

用于斑马鱼幼虫猎物检测的专用视觉路径

Julia L Semmelhack¹、Joseph CDonova^{1,2}、Tod RThiel¹、
EnricoKueh¹、Eva Laure'l 1、Herwig Ba'er1*

¹基因电路行为系，马克斯·普朗克神经生物学研究所，德国马丁斯里德；²旧金山
旧金山加州大学神经科学专业

摘要斑马鱼幼虫对小型移动物体的反应表现出特征性的捕食行为。用于将物体识别为猎物的神经机制在很大程度上仍然未知。我们设计了一个机器学习行为分类系统，以量化暴露于一系列虚拟刺激的半约束动物。双光子钙成像显示了一个小的视觉区域AF7，它被最佳的猎物刺激所激活。这一直肠前区由两种类型的视网膜神经节细胞支配，它们也向视顶盖输送侧支。AF7的激光消融显著降低了猎物捕获行为。我们在AF7中识别出具有乔木的神经元，并发现它们投射到多个感觉和运动前区域：视顶盖、内侧纵束核（nMLF）和后脑。这些发现表明，视网膜中的计算产生了一种视觉流，将感官信息转化为定向的猎物捕获反应。

DOI:10.7554/eLife.04878.001

介绍

许多物种的视觉系统具有天生的能力，能够对表示猎物或捕食者的特征做出反应（Olberg等人，2000年；Ewert等人，2001年；Simmons等人，2010年；Yilmaz和Meister，2013年）。然而，这些反应背后的电路大多是未知的。斑马鱼幼虫在受精后五天（5 dpf）开始游动时，就有一种本能的能力捕捉小的移动猎物，如草履虫。在开始捕获猎物之前，幼虫必须从周围环境中选择焦油，计算其位置，并决定目标是否值得追求。然后，它开始了一个多步的运动程序，包括一系列转身和向猎物游来游去，最终达到完美的一击（Budick和O'Malley，2000年；Borla等人，2002年；Gahtan等人，2005年；McElligott和O'Maley，2005年）。需要精确的机动，因此捕获猎物的尾巴运动与常规游泳或逃跑时观察到的完全不同。为了朝向左侧或右侧的草履虫，幼虫进行j形转弯——单侧弯曲，尾巴呈j形。如果猎物正前方，它们会慢慢游向它，尾巴会前后起伏（Patterson等人，2013）。这些运动似乎是由小的移动物体触发的，但尚不清楚这些物体在大脑中是如何或在哪儿被识别为猎物的。

在适当的条件下，当幼虫被琼脂糖部分抑制时，可以诱导它们进行狩猎游泳。头部固定准备有助于自动跟踪尾部运动、刺激控制 and 功能成像。最近的两项研究表明，在头部固定的幼虫中，移动的圆点可以引起眼睛会聚和接近游泳（Bianco等人，2011年；Trivedi和Bollmann，2013年）。然而，这些研究没有研究猎物刺激引起的特定尾巴运动，也没有试图将尾巴运动与其他类型的游泳区分开来。在这里，我们确定了头部固定的幼虫捕食游动的独特特征，并开发了一种机器学习算法来量化和区分这些游动与其他类型的行为。这允许

*通信：hbaer@neuro.mpg.de

竞争利益：作者声明不存在竞争利益。


资金：见第17页

接收日期：2014年9月23日

接受日期：2014年12月8日

发布日期：2014年12月9日

审稿编辑：瑞典卡罗林斯卡研究所Ole Kiehn

 版权所有Semmelhack等人。
本文根据知识共享署名许可证的条款进行分发，该许可证允许不受限制地使用和重新分发，前提是原始作者和来源已获得授权。

电子生活消化我们识别物体并本能地对其作出反应的能力是一种尚未完全理解的能力。例如，看到你最喜欢的甜点可能会引发一种无法抗拒的想吃它的冲动。然而，甜点的形象是如何引发内心放纵的欲望的

这是一个迄今为止科学家都没有回答的问题。这个令人信服的问题也适用于动物王国。捕食者通常在远处看到猎物时表现出典型的狩猎行为。但猎物的图像如何触发这种狩猎行为尚不清楚。

Semmelhack等人现在通过观察斑马鱼幼虫的捕猎行为来研究这个问题。幼虫的猎物是一种微小的微生物，类似于一个移动的小点。当幼虫遇到看起来像猎物的东西时，它们会表现出对它的本能的捕猎反应。捕猎行为包括一系列游泳动作，以帮助幼虫成功捕获猎物。

Semmelhack等人使用猎物诱饵引诱斑马鱼幼虫，并通过录像监控幼虫的反应。在录音过程中，幼虫被嵌入一层果冻中，只有尾巴可以自由移动。记录了幼虫的尾巴运动，因为幼虫是完全透明的，所以可以使用钙染料同时目视监测它们的大脑活动。

使用这种方法，Semmelhack等人确定了大脑中负责触发幼虫狩猎行为的特定区域。事实证明，这个大脑区域形成了一个电路，将眼睛后部的视网膜直接连接到控制狩猎动作的神经中枢。因此，当幼虫看到猎物时，这个回路可以直接触发幼虫的捕猎行为。当电路被激光特别破坏时，这种本能的狩猎反应就会受到损害。

这些发现表明，食肉动物有一个独特的大脑回路，使其对猎物图像的狩猎反应变得更加强烈。未来的研究将涉及精确地了解这种回路如何协调幼虫复杂的狩猎行为。

[DOI:10.7554/eLife.04878.002](https://doi.org/10.7554/eLife.04878.002)

我们可以量化一系列人工猎物刺激产生的尾巴运动，并确定理想的刺激来激发猎物捕捉反应。

为了开始识别猎物识别的神经回路，我们将重点放在视网膜神经节细胞（RGCs）上，RGCs是视网膜的输出神经元。RGC作为猎物探测器是有先例的——一项对青蛙的经典研究发现，RGC对穿过视野的小（1-3°）物体做出反应（Lettwin等人，1959年）。在哺乳动物视觉系统中，某些RGC类型充当视觉场景的一个方面的特征检测器，这些RGC的轴突投射到视觉核，这些视觉核介导对该特征的反应。例如，本质上光敏的RGC投射到控制昼夜节律和瞳孔光反射的细胞核（Chen等人，2011），以及对全场运动做出反应的RGC，这些RGC支配着驱动代偿性眼球运动的细胞核（Simpson，1984；Dhande等人，2013）。在斑马鱼中，RGC轴突终止于十个被称为树枝化域（AFs）的视网膜受体区域（Burrill和Easter，1994），其中大部分尚未被功能表征。我们认为，可能有一类RGC对类似猎物的视觉刺激做出特异性反应，并投射到一个或多个AF上。

通过对AF中RGC轴突的成像，我们确定了一个视觉区域AF7，该区域对最佳人工猎物刺激以及实际草履虫有特异性反应。靶向激光消融表明，该区域对行为很重要。最后，我们发现，在AF7神经索中具有乔木的神经元支配着多个已知参与猎物捕获行为和运动的区域，通常是视顶盖、nMLF和后脑。这些结果表明AF7是猎物捕获途径的重要组成部分，并将专门的视网膜输出与生态相关行为联系起来。

后果

捕食游泳的分析与分类

为了研究如何识别猎物对象，我们开发了固定头部的猎物捕获分析和自动行为分类系统。幼虫以6 dpf的速度嵌入琼脂糖中，并释放它们的尾巴，以便可以用高速摄像机记录游泳运动。视力的

幼虫前面的小OLED屏幕提供了刺激。在初步实验中，我们发现一个小的（视野的 3° ）白点在黑屏上水平移动，对唤起行为是有效的。幼虫对这种虚拟猎物的反应表现出两种类型的行为：前游，包括尾巴的低振幅振荡和j形转弯（图1A）（McElligott和O'Malley，2005）。这些游动伴随着眼球会聚，这是捕获猎物的另一个运动学特征（Bianco等人，2011年；Patterson等人，2013年）。幼虫在没有视觉刺激的情况下也会自发游动。为了分析尾部运动，我们对尾部进行了数字化，使用自定义算法在每帧中沿其长度分配了40个点（图1B）。随着时间的推移，绘制捕获猎物和自发游动过程中尾巴末端的位置，揭示了这些行为之间的一些运动学差异（图1C）。猎物捕获正向游动和自发游动都由尾巴的前后运动组成，但猎物捕获游动的幅度要小得多。相比之下，在j形转弯时，尾巴偏向一侧，通常持续数百毫秒。

当我们分析了数百个专家分类的猎物捕获和自发游泳视频时，证实了自发游泳和猎物捕获之间的明显差异。捕获猎物时，尾巴运动的平均幅度为尾巴长度的17%，而自发游动时，尾巴的平均幅度是尾巴长度的48%（图1D）。我们还观察到j形转弯的持续尾部偏转特性。绘制每回合最长尾巴偏转的持续时间，显示自发游泳在27ms时出现一个峰值（图1E）。对于捕获猎物的游泳，我们也看到了这个持续时间的峰值，代表了前游期间的前后运动，但此外，我们还看到了一个持续时间更长的长肩转身，由j个转身组成（图1E）。这些强烈的差异表明，猎物探测触发了一个专门的运动程序。

为了描述引起猎物捕获的刺激，我们需要一种客观的方法来量化这种行为，并将其与自发游动区分开来。我们使用支持向量机（SVM），一种支持多维分类的监督学习算法，来训练分类器，然后可以对新数据进行分类。对于这一分类，猎物捕获前游和j形转弯没有区别；两者都被列入了捕获猎物的范畴。

我们在一组369个专家标记和数字化视频上训练SVM（图1F）。使用对尾部弯曲角的平滑导数的阈值操作来识别视频中的游泳点。对于SVM的维数，我们选择了相对简单的参数，这些参数允许我们将回合的特征（例如尾部曲率）折叠为单个数字。在训练过程中，每一回合都被分配到一个与5个参数的值相对应的5维空间中的位置（图1-图补充1），并在多维空间中绘制决策边界，以区分两种行为。然后，训练的SVM可以用于对新视频进行分类。使用这种方法，我们能够实现96%的交叉验证准确率（图1-图补充1）。

确定理想的猎物刺激

接下来，我们使用虚拟猎物分析和SVM分类器来确定激发猎物捕获行为的理想刺激。我们展示了头部固定的幼虫，其白点直径在 $0.5-30^\circ$ 之间，同时记录了尾部的运动。为了量化行为，我们使用训练后的支持向量机将游泳比赛识别为猎物捕获或自发游泳。我们根据每次试验期间幼虫捕获猎物的时间百分比来计算猎物捕获得分。我们发现， 3° 点是触发捕获猎物的最佳大小（视频1），当我们将大小增加到 10° 时，行为显著减少（图2A），这与自由游动和头部固定幼虫的数据一致（Bianco等人，2011；Trivedi和Bollmann，2013）。我们还测试了点以各种速度移动的反应，发现 $90^\circ/\text{s}$ 是猎物刺激的理想速度，幼虫对移动速度低于 $12^\circ/\text{s}$ 或高于 $360^\circ/\text{s}$ 的刺激的反应最小（图2B）。

RGC轴突的功能成像

鉴于这种先天行为反应的高度选择性，我们假设视网膜可能会产生对特定大小和速度的猎物刺激的偏好。在这种情况下，应该有一群RGC专门对猎物做出反应。最近的一项功能成像研究报告了最大AF（视顶盖）对猎物的反应（Muto等人，2013）。然而，顶盖从许多不同类型的RGC接收输入，并对除猎物之外的各种刺激做出反应。

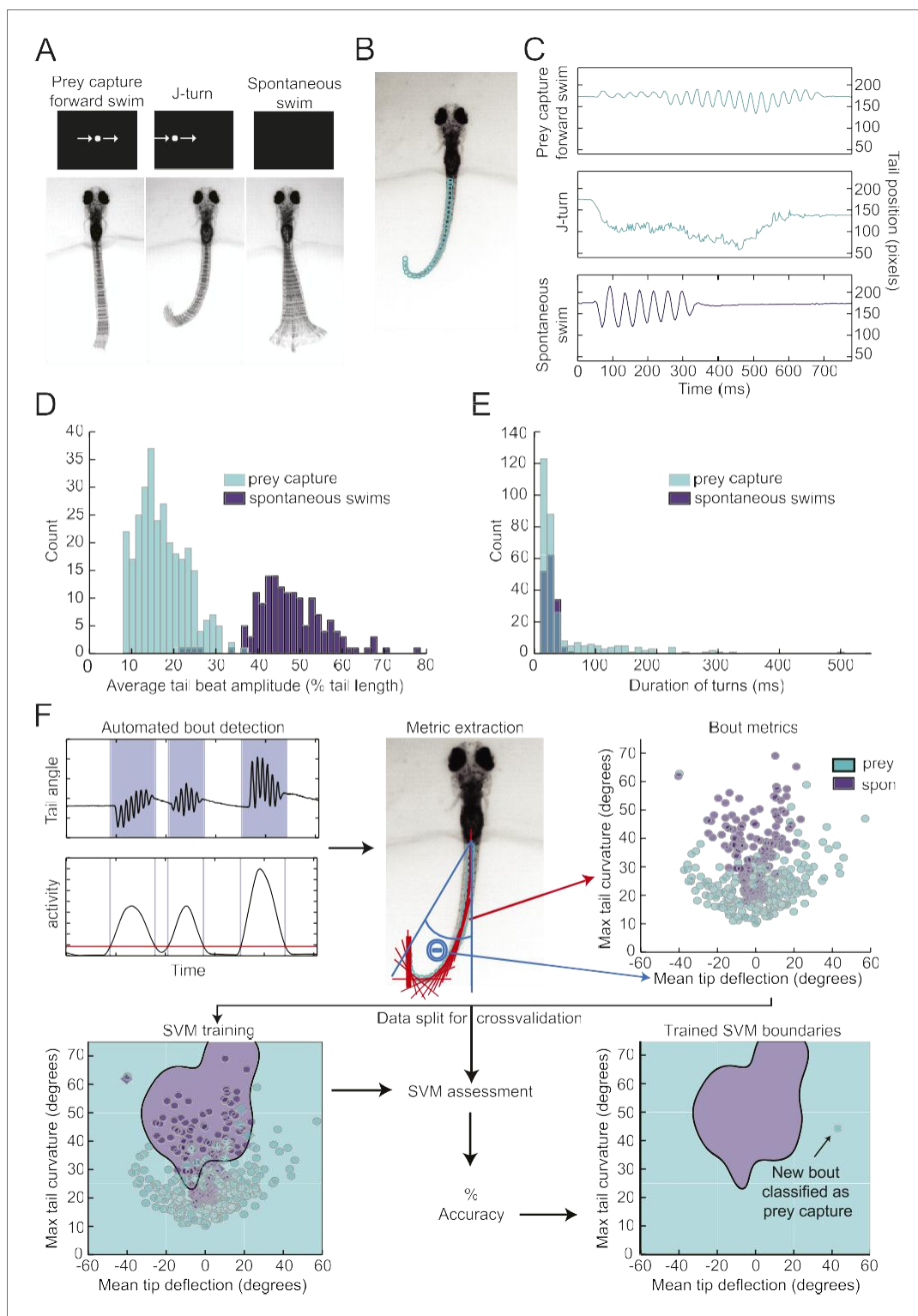


图1. 头部固定的幼虫以独特的游泳动作对虚拟猎物做出反应。 (A) 覆盖50帧 (167毫秒) 的高速视频, 显示头部固定幼虫的行为示例。幼虫对一个3°圆点做出响应, 进行向前游动。当同一点向右或向左时, 观察到J形转弯。通常在没有任何刺激的情况下观察到自发游泳。(B) 显示数字化算法分配的点的示例视频帧。(C) (A) 中视频的尾部尖端随时间的位置。(D) 在专家分类的猎物捕获和自发游泳视频中, 每回合的尾拍幅度分布。(E) 图1的持续时间。续下页

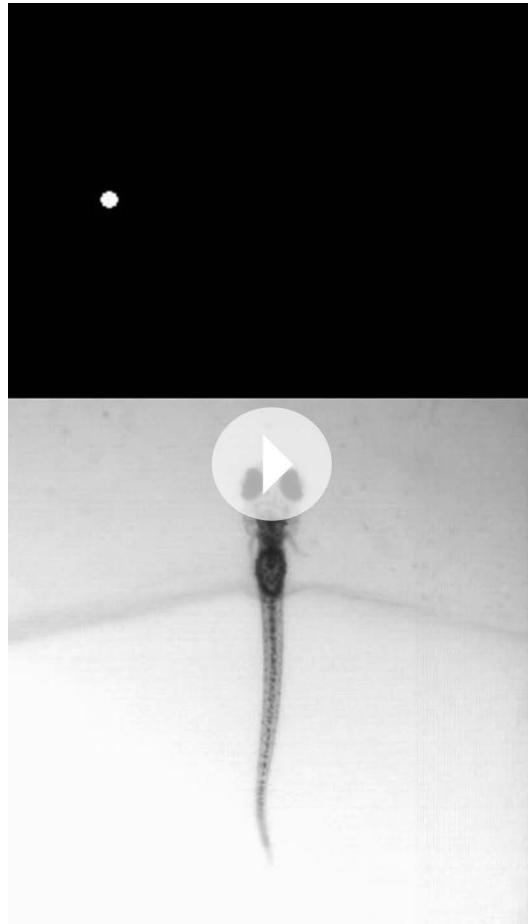
图1。继续的

每回合最长弯曲超过 20° 。(F) 基于支持向量机(SVM)的分类程序概述,为清晰起见,仅显示两个参数(最大尾弯和平均尾尖偏转)。使用标准化和平滑的尾部弯曲角度一阶导数上的阈值来提取边界。为所有回合计算每个参数的值,并用于训练SVM。然后使用SVM对未标记的回合进行分类。关于五个参数中的每一个以及SVM的精度与参数数量的关系,请参见图1-图补充1。

DOI:10.7554/eLife.04878.003

图1提供了下图补充:

图补充1。猎物捕获和自发行行为可以使用五个参数进行分类。 DOI:10.7554/eLife.04878.004



(Gabriel 等人, 2012; Nikolaou 等人, 2012), 这使得很难确定顶盖RGC是否对猎物做出选择性反应。因此,我们将成像实验集中在AF 1-9上。我们用RGC特异性启动子驱动的钙指示剂GCaMP6对幼虫的RGC轴突进行了双光子成像。在这些幼虫中,十个AF可以被识别为荧光神经纤维的不连续区域(图3A, C)。我们询问这些区域的轴突是否会对我们的行为测定中确定的理想猎物刺激(3° , $90^\circ/\text{s}$)做出反应。在我们的准备过程中,我们可以拍摄到除最腹侧树枝化区域AF1以外的所有区域。我们用猎物刺激刺激幼虫,同时对AF2-9中的RGC轴突进行成像,并发现了一个区域AF7,其RGC轴突对刺激反应强烈(图3B),而其他七个AF对虚拟猎物没有反应。视顶盖中的一些RGC轴突对 3° 刺激有反应,但对于 $>10^\circ$ 的刺激,顶盖反应要大得多(图3图补充1)。接下来,我们在AF7平面成像时改变了刺激的大小,并发现AF7 RGC轴突对直径为 $2-3^\circ$ 的点的反应最大,对直径大于 6° 的刺激的反应小得多(图3C-I)。有趣的是,AF9(同一平面内的另一个AF)对小点没有反应,但随着刺激直径增加到 6° 以上,AF9开始反应(图3C-F)。我们还测量了AF7对不同速度刺激的反应,发现最佳速度为 $90^\circ/\text{s}$,且刺激速度低于 $12^\circ/\text{s}$ 或高于 $360^\circ/\text{s}$

视频1。捕捉猎物以应对虚拟猎物。头部固定的幼虫对以 $90^\circ/\text{s}$ 移动的 3° 点做出反应。

DOI:10.7554/eLife.04878.005

这些轴突的反应小得多(图3G)。这些调整曲线与尺寸和速度的行为调整曲线非常相似(图2A, B, 图3F, G中的灰色轨迹)。当速度超过 $360^\circ/\text{s}$ 时,行为调节和AF7反应之间的强相关性降低,因为对极快速度的行为反应非常低。这可能是由神经回路中的阈值或非线性引起的,例如AF7 RGC轴突的弱激活不足以驱动下游神经元。接下来,我们测试了AF7中轴突的方向选择性,并发现该区域作为一个整体对在所有四个心脏方向上移动的猎物刺激做出反应(图3I),尽管对水平移动的刺激的反应更为强烈($p < 0.001$, t检验)。

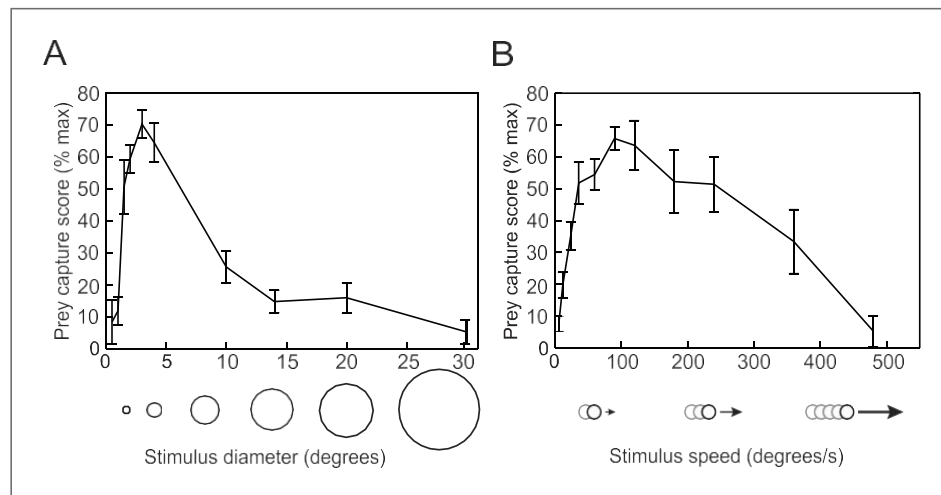


图2:猎物捕捉行为由特定大小和速度的点触发。 (A) 幼虫以 $90^\circ/\text{s}$ 的速度移动,呈现出大小不等的白点。通过使用支持向量机对每一回合进行分类,并计算由捕获猎物回合组成的试验百分比,对试验进行评分。分数表示为该幼虫最大值的百分比。 $n=16$ 只幼虫。(B) 3° 点以6至 $480^\circ/\text{s}$ 移动时的猎物捕获行为。 $n=9$ 只幼虫。

误差条 \pm SEM。

DOI:10.7554/eLife.04878.006

对草履虫的反应

如果AF7投射RGC介导对虚拟猎物的行为反应,我们推断它们也应该对自然猎物(如草履虫)做出反应。我们发现,当草履虫被添加到周围的培养基中时,头部固定的幼虫会形成J形转弯和向前游动(图4A)。在没有草履虫的情况下,头部固定的幼虫会自发游动,但很少捕捉猎物(图4B),而在将草履虫添加到盘中后,我们观察到频繁的猎物捕捉(图4C)。就像虚拟猎物引起的行为一样,这些游动可以通过支持向量机进行可靠分类。接下来我们询问草履虫是否激活AF7 RGC轴突。我们记录了30秒的基线活动,然后将一滴密集草履虫培养物添加到培养皿中。我们发现,在草履虫试验期间,AF7 RGC轴突被强烈激活,而AF9轴突没有被激活(图4D,视频2)。当我们对9种鱼类的AF7和AF9中的 $\Delta F/F$ 进行量化时,我们发现在草履虫试验期间,AF7中的峰值响应显著更高(图4E)。在草履虫的存在下,相同幼虫的AF9峰值反应没有显著差异。AF7轴突对实际猎物做出反应的发现支持了这一区域在产生猎物捕捉行为中的作用。

AF7投射RGCs的解剖

AF7RGC轴突的激活特别是由小的移动点和草履虫引起的,这表明可能有一类特殊的RGC投射到这个区域。先前已显示RGC的一个亚群支配AF7和视层(SO),视层是顶盖的最表层(Xiao和Baier, 2007)。然而,对它们的树突形态知之甚少,也不清楚这些是否是AF7的唯一输入。我们开始使用BGUG(Xiao和Baier, 2007)来表征AF7靶向RGC的解剖结构,BGUG是一种高度杂色的UAS:mGFP报告子,可以可视化Gal4线内的单个神经元。通过在RGCs中表达mCherry和BGUG,我们将大多数RGCs标记为红色,其中<1%标记为绿色。因此,我们可以在AF7中识别具有乔木的单个RGC(图5A),并追踪轴突回到视网膜以观察细胞的树突形态。我们在AF7中鉴定了19只幼虫。所有19个RGC表现出相同的轴突形态,投射到AF7和SO,但不投射到任何其他AF(图5A, B)。因此,每个轴突将猎物特定的信息通道路由到两个不同的视觉区域。检查这些AF7靶向RGC的树突形态表明,AF7接收来自两种不同RGC类型的输入。13个细胞(19个细胞中的13个)在内部丛状层(IPL)的ON和OFF层具有分支的双层乔木(图5C),其他6个细胞形成了横跨整个IPL的扩散乔木(图5D)。这些

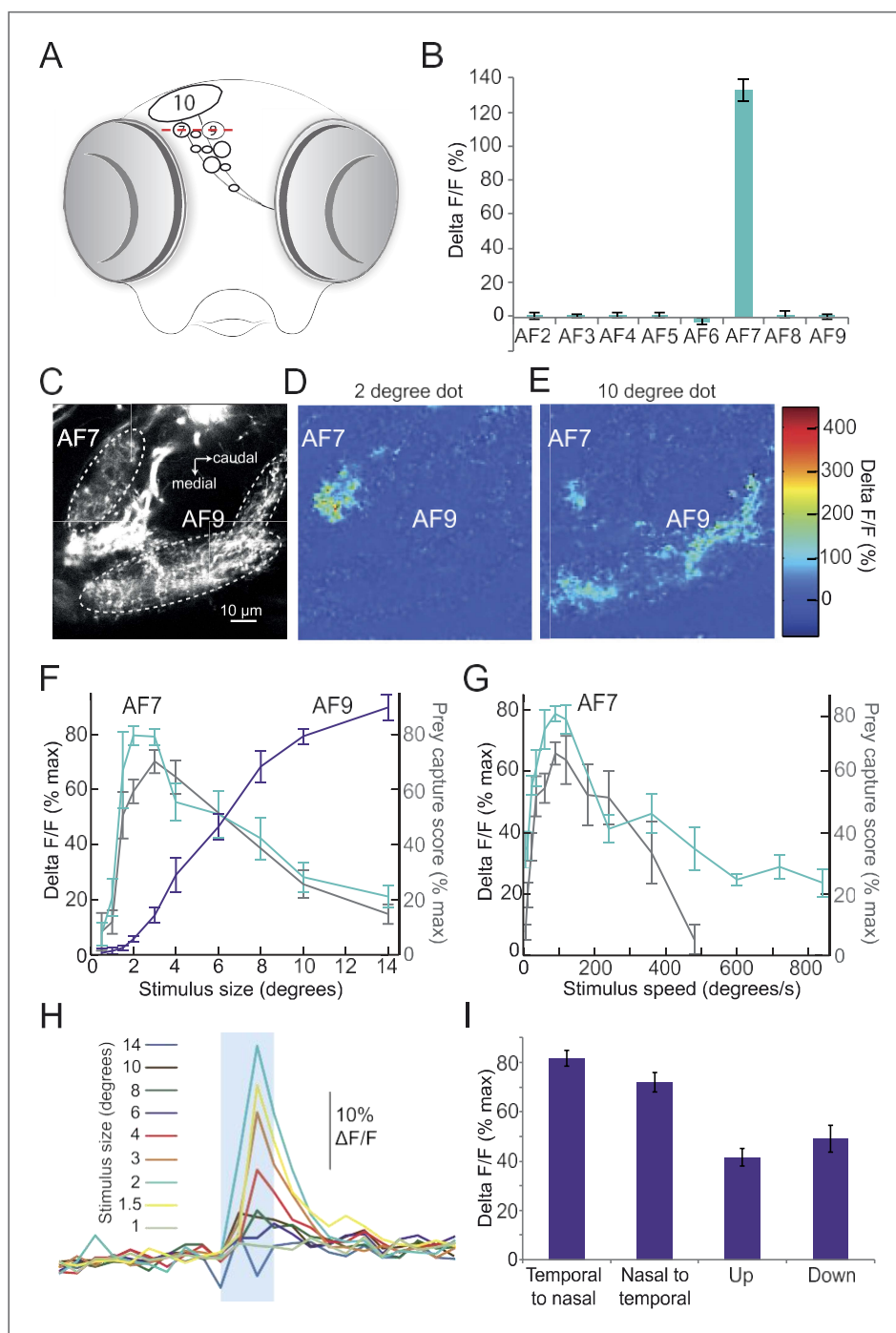


图3. 猎物刺激激活投射到AF7的RGC轴突。 (A) 显示AF的大脑正面示意图。

红线表示C-G的成像平面。 (B) 其他AF对理想猎物刺激 (3°点, 90°/s) 的反应

在 $Isl2b:Gal4, UAS:GCaMP6s$ 转基因幼虫中。n至9只幼虫。 (C) $Isl2b:Gal4, UAS:GCaMP6s$ 幼虫中RGCs的基线荧光。 (D) 响应2°点的峰值帧。 (E) 响应10°点的峰值帧。

(F) 所有幼虫 (n=9) 对直径0.5-14°的刺激的反应。ROI的解剖学定义见 (C)。ΔF/F绘制为该幼虫最大响应的百分比。灰色线条表示图2A中的行为调整曲线。 (G) AF7 RGC轴突对速度为6-800°/s的3°点的反应。灰色线条表示图2B中的行为调整曲线。 (H) AF7对一系列不同大小刺激的反应。蓝色框表示屏幕上显示刺激时的1秒间隔。

(一) AF7对图3中3°点移动的反应。续下页

图3。继续的

各种方向。n=10只幼虫。误差条=±SEM。顶盖RGC轴突的调谐特性见图3-图补充1。

DOI:10.7554/eLife.04878.007

图3提供了下图补充:

图补充1。顶盖RGC轴突对不同大小刺激的反应。DOI:10.7554/eLife.04878.008

树突形态对应于先前在斑马鱼视网膜中描述的14种RGC类别中的两种 (Robles等人, 2014), 称为B2和D1。这两种类型也以少得多的数量投射到其他AF。然而, 投射到AF7的B2和D1神经元仅在AF7和顶盖中呈树状。AF7中RGC轴突对猎物刺激的反应可能是由于B2或D1神经元, 或两者都有, 因为我们的Gal4线标记了这两种类型。

消融AF7神经肽

为了测试AF7投射RGCs是否在猎物捕获行为中发挥作用, 我们对AF7神经末梢进行了双光子激光消融。在RGCs中表达荧光蛋白Dendra的幼虫中进行双侧消融 (图6A)。在3小时内, 可以观察到投射到AF7的轴突退化 (图6B)。AF7的消融没有明显改变RGC轴突向顶盖的投射, 也没有降低RGC的强度

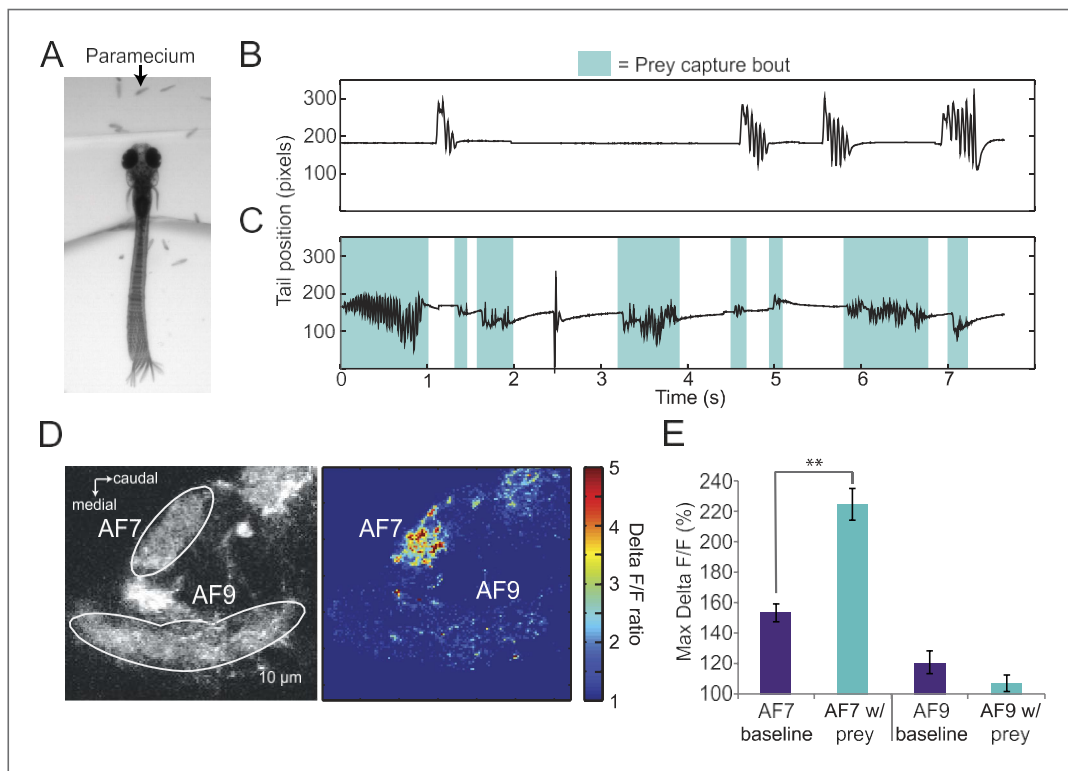
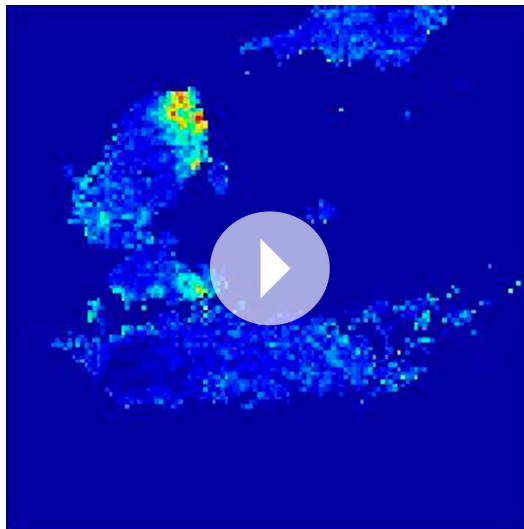


图4。草履虫在AF7中引起猎物捕获行为和反应。 (A) 覆盖了50帧 (167毫秒) 的高速视频, 显示了头部固定的幼虫对草履虫的反应。 (B) 无草履虫A幼虫尾部末端的位置, 显示自发游动。 (C) 将草履虫后的同一幼虫加入培养皿中。被支持向量机识别为猎物捕获的Bouts是蓝色的。 (D) *Ath5:Gal4, UAS:GCaMP6s*幼虫在添加草履虫之前和之后成像。伪色表示有草履虫与无草履虫的 $\Delta F/F$ 之比。 (E) AF7和AF9对草履虫的反应。绘制每个试验的最大 $\Delta F/F$ 。这个

在草履虫试验中, AF7反应显著更高 ($p=9.6 \times 10^{-5}$, Wilcoxon秩和检验), 其中AF9反应没有显著差异 ($p=0.08^3$)。n=10只幼虫。误差条=±SEM。另请参见视频2。DOI:10.7554/eLife.04878.009



视频2。 AF7RGC轴突对草履虫有反应。草履虫存在时，Ath5:Gal4、UAS:GCaMP6s轴突被激活。伪色表示有草履虫与无草履虫的 $\Delta F/F$ 之比。比例与图4D相同。成像帧速率为3.3Hz。DOI:10.7554/eLife.04878.010

在AF7或AF9中消融后。我们发现，与之前的工作一致（Roeser和Baier，2003），AF7消融幼虫的OMR没有受损，但**AF9消融幼虫的AMR降低（图6H）**。这些数据表明，AF7投射的RGC轴突是捕获猎物行为所特别需要的。

在AF7中具有乔木的直肠前神经元投射到顶盖、nMLF和后脑

我们使用单细胞电穿孔，通过靶向AF7附近的细胞体来鉴定AF7的推定突触后伴侣。我们确定了两类神经元，其近端轴位于AF7神经末梢，远端轴位于其他脑区。AF7中具有突起的第一类神经元，以及邻近的非视网膜受体神经肽，形成了一个明显的顶盖投影（图7A，B）。在所有情况下（ $n=12$ ），顶盖支位于SO和SFGS层之间的区域，该区域不接收RGC轴突。我们还观察到，所有这些突起都终止于顶盖的前五分之一（图7B、C和图7图补充1）。

AF7中具有树突的第二类神经元向内侧纵束（nMLF）和后脑的核形成投射（图7D-F和图7-图补充1）。Gal4s1171t标记中脑皮层神经元，包括nMLF（Thiele等人，2014），被用作识别nMLF的标志。这些神经元（ $n=4$ ）投射到同侧和对侧nMLF，然后终止于对侧后脑。因此，**这些AF7神经支配神经元可以直接参与产生猎物捕获游动和形转弯。**

讨论

尽管先前已确定幼虫对小的运动刺激有反应（Bianco等人，2011年；Trivedi和Bollmann，2013年），但对视觉系统中这种**选择性产生的地方知之甚少**。我们发现RGC轴突的一个子集被调节以适应猎物刺激，**这表明这种选择性是在视觉通路的早期由视网膜中的电路产生的**。有一些视网膜回路产生类似程度的刺激选择性的例子。在兔子身上进行的实验发现，局部边缘检测器RGC仅对直径小于 1° 的缓慢移动目标做出反应（Levick，1967），在小鼠视网膜中也发现了类似的类型（Zhang等人，2012）。这些细胞中异常强烈的包围抑制被认为是无长突细胞突触前作用抑制双极细胞和RGC的结果（vanWyk等人，2006；Russell和Werblin，2010）。类似的机制可以解释AF7投射RGC的大小调整。

SO中的轴突标记（图6-图1A-D）。我们还观察到，**AF7消融后顶盖神经元对小刺激的反应保持完整（图6图1E-H）**。这些发现表明消融仅限于AF7神经末梢。

我们记录了消融前5分钟和数小时后对游泳障碍的反应，并使用SVM对发作进行分类（图6C，D）。作为对照，我们消融了一个类似大小的AF9区域。我们发现，AF9消融的幼虫与消融前一样花费了大量时间进行猎物捕获，其中AF7消融的幼虫猎物捕获时间显著缩短（图6E，F）。平均而言，**AF7消融后的幼虫进行猎物捕获的时间是消融前的40%（图6G）**。尽管效果很强，但被切除的幼虫确实会进行一些猎物捕捉，这可能反映出未能切除所有AF7 RGC轴突，或其他最终输入对行为的影响。为了确认AF7消融通常不会损害视觉功能，我们在术前和术后测试了视运动反应（OMR）

