胞对光反应幅度变化之动态特性(包括其幅度变化范围及变化的时程),对红敏、绿敏通道之激励、抑制、恢复各相关项的增益系数及阈值取值如表1所示。

模型系统输出所示各时刻水平细胞对红、绿光刺激反应幅度 $v(n)$ 与实验结果之比较示于图4。图中实线所示为实验记录;圆形和方块所示分别为各时刻模型输出之红光及绿光反应幅度。模型输出可以较好地描述实验数据。

为考察重复红、绿闪光刺激引起水平细胞反应幅度变化及刺激撤消后细胞反应逐渐恢复的过程中,红敏、绿敏通道放大系数 $r(n)$ 及 $g(n)$ 随时间变化的规律,我们用所选定的参数对模型中(2)~(3)式进行迭代计算。结果示于图5A-D。从图中曲线所示结果可以看出,当施予重复红光闪烁刺激,系统之 $r(n)$ 呈现一逐渐增长过程,而 $g(n)$ 则呈现出相应的下降趋势,且其下降幅度比 $r(n)$ 之增幅更大。由于水平细胞之对红光反应主要来自于红敏视锥的输入,而其对绿光的反应为红敏和绿敏视锥输入之综合,重复红光闪烁刺激所引起的 $r(n)$ 的略微增大和 $g(n)$ 的显著降低的综合效果在水平细胞上表现为其对红光反应的增大和对绿光反应的压抑。类似地,当施予重复绿光闪烁刺激,系统之 $r(n)$ 和 $g(n)$ 分别表现出小幅下降和增强,导致水平细胞对红光反应的压抑而对绿光反应幅度基本保持不变。

## 4 讨 论

### 4.1 系统的可控性和鲁棒性

模型输出 $v(n)$ 之幅度取决于相对于红敏、绿敏两个信号通道的输入及其放大系数状态。其中输入量在各通道的分配系数为 $S_r(R)$ ,  $S_r(G)$ ,  $S_g(R)$ ,  $S_g(G)$ 。我们采用的是其他模型工作报告的数据<sup>[7-8]</sup>。信号通道的放大系数受到输入模式及输出所共同调节。因而两个通道的放大系数 $r(n)$ 、 $g(n)$ 分别由激励、抑制及恢复三个成分所组成。模型因此具有相应的增益系数参数和阈值参数各6个。在由差分方程 $y(n)=ay(n-1)+b$ 所表达的线性系统中,在有限输入的情况下,系统单向趋稳的充分必要条件为 $-1 < a < 0$ <sup>[9]</sup>。如上所述,本文所构建的模型为由突触连接的正反馈和突触连接与水平细胞输出间负反馈所构成的非线性系统,因此在有限输出情况下,系统的稳定性由放大系数和系统状态之间的相互关系所决定:即须满足 $-1 < A_* < 0$ , 其中 $A_* = S_*(L(n)) \cdot k_{*k} + v(n) \cdot k_{*1} + k_{*0}$  ( $* = r, g$ )。在目前参数条件下,输入红光时,  $S_r(R)=1.0$ ,  $S_g(R)=0.2$ ,  $1 < v(n) < 1.172$ , 有 $-0.13 < A_r < -0.10$ ,  $-0.23 < A_g < -0.22$ ,  $r(n)$ 和 $g(n)$ 分别收敛于1.102和0.366;输入绿光时,  $S_r(G)=0.5$ ,  $S_g(G)=0.7$ ,  $v(n)=1$ , 有 $A_r = -0.25$ ,  $A_g = -0.226$ ,  $r(n)$ 和 $g(n)$ 分别收敛于0.699和0.930。可见,系统在各种输入条件下都是稳定的。

另外,我们还通过对系统参数(包括增益系数和阈值参数)进行改变,对系统的鲁棒性进行了考察。改变任一系统参数的数值,使其变化范围为模型取值的90%~110%,同时保持其他



参数值不变,考察系统输出对红、绿光刺激反应的相对变化的最大值,即  $\max\{|y'(n) - y(n)| / y(n)\}$ 。参数的相对变化和红、绿光输入时系统输出的相对变化最大值列于表1。对两者进行比较可以知道,系统输出的相对变化值在任何情况下均小于参数变化,即系统输出在扰动情况下能保持相对稳定。系统具较好的鲁棒性。

#### 4.2 系统的意义

在鲤科鱼视网膜,亮度型水平细胞接受来自红敏和绿敏视锥的信号。根据已有报导,在703nm刺激时,红敏视锥的敏感度比绿敏视锥的敏感度高大约2个对数单位,因此中等强度的红光刺激选择性地激活红敏视锥。连续红光闪烁形成对红敏视锥-水平细胞通路的持续刺激,因而使其突触联接强度加强。同时,由于突触强度和水平细胞输出之间的负反馈关系,由红敏视锥通路增强所导致的水平细胞反应增强将抑制未受激励的绿敏视锥信号通路,因而引起水平细胞对绿光刺激反应的压抑。另一方面,501nm刺激时,绿敏视锥的敏感度只略高于红敏视锥,约差0.5个对数单位。因此,绿光闪烁不仅激活绿敏视锥,同时也在一定程度上激活红敏视锥,然而由于正反馈所引起的增强和负反馈所引起的压抑之间的相对关系,绿光闪烁导致了水平细胞对绿光反应的略微增大和对红光反应的降低。

#### 参考文献:

- [1] Yang XL, Tauchi M, Kaneko A. Convergence of signals from red-sensitive and green-sensitive cones to external horizontal cells of the goldfish retina[J]. *Vision Res*, 1983,23:371-380.
- [2] Djamgoz MBA, Fitzgerald EM, Yamada M. Spectral plasticity of H1 horizontal cells in carp retina: independent modulation by dopamine and light adaptation[J]. *Eur J Neurosci*, 1996,8:1571-1579.
- [3] Wagner HJ, Djamgoz MBA. Spinules: a case for retinal synaptic plasticity[J]. *Trends Neurosci*, 1993,16:201-206.
- [4] Haamedi SN, Djamgoz MBA. Effects of different patterns of light adaptation on cellular and synaptic plasticity in teleost retina: comparison of flickering and steady light[J]. *Neurosci Lett*, 1996,16:93-96.
- [5] Hu JF, Liu Y, Liang PJ. Stimulus pattern related plasticity of synapses between cones and horizontal cells in carp retina[J]. *Brain Res*, 2000,857:321-326.
- [6] Palacios AG, Varela FJ, Srivastava R, et al. Spectral sensitivity of cones in the goldfish *Carassius auratus*[J]. *Vision Res*, 1998,38:2135-2146.
- [7] Kamermans M, van Dijk BW, Spekrijse H. Lateral feedback from monophasic horizontal cells to cones in carp retina: I. Experiments[J]. *J Gen Physiol*, 1989,93:681-694.
- [8] Kamermans M, van Dijk BW, Spekrijse H. Lateral feedback from monophasic horizontal cells to cones in carp retina: II. A quantitative model[J]. *J Gen Physiol*, 1989,93:695-714.
- [9] Oppenheim AV, Willsky AS, Nawab SH. 信号与系统(第二版)[M]. 北京:清华大学出版社, 1999.461-472.

**SYNAPTIC PLASTICITY IN THE OUTER PLEXIFORM LAYER OF  
CARP RETINA AND MODEL ANALYSIS**

ZHENG Lei<sup>1</sup>, ZHUANG Tian-ge<sup>1</sup>, HU Jian-feng<sup>2</sup>, LIU Yu<sup>2</sup>, LIANG Pei-ji<sup>2</sup>

(1. Department of BME, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 200030, China;

2. Shanghai Institute of Physiology, Shanghai Institute for Biological Sciences,  
Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200031, China)

**Abstract:** The spectral sensitivity of luminosity type retinal horizontal cell (LHC) is stimulus pattern dependent. A mathematical model is developed in this study to investigate the possible physiological mechanism underlying such phenomenon. The model consists of two parallel signal pathways, which are the red- and green-cone signal pathways respectively. The strength of synapses between the relevant neurons of each signal pathway is represented by its gain term; a linear summation of the output of each pathway forms the system output, which represents the LHC's light response. With the assumption that the status of each pathway is modifiable, i.e., the gain of each pathway is positively related to its current status and negatively related to the system output, the model prediction describes the experimental observations reasonably well.

**Key Words:** Retinal horizontal cell; Spectral sensitivity; Light response;  
Model analysis