

# 刺激图形对外膝体细胞图形适应的影响

金坚中<sup>①</sup> 徐鹏景<sup>①</sup> 李祥瑞<sup>①</sup> 周逸峰<sup>①②\*</sup>

(<sup>①</sup>中国科学技术大学生命科学学院视觉研究实验室, 合肥 230027; <sup>②</sup>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. \* 联系人, E-mail: zhouy@ustc.edu.cn)

**摘要** 分别以条形光栅和环形光栅作为刺激, 研究了猫外膝体细胞对运动正弦光栅刺激产生的图形适应. 结果表明, 用两种光栅刺激时, 外膝体细胞均产生了明显的图形适应现象, 但用环形光栅刺激时, 外膝体细胞的发放和图形适应程度均明显高于条形光栅的相应结果. 环形光栅和条形光栅在空间频率、时间频率和对比度等参数上均相同, 但外膝体细胞对它们的反应和适应程度却不同. 这一结果与心理学对上述两种运动光栅的适应现象和后效应相一致, 可能反映了这一心理学现象的皮层下神经机制.

**关键词** 猫 外膝体 图形适应 环形光栅 条形光栅

图形识别和图形适应是视觉系统信息处理中的重要功能, 在视觉通路中哪一级水平上细胞的反应开始与上述功能有关, 一直没有一个明确的结论. 一个物体的形状包括很多信息, 如物体的轮廓、线条的方位等, 一般认为能处理这样复杂信息的细胞至少位于视皮层的 17, 18 区<sup>[1-4]</sup>. 但 De Weerd 等人<sup>[5]</sup>采用脑区损伤的方法对猫视皮层和皮层下的细胞反应进行了研究, 结果表明, 如果损伤视皮层 17, 18 区, 动物还能对物体的形状进行识别, 而损伤 17, 18 区的皮层下输入, 动物则不能识别物体的形状, 这说明在皮层下水平上的功能就与物体的形状识别有关. Nothdurft 等人<sup>[6]</sup>研究了猫单个外膝体细胞对不同形状小点构成图形的反应(图形平均亮度和大小等参数均是一致的), 发现构成图形的小点不同时, 外膝体细胞的反应不同, 特别是用图形的边缘刺激时, 反应的差别会更大. Shou 等人<sup>[7]</sup>报道猫外膝体神经元在持续光栅刺激时呈现图形适应现象, 并证明其与视皮层下行输入无关.

心理学运动正弦光栅适应的实验表明, 对环形运动光栅刺激产生的图形适应和相应的后效应强于条形运动光栅的相应结果<sup>[3]</sup>. 本工作用这两种刺激记录外膝体单个细胞对它们的反应以及图形适应的强度, 从而研究外膝体细胞对不同形状图形的反应和适应情况, 进一步验证在皮层下的视觉通路中可能就已经存在与识别物体不同形状密切相关的细胞反应, 然后对其可能的机制作进一步探讨.

## 1 材料和方法

(i) 动物. 动物的实验前准备类似于先前的工

作<sup>[7,8]</sup>, 实验所用动物为 15 只正常成年猫, 体重 2.1 ~ 3.6 kg.

(ii) 视觉刺激. 图形刺激由计算机屏幕产生, 用自编软件来产生各种不同的刺激图形, 采用 17 英寸(1 英寸= 2.54 cm) Philips 纯平显示器. 刺激图形的大小为直径 18 cm(相当于约 7°视角)的一个圆形区域, 刺激时的平均亮度为 19 cd/m<sup>2</sup>, 环境照度 0.1 lx. 在显示器上显示的图形可以在一定范围内移动, 以使刺激图形的中心对准所记录细胞的感受野中心, 显示器和猫眼睛的距离是 142 cm(此时显示器屏幕 2.5 cm 对应的是 1°视角). 视觉刺激的图形随不同的实验目的而异, 在本实验中主要用到的图形如图 1 所示. 光栅的空间频率和时间频率均为细胞的最优频率, 为便于比较, 在同一个细胞上所用刺激图形的参数基本一致(如时间频率、空间频率、亮度和对比度等). 实验中对绝大多数细胞所用的时间频率为 3 Hz, 对比度为 0.9, 空间频率为该细胞的最优空间频率, 给出的图形刺激的时间总共为 30 s, 合计 90 个周期.

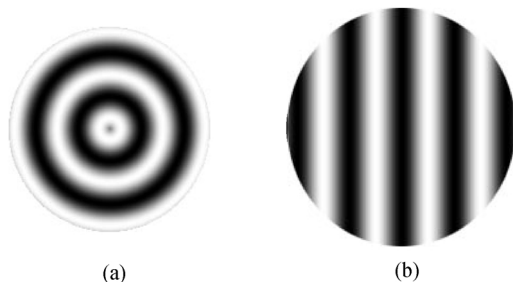


图 1 实验中所用的环形光栅和条形光栅

(a) 环形光栅, 可以向内或向外运动; (b) 条形光栅, 其方位是细胞的最优方位. 整个图形刺激的区域为直径 18 cm (7°视角)的圆, 黑色部分代表暗, 白色部分代表亮, 光栅亮度呈正弦分布

用条形光栅刺激时,光栅的方位为该细胞的最优方位;在用环形光栅刺激时,光栅可以分为向里和向外运动两种.在给刺激前先给 5 s 左右的静止图形,以消除开始刺激时的闪光影响.每一次刺激完成后有 5 min 的恢复时间,在恢复期间刺激屏幕上呈现的是平均光强,然后再给出下一个图形刺激.

(iii) 电生理记录. 在实验中用到两种电极,一种为玻璃绝缘的钨丝微电极,阻抗 2~20 MΩ,另一种为玻璃微电极,用美国 Sutter P-97 微电极控制仪控制,尖端直径约 1~2 μm,阻抗 5~10 MΩ,灌注液为 3 mol/L NaCl. 由微电极引导出来的信号依次经过探头、微电极放大器(Nihon Kohden, MEZ-8201, 日本)和细胞外前置放大器(KDS-1, 中国)放大 1000 倍后再经 ITC-18 数据采集器(Instrutech, 美国)输入到计算机,以便在线或实验后分析处理实验数据.

实验记录前,在暗室中用眼底反射的方法将两眼视神经乳头投射并描绘在动物正前方的纸屏上(纸屏距猫眼 142 cm,纸屏上的 2.5 cm 相当于 1°视角),由此确定中央区在纸屏上对应的位置.对每一个记录到的细胞,通过适宜的刺激确定细胞感受野在纸屏上的对应位置,并与纸屏上中央区的位置比较,算出离心度,以确定细胞感受野在视网膜上的相对位置.

(iv) 数据采集与分析. 数据的采集是通过 Igor 软件控制 ITC-18 数据采集器来完成的,采用同步采集,采样间隔为 100 μs. 每记录一个细胞图形刺激反应前,记录一段没有图形刺激的对照组,以测量细胞的自发放程度,计算图形刺激反应时去掉自发放的部分.对采集到的数据作刺激后反应直方图(PSTH, 图 2),直方图单个柱的时间长度取 5 个周期,每一组完

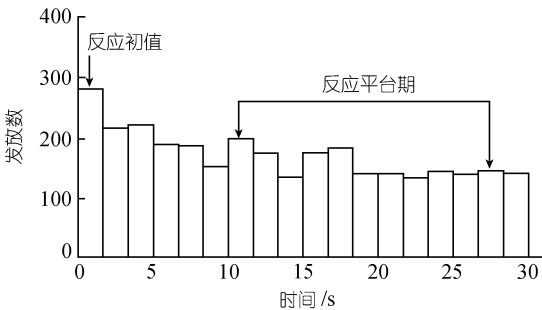


图 2 一次刺激过程中的反应直方图

纵坐标是一定时间内的细胞发放数,横坐标是反应的时间.在计算细胞反应发放强度时,每个方柱取 5 个周期,一个完整的刺激共有 30 s,分成 18 个方柱,取第 1 个方柱内的发放数作为反应的初值,从第 7~17 个之间的 11 个方柱内的平均发放数作为细胞适应后的发放强度.

适应比值  $AI = \text{适应后平台期的发放强度} / \text{反应初值}$

整刺激后记录到的数据可分成 18 个方柱,每个方柱宽内所得到的动作电位的数目作为统计的结果.在所作的 PSTH 中,取第 1 个柱作为适应前的细胞初始发放强度,取第 7~17 个柱内的平均值作为适应后的细胞发放强度.把适应后平台期的发放强度跟初值的比值(adaptation index, AI)作为适应程度的标准<sup>[7]</sup>.

## 2 实验结果

共记录了 53 个外膝体细胞,其中大多数细胞对环形和条形两种不同图形刺激的反应和适应程度均有明显的差别.

### 2.1 环形和条形光栅刺激对外膝体细胞反应幅度的影响

共稳定记录了 53 个外膝体细胞,分别记录了用条形光栅和环形光栅刺激引起的外膝体细胞的反应,结果如图 3. 图中表示的是环形和条形光栅反应幅度之差的分布直方图.在用环形光栅刺激时,有 39 个(74%)细胞的反应幅度明显大于条形光栅刺激时的反应幅度,总体上反应幅度平均增大了 29%,具有统计意义( $t$  检验,  $P = 0.00002$ ).

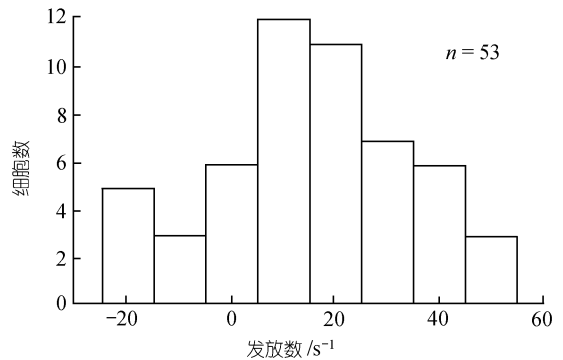


图 3 环形和条形光栅对外膝体细胞反应幅度的影响  
横坐标是用环形光栅和条形光栅刺激时细胞反应幅度的差值,以平均发放数表示

### 2.2 环形和条形光栅刺激对外膝体细胞适应程度的影响

长时间的光栅刺激可以使外膝体细胞的发放水平降低,从而产生适应现象.外膝体细胞的适应现象是外膝体细胞的一个重要特性.在实验中,我们记录了环形和条形光栅刺激时外膝体细胞的适应情况.图 4 中两个直方图是一个细胞分别用环形和条形光栅刺激时的反应直方图,图 4(a)中的细胞适应程度 ( $AI = 0.65$ ) 大于图 4(b)中的适应程度 ( $AI = 0.76$ ). 图 5 为两种光栅刺激时适应程度相比较的统计图,明显

可以看出环形光栅刺激( $0.79 \pm 0.10$ )时外膝体细胞的平均适应程度要大于条形光栅刺激( $0.91 \pm 0.19$ ) ( $t$  检验,  $P < 0.0001$ ), 有 36 个(68%)细胞的适应程度明显增加了(AI 的差值小于 $-0.1$ )。

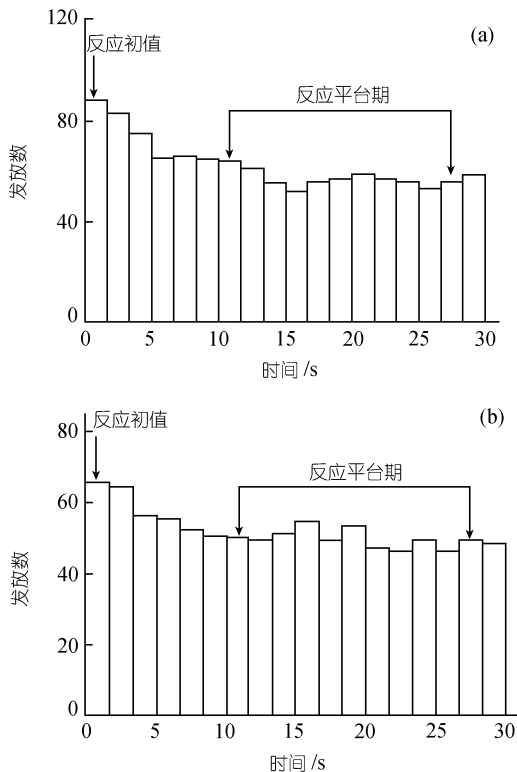


图4 环形和条形光栅刺激时的反应直方图

(a) 用环形光栅刺激时的反应直方图, (b) 用条形光栅刺激时的反应直方图。纵坐标为外膝体细胞反应的发放数, 横坐标为细胞反应的时间

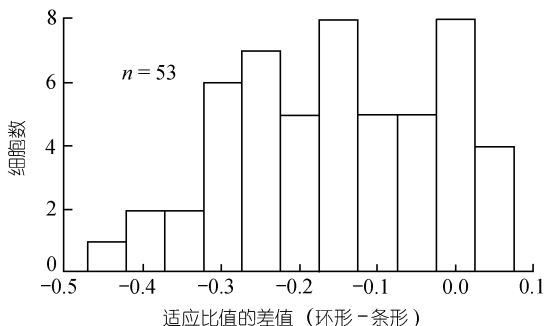


图5 环形和条形光栅对外膝体细胞适应比值的影响

### 3 讨论

关于在视皮层上图形识别的机制, 曾经有许多设想, 大多数认为细胞的图形适应在其中起了关键的作用<sup>[1,2,9]</sup>。以前一般认为图形适应只存在于皮层水平上, 近年来 Shou 等人<sup>[7,10]</sup>发现, 外膝体细胞也存在

图形适应, 我们在实验中进一步证实了 Shou 等人的报道, 并得到了外膝体细胞在不同图形刺激时适应程度不同的实验结果。

在实验过程中所采用的条形和环形光栅刺激图形的时间频率、空间频率、平均亮度和对比度等参数均一致, 以消除这些因素对细胞反应幅度和适应程度的影响。用两种光栅刺激时所不同的只是图形的形状以及运动的方向。因为外膝体细胞在用条形光栅刺激时有方位选择性, 因此所采用的条形光栅的方位为该细胞的最优方位, 使细胞在用条形光栅刺激时达到最大反应状态。

细胞的发放强度和图形适应程度是外膝体细胞的重要特性, 可随着刺激条件的变化而改变, 这也是接收外界信息的一个重要基础。Hammond 等人<sup>[9,11]</sup>发现, 在视皮层上细胞对图形的识别与细胞的适应程度密切相关。图3和5的结果表明, 分别用环形光栅和条形光栅刺激时, 环形光栅刺激细胞的发放强度和适应程度均强于条形光栅刺激的情况。细胞的发放强度和适应程度的差异说明外膝体细胞对这两种运动光栅刺激的反应有差异。由于采用光栅的其他光学参数均一致, 因此细胞反应幅度和适应程度的差异不是由时间和空间频率等因素产生, 而是由于光栅形状的不同引起的。

运动光栅在经过外膝体细胞的感受野时, 会经过其大致成圆环状分布的周边区和中心区, 并且周边区对中心区有抑制作用。当用最优空间频率的条形运动光栅扫过感受野时, 光栅的一部分在感受野中心区, 而另一部分在感受野的周边区, 在周边区的光栅刺激对感受野中心的反应有一定的抑制作用, 导致细胞的反应相对减弱。当用最优空间频率的环形运动光栅刺激时, 光栅的中心为感受野的中心, 光栅的条纹依次经过细胞感受野的周边区和中心区, 因此周边区的抑制较小, 故而细胞的反应强度较大。视皮层的结果表明, 细胞对光刺激存在着一定程度的后效应。条形光栅仅一部分依次经过周边区和中心区, 故而引起的抑制作用不强, 其后效应对下一次光栅刺激的抑制作用也不强, 所以细胞的适应程度相对较小。环形光栅的黑白条纹则可能刺激整个感受野的周边区, 因此产生的抑制后效应会比较强, 细胞的适应程度较大。

由于不同图形出现在感受野周边区和中心区的大小比例不同, 由周边区产生的对中心区的抑制作

用也不一样, 因此外膝体细胞的发放强度和适应程度均会有所不同. 在细胞水平上对图形的识别可能与基于这种抑制作用而产生的图形适应有关.

**致谢** 本工作为国家自然科学基金(批准号: 30070257)和中国科学院基金(批准号: KG CX2-SW-101)资助项目.

### 参 考 文 献

- 1 Carandini M, Movshon J A, Ferster D. Pattern adaptation and cross-orientation interactions in the primary visual cortex. *Neuropharmacology*. 1998, 37(4-5): 501~511
- 2 Hess R F, Wang Y Z. Are judgements of circularity local or global? *Vision Res*, 1999, 39(26): 4354~4360
- 3 Tobimatsu S. Visual information processing in humans. *Rinsho Shinkeigaku*, 1994, 34(12): 1250-1252
- 4 周逸峰, 贾凡, 陶海洋, 等. 猫视皮层 17, 18 区神经元对错觉轮廓的反应. *中国科学, C 辑*, 2000, 30(6): 660~668
- 5 De Weerd P, Sprague J M, Vandenbussche E, et al. Two stages in visual texture segregation: a lesion study in the cat. *J Neurosci*, 1994, 14(3 Pt 1): 929~948

- 6 Nothdurft H C. Texture discrimination by cells in the cat lateral geniculate nucleus. *Exp Brain Res*, 1990, 82(1): 48~66
- 7 Shou T D, Li X R, Zhou Y F, et al. Adaptation of visually evoked responses of relay cells in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat following prolonged exposure to drifting gratings. *Vis Neurosci*, 1996, 13: 605~613
- 8 杨昱鹏, 金坚中, 周逸峰, 等. 猫外膝体细胞对光栅刺激图形适应的时间特性. *科学通报*, 2001, 46(10): 824~826
- 9 Smith A T, Hammond P. The pattern specificity of velocity aftereffects. *Exp Brain Res*, 1985, 60(1): 71~78
- 10 Yang Y P, Jin J Z, Zhou Y F, et al. GABA<sub>A</sub> and GABA<sub>B</sub> receptors mediated inhibition affect the pattern adaptation of relay cells in the dorsal lateral geniculate nucleus (LGNd) of cats. *Brain Res*, 2003, 959(2): 295~303
- 11 Hammond P, Mouat G S, Smith A T. Motion after-effects in cat striate cortex elicited by moving texture. *Vision Res*, 1986, 26(7): 1055~1060

(2003-02-19 收稿, 2003-04-28 收修改稿)