

脑光学成像技术揭示的猫初级视皮层方位倾斜效应*

俞洪波^{1,2}, 寿天德^{1,2,3,**}

¹ 中国科技大学生命科学院视觉研究实验室, 合肥 230027;

² 复旦大学生命科学院脑科学研究中心及立人实验室, 上海 200433;

³ 中国科学院生物物理研究所视觉信息加工开放实验室, 北京 100101)

摘要: 方位倾斜效应 (oblique effect) 是人类普遍存在的视觉心理效应。为了检测其神经基础, 我们采用脑光学成像方法, 对猫初级视觉皮层较大范围内的水平-垂直方位光栅刺激敏感区和倾斜方位光栅刺激敏感区的大小及其反应强度进行了定量分析。结果表明: 水平-垂直敏感区比倾斜角敏感区面积大, 平均差异为 4.7%; 水平-垂直方位刺激引起的反应强度整体上比倾斜角方位刺激大。以上结果澄清了以往一些电生理研究结果的不同, 为方位倾斜这一心理效应提供了更为可靠的生理学解释。

关键词: 方位; 倾斜效应; 光学成像; 初级视皮层

学科分类号: Q436

The oblique effect revealed by optical imaging in primary visual cortex of cats*

YU Hong-Bo^{1,2}, SHOU Tian-De^{1,2,3,**}

¹ Vision Research Laboratory, School of Life Sciences, University of Science and
Technology of China, Hefei 230027;

² Center for Brain Science Research, School of Life Sciences,
Fudan University, Shanghai 200433;

³ Laboratory of Visual Information Processing, Institute of Biophysics,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract: The oblique effect is a ubiquitous visual psychological effect. To explore its underlying neural basis, we quantitatively analyzed the proportion and response amplitude of the cardinal preferred areas and the oblique preferred areas in a fairly large region of the primary visual cortex of cats, using optical imaging based on intrinsic signals. The results show that cardinal preferred areas were larger than oblique preferred areas, with a mean difference of 4.7%. Overall, the responses evoked by cardinal stimuli were generally greater than those by oblique stimuli. The present work provides an explanation for the differences in electrophysiological results reported for this issue, and gives a new insight into the neural basis of the oblique effect.

Key words: orientation; oblique effect; optical imaging; primary visual cortex

方位倾斜效应是人类普遍存在的视觉心理效应^[1], 它表现为对水平和垂直方位光栅的视锐度 (visual acuity) 强于倾斜方位, 同时在其它一些视觉指标, 如反应时间、位置评估、方位判断上也有类

似的趋势。在猴、猫上的某些生理学工作发现, 在初级视觉皮层中对水平及垂直方位敏感的神经元数目多于对倾斜方位的^[2~4], 同时也有实验显示水平及垂直方位刺激在视皮层的诱发电位强于倾斜方位^[5,6]。

Received 2000-03-06 Accepted 2000-04-17

*Supported by National Natural Science Foundation of China, Shanghai-Unilever Research and Development Fund and Lab of Visual Information Processing, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences.

**Corresponding author. Tel: 021-65642355; Fax: 021-65650149; E-mail: tdshou@fudan.edu.cn

但也有一些研究组没有获得类似的结果^[7,8]。由于以前对方位倾斜效应的评估是基于微电极记录的细胞数统计,因此对于皮层整体的测定会由于统计数目多寡和统计位点的不同而产生偏差。采用基于内源信号的脑光学成像技术(optical imaging based on intrinsic signals),可以在猫初级视皮层获得大片清晰的方位功能图^[9,10],我们由此在相当大的视觉皮层的范围内对不同方位功能柱所占区域的大小、强度加以统计,对猫初级视皮层的方位倾斜效应进行研究。实验采用7只体重在2.3~3.0 kg的成年猫,在常规戊巴比妥钠麻醉,三碘季铵酚麻醉动物的维持实验操作结束后(详见参考文献[10]),开颅暴露皮层17区,暴露区面积为8×10 mm,皮层投射约对应视野中心0~10°之间。用牙科水泥粘合金属小室于颅骨,剥离硬脑膜后,加盖玻璃片封闭小室,小室内充甲基硅油。猫眼配戴接触镜并做光学校正,使用人工瞳孔(直径4 mm)。采用波长为550 nm的绿光照射暴露皮层,将数字式面扫描CCD摄像机(DALSA, Canada, 512×512点)镜头聚焦于皮层表面获得表面血管图后(如图1A所示),再换用波长为640 nm(半波宽15 nm)的红光,微调聚焦面于皮层下500 μm。采用自行研制的视觉刺激系统,显示屏(平均亮度15.1 cd/m²)置于猫眼前57 cm处,刺激范围为30×40视角。刺激采用高对比度(0.9),空间频率为0.5 c/deg,时间频率为2 Hz的移动方波光栅,光栅方位为0、30、60、90、120、150°或0、45、90、135°。在一个记录周期内,同一方位的光栅刺激2 s,休息10 s,不同方位的光栅在不同周期中随机产生。采样时间5 s,自刺激前1 s至刺激开始后4 s止,每1 s记录一帧,共记录5帧。后4帧图均与无视觉刺激时获得的第一帧图相减,以降低慢波噪声。相同方位的图像进行叠加平均(32次到128次不等),以减小随机噪声。由此获得对应于不同方位的6幅或4幅图像进行叠加平均以形成交混本底(cocktail blank),该6幅或4幅图再分别与交混本底相减并滤波后作为该方位的功能图。

我们采用两种不同的处理方法,对方位倾斜效应进行检测。(1)统计方位敏感性的分布:对于6幅不同方位(0~150°,30°间隔)的功能图数据,对图中每个像素点(pixel)进行6个方位的矢量相加,并由此计算出该点的最优方位角。以不同灰度表征不同的方位角,获得大面积皮层的方位功能图(如图1B)。最后作所有像素点最优方位角的分布图(如图1C)。统计最优方位角处于水平垂直范围(0~22.5°,157.5~180°,67.5~112.5°)与倾斜角范围

(22.5~67.5°,112.5~157.5°)的点数,由此计算水平-垂直敏感区与倾斜角敏感区各自占所统计视皮层总面积的百分比(如图1D)。(2)统计倾斜效应强度:用获得4幅不同方位(0~135°,45°间隔)的功能图数据,将0°与90°方位功能图相加之和与45°和135°功能图之和逐点相减,以其差值来衡量该点的倾斜效应强度,正数点为水平垂直敏感点,负数为倾斜角敏感点。为便于定量比较,将差值的绝对值从0到最大值分为14等分,等级越高强度差越大,随后分别作倾斜效应强度绝对值的分布图(如图2)。

主要实验结果如下:

1. 方位敏感性分布所体现的倾斜效应

从所做的方位敏感图(图1B)中可以看到,所有的最优方位在图中都有分布,而且过渡平缓,相同方位柱的间隔约为1 mm,图中分布有风车状中心(pinwheel center,即多个方位敏感柱的汇聚点,由于各方位柱由此向周围辐射状散开,形似风车),与已有结果相似^[9,11]。采用第一种统计方法,在方位敏感性的分布图中(图1C),可以看到较为平滑的波动曲线,两个峰值分别出现于0°和90°附近,而谷值则在45°和135°附近出现,其中0~15°的点数(约1500)要远多于45~60°的点数(约1000),而中心峰值虽然右移,但90°附近较45°和135°附近高的趋势不变。这种0°及90°敏感点数大于倾斜角敏感点数的情况在统计的所有猫中都有所体现(图1D),在7只猫中,除7号猫水平-垂直敏感区与倾斜角敏感区差值较小(0.7%),其余6只猫的差值均在3.1%~8.0%之间,7只猫平均差值为4.7%,差异较为明显(*t* test, *P*<0.05)。

2. 方位反应强度差等级分布所体现的倾斜效应

对7只猫里的3只,我们还用方位为0、45、90、135°的光栅分别刺激,获得了它们各自相应的方位功能图。采用第二种统计方法,我们发现在这3只猫中,正数点总数(水平垂直敏感点)均多于负数点总数(倾斜角敏感点),图2显示了其中一只猫的反应强度差等级分布。可以看到无论是在强度差较大的高等级区,还是在强度差较小的低等级区,水平-垂直敏感点均多于倾斜角敏感点,这种现象在高等级区尤其明显,说明从整体来看,视觉皮层对水平垂直方位刺激的反应强度也比倾斜角方位刺激的要强。这种分布在所研究的三只猫中无一例外。

通过采用两种不同的刺激组(30°间隔和45°间隔)和不同的统计处理方法,我们对猫大范围初级视皮层方位倾斜效应的检测获得了一致的结果。用第一种统计方法获得的水平垂直敏感区比倾斜角敏

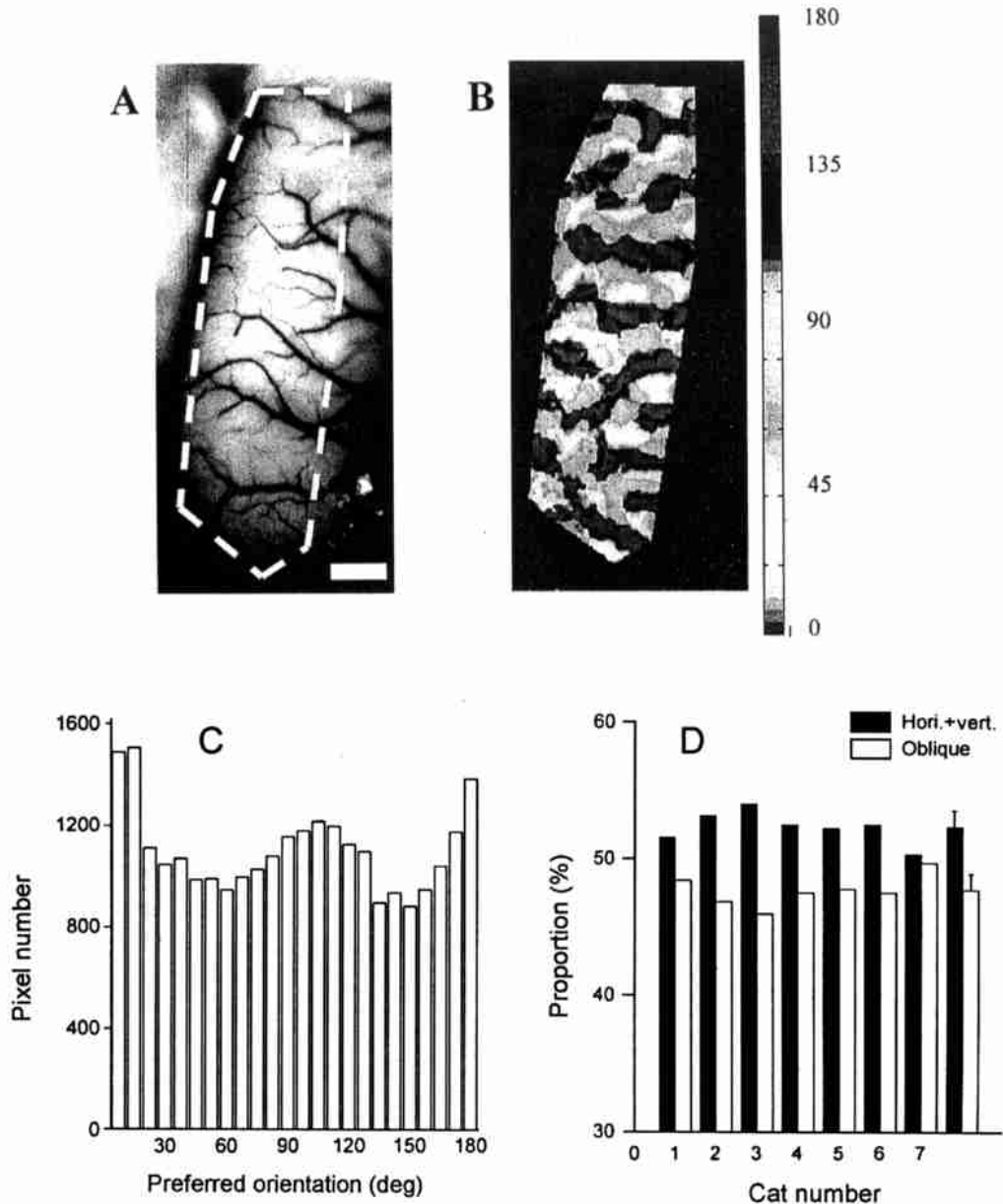


图 1. 采用矢量和方法计算各点方位敏感角所示的方位倾斜效应

Fig. 1. Oblique effect revealed by the distribution of preferred orientations using vector calculation. A. A map of the blood vessels from the exposed cortex. The outlined region is the calculated primary visual cortex. White bar, 1 mm. B. Different preferred orientations on the orientation polar map are shown by different scales of gray in a blackwhite map. C. The distribution of the preferred orientations of all pixels in the outlined cortical region. D. Proportion of pixels in the horizontal plus vertical preferred areas and the oblique preferred areas in the calculated cortical regions of the 7 cats. The unmasked group is the mean proportion of the 7 cats and S. D.

感区大 4.7% 的结果与他在雪貂上以相似方法统计的 7% 的结果相近^[12]。此外，我们的第二种统计方法还显示，在反应强度上，水平垂直方位刺激引起的视皮层反应从整体上也强于倾斜方位角刺激，这与视皮层诱发电位的实验结果相吻合^[5,6]。因为我们的实验结果来自一个相当大的尺度上的统计数据（单只猫的统计面积可到 20~30 mm²），从而大大减小了微电极单细胞记录由于统计数相对较少和统计点位置的不同而带来的偏差。可以认为本结果为

方位倾斜这一心理效应提供了更为可靠的生理解释，从而澄清了以往电生理研究结果中相互矛盾之处。

值得注意的是，某些电生理记录的研究显示，方位倾斜效应在初级视皮层简单细胞中最为显著^[2,13]，而我们光学记录的皮层深度为 500 μm 左右，对应于皮层 2、3 层，在该层中复杂细胞占多数，因此，我们所统计的水平-垂直敏感区与倾斜角敏感区的区域大小差异可能比实际的差异要小。另外，

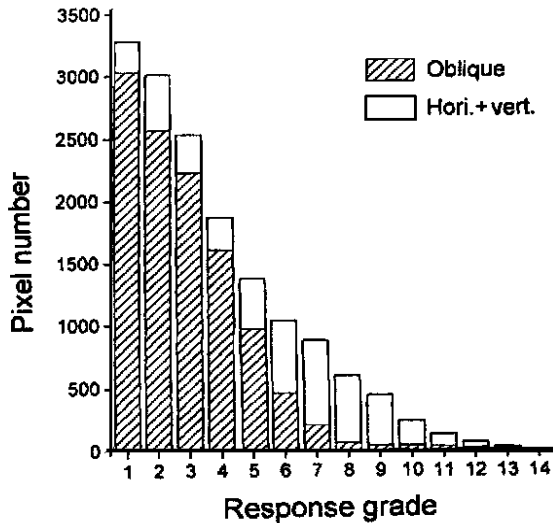


图 2. 水平-垂直反应强度与倾斜角反应强度点点相减所获得的反应强度差(绝对值)等级分布图

Fig. 2. Distribution of the response difference (absolute value) between the horizontal-vertical and the oblique function maps. Horizontal-vertical preferred or positive pixels are shown by hollow columns, oblique preferred or negative ones, by shadow columns. The response differences were divided into 14 grades, and the higher response grade the larger the response difference. In all the grades, the number of horizontal-vertical preferred pixels is larger than that of the oblique ones.

也有实验报道, 视野中心区的方位倾斜效应强于周边区^[2,14], 而我们实验中由于暴露上视野对应的视皮层非常困难(靠近枕叶后部下卷区), 所研究的视皮层多在视野下方 2 至 10 之间, 统计的区域大小差异可能进一步变小。因而, 这也从另一侧面证实了水平-垂直敏感区大于倾斜角敏感区这一结论。

参 考 文 献

[1] Appell S. Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The oblique effect in man and animals.

Psych Bull, 1972, **78**: 266 ~ 278.

- [2] Pettigrew JD, Nikara T, Bishop PO. Responses to moving slits by single units in cat striate cortex. *Exp Brain Res*, 1968, **6**: 373 ~ 390.
- [3] Mansfield RJW. Neural basis of orientation perception in primate vision. *Science*, 1974, **186**: 1133 ~ 1135.
- [4] Blakemore CB, Garey LJ, Vital-Durand F. Orientation preferences in the monkey's visual cortex. *J Physiol*, 1981, **319**: 78P.
- [5] Bonds AB. An "oblique effect" in the visual evoked potential of the cat. *Exp Brain Res*, 1982, **46**: 151 ~ 154.
- [6] Shou TD(寿天德), He Z(何子江), Yu MZ(余敏忠) et al. Different orientation effect of visual evoked potential due to different temporal stimulating frequency. *Acta Physiol Sin (生理学报)*, 1985, **37** (2): 199 ~ 203, (in Chinese with English abstract).
- [7] Rose D, Blakemore CB. An analysis of orientation selectivity in the cat's visual cortex. *Exp Brain Res*, 1974, **20**: 1 ~ 17.
- [8] Buisseret P, Gary-Bobo E, Imbert M. Plasticity in the kitten's visual cortex: effects of the suppression of visual experience upon the orientational properties of visual cortical cells. *Brain Res*, 1982, **256**: 417 ~ 426.
- [9] Grinvald A, Lieke E, Frostig RD et al. Functional architecture of cortex revealed by optical imaging of intrinsic signals. *Nature*, 1986, **324**: 361 ~ 364.
- [10] Zhang K(张 鹂), Yu HB(俞洪波), Shou TD(寿天德). The establishment of the optical imaging system based on intrinsic signals. *Acta Biophys Sin (生物物理学报)*, 1999, **15** (3): 597 ~ 603 (in Chinese with English abstract).
- [11] Maldonado PE, Gdecke I, Gray CM et al. Orientation selectivity in pinwheel centers in cat striate cortex. *Science*, 1997, **276**: 1551 ~ 1555.
- [12] Coppola DM, White LE, Fitzpatrick D et al. Unequal representation of cardinal and oblique contours in ferret visual cortex. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, **95**: 2621 ~ 2623.
- [13] Mansfield RJW, Ronner SF. Orientation anisotropy in monkey visual cortex. *Brain Res*, 1978, **149**: 229 ~ 234.
- [14] Payne BR, Berman N. Functional organization of neurons in cat striate cortex: variations in preferred orientation and orientation selectivity with receptive-field type, ocular dominance, and location in visual-field map. *J Neurophysiol*, 1983, **49**: 1051 ~ 1071.