科 学 通 报
第 38 卷 第 18 期 CHINESE SCIENCE BULLETIN 1993 年 9 月

去除视皮层的猫外膝体神经元方位、方向选择性的初步有序排列*

周逸峰 寿天德

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

关键词 方位选择性、方向选择性、外侧膝状体、去视皮层猫

自 Levick 等[1]首次发现并定量研究猫视网膜神经节细胞的方位倾向性以来,视觉系统皮层下细胞的方位选择性正引起人们越来越大的兴趣. Shou 等人[2]对猫外膝体细胞的方位选择性进行了详细的定量研究,他们发现相邻外膝体细胞具有相近的最优方位,故具有初步的有序排列. 这种有序的排列对不同细胞类型 (ON, OFF, X, Y)、感受野在视网膜上不同位置的细胞均存在,可能为视皮层细胞的方位功能柱提供一种预安排. 近来的工作发现猫外膝体 A, A1 层约 30% 的细胞具有方向选择性[3,4]. 本工作研究冷冻杀死视皮层细胞后,猫外膝体细胞的最优方位、最优方向是否具初步有序排列,并与正常猫进行比较,以了解视皮层细胞高度有序的功能构筑与外膝体细胞的这种初步有序排列之间的关系.

1 方 法

实验动物为 15 只健康成年猫,体重 2.3—4.1 kg, 多数为雌性. 用专门的组织速冻器喷洒氟里昂快速冷冻杀死皮层 17,18,19 和 LS 区 (通常需冷冻数次), 有时还用热刀片直接切断皮层 17 区到外膝体的投射. 视皮层直接记录表明这种速冻杀死皮层的方法是有效的. 动物灌流后切片观察到皮层 17,18,19 和 LS 区确已坏死.

其它生理学准备与记录过程、感受野的描绘和视觉刺激、数据采集等与先前的方法相同[4]. 在测定方向调制曲线的同时亦得到方位调制曲线. 由于刺激光栅的方位值总是等于方向值加上 90°, 故将方向调制曲线按逆时针方向旋转 90°, 即得方位调制曲线(以极坐标形式表示). 按 Levick 等和 Shou 等所用的方法决定细胞反应的最优方位和方位选择性强度 (Bias)[1,2]. 按先前的方法决定细胞的最优方向和方向选择性强度 (DB)[4].

2 结 果

2.1 去视皮层猫外膝体细胞最优方位的初步有序排列

与正常猫相同,去视皮层猫外膝体内位置相近的细胞具相似的最优方位.以在同一穿刺中相隔 50μm 连续记录到的两个相邻细胞的最优方位之差为参数进行统计得图 1(b),并同正常

1992-12-02 收稿,1993-04-13 收修改稿.
* 国家自然科学基金、国家科委"攀登计划"、霍英东青年教师基金和国家教委优秀年轻教师基金资助项目.

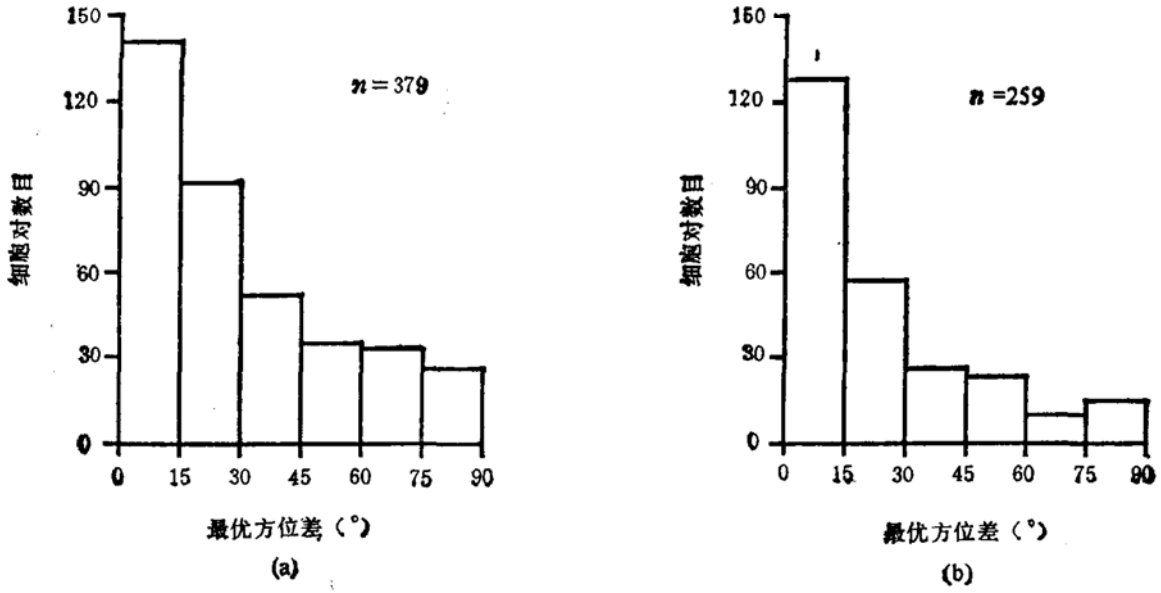


图1 正常猫（a）和去视皮层猫（b）外膝体两个相邻细胞(间隔 50—60 μm)间最优方位之差的分布直方图

各个细胞的方位选择性强度（Bias）都大于0.1

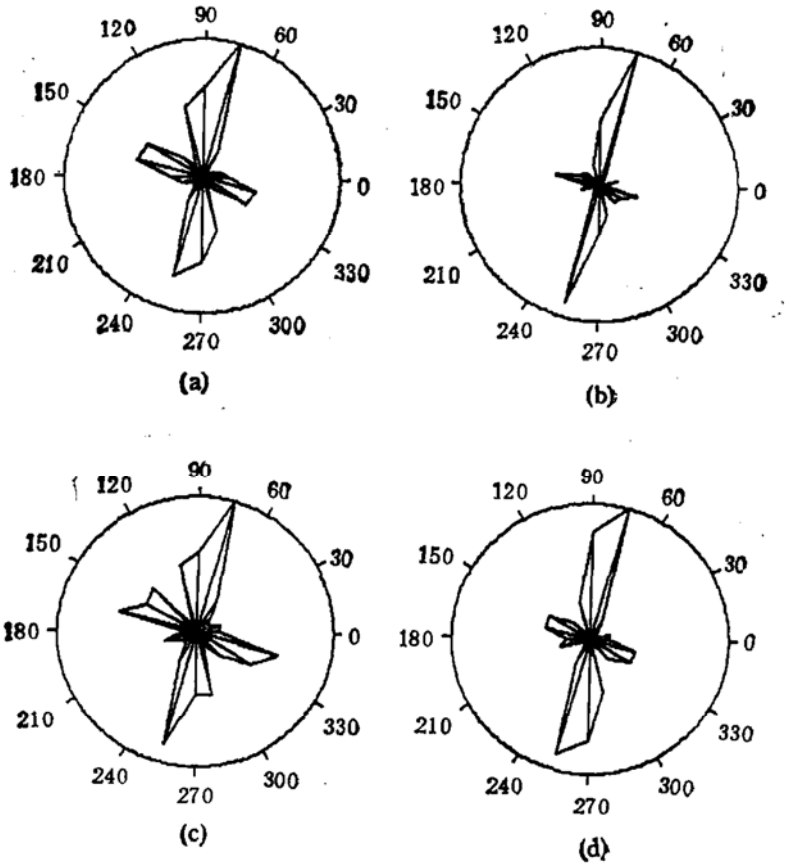


图2 在去视皮层猫外膝体，同一次穿刺中连续记录到的4个具双调谐(Bimodal)方位调制特性的细胞的方位调制曲线(见图 2(a)—(d))

细胞间隔约为 50μm

猫的数据(图1(a))相对照十分相似.仅对方位选择性具显著意义(方位选择性强度 Bias 大于0.1)的细胞作统计. 如果外膝体内最优方位的分布是无规律的话，这种最优方位差的分布应该

是均匀的且平均值在 45° 附近.图 1 (b)的情况并非如此,分布具有明显的不均匀性 (Rayleigh 检验，$p < 0.000001$，χ^2 检验，$p < 0.000001$)．相邻细胞间最优方位差的平均值为 23°，远小于 45° (t 检验，$p < 0.0001$)．图 1(b)的峰值在 0—15°．相邻细胞间最优方位差在 0—15° 范围内的细胞对数目占总细胞对数目 (259 对)的 49.4%，远大于均匀分布时的 16.7% (t 检验，$p < 0.00001$)．最优方位差在 0—30° 范围内的细胞对数目占 71%，也远大于均匀分布时的 33.3% (t 检验，$p < 0.00001$)．

此外,还观察到在去视皮层猫外膝体中,具有非寻常方位调制特性的细胞也有聚集在一起的趋势．图 2 是一次穿刺中间隔 50μm 连续记录到的 4 个细胞的方位调制曲线(以极坐标形式表示),这 4 个细胞都具有双调谐 (bimodal) 的调制曲线，形状不同于常见的圆或椭圆形．

2.2　去视皮层猫外膝体细胞最优方向的初步有序排列

去视皮层猫外膝体中具方向选择性的细胞聚集在一起的现象较明显，有一例同一穿刺连续记录到的 18 个细胞 (间隔都是50 μm) 中竟有 15 个细胞具有方向选择性．尽管外膝体中具方向选择性的细胞总数只占约 30%，但仍然有数次连续记录到 6 个细胞有方向选择性．将相邻两个方向选择性细胞 (间隔约 50μm) 的最优方向之差进行统计得图 3(b)．由图可见，最优方向差的分布是不均匀的 (Rayleigh 检验，$p < 0.005$)．最优方向差在 0—60° 范围内的细胞对数目占 55.3% (26/47)，高于均匀分布时的 33.3% (t 检验，$p < 0.01$)．最优方向差的平均值为 64.9°，很明显低于均匀分布时的平均值 90° (t 检验，$p < 0.001$)．这些说明去视皮层猫外膝体细胞的最优方向呈现了初步的有序排列．在正常猫未发现外膝体细胞最优方向的不均匀分布 (44 对),见图 3(a)．

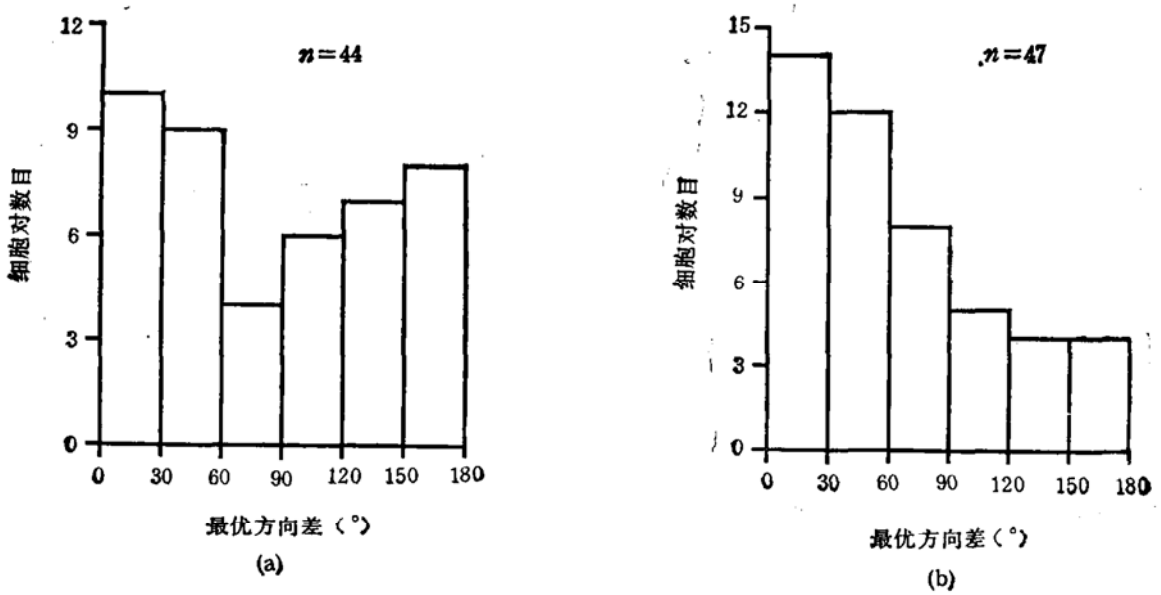


图 3　正常猫 (a) 和去视皮层猫 (b) 外膝体两个相邻具方向选择性的细胞间最优方向之差的分布直方图

所统计的每个细胞的方向选择性强度 (DB) 都大于 0.1

3　讨　论

Shou 和 Leventhal[2] 观察到正常猫外膝体细胞的最优方位有着初步的有序排列，相邻

的细胞显示具有相近的最优方位．本文发现在去视皮层猫外膝体亦呈现相邻细胞具有相近最优方位的规律，说明 Shou 等发现的最优方位初步有序排列的现象并非来自皮层反馈投射．

有趣的是去视皮层猫外膝体细胞最优方向的排列也不是杂乱无章的，相邻方向选择性细胞倾向于具有相近的最优方向(见图 3(b))． 在正常猫外膝体未发现这一规律，不知是因为采样数太少(只有 44 对)所致还是功能上确实如此，值得进一步研究．在去视皮层外膝体出现了同一穿刺连续记录到的多个细胞都具有方向选择性或都具有双调谐方位调谐特性的现象（见图 2)，这符合脑内具有相似功能的细胞相互靠近的原则． 外膝体内细胞最优方向的有序排列来源于视网膜输入还是外膝体内的机制，需要进一步的实验探明．

在高等哺乳类，外膝体内接收来自左右眼的信息、不同类型的视网膜节细胞的信息、颜色和方位信息的神经元均已呈现不同程度分离的、有组织的排列[5]． 现又观察到在去视皮层猫外膝体存在方位选择性和方向选择性的初步有组织排列． 在视皮层分离的信息处理前，外膝体可能已开始对几乎所有的视觉感受野特性作出初步的分类和组织．这种初步的分类和组织很可能对视皮层精细功能筑构的形成起某种预安排的作用．

总之，外膝体的功能也许比人们过去所想象的要复杂得多，仅把外膝体当作一种简单中继站的观念需要修正．

致谢 本文部分工作在美国犹他大学医学院 A.G. Leventhal 教授的实验室完成，并得到他的精心指导，K.G. Thompson 博士和 S.J. Ault 博士参加了部分工作，谨致谢意．

参 考 文 献

[1] Levick, W.R., Thibos, L. N., *J. Physiol.* (Lond.), 1982, **329**:243—261.
[2] Shou, T., Leventhal, A.G., *J. Neurosci.*, 1989, **9**:4287—4302.
[3] Thompson, K.G., Zhou, Y., Ault, S.J. *et al.*, *Soc. Neurosci. Abstr.*, 1990, **16**:158.
[4] 周逸峰、寿天德、胡 兵，科学通报，1992，**37**(22)：2093—2096.
[5] 寿天德，生理科学进展，1990，**21**：203—207.