

## 初级视皮层的亮度信息加工 \*

王 毅 \*\*

(中国科学院生物物理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 北京 100101)

**摘要** 亮度(luminance)是最基本的视觉信息. 与其他视觉特征相比, 由于视神经元对亮度刺激的反应较弱, 并且许多神经元对均匀亮度无反应, 对亮度信息编码的神经机制知之甚少. 初级视皮层部分神经元对亮度的反应要慢于对比度反应, 被认为是由边界对比度诱导的亮度知觉(brightness)的神经基础. 我们的研究表明, 初级视皮层许多神经元的亮度反应要快于对比度反应, 并且这些神经元偏好低的空间频率、高的时间频率和高的运动速度, 提示皮层下具有低空间频率和高运动速度通路的信息输入对产生初级视皮层神经元的亮度反应有贡献. 已经知道初级视皮层神经元对空间频率反应的时间过程是从低空间频率到高空间频率, 我们发现的早期亮度反应是对极低空间频率的反应, 与这一时间过程是一致的, 是这一从粗到细的视觉信息加工过程的第一步, 揭示了处理最早的粗的视觉信息的神经基础. 另外, 初级视皮层含有偏好亮度下降和高运动速度的神经元, 这群神经元的活动有助于在光照差的环境中检测高速运动的低亮度物体.

**关键词** 初级视皮层, 信息加工, 神经编码, 亮度, 对比度, 时间过程, 空间频率, 时间频率

**学科分类号** Q426, R338.2+5, R339.14+6

**DOI:** 10.16476/j.pibb.2016.0098

对于人类来讲, 70%以上的感觉信息是通过视觉系统获取的. 视觉信息的光信号被视网膜光感受器捕捉后, 转换成双极细胞的电信号, 传递到视网膜神经节(retinal ganglion), 通过丘脑的外膝体(lateral geniculate nucleus), 输入到在大脑枕叶的初级视皮层(primary visual cortex), 再传送到颞叶和顶叶更高级的视皮层或联合皮层. 在这一过程中, 视觉系统各级细胞或神经元对图像的亮度、对比度、空间频率、边界朝向、运动、视差、颜色、质地等特征的信息进行分析处理, 经过整合, 最终在大脑表征图像中的物体和场景. 亮度是这些视觉信息中最基本的信息, 其他信息基本上都是亮度在时间和空间上的变化产生的, 即使对颜色, 也必须有一定的亮度才能知觉到. 然而, 相对于其他视觉特征, 对亮度编码的神经机制只有很少的研究, 是被忽视的一个研究课题. 其中一个主要因素是, 如在初级视皮层, 神经元对均匀亮度的反应要显著弱于对比度反应, 并且许多神经元对均匀的亮度刺激没有响应<sup>[1-2]</sup>.

初级视皮层是视觉信息进入大脑新皮层的门户, 同时对上述特征的信息进行处理, 如对形状知觉非常重要的初级视皮层神经元对物体边界朝向的

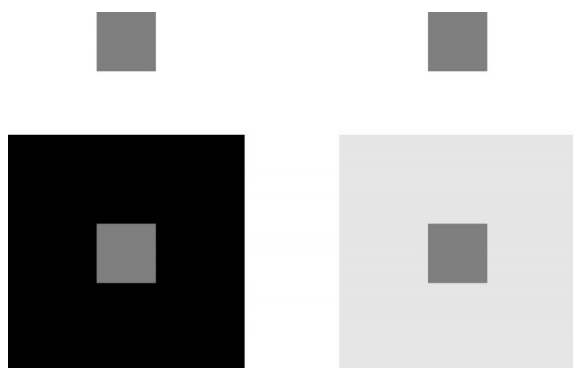
选择性反应, 就是在初级视皮层出现的<sup>[3]</sup>. 初级视皮层神经元对亮度的反应怎样产生仍然是一个不清楚的问题. 从神经科学的专业书籍中<sup>[4]</sup>, 我们知道早期视觉系统的视网膜和丘脑外膝体细胞具有 ON (给光)和 OFF(撤光)同心圆状的拮抗感受野<sup>[5-6]</sup>, 初级视皮层细胞具有平行的 ON 和 OFF 的拮抗感受野<sup>[3, 7]</sup>, 这种特性的感受野的信息处理强调的是对比度信息<sup>[4]</sup>. 亮度信息被认为在视网膜光感受器细胞到双极细胞阶段, 即光信号转换成电信号时, 由于光适应, 就已经丢失<sup>[4, 8-10]</sup>. 另一方面, 一些亮度知觉现象, 如心理物理学中著名的 Simultaneous brightness contrast 效应(图 1)、Cornsweet illusion、发生在盲点区域的视觉信息的 Filling-in(图 2)现象等提示, 我们对亮度的知觉(brightness)是依赖于对比度的. 在 Simultaneous brightness contrast 效应

\* 国家自然科学基金(30623004, 30870831, 31371105)和国家高技术研究发展计划(2007AA02Z313)资助项目.

\*\* 通讯联系人.

Tel: 010-64888453, E-mail: yiwang@ibp.ac.cn

收稿日期: 2016-03-25, 接受日期: 2016-03-30

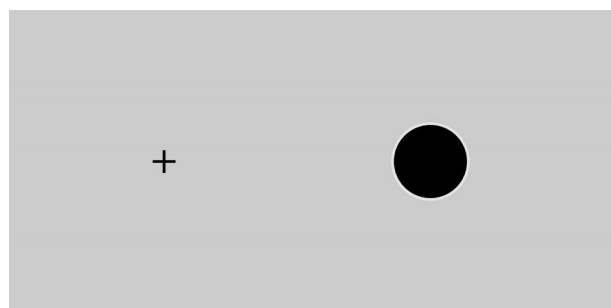


**Fig. 1 Visual perception to the luminance of a target is affected by surround luminance**

**图 1 对目标亮度的知觉受周围亮度的影响**

Simultaneous brightness contrast: 同样亮度的小方块(顶部灰色方块)放在暗的背景上(左侧)看起来比放在亮的背景上(右侧)更明亮。

中, 同样亮度的物体在暗的背景下看起来要比在亮的背景下更亮(图 1), 表明对物体亮度的知觉是受周围亮度影响的, 从而认为在边界处的亮度的差异, 即对比度, 在亮度知觉(brightness)的诱导中起



**Fig. 2 Perceptual filling-in at the blind spot**

**图 2 发生在盲点的视觉填充过程**

当遮住左眼, 右眼注视图中十字, 调整眼球与图的距离, 在某一距离范围内, 图中的黑色圆盘会从视野中消失; 远于或近于此范围, 黑色圆斑都会再出现。

着重要作用。因而, 知觉到的亮度被认为是由图像边界的对比度诱发的, 对亮度的知觉要晚于对对比度的知觉<sup>[11-14]</sup>。也有生理学研究显示部分初级视皮层神经元对亮度的反应要慢于对比度反应<sup>[15]</sup>。所以, 初级视皮层神经元对均匀亮度的反应被假设是由图像边界的对比度诱发的, 是通过类似知觉上的填充过程(filling-in)在初级视皮层内产生的<sup>[13-15]</sup>, 如在盲点区域的视觉信息(图 2)<sup>[16-17]</sup>。视网膜的盲点区域是视神经进入脑的地方, 此区域是没有光感受器的, 按理说我们是看不见出现在该区域对应的视野

区域的视觉刺激的, 但我们并没有察觉到视野中缺了这一块或者盲点的存在, 这是因为知觉上的填充过程的作用(图 2)。所以, 初级视皮层亮度信息的加工被认为要晚于对比度。然而, 我们最近的研究表明, 初级视皮层神经元对亮度的反应要早于对比度反应<sup>[18]</sup>, 这一结果说明这种早期的亮度反应不是由对比度反应诱导产生的, 我们也揭示皮层下偏好低空间频率和高运动速度的神经元的输入在产生初级视皮层神经元的亮度反应中起着主要作用<sup>[1-2, 18]</sup>。

## 1 研究方法

神经元是神经信息处理的基本功能单位, 通过分析刺激参数的变化与其诱发的神经元动作电位的发放频率变化之间的关系, 就能窥视单个神经细胞的功能性质。在亮度编码机制的电生理研究中, 给动物呈现视觉刺激时, 通常是把某一亮度值的均匀表面刺激, 静止呈现 500 ms 至数秒, 并且两次视觉刺激的显示之间有数秒的间隔。在这一间隔期间, 显示屏幕为中间亮度的空白屏(相当于一个均匀亮度的刺激)。然而, 在自然的视觉中, 随身体、头和眼球的运动, 视觉刺激在视网膜上的图像是快速变化的, 虽然有时我们并不能知觉到这种变化, 如即使在视觉注视(fixation)时, 也有微眼动(microsaccade)<sup>[19]</sup>, 我们才能看见视觉图像。如果视觉图像相对于眼球是完全静止的, 图像会在视野里消失<sup>[13, 19-20]</sup>, 就会视而不见。所以, 视觉细胞或神经元接收的视觉信息在不停地变化。亮度和对比度是两个紧密相关的刺激属性, 亮度是指光源所发出或物体表面反射的光能的强度, 对比度是图像的某一空间区域相对于平均亮度的亮度差异。以往的研究通常固定对比度, 变化亮度, 或者固定亮度, 变化对比度, 来研究神经元对亮度或对比度的反应性质。但是, 在大多数自然条件下, 亮度和对比度在同时变化。为了尽可能地模拟自然的视觉, 我们采用连续、快速变化的刺激, 其亮度和对比度每 20 ms 随机变化一次(50 Hz), 来研究初级视皮层神经元对同时变化的亮度和对比度的反应性质<sup>[18]</sup>。在视觉神经科学领域, 从 20 世纪 50 年代 Hubel 和 Wiesel(1959 年)<sup>[3]</sup>发现初级视皮层神经元对朝向反应的选择性以来, 除灵长类动物猕猴(macaque)外, 猫的视皮层是研究最多、积累知识最丰富的动物。所以, 我们以猫为对象, 通过记录其初级视皮层单个神经元的动作电位, 研究了神经元编码同时变化的亮度和对比度的机制<sup>[18]</sup>。因为许多初级视皮层神

神经元对均匀亮度刺激没有反应<sup>[1]</sup>, 为了更有效地激活神经元, 我们使用光栅作为视觉刺激, 光栅具有所记录神经元偏好的最优朝向和空间频率, 光栅具有不同的平均亮度和不同的对比度(包括 0 对比度, 即均匀亮度), 刺激大小为所研究神经元的感受野的 3 倍以上, 覆盖整个感受野. 这些神经元位于初级视皮层代表了视野的中央区附近的区域<sup>[18]</sup>.

## 2 初级视皮层神经元的亮度反应和对比度反应的时间过程

通过分析初级视皮层神经元对同时快速变化的亮度和对比度的反应, 我们发现, 初级视皮层神经元的反应含有早期和晚期反应两个成分, 早期反应在不同对比度下都具有同样的反应模式, 即亮度反应函数都是上升的(对 luminance increments 的反应)或都是下降的(对 luminance decrements 的反应), 不受对比度的影响<sup>[19]</sup>. 所以, 是纯的亮度反应, 不依赖于对比度. 而晚期反应由亮度反应和对比度反应组成, 反应随亮度的增加和对比度的增加而增加, 是依赖于亮度和对比度的. 图 3 显示了初级视皮层神经元的亮度反应起始时间和对比度反应起始

时间的散点图, 大多数数据点位于对角线上方, 说明在细胞群体水平, 大多数神经元的亮度反应的起始时间要早于对比度反应的起始时间, 也就是亮度反应要早于对比度反应. 这些结果说明初级视皮层神经元对亮度信息的处理要早于对比度信息. 另外, 早期反应的强度通常要显著弱于晚期反应, 一些神经元没有早期反应, 只有晚期反应<sup>[18]</sup>.

## 3 初级视皮层神经元的亮度反应和对比度反应与其他感受野性质的关系

进一步的分析显示, 对亮度反应越早的神经元, 其偏好的最优空间频率越低, 最优时间频率越高. 这是符合这些神经元具有早期亮度反应这一功能性质的, 因为其一, 亮度是图像的低空间频率成份, 均匀亮度的空间频率是 0, 即最低的空间频率, 其二, 偏好的时间频率越高, 说明神经元的反应速度越快, 也就是神经传导速度越快. 在另一项研究中, 我们使用亮度按正弦函数变化的均匀亮度刺激和对比度按正弦函数变化的光栅对比度刺激, 分别测试初级视皮层神经元电活动的发放频率, 记录到两类神经元, 一类神经元对均匀亮度刺激和对比度刺激都反应, 另一类只对对比度刺激反应. 对均匀亮度反应的神经元比只对对比度反应的神经元偏好更低的空间频率<sup>[1]</sup>, 与上述结果一致, 支持对亮度敏感的神经元具有低空间频率选择性这一特性. 我们还观察到, 只对对比度反应的神经元比对均匀亮度反应的神经元具有更强的朝向选择性, 更小的感受野, 更强的对比度极性选择性<sup>[1]</sup>. 表明只对对比度反应的神经元更偏重加工对比度和朝向信息, 对均匀亮度反应的神经元更着重处理亮度信息. 另外, 初级视皮层神经元对均匀亮度的反应要显著弱于对对比度的反应, 并且许多神经元对均匀亮度不反应<sup>[1]</sup>. 这样, 在实验中不容易记录到对亮度反应的神经元, 这是对亮度编码神经机制的研究长期受到忽视的原因之一.

我们还使用随机快速变化的均匀亮度刺激和随机快速变化的光栅对比度刺激, 分别检测初级视皮层神经元的亮度反应. 对均匀亮度反应的神经元比只对对比度反应的神经元具有更低的空间频率、更高的时间频率和高的运动速度; 并且在均匀亮度反应的神经元中, 偏好亮度下降的神经元显著多于偏好亮度上升的神经元<sup>[2]</sup>. 当比较这些神经元对亮度变化的偏好性与其对运动速度的偏好性时, 我们发现越偏好亮度下降变化的神经元越偏好高的时间

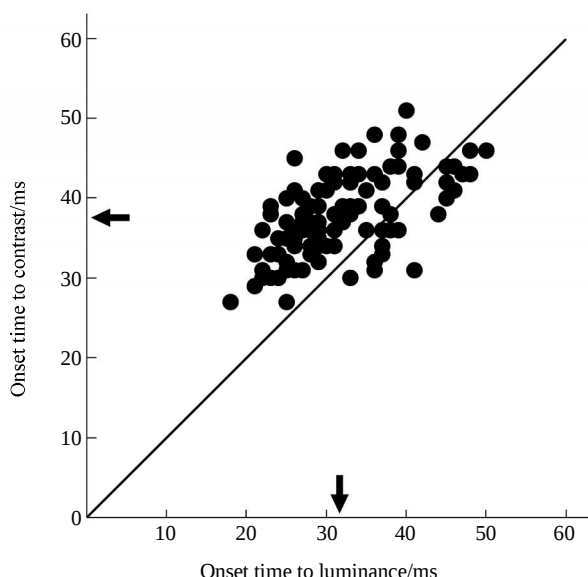


Fig. 3 Onset time of luminance responses of neurons in the primary visual cortex is earlier than that of contrast responses

图 3 初级视皮层神经元亮度反应的起始时间早于对比度反应的起始时间

此图为 110 个神经元的亮度反应起始时间与对比度反应起始时间的散点图, 图中直线为对角线, 在直线上方的点表明该神经元的亮度反应的起始时间快于对比度反应的起始时间. 一个数据点(圆点)代表一个细胞. 箭头所指为平均值.

频率和高的运动速度。

#### 4 初级视皮层神经元亮度反应产生的机制

一部分初级视皮层神经元的亮度反应慢于对比度反应<sup>[15]</sup>，被认为是支持了从心理物理现象中观察的慢的亮度知觉的生理学证据，从而也认为亮度反应是在初级视皮层内由对比度反应诱发产生的<sup>[13-17, 21-24]</sup>。我们的研究观察到亮度反应要早于对比度反应，亮度敏感的神经元具有不依赖于对比度的、早期纯的亮度反应，这就出现了初级视皮层神经元的亮度反应是否是在皮层由对比度反应产生的问题。我们的结果还说明对亮度反应的神经元具有低的空间频率选择性、高的时间频率选择性和高的运动速度选择性<sup>[1-2, 18]</sup>。这些反应性质与皮层下外膝体视核和视网膜神经节的 Y- 细胞性质相似，Y- 细胞也具有低空间频率选择性和高时间频率选择性，偏好高运动速度<sup>[25-29]</sup>。这提示皮层下低空间频率的 Y- 细胞通道的信息输入对初级视皮层细胞的亮度反应有贡献，可能起着更重要的作用，初级视皮层细胞的亮度反应不只是由皮层内的机制产生的。根据以上这些结果，我们提出，均匀亮度敏感或具有早期亮度反应的初级视皮层神经元主要接收皮层下偏好低空间频率和高运动速度的外膝体 Y- 细胞通路(相当于灵长类的大细胞 M 通路)的信息输入，这些细胞在初级视皮层主要负责处理亮度信息，它们的亮度反应主要由 Y 细胞通路的低空间频率信息输入产生的，而只对比度反应或没有早期亮度反应的初级视皮层神经元主要接收皮层下偏好高空间频率、低运动速度的外膝体 X- 细胞通路(相对于灵长类的小细胞 P 通路)的信息输入，这些神经元在初级视皮层主要负责处理朝向对比度信息，它们对对比度和朝向的反应主要由 X- 细胞通路的输入产生。

#### 5 初级视皮层神经元的早期亮度反应的功能意义

初级视皮层和外膝体神经元对空间频率反应的时间过程是从对低空间频率的反应到对高空间频率反应<sup>[30-35]</sup>，这被认为是“粗 - 细”(coarse-to-fine)的信息加工过程。亮度是极低的空间频率，低和高的空间频率都是由对比度产生的，带有对比度信息。我们的研究显示，多数初级视皮层神经元的亮度反应早于对比度反应，其早期反应编码亮度，晚期反应编码亮度 and 对比度<sup>[18]</sup>，这说明初级视皮层神经元

的信息加工是从亮度到低空间频率再到高空间频率。这一“粗 - 细”的信息加工过程，也在初级视皮层简单细胞的感受野大小调谐<sup>[36]</sup>、朝向调谐<sup>[37-38]</sup>、第二视皮层神经元的二维(2D)形状调谐<sup>[39]</sup>、腹侧颞叶神经元的形状和面孔信息加工<sup>[40]</sup>中观察到，也在人类视皮层的形状和面孔信息加工中通过功能核磁(fMRI)和诱发电位(ERP)观察到<sup>[41]</sup>。我们揭示的早期亮度反应是这一信息加工和知觉过程的起始点，是这一过程的生理基础。

前言中所述，视知觉从对比度知觉到亮度知觉的时间过程和初级视皮层部分神经元的反应从对比度到亮度的时间过程，所揭示的是一个“细 - 粗”(fine-to-coarse)的过程，这一过程涉及到边界对比度诱导的亮度反应，在这一过程中亮度反应慢于对比度反应，是知觉亮度(brightness)的神经基础。这样，早期视觉是一个“粗 - 细 - 粗”(coarse-to-fine-to-coarse)的过程<sup>[42]</sup>。在初级视皮层，“粗 - 细”的过程(coarse-to-fine)是指早期从粗的低空间频率的轮廓信息加工到精细的高空间频率的形状(对比度、朝向)信息加工，“细 - 粗”的过程(fine-to-coarse)是晚期从精细形状信息加工再到粗的极低空间频率的表面信息的加工。这两段信息加工是同一视觉过程的前后阶段，彼此不是相互排斥或相互矛盾的。图 3 中分布在对角线上方、并远离对角线的神经元的亮度反应显著早于对比度反应，它们主要处理早期亮度信息，而分布在对角线附近和对角线下方的神经元，可能主要负责处理对比度和朝向信息。这些结果对于早期视觉过程的初级视皮层机制提供了更清晰和全面的认识，我们的结果揭示了处理最早的粗的视觉信息的神经基础。

另外，我们报道的那群偏好亮度降低变化和高运动速度的初级视皮层神经元，有助于在亮度降低的环境中，检测高速运动的物体<sup>[2]</sup>。这些神经元的活动对人和动物在低光照环境中感知高速运动的黑色物体具有重要的作用，如对突然出现的危险物体、动物的捕食者，这有利于在这些条件下主体及时做出反应。这些结果使我们初步认识了，在低亮度条件下，视觉系统检测运动信息的神经过程，揭示了在光线暗淡的环境中检测快速运动物体的机制<sup>[2]</sup>。

#### 6 展 望

我们的研究表明，初级视皮层神经元的亮度反应要早于对比度反应，它们的早期亮度反应是由皮

层下的低空间频率和高时间频率通道的信息输入驱动的。那么皮层下视网膜和丘脑外膝体细胞的亮度反应是否也比对比度反应早呢? 这是一个需要研究的问题。很可能亮度信息并没有在视网膜光感受器细胞 - 双极细胞阶段丢失, 这些信息被中继、传递到了初级视皮层, 对初级视皮层神经元的早期亮度反应有贡献。我们的实验已提示外膝体神经元确实对均匀亮度的快速变化敏感<sup>[43]</sup>。对视网膜和丘脑外膝体细胞的亮度反应和对比度反应性质的研究, 将揭示早期视觉过程中亮度信息加工的皮层下机理和皮层下输入在产生初级视皮层神经元亮度反应中的作用机制。

### 参 考 文 献

- [1] Dai J, Wang Y. Representation of surface luminance and contrast in primary visual cortex. *Cerebral Cortex*, 2012, **22**(4): 776-787
- [2] Li R, Wang Y. Neural mechanism for sensing fast motion in dim light. *Scientific Reports*, 2013, **3**: 3159
- [3] Hubel D H, Wiesel T N. Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *The Journal of Physiology*, 1959, **148** (3): 574-591
- [4] Meister M, Tessier-Lavigne M. Low-level visual processing: the retina. In: *Principles of neural science* Ed. by Kandel E R, Jessell T M, Siegelbaum S A, Hudspeth A J. New York: McGraw-Hill, 2013: 577-602
- [5] Kuffler S W. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of Neurophysiology*, 1953, **16**(1): 37-68
- [6] Hubel D H, Wiesel T N. Integrative action in the cat's lateral geniculate body. *The Journal of Physiology*, 1961, **155**(2): 385-398
- [7] Hubel D H, Wiesel T N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, 1962, **160**(1): 106-154
- [8] Burkhardt D A. Light adaptation and photopigment bleaching in cone photoreceptors *in situ* in the retina of the turtle. *Journal of Neuroscience*, 1994, **14**(3): 1091-1105
- [9] Rieke F, Rudd M E. The challenges natural images pose for visual adaptation. *Neuron*, 2009, **64**(1): 605-616
- [10] Carandini M, Heeger D J. Normalization as a canonical neural computation. *Nature Review Neuroscience*, 2012, **13**(1): 51-62
- [11] Reid R C, Shapley R. Brightness induction by local contrast and the spatial dependence of assimilation. *Vision Research*, 1988, **28**(1): 115-132
- [12] Purves D, Williams S M, Nundy S, *et al.* Perceiving the intensity of light. *Psychological Review*, 2004, **111**(1): 142-158
- [13] Komatsu H. The neural mechanisms of perceptual filling-in. *Nature Review Neuroscience*, 2006, **7**(3): 220-231
- [14] Paradiso M A, Blau S, Huang X, *et al.* Lightness, filling-in, and the fundamental role of context in visual perception. *Progress in Brain Research*, 2006, **155**(Part B): 109-123
- [15] Huang X, Paradiso M A. V1 response timing and surface filling-in. *Journal of Neurophysiology*, 2008, **100**(1): 539-547
- [16] Komatsu H, Kinoshita M, Murakami I. Neural responses in the retinotopic representation of the blind spot in the macaque V1 to stimuli for perceptual filling-in. *Journal of Neuroscience*, 2000, **20**(24): 9310-9319
- [17] Komatsu H, Kinoshita M, Murakami I. Neural responses in the primary visual cortex of the monkey during perceptual filling-in at the blind spot. *Neuroscience Research*, 2002, **44**(3): 231-236
- [18] Wang W-L, Li R, Ding J, *et al.* V1 neurons respond to luminance changes faster than contrast changes. *Scientific Reports*, 2015, **5**: 17173
- [19] Martinez-Conde S. Fixational eye movements in normal and pathological vision. *Progress in Brain Research*, 2006, **154**(Part A): 151-176
- [20] Martinez-Conde S, Otero-Millan J, Macknik S L. The impact of microsaccades on vision: towards a unified theory of saccadic function. *Nature Review Neuroscience*, 2013, **14**(2): 83-96
- [21] Rossi A F, Rittenhouse C D, Paradiso M A. The representation of brightness in primary visual cortex. *Science*, 1996, **273** (5278): 1104-1107
- [22] Kinoshita M, Komatsu H. Neural representation of the luminance and brightness of a uniform surface in the macaque primary visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 2001, **86**(5): 2559-2570
- [23] Roe A W, Lu H D, Hung C P. Cortical processing of a brightness illusion. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2005, **102**(10): 3869-3874
- [24] Hung C P, Ramsden B M, Roe A W. A functional circuitry for edge-induced brightness perception. *Nature Neuroscience*, 2007, **10**(9): 1185-1190
- [25] Sherman S M, Spear P D. Organization of visual pathways in normal and visually deprived cats. *Physiological Review*, 1982, **62**(2): 738-855
- [26] Shapley R, Lennie P. Spatial frequency analysis in the visual system. *Annual Review of Neuroscience*, 1985, **8**: 547-583
- [27] Shapley R, Perry V H. Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. *Trends in Neuroscience*, 1986, **9**(5): 229-235
- [28] Troy J B, Shou T. The receptive fields of cat retinal ganglion cells in physiological and pathological states: where we are after half a century of research. *Progress in Retinal and Eye Research*, 2002, **21**(3): 263-302
- [29] Van Hooser S D, Heimel J A, Nelson S B. Functional cell classes and functional architecture in the early visual system of a highly visual rodent. *Progress in Brain Research*, 2005, **149**: 127-145
- [30] Mazer J A, Vinje W E, McDermott J, *et al.* Spatial frequency and orientation tuning dynamics in area V1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, **99**(3): 1645-1650
- [31] Bredfeldt C E, Ringach D L. Dynamics of spatial frequency tuning in macaque V1. *Journal of Neuroscience*, 2002, **22**(5): 1976-1984
- [32] Frazor R A, Albrecht D G, Geisler W S, *et al.* Visual cortex neurons of monkeys and cats: temporal dynamics of the spatial frequency response function. *Journal of Neurophysiology*, 2004, **91** (6): 2607-2627
- [33] Nishimoto S, Arai M, Ohzawa I. Accuracy of subspace mapping of spatiotemporal frequency domain visual receptive fields. *Journal of Neurophysiology*, 2005, **93**(6): 3524-3536

- [34] Allen E A, Freeman R D. Dynamic spatial processing originates in early visual pathways. *Journal of Neuroscience*, 2006, **26** (45): 11763–11774
- [35] Hu M, Wang Y, Wang Y. Rapid dynamics of contrast responses in the cat primary visual cortex. *PLoS one*, 2011, **6**(10): e25410
- [36] Malone B J, Kumar V R, Ringach D L. Dynamics of receptive field size in primary visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 2007, **97**(1): 407–414
- [37] Ringach D L, Hawken M J, Shapley R. Dynamics of orientation tuning in macaque primary visual cortex. *Nature*, 1997, **387**(6630): 281–284
- [38] Shapley R, Hawken M, Ringach D L. Dynamics of orientation selectivity in the primary visual cortex and the importance of cortical inhibition. *Neuron*, 2003, **38**(5): 689–699
- [39] Hegde J, Van Essen D C. Temporal dynamics of shape analysis in macaque visual area V2. *Journal of Neurophysiology*, 2004, **92**(5): 3030–3042
- [40] Sugase Y, Yamane S, Ueno S, *et al.* Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature*, 1999, **400**(6747): 869–873
- [41] Peyrin C, Michel C M, Schwartz S, *et al.* The neural substrates and timing of top-down processes during coarse-to-fine categorization of visual scenes: a combined fMRI and ERP study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2010, **22**(12): 2768–2780
- [42] Hegde J. Time course of visual perception: coarse-to-fine processing and beyond. *Progress in Neurobiology*, 2008, **84** (4): 405–439
- [43] 王 勇, 王 毅. 外膝状体神经元的亮度反应与感受野 ON-OFF 反应的关系. *生物化学与生物物理进展*, 2016, **43**(4): 413–419
- Wang Y, Wang Y. *Prog Biochem Biophys*, 2016, **43**(4): 413–419

## Neural Coding for Luminance in The Primary Visual Cortex\*

WANG Yi\*\*

(State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

**Abstract** Luminance is the most fundamental visual information. In comparison with other visual attributes, we know less about the neural mechanism responsible for coding luminance due to that visual neurons weakly respond to uniform luminance and many of them do not respond. Responses of a portion of neurons to luminance in the primary visual cortex are slower than those to contrast, which is thought to subserve the perceptual brightness induced by contrast at the borders of uniform luminance. However, our recent studies show that luminance responses of many neurons in the primary visual cortex are faster than contrast responses, and these neurons are more sensitive to lower spatial frequencies, higher temporal frequencies, and faster motion speed. The results indicate that the subcortical inputs of low spatial frequency and high motion speed channels contribute the generation of luminance responses of these neurons. It is known that responses to low spatial frequencies precede those to high spatial frequencies, which is thought to underlie the coarse-to-fine process of information processing in the early visual pathway. The early luminance response we reveal is the response to the extremely low spatial frequency, which is consistent with the temporal course of responses to low-to-high spatial frequencies. The rapid luminance response is the initial step of the coarse-to-fine process and the neural basis for processing the earliest coarse visual information. Moreover, the primary visual cortex contains a group of neurons that prefer luminance decrements and high motion speeds. The activities of these neurons may aid subjects to detect dark objects that are moving at high speeds under dim environment and benefit behaviors of subjects in the visual context.

**Key words** primary visual cortex, information processing, neural coding, luminance, contrast, temporal course, spatial frequency, temporal frequency

**DOI:** 10.16476/j.pibb.2016.0098

\* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (30623004, 30870831, 31371105), The National High Technology Research and Development Program of China (2007AA02Z313).

\*\*Corresponding author.

Tel: 86-10-64888453, E-mail: yiwang@ibp.ac.cn

Received: March 25, 2016 Accepted: March 30, 2016