

外膝状体神经元的亮度反应 与感受野 ON-OFF 反应的关系*

王 勇^{1, 2)} 王 毅^{1)**}

¹⁾ 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;

²⁾ 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 外膝体是视觉信息进入新皮层的主要通路, 其编码亮度信息的神经机制还不清楚. 我们采用随机呈现的连续快速变化(50 Hz)的均匀亮度刺激, 显著地提高了猫外膝体神经元对均匀亮度的反应强度, 通过反相关算法抽提出神经元的亮度反应函数. 约 81% 的神经元的亮度反应函数为单调性上升或下降, 有 19% 的神经元亮度反应函数为 V 型. 通过分析这些神经元对亮度上升和下降的反应强度与感受野 ON 和 OFF 反应强度的关系, 表明 83% 的神经元对亮度的反应模式是由其感受野 ON-OFF 反应的相对强度决定的, 其余 17% 则与其感受野 ON-OFF 区的兴奋和抑制的变化相关. 这些结果揭示了外膝体神经元编码亮度变化的机制.

关键词 外膝体, 神经元, 感受野, 亮度反应函数, ON 反应, OFF 反应, 相关性, 神经编码

学科分类号 Q426, R338.2+5, R339.14+6

DOI: 10.16476/j.pibb.2016.0099

亮度是视觉系统接收的最基本的信息, 也是产生其他视觉特征的基础. 所以, 对亮度信息的加工是视觉系统处理其他视觉特征的基础. 视觉信息从视网膜神经节通过丘脑的外膝体(lateral geniculate nucleus, LGN)传递到初级视皮层, 外膝体是早期视觉通路上一个重要的信息中继站. 然而, 由于外侧膝状体神经元具有同心圆状中心-外周拮抗的感受野(receptive field, RF), 对大于感受野的均匀亮度刺激几乎没有反应^[1-2]. 以往的研究多使用小的光斑, 黑白光点构成的全屏白噪声和 Gabor 函数定义的光栅来研究外膝体细胞的反应性质, 这些刺激都带有对比度, 能诱发神经元的活动^[1, 3-4], 只有少数外膝体细胞对按正弦函数周期性调制变化的均匀亮度有反应^[3]. 所以, 对外膝体神经元编码亮度信息的神经机制知道得还非常少. 我们运用随机呈现的连续快速变化的均匀亮度作为刺激, 显著地提高了外膝体神经元对均匀亮度刺激的响应强度, 研究了外膝体神经元对快速变化亮度的反应性质. 通过反相关算法^[5-7]计算出神经元的亮度反应函数(luminance response function, LRF), 并与它们感受野的 ON 和 OFF 亚区的反应强度进行比较, 发现

大部分外膝体神经元的亮度反应模式与它们的感受野 ON-OFF 反应强度有很大关系, 还有少部分神经元的亮度反应与感受野 ON-OFF 区的兴奋和抑制相关^[2, 4]. 这些结果洞悉了外膝体神经元对亮度反应的感受野层面上的神经机制.

1 材料与方法

1.1 动物准备

本实验所有数据采集于 7 只成年健康猫, 体重 2~3 kg 之间. 所有动物实验操作和程序经过中国科学院生物物理研究所实验动物管理及伦理委员会的审核和批准, 遵守北京市动物管理委员会和美国国家健康研究院(NIH)的实验动物使用条例. 动物准备的详细方法见已发表的论文^[8-9]. 简述如下, 在进行动物固定前, 首先肌肉注射盐酸氯胺酮

* 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: 2016-03-29

(ketamine hydrochloride, 20~30 mg/kg)对动物进行诱导麻醉. 然后, 肌肉注射硫酸阿托品(atropine sulfate, 0.25 mg)和地塞米松(dexamethasone sodium, 1 mg). 阿托品用来解除平滑肌痉挛及抑制腺体分泌, 地塞米松则有抗炎抗过敏及防止脑水肿的作用. 在动物麻醉的状态下, 通过前肢静脉注射麻醉药丙泊酚和舒芬太尼维持麻醉状态, 迅速进行气管插管, 然后用小动物呼吸机进行人工呼吸, 并把动物固定在三维立体定位仪上. 开颅手术开始前 10 min 及手术过程中加大麻醉药的剂量, 使动物进入深度的麻醉状态, 确保手术期间动物无痛苦. 根据 Horsley-Clarke 坐标, 在猫头骨以 A6 和 L9 为中心^[9], 钻开一个 3 mm × 3 mm 的窗口, 暴露出对应中央视野附近区域的皮层, 在硬脑膜上划开一个很小的开口, 然后将自制的玻璃钨丝微电极垂直皮层表面向下插入. 将融化并冷却至体温的琼脂浇盖于皮层表面, 用来减少呼吸及血管脉搏跳动导致的皮层的机械性起伏, 之后在琼脂表面再覆盖融化的石蜡以阻止水分挥发, 防止皮层干燥. 手术后及整个数据采集期间, 用含有舒芬太尼(0.15~0.22 $\mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, i.v.), 丙泊酚(1.8~2.2 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, i.v.), 三碘季铵酚(10 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, i.v.)的葡萄糖生理盐水混合溶液以 5~6 $\text{ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 的流速静脉输液维持麻醉. 调整呼吸机, 使其呼吸频率维持在 25~28 次/min, 呼末二氧化碳(CO₂)含量维持在 3.0%~4.5% 左右. 用恒温电热毯辅助维持体温在 38℃ 左右, 并由多通道生理监护仪监视心率、体温、呼末二氧化碳浓度, 以保证动物正常的生理状态. 用复方托吡卡胺(托吡卡胺 5 g/L 和盐酸去氧肾上腺素 5 g/L)扩散瞳孔并收缩眼睑, 防止视觉刺激时瞳孔收缩的影响. 此外, 为防止眼睑收缩后不能眨眼而引起的眼球及角膜干燥导致的器质性损伤, 并把眼球聚光于 57 cm 远的刺激显示屏幕, 双眼佩戴屈光度为 2.0 D 的隐形眼镜. 最后, 为了控制进光量以及减少外部散射光的干扰, 在隐形眼镜外面, 佩戴直径为 3 mm 的人工瞳孔.

1.2 数据采集

通过自制的玻璃包被钨丝电极(尖端暴露 5~10 μm , 阻抗为 1~2.5 M Ω)记录的胞外动作电位, 经 TDT RA-16 系统(Tucker-Davis Technologies)的前置放大器放大降噪处理后, 再经数字信号处理器(Digital Signal Processor, DSP)滤波采样(采样频率 12 kHz, 采集带通为 300~3000 Hz)和模数转换后, 以 0.1 ms 的精度将数据存储于计算机硬盘供离线

分析.

1.3 视觉刺激

用饭山 HM204DTA 型纯平显示器(CRT)呈现刺激, 刷新率设定为 100 Hz, 分辨率设定为 800 × 600, 显示面积为 40 cm × 30 cm. 显示器中央到动物瞳孔的水平距离约为 57 cm, 则显示器呈现的视野范围对应约为 40° × 30°. 当电极记录到神经元的动作电位和分离出单个细胞的波形后, 首先使用鼠标控制的刺激初步测定该神经元的感受野位置、大小、偏好的空间频率和朝向, 再用 C# 软件自主编写的刺激程序测定神经元的最优空间频率和朝向. 获得这些参数后, 定量测定该神经元的感受野结构. 刺激为随机呈现的该神经元最优朝向上的黑白两个小光棒, 光棒一般的长宽为 1.5° × 0.5°, 根据感受野的大小和空间频率高低调整光棒大小^[10]. 每个光棒闪现 20 ms, 刺激呈现时只随机呈现黑棒或白棒中的一个, 且随机出现在限定测试区域内的不同位置上. 通过反相关算法^[10-11], 计算出该细胞感受野的基本性质和 ON-OFF 区的反应强度等参数. 之后, 一组以 6 cd/m^2 为步长, 等间距分布在 6~64 cd/m^2 范围内的 11 个均匀亮度刺激(图 1), 以 50 Hz 的频率连续随机呈现给动物. 为了去除边界对比度效应对神经元反应的影响, 刺激边缘用 Gabor 函数进行模糊^[12], 刺激大小为神经元感受野大小的 1~3 倍, 每个亮度刺激呈现 400 次, 刺激呈现时显示器的背景亮度为该组刺激的平均亮度(34 cd/m^2).

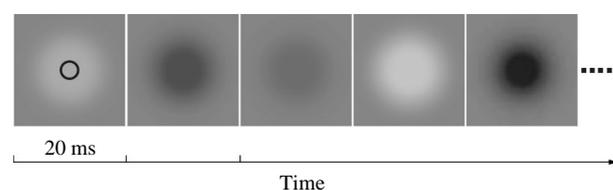


Fig. 1 Visual stimulation

Example of random presentations of stimuli without inter-stimulus intervals. Each stimulus was flashed for 20 ms. The circle represents the stimulated receptive field (RF) of an LGN cell.

1.4 数据分析

全部数据在 MatLab7.0(MathWorks)环境下, 通过编写脚本程序进行计算分析. 对于每一组实验数据, 我们通过反相关算法计算刺激呈现前 180 ms 到刺激后 180 ms 的发放率, 计算对不同刺激的反

应的方差. 将刺激前 180 ms 反应的方差作为自发反应方差的基线水平, 如果刺激后的反应方差的最大值大于刺激前基线水平方差的平均值加上其 5 倍标准差($mean+5 SD$), 那么该神经元的反应显著大于基线水平被定为是有效的反应. 那些由不同亮度变化诱发的反应方差达到这一显著性标准的神经元将被进一步分析.

首先, 从一个神经元方差时间曲线上, 取方差最大的时刻为最优反应时刻, 在这一时刻 20 ms 的窗口计算神经元的亮度反应函数. 用以下公式计算神经元对均匀亮度变化的反应强度指数(公式 1):

$$\text{INC-DEC index} = \frac{\text{Response}_H - \text{Response}_L}{\text{Response}_H + \text{Response}_L} \quad (1)$$

其中 Response_H 和 Response_L 分别是亮度反应函数曲线中对最高亮度和最低亮度的发放率, 即对刺激中, 相对于平均亮度, 最大的亮度增加(INC, increment)和最大的降低(DEC, decrement)的反应. INC-DEC index 在 -1 到 1 之间, 接近于 1 说明神经元对最高亮度的反应远强于对最低亮度的反应, 亮度调谐曲线为单调上升型, 接近于 -1 则说明神经元对最高亮度的反应远弱于对最低亮度的反应, 亮度调谐曲线为单调下降型, 在 0 附近说明神经元对最高和最低亮度刺激的反应差别不大, 其对应的亮度反应函数呈 V 型.

其次, 对于这些神经元的感受野 ON-OFF 区的相对反应强度, 先计算出 ON 区和 OFF 区的反应方差随时间变化的曲线, 按二者中的最大方差将二者进行归一化, 然后按公式(2)^[13]计算信噪比(signal noise ratio, SNR):

$$\text{SNR} = \frac{\text{峰值时刻 20 ms 附近的平均值}}{0 \text{ ms 之前的平均值}} \quad (2)$$

计算 ON 反应和 OFF 反应的 SNR 的方差取自同一时刻, 即 ON 或 OFF 反应中的最大方差(峰值)时刻. 信噪比反映了细胞的反应与噪声的比值大小, 用来衡量细胞对某刺激的反应强弱. 信噪比大表示细胞对刺激反应较强, 信噪比小表示细胞对刺激反应较弱. 那些 ON 和 OFF 反应中的最大信噪比小于 2 的神经元被排除. 然后按公式(3)计算神经元感受野的 ON-OFF 反应强度指数^[13]:

$$\text{ON-OFF index} = \frac{\text{SNR}_{\text{ON}} - \text{SNR}_{\text{OFF}}}{\text{SNR}_{\text{ON}} + \text{SNR}_{\text{OFF}}} \quad (3)$$

其中 SNR_{ON} 和 SNR_{OFF} 分别是感受野 ON 和 OFF 反应的信噪比, ON-OFF index 在 -1 到 1 之间, 大于 0 说明感受野的 ON 反应强, 小于 0 说明 OFF 反应强, 在 0 附近说明二者反应接近.

ON-OFF index = ± 0.33 表明 ON 反应是 OFF 反应的 2 倍, 即 ON 反应大于 OFF 反应 1 倍, 或者相反.

2 结 果

我们一共记录到 55 个外膝体神经元, 其中 42 个神经元的亮度反应达到显著性标准, 同时 ON/OFF 反应也达到 SNR 标准. 图 2 展示了这 42 个神经元的感受野 ON 和 OFF 反应强度指数

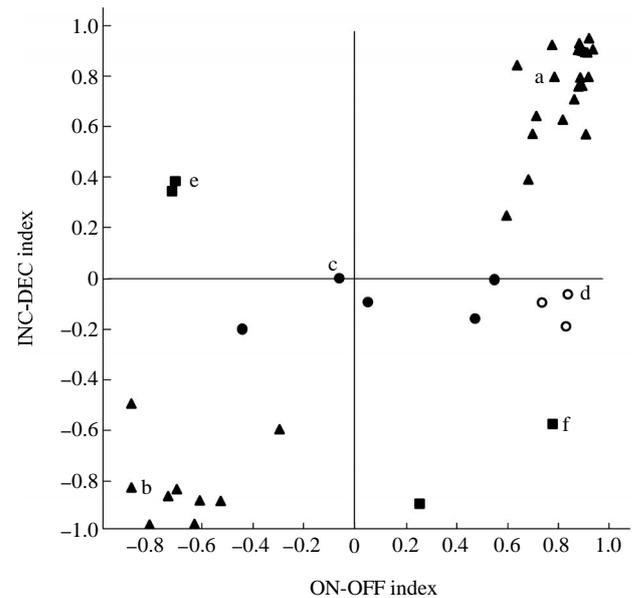


Fig. 2 The scatter plot of ON-OFF indices and INC-DEC indices of LGN neurons

The triangles represent the neurons whose INC-DEC indices were positively correlated to their ON-OFF indices. The squares represent the neurons whose INC-DEC indices were negatively correlated to their ON-OFF indices. The dark dots represent the neurons whose luminance response functions (LRFs) were V-shape, their INC-DEC indices were similar, and the absolute values of their ON-OFF indices were smaller than 0.67. The white dots represent the neurons whose LRFs were V-shape, their INC-DEC indices are similar, but their ON-OFF indices are larger than 0.67. The lowercase letters of a~f indicate the examples of neurons in Figure 3a~f. The abscissa is the ON-OFF index and the ordinate is the INC-DEC index.

(ON-OFF indices)与它们对均匀亮度增加和降低的反应强度指数(INC-DEC indices)的散点图. 根据这两个指数的分布关系, 我们可以将细胞分为以下几组.

第一组, 我们可观察到, 大部分神经元(71%, 30/42)分布在第一和第三象限(图 2 中三角形所示), 其中第一象限中的 21 个 ON 细胞, 其感受野 ON 和 OFF 反应的 ON-OFF indices 的平均值为 $0.831 \pm$

0.104 ($mean \pm SD$). 我们知道, 如果 ON-OFF index = 0.67, 那么 ON 反应要大于 OFF 反应的 4 倍, 即 ON 反应是 OFF 反应的 5 倍, 所以 0.831 的平均值说明这些神经元的 ON 反应远强于 OFF 反应. 其对均匀亮度反应的 INC-DEC indices 平均值为 0.759 ± 0.189 , 说明这些神经元对最大亮度增加的反应要远强于对最大亮度降低的反应, 也就是说其亮度调谐曲线是单调上升型的. 因此, 这些神经元亮度反应函数的单调性与感受野 ON-OFF 反应强度呈正相关, 即 ON 反应强, 则亮度调谐曲线为上升型. 图 3a 显示了这群细胞的一个典型例子, 其 ON-OFF index = 0.788, INC-DEC index = 0.804; 第三象限中的 9 个 OFF 细胞, 其感受野 ON-OFF indices 的平均值为 -0.673 ± 0.186 , 说明这些神经元的 ON 反应远弱于 OFF 反应, 其对均匀亮度反应的 INC-DEC indices 的平均值为 -0.813 ± 0.163 , 也就是说其亮度调谐曲线是下降的. 因此, 这些神经元亮度调谐曲线的单调性与感受野 ON-OFF 反应强度也呈正相关, 即 OFF 反应强, 则亮度调谐曲线为下降型(如图 3b 所示的神经元例子, 其 ON-OFF index = -0.878 , INC-DEC index = -0.828). 线性回归拟合也表明这 30 个神经元的亮度反应强度指数与感受野 ON-OFF 反应的强度指数确实有很强的正相关($slope = 1.03$, $R^2 = 0.947$).

第二组神经元, 位于图 2 中横轴($y = 0$)上及紧贴在横轴($y = 0$)下方的 5 个神经元(黑点表示), 其感受野 ON-OFF indices 的平均值为 0.117 ± 0.407 , 表明感受野 ON 和 OFF 反应的强度差异不大, 其对均匀亮度反应的 INC-DEC indices 的平均值为 -0.09 ± 0.091 , 说明这类神经元对亮度增加和降低的反应几乎差不多, 其亮度调谐曲线呈 V 型(如图 3c 所示的神经元, 其 ON-OFF index = -0.057 , INC-DEC index = 0.002). 对于这 5 个神经元来讲, 其亮度调谐曲线的上升和下降与感受野 ON-OFF 反应的强度也有直接的相关关系, 也就是说, 感受野的 ON-OFF 反应强度差别小的神经元, 其亮度调谐曲线基本都呈 V 型.

第三组为图 2 中 3 个空心圆点代表的 ON 细胞, 其 ON 反应强, 而 OFF 反应几乎没有或很弱, 感受野 ON-OFF 反应的指数 ON-OFF index 比较大, 平均值为 0.805, 而 INC-DEC index 却很小, 平均值为 -0.115 , 其亮度调谐曲线为 V 型(如图 3d 所示的神经元, ON-OFF index = 0.841, INC-DEC index = -0.063). 这些数据提示在均匀亮度刺激下,

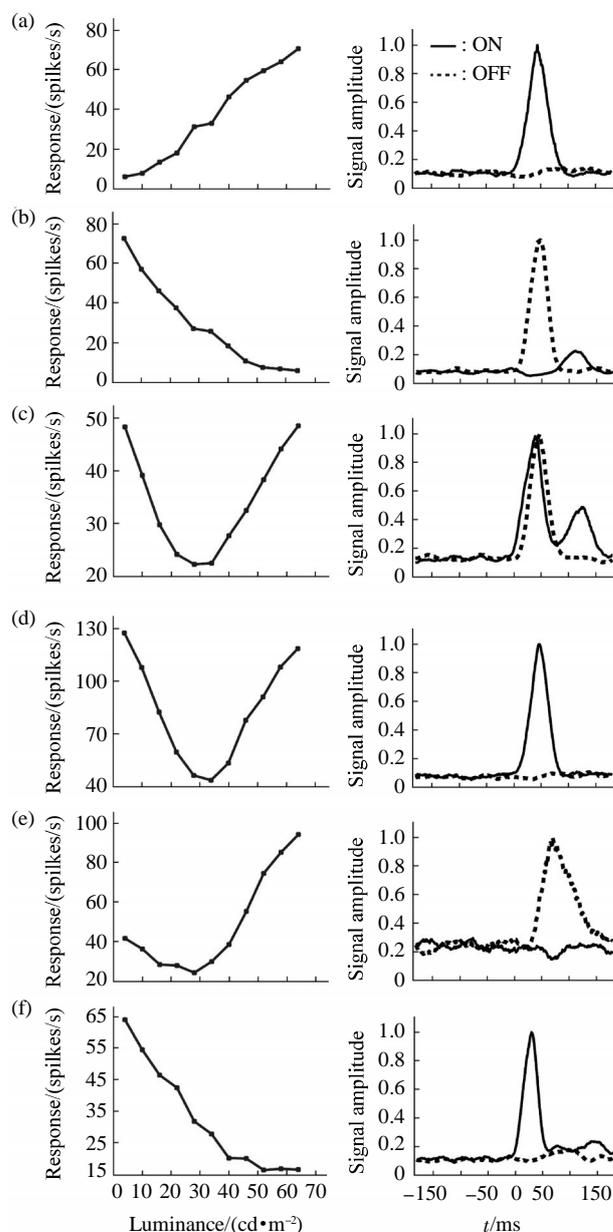


Fig. 3 Examples of different LRFs of LGN neurons with different signal strengths of ON and OFF responses of their RFs

(a) An example of neurons with increasing LRF (left) and its ON response was very stronger than OFF response (right). (b) An example of neurons with decreasing LRF and its OFF response was very stronger than ON response. (c) An example of neurons with V-shape LRF and its ON and OFF responses of RF were similar. (d) An example of neurons with V-shape LRF and its ON response was very stronger than OFF response. (e) An example of neurons with increasing LRF and its OFF response was very stronger than ON response. (f) An example of neurons with decreasing LRF and its OFF response was very stronger than OFF response. In the right panels, the solid line represents ON response and the dotted line represents OFF response of an RF.

相对于这些神经元 ON 反应强和 OFF 反应弱的关系, 它们对亮度增加的反应不受影响或降低, 对亮度下降的反应得到增强, 表现出 V 型的亮度调谐曲线。

第四组的 4 个神经元中, 有 2 个 OFF 细胞分布在第二象限(图 2 方块表示), 其感受野的 ON-OFF indices 平均值为 -0.71, 说明 ON 反应远弱于 OFF 反应, 但亮度反应指数 INC-DEC indices 的平均值为 0.369, 其亮度调谐曲线是上升型的(如图 3e 所示的神经元, ON-OFF index = -0.704, INC-DEC index = 0.389)。所以, 该类神经元的亮度反应函数的单调性与感受野的 ON-OFF 反应强度是呈负相关的。另外 2 个 ON 细胞分布在第四象限(图 2 方块表示), 其感受野的 ON-OFF indices 的平均值为 0.52, 说明 ON 反应强于 OFF 反应, 但亮度调谐指数 INC-DEC indices 的平均值为 -0.735, 其亮度调谐曲线是下降型的(如图 3f 所示的神经元, ON-OFF index = 0.782, INC-DEC index = -0.576), 其亮度反应函数的单调性与感受野 ON-OFF 反应强度也呈负相关。

以上数据表明, 外膝体神经元对快速连续变化的均匀亮度刺激有显著有效的反应, 而且绝大多数神经元(83%, 35/42)对快速变化的均匀亮度刺激的反应模式与其感受野 ON-OFF 反应的相对强度有很强的相关性, 其余神经元的亮度调谐曲线则与感受野中心 - 外周区的 ON-OFF 反应的消长相关。

3 讨 论

在以往的研究中, 多采用小的光斑或光栅刺激来研究外膝体神经元的反应性质^[2, 14-15], 而长时静态的均匀亮度刺激, 很难激活外膝体神经元。所以, 多数研究基本都是使用白噪声刺激, 才能在一定程度上激活外膝体神经元^[1, 16], 也有少数外膝体神经元对按正弦函数调制的均匀亮度刺激有响应^[9]。我们用快速变化的均匀亮度刺激成功激活了外膝体神经元, 克服了其不易被长时间稳定呈现的大范围均匀亮度刺激激活的现象, 这是因为连续快速变化的刺激提高了神经元活动的基线, 从而提高了它们的兴奋性水平, 使得它们能够检测到弱的亮度信号^[9]。我们的结果显示, 外膝体神经元不仅能对不同亮度的均匀刺激有好的反应, 而且对亮度变化也呈现很好的调谐反应, 其中 55%(23/42)的神经元亮度调谐曲线呈上升型, 26%(11/42)的神经元亮度调谐曲线呈下降型, 还有 19%(8/42)的神经元其

亮度调谐函数呈 V 型。更重要的是, 我们发现大多数神经元对均匀亮度的反应在很大程度上是由感受野 ON-OFF 反应强度决定的, 少部分是感受野中心 - 外周区的反应强度的消长(或兴奋 - 抑制的变化)所调制的。

在外膝体神经元对均匀亮度的反应强度与其感受野 ON-OFF 反应强度的关系中, 对于大多数神经元来说, 当感受野 ON-center 区的反应占绝对优势时(图 2 第一象限三角形表示的 21 个神经元), 神经元对均匀亮度的反应, 其强度随亮度的增加而增加, 其亮度反应函数为上升型, 当感受野 OFF-center 区的反应占绝对优势时(图 2 第三象限三角形表示的 9 个神经元), 神经元对均匀亮度的反应, 其强度随亮度的降低而降低, 其亮度反应函数为下降型。这样, 71%的神经元的亮度反应是由感受野中心的反应决定的。这与外膝体神经元感受野的外周只有弱的输入驱动是一致的^[9]。

在另一些神经元中, 当感受野的 ON 和 OFF 反应强度相当时(图 2 黑点代表的 5 个神经元), 则神经元既没有 ON 反应, 也没有 OFF 反应占绝对优势, 神经元对均匀亮度的增加和降低都有较好的反应, 而对中间的亮度反应最弱, 亮度反应函数为 V 型。这些结果说明绝大多数神经元(35/42)对均匀亮度刺激的反应模式是与感受野 ON-OFF 反应的相对强度有直接相关关系, 是由外膝体神经元感受野的同心圆状 ON-OFF 结构的拮抗关系决定的。

比较有趣的是, 还有一部分神经元对均匀亮度的反应强度与感受野 ON-OFF 的反应强度呈负相关。Hubel 和 Wiesel(1961 年)^[2]发现较大的刺激会强烈地抑制外膝体神经元的反应, Bonin 等^[9]也明确指出了大的刺激可以激活外膝体神经元感受野的抑制区, 并且抑制区对低空间频率的刺激比对高空间频率反应更强一些。因为均匀亮度是极低的空间频率, 也就是说大的均匀亮度刺激有可能激活了这些神经元感受野外周抑制区的反应。我们推测, 可能正是因为这种外周抑制激活的作用, 导致了大的均匀亮度刺激呈现时激活了感受野的周边区域 OFF (或 ON)区, 并抑制了中心 ON(或 OFF)区的反应, 使这部分神经元对大的均匀刺激的亮度增加和降低的反应与感受野 ON 和 OFF 反应相对强度的关系为负相关。比如, 虽然有的神经元 OFF-center 反应占优势(ON-OFF index 远小于 0, 图 2 第二象限方块代表的神经元), 但由于神经元的同心圆式的中心 - 外周拮抗的感受野结构, 当大的均匀亮度的增

加激活了周边的 ON 区而同时抑制了中心 OFF 区的反应时, 整个神经元的反应就变成了 ON 反应占优势, 所以神经元对大的刺激亮度的增加(变亮)有较大的反应, 亮度调谐函数呈上升型, 相反, 如果神经元 ON-center 反应占优势(ON-OFF index 远大于 0, 图 2 第四象限方块代表的 2 个神经元), 而当大的均匀亮度刺激激活了周边的 OFF 区而同时抑制了中心 ON 区的反应时, 整个神经元的反应就成了 OFF 反应占优势, 所以神经元对亮度的降低(变暗)有较大的反应, 其亮度调谐函数呈下降型。同样, 对于图 2 中的 3 个空心圆代表的神经元, 虽然 ON 反应占主导优势(ON-OFF index 接近 1), 但可能由于大刺激的亮度降低在一定程度上激活了周边的 OFF 区并在一定程度上抑制了中心 ON 区的反应, 使得神经元的整体反应不再是 ON 反应占优势, 而是 ON-OFF 反应强度变得相当, 从而导致神经元也不再是只对亮度的增加有较大的反应, 而是对亮度的降低也有比较好的反应, 但依然是对中间亮度的刺激反应最弱, 因此亮度调谐曲线也不再是单调上升型, 而是变成了 V 型。这样, 我们认为部分神经元的亮度反应函数与感受野 ON-OFF 反应的负相关, 以及部分 ON 型神经元的亮度调谐曲线呈 V 型, 都是由于大刺激同时刺激到了感受野外周的 ON 区或 OFF 区, 而激活了外周 - 中心的兴奋 - 抑制机制而产生的。

以上结果表明, 外膝体不仅仅是视觉信息通路上的中继站, 而是能够对亮度信息进行加工处理, 而且神经元对亮度的编码方式与感受野的 ON-OFF 反应相对强度, 与感受野中心 - 外周的兴奋 - 抑制相互作用有直接关系。至于不同亮度调谐函数的神经元是否与外膝体中不同类型(X/Y/W)神经元有相关关系, 仍需进一步的实验进行研究。

参 考 文 献

- [1] Denning K S, Reinagel P. Visual control of burst priming in the anesthetized lateral geniculate nucleus. *J Neurosci*, 2005, **25** (14): 3531-3538
- [2] Hubel D H, Wiesel T N. Integrative action in the cat's lateral geniculate body. *J Physiol*, 1961, **155**(2): 385-398
- [3] Rossi A F, Paradiso M A. Neural correlates of perceived brightness in the retina, lateral geniculate nucleus, and striate cortex. *J Neurosci*, 1999, **19**(14): 6145-6156
- [4] Bonin V, Mante V, Carandini M. The suppressive field of neurons in lateral geniculate nucleus. *J Neurosci*, 2005, **25** (47): 10844-10856
- [5] Ringach D L, Sapiro G, Shapley R. A subspace reverse-correlation technique for the study of visual neurons. *Vision Res*, 1997, **37**(17): 2455-2464
- [6] Mazer J A, Vinje W E, Mcdermott J, *et al.* Spatial frequency and orientation tuning dynamics in area V1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, **99**(3): 1645-1650
- [7] Nishimoto S, Arai M, Ohzawa I. Accuracy of subspace mapping of spatiotemporal frequency domain visual receptive fields. *J Neurophysiol*, 2005, **93**(6): 3524-3536
- [8] Dai J, Wang Y. Representation of surface luminance and contrast in primary visual cortex. *Cereb Cortex*, 2012, **22**(4): 776-787
- [9] Wang W L, Li R, Ding J, *et al.* V1 neurons respond to luminance changes faster than contrast changes. *Sci Rep*, 2015, **5**: 17173
- [10] Jones J P, Palmer L A. The two-dimensional spatial structure of simple receptive fields in cat striate cortex. *J Neurophysiol*, 1987, **58**(6): 1187-1211
- [11] Deangelis G C, Ohzawa I, Freeman R D. Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *J Neurophysiol*, 1993, **69**(4): 1091-1117
- [12] Li R, Wang Y. Neural mechanism for sensing fast motion in dim light. *Sci Rep*, 2013, **3**: 3159
- [13] Yeh C I, Xing D, Shapley R M. "Black" responses dominate macaque primary visual cortex v1. *J Neurosci*, 2009, **29** (38): 11753-11760
- [14] Kumbhani R D, Nolt M J, Palmer L A. Precision, reliability, and information-theoretic analysis of visual thalamocortical neurons. *J Neurophysiol*, 2007, **98**(5): 2647-2663
- [15] Naito T, Sadakane O, Okamoto M, *et al.* Orientation tuning of surround suppression in lateral geniculate nucleus and primary visual cortex of cat. *Neuroscience*, 2007, **149**(4): 962-975
- [16] Reinagel P, Reid R C. Temporal coding of visual information in the thalamus. *J Neurosci*, 2000, **20**(14): 5392-5400

Relationships Between Responses to Luminance Changes and Receptive Field ON-OFF Responses of Neurons in Lateral Geniculate Nucleus*

WANG Yong^{1,2)}, WANG Yi^{1)**}

¹⁾ State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

²⁾ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract In the early visual pathway, the lateral geniculate nucleus (LGN) is the major relay station from where visual information is transmitted to the cerebral cortex. How LGN neurons code luminance remains unclear. We addressed the issue by presenting the luminance stimuli that were continuously changing at 50 Hz to neurons of cat LGN. The rapid changes in luminance enhanced responses of LGN neurons to uniform stimuli. Responses of a neuron to the luminance stimuli were sorted using the reverse correlation algorithm and luminance response function (LRF) was extracted from the responses. Most neurons (81%) had either increase or decrease LRFs, and the remaining neurons (19%) had V-shape LRFs. The relationships between the response magnitudes to luminance increments and decrements of uniform stimuli and those to ON and OFF stimuli presented inside receptive field (RF) revealed that the increase, decrease, and V-shape LRFs of most neurons (83%) were determined by the relative strength of ON-OFF responses of their RFs, and the LRFs of the other neurons (17%) were related to the excitation-inhibition interactions between RF ON-center (or surround) and OFF-surround (or center) of RF structure. The results unveiled the neural mechanisms underlying the responses of LGN neurons to uniform luminance.

Key words lateral geniculate nucleus, neuron, receptive field, luminance response function, ON response, OFF response, correlation, neural coding

DOI: 10.16476/j.pibb.2016.0099

* 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 29, 2016