

猫 V1 区不同外周整合细胞的经典感受野属性研究*

陈 科^{1)**} 尹娇娇¹⁾ 宋雪梅²⁾

(¹⁾ 电子科技大学神经信息教育部重点实验室, 成都 610054; (²⁾ 中国科学院上海生命科学研究院, 上海 200031)

摘要 以家猫为动物模型, 采用细胞外记录的方法, 测试了 82 个初级视皮层细胞的方位和方向调谐以及感受野大小. 基于细胞的面积整合特性, 区分出 52 个外周抑制型细胞和 30 个外周无抑制型细胞. 所有被测细胞均存在强的方位选择性, 而外周无抑制型细胞比抑制型细胞有更强的方位选择性. 两类细胞的方向选择性没有显著性差异. 外周抑制型细胞比外周无抑制型细胞有着更大的动作电位发放率. 采用两种不同方法测量两类细胞的感受野范围, 却产生了不同的结果: 用最小反应区测量发现抑制型细胞的经典感受野更大, 而用面积整合曲线测量时外周无抑制型细胞的感受野更大.

关键词 感受野, 外周抑制, 方位选择性, 方向选择性, 简单细胞, 复杂细胞

学科分类号 Q424

DOI: 10.16476/j.pibb.2014.0121

在猫的初级视皮层, 用运动的光条或正弦光栅刺激 V1 区细胞的视野区域, 能引起该细胞产生动作电位的发放, 这个特定的视野区域被称为该细胞的经典感受野^[1-2](classical receptive field, CRF). 而大部分细胞经典感受野外还有一个更大的非经典感受野区域(non-classical receptive field, nCRF), 仅仅刺激这个区域时不能诱发细胞产生动作电位, 但刺激它却对感受野内的反应产生显著的抑制^[3-5]. 国内外一系列的研究证实了非经典感受野的外周抑制在轮廓的检测和整合、分离运动目标与背景、自然图像稀疏编码等起着关键作用^[6-14]. 最近的研究还发现, V1 区内仍有很多细胞没有外周抑制, 形态学研究证实这些细胞和存在强外周抑制的细胞在轴突分布、树突分支以及细胞体面积上均有着显著差异^[15-16]. 2012 年, 发表在 *Nature* 上的一项研究证实, 小鼠 V1 区表层神经回路中表达生长激素抑制素的抑制性神经元(somatostatin-expressing inhibitory neurons, SOMs)的外周无抑制, 但这类细胞却对其他细胞的外周抑制形成起着关键作用^[17]. 因此, 不同外周整合类型细胞可能代表着不同形态特征与功能属性细胞. 然而, 先前工作还没有描述和比较过外周有抑制和无抑制型细胞的经典感受野属性. 我们利用单细胞记录实验方法, 测试了 52 个外周抑

制型和 30 个外周无抑制型细胞的感受野特性, 发现两类细胞有着显著的差异.

1 材料与方法

1.1 动物准备

实验中使用的猫体重在 2.5~3.5 kg 之间, 雌雄不限. 对动物的使用和处理严格按照中国科学院上海生命科学院动物伦理委员会的规定执行. 手术当天, 肌肉注射 30 mg/kg 盐酸氯胺酮诱导麻醉, 施行气管插管和股静脉插管手术. 各压迫点和手术切口都使用 1% 的盐酸利多卡因局部浸润麻醉. 手术结束后, 将动物俯卧固定于立体定位仪(SN-3, Narishige); 持续静脉注射 20 mg/(kg·h) 乌拉坦(urethane)和 10 mg/(kg·h) 三碘季胺酚(gallamine triethiodide), 以维持实验过程中动物的麻醉和麻痹状态. 人工呼吸机(UGO BASIE Instruments)设置为

* 国家重点基础研究发展计划(973)(2013CB329401), 中国博士后科学基金(2012M521681, 2013T60844), 国家自然科学基金(31300912, 31100797, 90820301, 31000492)资助项目.

** 通讯联系人.

Tel: 18621820703, E-mail: chenke0703@uestc.edu.cn

收稿日期: 2014-07-07, 接受日期: 2014-11-26

20 次/min, 潮气量约为 13.53 ml/kg. 动物体温维持仪(蚌埠市大江电子公司)将被试动物体温控制在 38℃. 实验过程中监视动物心电和脑电, 以了解动物的麻醉状态和生理情况. 当猫进入类似睡眠的麻醉状态后, 切开猫的头皮, 钝性分离皮下的肌肉和结缔组织, 并在对应于初级视皮层的区域进行颅骨钻孔手术. 待全部手术结束后, 滴入 5% 新福林眼药水和 1% 盐酸阿托品滴眼液分别用于收缩瞬膜和扩大瞳孔, 给其双眼佩戴接触镜用于防止角膜干燥并在角膜前放置直径为 3 mm 的人工瞳孔. 使用视网膜投影法将眼底的血管和视乳头的位置投射到屏幕上, 并据此来确定视网膜中央区在屏幕上的位置.

1.2 单细胞记录

单细胞记录使用玻璃管套细钨丝的记录电极, 记录的信号经过放大(1000 倍)、滤波(300~6000Hz 带通), 以及软件波形甄别后, 能得到分离很好与刺激相关的细胞放电.

1.3 区分两类不同外周抑制特性细胞

分离出单细胞放电后, 首先确定细胞的最佳方位、空间频率和时间频率, 并将光栅的参数设置为其最佳值. 然后用一个窄条(1.0°)的矩形正弦运动光栅(80% 对比度), 在几个连续的位置, 分别沿着最佳方位轴方向或沿着垂直于最佳方位轴的方向移动, 测试细胞的反应分布图. 矩形光栅具有最佳的方位和空间频率, 同时以 2~4c/s 的速度沿着最佳方向运动. 长度轴和宽度轴上得到的反应分布图峰值定义为感受野的中心. 我们测试了在 80% 对比度水平下细胞的面积整合曲线. 测试时, 用不同半径的圆形正弦光栅作为刺激图形, 光栅的参数设定为最佳参数. 在每一个刺激条件下, 光栅运动 5~10 个周期, 每套测试重复进行 2~4 次, 给出平均值和标准差. 刺激光栅以外, 屏幕的平均亮度保持在 10cd/m². 当刺激光栅的面积慢慢增大时, 所有细胞的反应会逐渐增强. 当刺激面积增大到一定值时, 一类细胞的反应会随着刺激面积增大显著下降, 这类细胞有着强的外周抑制(suppressive surround cells, SSCs). 而另一类细胞的反应却随着刺激面积的增大反应继续增强, 最后到达一个稳定的平台, 这类细胞被称为外周无抑制型细胞(non-suppressive surround cells, nSSCs).

1.4 测试两类细胞感受野的反应特性

我们使用了二种不同的方法来测量细胞的感受野范围. a. 最小反应区(minimum response field,

MRF): 在几个连续位置沿着垂直于最佳方位轴的方向以及最佳方位轴的方向移动矩形光栅得到细胞反应的分布图, 将细胞产生放电的刺激区域定义为其感受野大小. MRF 测量的感受野是矩形区域, 定义细胞感受野大小为矩形面积的平方根. b. 面积整合方法(area summation): 测试细胞随着刺激光栅面积增大的反应曲线, 用双高斯差模型对曲线进行拟合, 兴奋性空间常数 a 定义为细胞的感受野大小. 测试细胞的方位与方向调谐曲线时, 将刺激光栅的大小设置为由面积整合方法测得的感受野大小, 然后随机改变光栅的运动方向(刺激光栅运动方向从 0~359°, 间隔为 15°, 一套测试有 24 个点). 在每一个刺激条件下, 光栅运动 5~10 个周期, 每套测试重复进行 2~4 次, 给出细胞反应的平均值和标准差.

1.5 数据分析

光栅的参数给定为细胞的最佳参数时, 我们测量了细胞的面积整合曲线并对细胞的峰值直方图进行了傅里叶分析. $F1$ 和 $F0$ 分别表示傅氏变化后的基频与直流值, 若 $F1/F0 > 1$ 则细胞为简单细胞, 而若 $F1/F0 < 1$ 则细胞为复杂细胞.

为了计算细胞的感受野大小和外周抑制强度, 我们采用公式(1)所示的双高斯差函数来拟合细胞的面积整合曲线(图 1).

$$R(s) = R_0 + K_e \int_{-s/2}^{s/2} e^{-(2y/a)^2} dy - K_i \int_{-s/2}^{s/2} e^{-(2y/b)^2} dy \quad (1)$$

式中 $R(s)$ 表示细胞的平均发放率, K_e 和 K_i 分别表示细胞的兴奋性和抑制性增益, 而 a 和 b 分别表示细胞的兴奋性和抑制性空间常数, R_0 表示细胞的自发放电水平. 为了计算细胞的外周抑制强度, 我们定义了外周抑制指数(SI), $SI = (R_{opt} - R_{asy}) / R_{opt}$, 其中 R_{opt} 表示双高斯差函数拟合后曲线的最大响应, 而 R_{asy} 表示曲线在大面积刺激下达到的稳定平台值. 为了测试细胞的方位和方向选择性, 我们采用了公式(2)所示的高斯函数拟合细胞的方向选择性曲线(图 2).

$$R(\theta) = a_0 + a_1 e^{\frac{-(\theta - \theta_0)^2}{2\sigma^2}} + a_2 e^{\frac{-(\theta - \theta_0 + 180^\circ)^2}{2\sigma^2}} \quad (2)$$

式中 $R(\theta)$ 表示细胞在方位 θ 的反应, a_0 表示未调谐的成分的反应; θ_0 表示细胞的最佳方位, σ 表示高斯函数的标准差.

我们定义了三个指数: 方位选择性指数(orientation selectivity index, OSI), 方位调谐宽度(tuning width, TW) 和方向选择指数(direction

selectivity index, DSI). 其中, $OSI = (R_{pref} - R_{ortho}) / (R_{pref} + R_{ortho})$, 调谐宽度 TW 值为调谐曲线最大响应与最小响应(基线)的差的一半对应的宽度, 而 $DSI = (R_{pref} - R_{opposite}) / (R_{pref} + R_{opposite})$. 其中, R_{pref} 表示细胞在最

佳运动方向的反应, R_{ortho} 表示细胞在与最佳运动方向差 90° 方向的反应, 而 $R_{opposite}$ 表示与最佳方向差 180° 方向的反应.

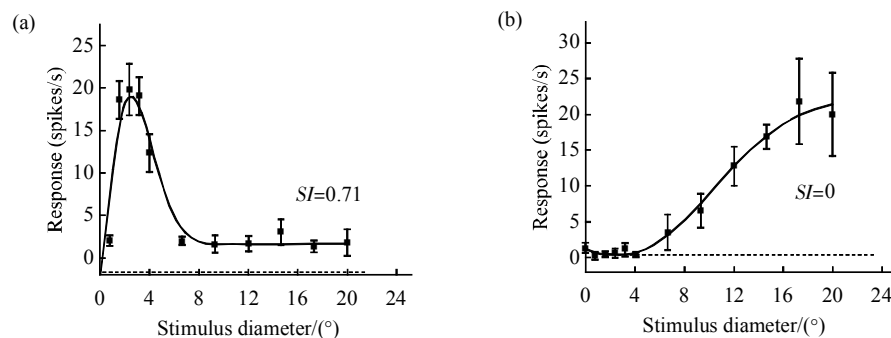


Fig. 1 Determination the classification of SSCs and nSSCs

(a) An example of area-summation curve of a SSC. The neuron reached maximum response at CRF stimulation and showed decreasing response to stimuli of increasing diameter beyond CRF. (b) Another example of area-summation curve of a nSSC. The response increased progressively with increasing stimulus size. The horizontal dotted line represents the level of spontaneous activity. Error bars represent the SEM.

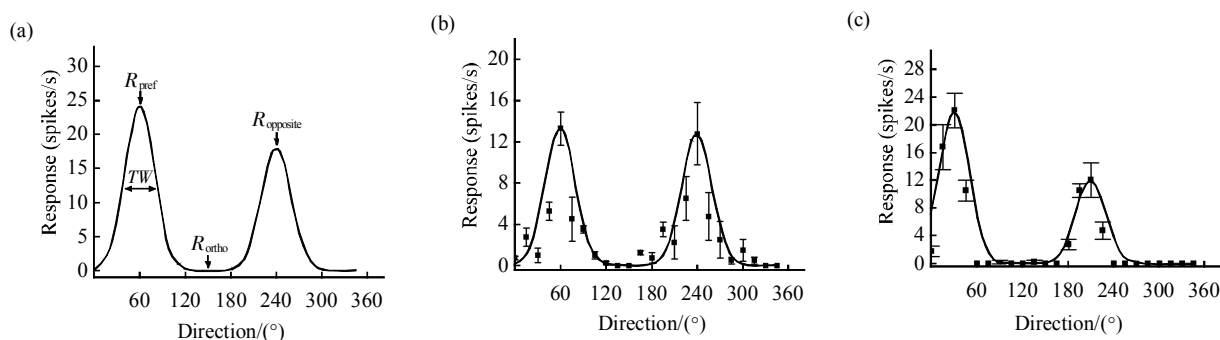


Fig. 2 Orientation and direction tuning curves

To quantify orientation tuning and direction selectivity of each neuron, (a) we fitted the firing rate as a function of orientation by the sum of two Gaussian functions with peaks 180° apart. Three parameters (OSI , DSI , TW) were calculated by the sum of two Gaussian functions. An orientation tuning curve from a SSC (b) demonstrates sharp orientation tuning and no direction selectivity. Another orientation tuning curve from a nSSC (c) demonstrates sharp orientation tuning but median direction selectivity. Error bars represent the SEM.

本文中, 所有计算结果均采用“平均值 $\pm$ 标准差”($\bar{x} \pm s$)来表示, 在统计两种条件下数据的差异时若没标记统计方法即采用 Mann-Whitney U test.

2 结 果

在猫的初级视皮层, 一共测试了 82 个神经元在运动正弦光栅刺激下的反应, 所有细胞的感受野中心距离中央凹小于 10° .

2.1 基于细胞的外周抑制强度分类 SSCs 与 nSSCs

实验中, 我们测试猫 V1 区细胞在 80%对比度

下的面积整合曲线, 从而确定细胞外周抑制强度. 根据细胞的面积整合曲线, 区分出两类细胞. 占多数的一类细胞为外周抑制型细胞(SSCs), 这类细胞给予 CRF 刺激时有最大的反应, 而刺激区域超过 CRF 时细胞的反应被显著抑制(图 1a). 而占少数的一类为外周无抑制型细胞(nSSCs), 细胞的反应随着刺激面积的增大而不断增大, 最后稳定在一个平台值(图 1b)或仅仅有一些轻微的下陷. 参考 Walker 等^[18]先前的工作, 我们以 $SI=0.1$ 为边界来区分两类细胞. 若细胞的 $SI > 0.1$, 细胞属于 SSCs

类, 若 $SI < 0.1$, 细胞属于 nSSCs 类. 实验中一共记录到 52 个 SSCs 细胞, 包括 19 个简单细胞 (36.5%) 和 33 个复杂细胞 (63.5%); 记录到 30 个 nSSCs 细胞, 包括 19 个简单细胞 (63.3%) 和 11 个复杂细胞 (36.7%). SSCs 类中简单细胞数目和复杂细胞数的比例为 0.58, 而 nSSCs 类细胞中两类细胞比例则为 1.73, 我们发现两类细胞中简单和复杂细胞的分布有显著性差异 ($P < 0.01$, chi-square test). 50 个 SSCs 细胞的平均 SI 值为 0.58 ± 0.23 , 而另外 32 个 nSSCs 细胞的平均 SI 值为 0.06 ± 0.00 .

2.2 比较 SSCs 与 nSSCs 的方位和方向选择性

通过两个参数定量研究细胞的方位调谐. 首先, 计算每个细胞的 OSI 值, 若 OSI 值高, 表明细胞的方位选择性强, OSI 值小则表明细胞的方位选择性弱. 为了进一步比较两类细胞方向选择性, 我们还测试了细胞的 DSI 值. 若 DSI 值越小, 表明细胞的方向选择性越弱, 若 $DSI=0$ 表示细胞在同一方位光栅的两个相反运动方向的反应完全相同, 细胞无方向选择性. 图 3a 表示两类细胞的 OSI 和 DSI 指数分布图, 几乎所有 nSSCs 类细胞的 OSI 值接近 1, 只有 3 个细胞在 0.7~0.9 之间. 而 SSCs 类

细胞分布就没那么集中, 有 11 个细胞的 OSI 值小于 0.9. 两类细胞的 DSI 值则均匀分布在 0~1 之间. 测试的 82 个 V1 细胞的 OSI 值均大于 0.5, 表明猫 V1 细胞均有强的方位选择性. 52 个 SSCs 细胞的平均 OSI 值为 0.93 ± 0.13 , 而 30 个 nSSCs 细胞的 OSI 平均值为 0.98 ± 0.06 , 两类细胞的 OSI 值存在显著性差异 ($P=0.03$), nSSCs 的方位选择性高于 SSCs. SSCs 细胞的平均 DSI 值为 0.54 ± 0.32 , 而 nSSCs 细胞的平均 DSI 值为 0.59 ± 0.33 . 两类细胞的 DSI 值没有显著性差异 ($P=0.22$). 然后, 进一步分析每个细胞的调谐宽度 (tuning width), 调谐宽度 TW 表示方向调谐曲线的最大响应与最小响应 (基线) 之差的一半所对应的宽度. TW 值越小, 细胞的调谐越窄. 图 3b 示两类细胞 TW 值的散点图分布, SSCs 的 TW 值较集中在 $40^\circ \sim 50^\circ$, 只有少数点分布在较高和较低区域, 而 nSSCs 则较均匀分布在 $10^\circ \sim 60^\circ$ 之间. 52 个 SSCs 细胞的平均 TW 值为 $(44.6 \pm 10.7)^\circ$, 而 30 个 nSSCs 的平均 TW 值为 $(39.2 \pm 10.7)^\circ$, 两类细胞 TW 值存在显著性差异 ($P=0.0014$). 与 SSCs 细胞相比, nSSCs 细胞有着更强的方位选择性和窄的调谐宽度.

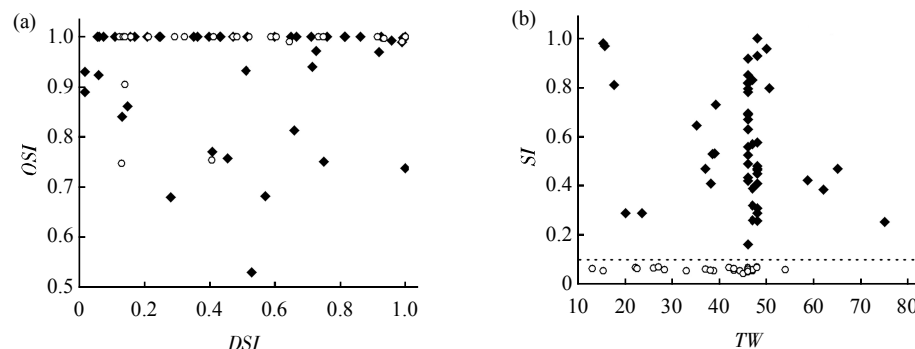


Fig. 3 The comparison of SSCs and nSSCs in orientation and direction selectivity

(a) All V1 neurons recorded showed significant orientation selectivity ($OSI > 0.5$). The nSSCs have larger OSI than the SSCs, but similar value in DSI .
(b) Scatterplots of suppression index versus tuning width for SSCs and nSSCs. $\blacklozenge$: Suppressive cell(SSC); $\circ$: Non-suppressive cell(nSSC).

2.3 比较 SSCs 与 nSSCs 感受野大小和最大发放率

采用了两种方法测量细胞的感受野大小.

a. 采用 MRF 方法: 52 个 SSCs 细胞的经典感受野为 $(3.31 \pm 1.07)^\circ$, 而 30 个 nSSCs 细胞的经典感受野为 $(2.81 \pm 0.63)^\circ$, SSCs 比 nSSCs 的经典感受野更大 ($P=0.0029$). b. 面积整合曲线方法 (area summation): 用不断增大的正弦光栅刺激细胞, 测量细胞的反应

强度. 然后将细胞的面积整合曲线用双高斯差模型进行拟合, 细胞的感受野大小定义为其兴奋性空间常数 a . 采用面积整合方法, 52 个 SSCs 感受野大小为 $(3.41 \pm 1.73)^\circ$, 而 30 个 nSSCs 细胞的感受野为 $(7.50 \pm 3.06)^\circ$, 两类细胞的感受野大小存在着显著性差异 ($P < 10^{-6}$). 因此, 两类细胞的感受野用不同方法测量结果完全不同. 另外, 测试了两类细胞

的最大发放率, 对每个细胞给予最佳刺激条件(方向、空间和时间频率、大小、对比度)时, 细胞能被诱发出最大的反应发放率. SSCs 的最大发放率

(35.8±18.5) spikes/s 显著高于 nSSCs 的(22.5±12.4) spikes/s. 表 1 对两类细胞的感受野参数进行了总结.

Table 1 Comparison of SSCs and nSSCs in receptive field property

CRF property	Parameter	SSCs	nSSCs	Confidence
CRF size	Minimum response field	3.31±1.07	2.81±0.63	$P=0.0029$
	Area summation	3.41±1.73	7.50±3.06	$P < 10^{-6}$
Orientation selectivity	<i>OSI</i>	0.93±0.13	0.98±0.06	$P=0.03$
	<i>TW</i>	44.6±10.7	39.2±10.7	$P=0.0014$
Direction selectivity	<i>DSI</i>	0.54±0.32	0.59±0.33	$P=0.22$
Surround suppression	<i>SI</i>	0.58±0.23	0.06±0.00	$P < 10^{-6}$
Simple/Complex cells	<i>S/C</i>	0.58	1.73	$P < 0.01$
Peak firing rate	<i>FR</i>	35.8±18.5	22.5±12.4	$P=0.006$

3 讨 论

本研究中, 测试了猫初级视皮层两类不同抑制强度细胞的感受野的特性. 结果发现, 几乎所有的 V1 细胞存在强的方位选择性(*OSI* > 0.5), 而 nSSCs 比 SSCs 有着更强的方位选择性(*OSI* 值更大, *TW* 值更小). 两类细胞的方向选择性没有显著性差异. 采用了两种方法来测量细胞感受野, 产生了不同的结果. MRF 测试的 SSCs 经典感受野更大; 而面积整合测量的 nSSCs 类感受野更大.

采用 MRF 方法, 用窄的条形光栅刺激时在离细胞感受野中心稍远的区域只能产生阈下兴奋, 因此 MRF 会低估细胞真实兴奋区的大小. 采用面积整合测量细胞感受野时, 能充分整合细胞视野各区域的兴奋和抑制作用, 能较精确地测量出细胞的兴奋区范围^[9]. 然而面积整合方法测量的结果与刺激对比度关系很大, 细胞在低对比度测量的结果为其在高对比度下测量值的 2~3 倍. 先前, 我们利用细胞内注射生物胞素结合免疫组织化学技术, 研究了 SSCs 和 nSSCs 这两类细胞的形态学和免疫化学特征. 我们观察到, nSSCs 的轴突分布广泛, 跨相邻几个功能柱, 而其树突分支复杂, 树突棘密度和树突棘头部面积较大. 相反, SSCs 的轴突主要局限在同一功能柱内, 而树突分支少, 树突棘密度和树突棘头部面积较小^[6]. 此外, 与 SSCs 细胞相比, nSSCs 在树突和胞体上有更多的兴奋性受体和更少的抑制性受体. 因此, nSSCs 这些特征, 使得它能整合大范围区域内的兴奋. 因此, 用面积整合测试

感受野时, nSSCs 类的结果会更大. 而用 MRF 扫描经典感受野时, 细胞只对靠近感受野中心敏感区域的刺激能产生阈上反应, 对非敏感区域的刺激, 细胞只能产生阈下兴奋不足以驱动细胞产生动作电位. 我们比较了两类细胞的最大发放率. 相比 nSSCs(22.5±12.4 spikes/s), SSCs 类(35.8±18.5)的最大发放率要强很多($P < 10^{-6}$), 因此用 MRF 测量 SSCs 感受野更大合乎情理. 故我们能勾勒出两类细胞不同的感受野特性, nSSCs 类细胞的兴奋区很大, 但兴奋增益却较小, SSCs 类细胞的兴奋区较小, 但兴奋增益却较大. 因此, 用不同方法测量两类细胞感受野大小时的结果不同.

细胞的感受野和非经典感受野并非固定不变的, 它们的大小会随着刺激对比度而改变^[20-21]. 神经解剖学的研究估计, 细胞的经典感受野主要与前馈通路(视网膜和外膝体)的输入有关. 而外周抑制与皮层内的水平连接(horizontal connection, V1 的 2/3 层)及来自高级皮层的反馈输入有关^[22]. 水平连接起源于 V1 内 2/3 层的大锥体细胞, 它能在若干微米的区域内形成广泛突触连接. 水平连接倾向于连接具有相似的最佳方位且距离在 700 μm 内的细胞. 水平连接的输入并无特异选择某种类型的细胞, 兴奋性锥体细胞和抑制性中间神经元均能接受到这类输入. 而来自高级皮层的反馈连接(V2, V4, TEO, MT 等)同样被认为在外周对中心的抑制中起着重要的作用. 一般认为, 反馈连接主要通过控制目标细胞的反应增益来调节 V1 区细胞的反应. 因此, 高级皮层的失活会直接导致 V1 区细胞

反应的减弱. Angelucci 等^[22]的研究将非经典感受野分成了近端外周和远端外周: 近端外周是细胞用面积整合方法在高和低对比度下测量细胞的感受野时发生改变的区域, 近端外周范围由皮层内水平连接决定; 远端外周为近端外周外更大的非经典感受野区, 主要由高级皮层反馈输入形成. 对于 nSSCs 类细胞, 它们几乎没有外周抑制, 却有着大的兴奋区范围. 我们认为, nSSCs 的兴奋区很大可能是水平连接形成的近端外周对中心产生易化性作用, 而 SSCs 类的近端外周在高对比度下表现为抑制作用, 在低对比度下却表现为易化特性. 这些差异可能与细胞形态和神经环路有关. Adesnik 等^[17]的研究也证实, 小鼠的 SOM 类中间神经元对其他锥体细胞的外周抑制的形成起着关键作用, 这类细胞属于 nSSCs, 但它们能被水平连接的兴奋性输入所激活.

细胞的方位和方向选择性与细胞类型、细胞在皮层深度和外周抑制等均有一定联系. 例如中间神经元比锥体细胞的方位调谐更宽, 还有 V1 区第四层简单细胞直接接受来自 LGN 信号输入, 这些细胞有着较弱的方位选择性. 陈岗等^[23]还发现刺激 V1 区细胞的外周抑制区能提供细胞的方位选择性. 而最近发表在《自然》杂志(*Nature*)的一项研究^[24]也证实, 兴奋小鼠 V1 区的 PV 型中间神经元能显著提高细胞对各种视觉刺激特征的选择性, 其中就包括了方位与方向选择性. 这些研究均表明中间神经元引起的外周抑制有助于提高选择性, 而在本项研究中我们也发现, 外周无抑制类细胞自身具有很高的方位选择性, 或许它们就不需要通过抑制性的输入来提高其方位选择性.

参 考 文 献

- [1] Hubel D H, Wiesel T N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol (London)*, 1962, **160**(1): 106–154
- [2] Hubel D H, Wiesel T N. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol (London)*, 1968, **195**(3): 215–243
- [3] Allman J, Miezin F, McGuinness E. Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: Neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons. *Rev of Neurosci*, 1985, **8**: 407–430
- [4] Li C Y, Li W. Extensive integration field beyond the classical receptive field of cat's striate cortical neurons classification and tuning properties. *Vision Res*, 1982, **22**(18): 1173–1183
- [5] DeAngelis G C, Robson J G, Ohzawa I, *et al.* Organization of suppression in receptive fields of neurons in cat visual cortex. *J Physiol (London)*, 1994, **68**(1): 144–163
- [6] Kapadia M K, Ito M, Gilbert C D, *et al.* Improvement in visual sensitivity by changes in local context: parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron*, 1995, **15**(4): 843–856
- [7] Field D J, Hayes A, Hess R F. Contour integration by the human visual system: evidence for a local "association field". *Vision Res*, 1993, **33**(2): 173–193
- [8] Li C Y. Unresponsive field beyond the classical receptive field organization and functional properties. *News in Physiological Sci*, 1996, **11**: 181–186
- [9] Sillito A M, Grieve K L, Jones H E, *et al.* Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities. *Nature*, 1995, **378**(11): 492–496
- [10] Li C Y, Lei J J, Yao H S. Shift in speed selectivity of visual cortical neurons: a neural basis of perceived motion contrast. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**(7): 4052–4056
- [11] Das A, Gilbert C D. Topography of contextual modulations mediated by short-range interactions in primary visual cortex. *Nature*, 1999, **399**(6737): 655–661
- [12] Shen Z M, Xu W F, Li C Y. Cue-invariant detection of centre-surround discontinuity by V1 neurons in awake macaque monkey. *J Physiol (London)*, 2007, **583**(2): 581–592
- [13] Xu W F, Shen Z M, Li C Y. Spatial phase sensitivity of V1 neurons in alert monkey. *Cereb Cortex*, 2005, **15**(11): 1697–1702
- [14] Lamme V A. The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *J Neurosci*, 1995, **15**(2): 1605–1615
- [15] Song X M, Li C Y. Contrast-dependent and contrast-independent spatial summation of primary visual cortical neurons of the cat. *Cereb Cortex*, 2008, **18**(2): 331–336
- [16] Song X M, Wang Y, Zhu Z, *et al.* Morphological bases of suppressive and facilitative spatial summation in the striate cortex of the cat. *PLoS ONE*, 2010, **5**(11): e15025. PMID: 21151335
- [17] Adesnik H, Bruns W, Taniguchi H, *et al.* A neural circuit for spatial summation in visual cortex. *Nature*, 2012, **490**(7419): 226–231
- [18] Walker G A, Ohzawa I, Freeman R D. Suppression outside the classical cortical receptive field. *Vis Neurosci*, 2000, **17**(3): 369–379
- [19] Sceniak M P, Hawken M J, Shapley R. Visual spatial characterization of macaque V1 neurons. *J Neurophysiol*, 2001, **85**(5): 1873–1887
- [20] Chen K, Song X M, Li C Y. Contrast-dependent variations in the excitatory classical receptive field and suppressive nonclassical receptive field of cat primary visual cortex. *Cereb Cortex*, 2013, **23**(2): 283–292
- [21] Chen K, Song X M, Dai Z Q, *et al.* The spatial summation characteristics of three categories of V1 neurons differing in non-classical receptive field modulation properties. *Vis Research*, 2014, **96**(3): 87–95
- [22] Angelucci A, Levitt J B, Walton E J S, *et al.* Circuits for local and global signal integration in primary visual cortex. *J. Neurosci*, 2002, **22**(19): 8633–8646
- [23] Chen G, Dan Y, Li C Y. Stimulation of non-classical receptive field

- enhances orientation selectivity in the cat. *J Physiol (London)*, 2005, **564**(1): 233–243
- [24] Lee S H, Kwan A C, Dan Y, *et al.* Activation of specific interneurons improves V1 feature selectivity and visual perception. *Nature*, 2012, **488**(7411): 379–383

Receptive Field Properties of Different Spatial Integrated Cells in Cat V1*

CHEN Ke^{1)**}, YIN Jiao-Jiao¹⁾, SONG Xue-Mei²⁾

¹⁾ Key Laboratory for Neuroinformation of Ministry of Education, University of Electronic Sciences and Technology of China, Chengdu 610054, China;

²⁾ Center for Life Sciences, Shanghai Institutes of Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200031, China)

Abstract We have examined the orientation, direction selectivity and receptive field size by extracellular recording for 82 V1 neurons of cat. Based on the area-summation measurements, 82 units were classified as 52 suppressive surround cells (SSCs) and 30 non-suppressive surround cells (nSSCs). Our results showed nSSCs have much sharper orientation selectivity and narrower tuning width than SSCs. No significant difference was found in direction selectivity between SSCs and nSSCs. SSCs have larger peak firing rates than the nSSCs. Two methods were used in measuring the receptive field size, but arises different results in comparison of SSCs and nSSCs.

Key words receptive field, surround suppression, orientation selectivity, direction selectivity, simple cells, complex cells

DOI: 10.16476/j.pibb.2014.0121

*This work was supported by grants from National Basic Research Program of China (2013CB329401), China Postdoctoral Science Foundation (2012M521681, 2013T60844), and The National Natural Science Foundation of China (31300912, 31100797, 90820301, 31000492).

**Corresponding author.

Tel: 18621820703, E-mail: chenke0703@uestc.edu.cn

Received: July 7, 2014 Accepted: November 26, 2014