猫外膝体神经元的两类方向选择特性及其可能的模型*

周逸峰　寿天德　胡　兵

（中国科学技术大学生物系视觉研究实验室，合肥 230026；中国科学技术大学研究生院北京认知科学开放实验室，北京 100039）

关键词　方向选择性、感受野、外侧膝状体

视皮层一些细胞具有方向选择性早已为人熟知。Barlow 等[1]在兔视网膜中发现了具方向选择性的神经节细胞。Stone 等[2]亦发现在猫视网膜上一些W类神经节细胞具明显方向选择性。Clelend 和 Levick[3] 记录了猫视网膜 960 个神经节细胞，发现其中 73 个不能用同心圆式的中心-周边组织结构来解释。这些细胞可分为五类，其中一类是方向选择性细胞。最近的工作表明，正常猫和视觉剥夺猫（dark reared cat）外膝体的部分细胞亦具方向选择性[4-6]。本文的主要目的在于进一步研究猫外膝体 A 层 X、Y 细胞的方向选择性，并试图给出该方向选择性的模型。

一、实 验 方 法

将 9 只健康成年猫在氟烷（fluothane）和笑气（N_2O）的麻醉下进行静脉和气管插管。手术后动物被置于立体定位仪上。用筒箭毒（0.4mg/kg·h）和三碘季胺酚（7mg/kg·h）的混合液维持动物麻痹；用氧气（25%）、笑气（N_2O，75%）和适量的氟烷（halothane）对动物进行人工呼吸。体温维持在 38℃ 左右，整个实验期间持续监视脑电和心电。呼出气 CO_2 含量维持在 4% 左右。双眼用 1% 阿托品扩瞳，配戴接触镜以防角膜干燥。视神经乳头被投射在距离眼球 114cm 的正切屏幕上，根据投影决定其中央区的位置。

用细胞外前置放大器（dagan corp.）和阻抗 3MΩ 左右、内充 4.0mol/L NaCl 的玻璃微电极记录外膝体神经元的单细胞动作电位；用仔细调整窗口鉴别器上、下阈值，仔细分辨细胞的感受野形状及反应特性和适当移动电极位置等措施来减小同时记录两个或多个细胞的可能性。用微电泳仪（WPI）进行 γ-氨基丁酸（GABA）的拮抗剂荷苞牡丹碱（Bicuculline）的微量电泳。电极轨迹在尼氏染色下进行重组。冰冻切片厚 50μm。

刺激为对比度 0.9、时间频率 2Hz 的移动正弦光栅，由计算机（IBM-PS2-80）控制的视觉控制系统（CED，英国剑桥制造）和“Picasso”视觉图象发生器产生并呈现在示波器（Tektronix 608）上。刺激屏幕高 10cm，宽 12cm，屏幕上 10m = 1°视角，平均光强 19cd/m²。在描绘细胞的空间频率曲线后，选择 3—5 个空间频率，每个空间频率下呈现 0—360°间均匀分布的 24 个方向的刺激，每个刺激方向呈现 20 个周期。

数据由视觉控制系统和微机自动采集。在研究方向选择性时，细胞反应一般有三个指标。

1992-03-30 收稿，1992-06-25 收修改稿

* 国家自然科学基金、霍英东青年教师基金和国家教委优秀青年教师基金资助项目

一个是在某一空间频率、某一运动方向下的刺激后时间直方图（PSTH）的快速傅里叶变换的基频峰峰值(简称 FFT)；一个是刺激时的平均发放(简称 count)；另一个是 PSTH 经平滑化处理后的峰值(简称 peak)。三个指标的单位都是每秒神经脉冲数(脉冲数/s)。

二、实验结果

本文将从左到右的水平运动方向定义为 0° 运动方向。按数学上的极坐标方式(逆时针)定义其它运动方向。用圆形统计学定量研究方向选择特性，包括方向选择性强度（direction bias，简称 DB）和最优方向（preferred direction，简称 PD）。每个运动方向刺激的反应可表示为一个矢量，矢量的长度正比于细胞对该方向刺激的反应强度，矢量的方向即运动方向。DB 简言之即细胞对各个运动方向刺激反应的矢量和除以各个反应的代数和，此总矢量的方向即最优方向。DB 大于 0.1 时表示方向选择性有意义。按上述定义，在记录到的400个外膝体细胞中有129个细胞是方向选择性的。

根据反应特性，外膝体细胞的方向选择性可分为两类，第一类方向选择性细胞在一定的刺激空间频率范围内，当以 FFT 为反应指标时才呈现方向选择性，而以 count 为指标时不具方向选择性。图 1 是外膝体第一类方向选择性细胞的一个例子（ON 中心X细胞）。在空间频率为 0.5 周期/(°)的光栅刺激下，反应具方向选择性(图 1(a))。与图 1(a) 同样的采样数据，若以 count 为指标，则不具方向选择性(图 1(b))。

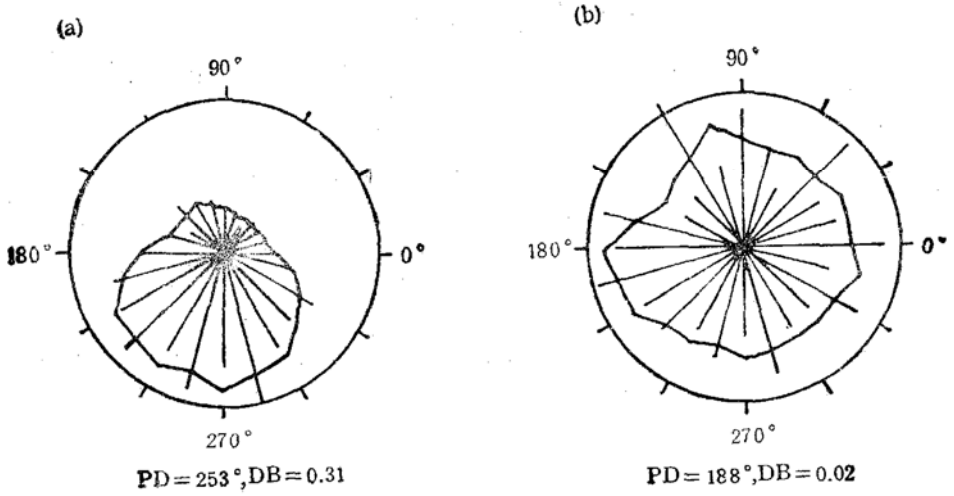

图 1　外膝体一个第一类方向选择性细胞以 FFT(a) 和 count(b) 为反应指标的方向调制曲线(以极坐标形式表示)
DB 和 PD 分别为方向选择性强度和最优方向

第二类方向选择性细胞则以 FFT、count 和 peak 为指标都具方向选择性。图 2 为一个外膝体 A 层第二类方向选择性细胞（OFF 中心X细胞）的例子。该细胞在 0.3Hz/(°) 空间频率下有具统计学意义的方向选择性（图 2(a)），图 2(b)、(c) 与图 2(a) 是同样的数据，分别以 peak 和 count 为指标，也呈现方向选择性，图 2(d) 是以 10° 视角长、2° 视角宽的移动光棒刺激得到的方向调制曲线。

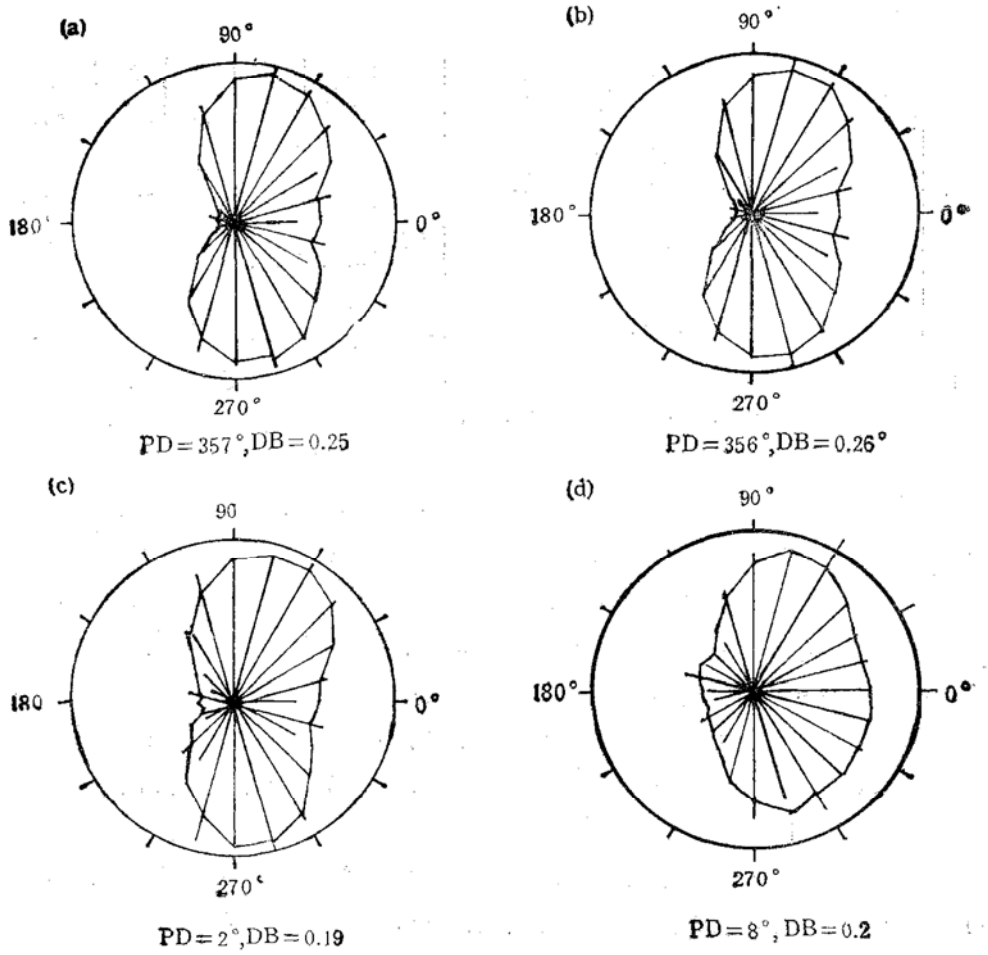

图 2　外膝体一个第二类方向选择性细胞在运动光栅刺激下分别以 FFT(a)、peak(b)和 count(c)为指标的方向调制曲线图
(d) 为光棒刺激产生的方向调制曲线

三、讨　论

猫外膝体的两类方向选择性细胞可以用高斯亚单位模型来解释. 如果细胞的感受野中心具有两个反应潜伏期不一致的亚单位,当光栅由反应较慢(潜伏期较长)的一边向反应较快(潜伏期较短)的一边移动时,在合适的空间频率和时间频率下,这两个亚单位同时起反应,峰值重叠,从而刺激后时间直方图 PSTH 的傅里叶基频幅度较大. 当光栅从相反方向移动时,快反应亚单位先受刺激,慢反应的后受刺激,从而两个反应的峰值分开,造成傅里叶基频幅度较小. 刺激引起的细胞总发放在两个方向相等,即以 count 为指标则不具有方向选择性. 这样就解释了第一类方向选择性细胞的反应特性. 此解释有初步实验证据,图 3(a)是一个第一类方向选择性细胞在不同运动方向下的 PSTH 图,此图第一行的右边两个 PSTH 图和第二行的左边三个 PSTH 图中,两个亚单位的反应基本重合在一起,此处为最优方向(基频幅度较大). 而在相反方向,两个反应的峰值完全分开,且相位相差大致 180°,所以基频幅度较小. 该图对应的方向调制曲线见图 1(a)、(b).

第二类方向选择性则可用感受野周边抑制区的轴向不对称来解释,即感受野的中心区、周边区不是同心的,中心区一侧的感受野周边抑制区大于另一侧. 周边抑制区的反应一般慢于

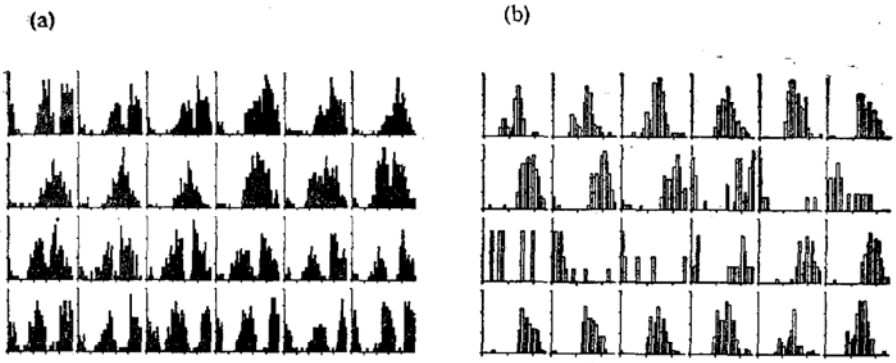

图 3　外膝体一个第一类方向选择性细胞（a）和一个第二类方向选择性细胞（b）在不同运动方向刺激下产生的 PSTH 图
纵坐标为每 bin 脉冲数，横坐标为刺激后时间

中心区的反应，刺激从抑制区较大的一侧朝另一侧运动时，先刺激较强抑制区，再刺激兴奋区，若空间频率、时间频率符合一定的条件，两个区的反应产生抵消作用，此方向为非最优方向．与该非最优方向相反运动方向的刺激先引起兴奋区的反应，后产生较强抑制作用，故该运动方向刺激引起的总反应较强，此方向为最优方向．在非最优方向的抑制引起了细胞反应的减少，从而无论是以 FFT、count 还是 peak 为指标，都有方向选择性．图 3(b) 是第二类方向选择性细胞在不同运动方向刺激下产生的 PSTH 图，此图中第一行左边三个 PSTH 图的反应较大，而在相反方向，第三行左边三个 PSTH 图中只有数个脉冲．此图的方向调制曲线见图 2(a)、(b)、(c)，这三个图分别以 FFT、count、peak 为指标，都具方向选择性．图 4 示一个第二类方向选择性细胞在微电泳抑制性神经递质 GABA 的拮抗剂荷苞牡丹碱前 (a)、后 (b) 的方向调制曲线．在荷苞牡丹碱去抑制后，图 4(a) 的方向选择性消失．

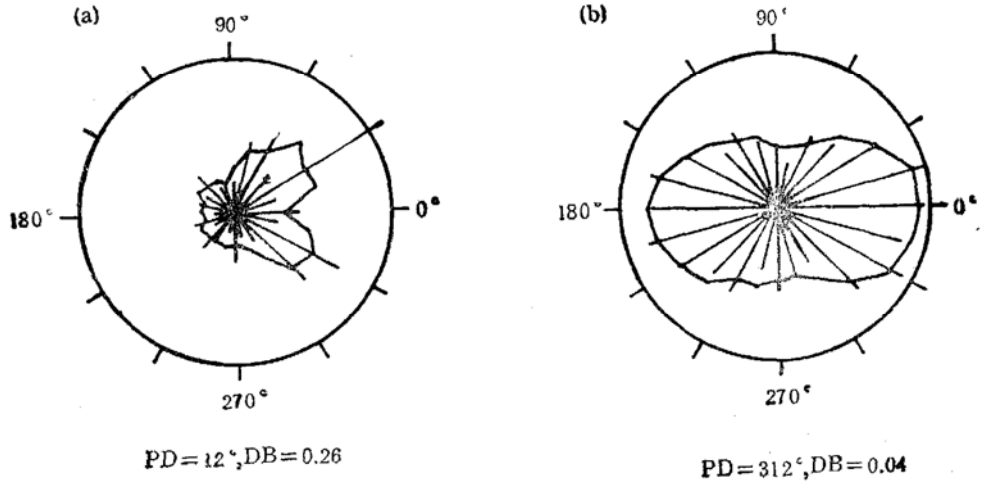

图 4　外膝体一个第二类方向选择性细胞在微电泳荷苞牡丹碱前 (a)、后 (b) 的方向调制曲线

这一结果说明第二类方向选择性可能是由抑制产生的．

参　考　文　献

[1] Barlow, H. B., Hill, R. M., Levick, W. R., *J. Physiol.*, **173**(1964), 377—407.
[2] Stone, J., Fukuda, Y., *J. Neurophysiol.*, **24**(1974), 722—748.
[3] Cleland, B. G., Levick, W. R., *J. Physiol.*, **240**(1974), 457—492.
[4] Thompson, K. G., Zhou, Y., Ault, S. J. et al., *Soc. Neurosci. Abstr.*, **16**(1990), 158.
[5] Leventhal, A. G., Zhou, Y., Thompson, K. G. et al., *Soc. Neurosci. Abstr.*, **16**(1990), 158.
[6] Leventhal, A. G., Thompson, K. G., Zhou, Y. et al., *Soc. Neurosci. Abstr.*, **17**(1991), 1471.