

初级视皮层神经元对瞬态刺激响应的时程性质*

李骁健^{1, 2)} 蒋震¹⁾ 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 初级视皮层神经元对周期性运动光栅刺激具有周期性持续响应, 而对没有周期性变化的静止恒定刺激响应主要集中在刺激呈现的初期, 为瞬态性响应。我们研究了在 5~50 ms 短时长静止刺激下神经元的响应性质, 对响应时程的分析表明, 猫初级视皮层神经元对瞬态刺激响应曲线呈波峰形式。随着刺激的出现, 在经过一段延迟后, 响应幅度上升, 出现一个或多个响应峰, 随刺激的消失, 响应幅度下降。神经元表现出随刺激时长的增长, 响应峰主峰(第一个峰)的峰值时间和峰宽都有增加的趋势, 但峰值时间在 30~50 ms 趋于饱和, 除 5 ms 刺激时长诱发的峰高明显降低以外, 其他刺激时长诱发的峰高较恒定。刺激消失变为灰屏时, 神经元会产生撤反应峰(刺激后发放, offset responses), 其强度由前面的刺激时长决定。最小响应时长约为 39 ms, 主峰与撤峰的最小时间差为 36 ms, 二者十分相近, 提示了视初级视皮层神经元的基本响应时间约为 35~40 ms。这可能是“视觉暂留”现象在初级视皮层水平的生理基础。

关键词 初级视皮层, 神经元, 响应时程, 主峰, 副峰, 撤反应峰, 基本信息响应时间

学科分类号 Q426, R338.2+5, R339.14+6

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2012.00136

在早期研究中, Movshon 等^[1-3]已经总结出初级视皮层(V1)的细胞具有时空调谐性, 随着周期呈现的运动光栅刺激而表现响应上的周期起伏, 并作了定量的时空线性与非线性分析。瞬态呈现的视觉刺激与稳态运动刺激是不同的, 瞬态刺激是空间固定、时间延续的刺激形式, 研究的是神经元对这个突然呈现并且其特征恒定刺激的响应情况。以往的研究多是 200 ms 左右的眼凝视稳定时间^[4-5], V1 细胞一般呈现延迟(latency)、瞬发(transient)、持续(sustain)、消失(off)这 4 个响应过程, 而前几十毫秒的瞬发响应正是细胞电发放最为剧烈的时段, 它所对应的是刺激开始后的前几十毫秒, 也就是说这几十毫秒的刺激信息是神经元处理的关键信息。但对这几十毫秒细胞响应的时程性质, 目前仍缺乏详细充分的研究分析。

我们的研究方法是, 把几十毫秒的恒定视觉刺激从无到有, 分为若干时间段, 分析各个刺激时长下的神经元时间响应曲线的性质。结果显示, 刺激增加一定时间, 神经元的响应过程也就有了一定的变化, 这就反映了对这些增加的信息量(刺激输入)和神经元处理输出(响应)的信息变化。

1 材料与方 法

1.1 动物准备与维持

实验共使用了 16 只成年家猫, 猫的体重 1.5~3.0 kg。动物的使用和实验方案得到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批准。动物准备方法详见之前的文献[6], 这里简述如下, 注射盐酸氯胺酮(ketamine hydrochloride, 20~30 mg/kg, i.m.)进行诱导麻醉前, 注射硫酸阿托品(atropine sulphate, i.m.)和地塞米松(dexamethasone, i.m.), 分别用来抑制唾液分泌和防止脑水肿。植入用于输液的静脉(前肢)插管和人工呼吸的气管插管。然后, 用超过记录实验中维持麻醉剂量的舒芬太尼和丙泊酚对动物深度麻醉, 进行

* 国家高技术研究发展计划(863)(2007AA02Z313), 国家自然科学基金(30570587, 30623004)和中国科学院知识创新工程(KSCX1-YW-R-32)资助项目。

** 通讯联系人。

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

收稿日期: 2012-03-18, 接受日期: 2012-05-10

手术. 在动物颅顶, 按 Horsley-Clarke 坐标 A2-P5 和 L3-S3 范围内开颅, 剥开硬脑膜, 推入玻璃包被的钨电极, 并用琼脂加硅油封埋. 在这个皮层区域记录的细胞感受野代表视野中央区^[7]. 用阻抗 1~1.5 M Ω 的单根电极(1 kHz 下测量)记录胞外多单位动作电位. 在实验过程中使用舒芬太尼(sufentanil, 0.15 μ g/(kg·h))和丙泊酚(propofol, 2~6 mg/(kg·h))进行复合麻醉, 使用三碘季胺酚(gallamine triethiodide, 10 mg/(kg·h))进行麻痹. 手术伤口均施加普鲁卡因(2% procaine)局部麻醉. 在猫的眼睛局部滴加后马托品(1% homatropine)扩瞳和苯肾上腺素(1% phenylephrine)收缩瞬膜. 用适当的接触透镜保护眼角膜防止干燥, 并使眼睛聚焦于 57 cm 外的屏幕上. 实验过程中监测动物心电和呼出二氧化碳浓度, 调节呼吸机通气量使呼出二氧化碳浓度维持在 3.5%~4.0%之间. 通过直流恒温电热垫维持动物腹部温度为 38.5 $^{\circ}$ C.

1.2 视觉刺激

显示设备采用饭山 204DTA 型纯平直角显示器, 刷新率 200 Hz, 分辨率 800 \times 600 像素, 显示面积 40 cm \times 30 cm. 实验视觉刺激软件采用 C# (Microsoft Inc.) 语言编写, 并调用了 MCDX 封装程序包(网上共享软件)操作绘图引擎.

使用反相关方法测量神经元的最佳朝向和空间频率以及感受野. 瞬态刺激大小为反相关方法测量的感受野面积的 4 倍^[8-9]. 共有 6 组刺激, 各组中单个刺激时长恒定, 分别设置为 5、10、20、30、40、50 ms. 每组刺激有 6 个朝向的光栅(0 $^{\circ}$ 、30 $^{\circ}$ 、60 $^{\circ}$ 、90 $^{\circ}$ 、120 $^{\circ}$ 、150 $^{\circ}$)和 1 个灰屏, 随机等时呈现. 光栅刺激采用最佳空间频率, 对比度为 1, 平均亮度 15 cd/m 2 . 相邻两个刺激中间有 80 ms 的灰屏作为间隔, 亮度为 15 cd/m 2 . 各组中每个刺激重复 100 次.

1.3 数据采集和分析

微电极记录的信号由 Tucker-Davis Technologies 16 道神经生理工作站采集, 经放大、滤波(对动作电位采用 300~3000 Hz 带通滤波)后供在线观察和存储后离线分析.

统计神经元对每个刺激条件在刺激和间隔期内的电脉冲发放数. 以 1 ms 为 bin 宽做 PSTH 统计曲线. 由于每个刺激时长下, 对神经元测试了 6 个朝向和 1 个灰屏空白, 获得了 7 个 PSTHs. 对每个朝向光栅响应的 PSTH 均通过减去空白刺激对应的 PSTH(自发放), 来获得更为纯粹的针对该朝向响

应的 PSTH.

为了简化分析, 沿时间轴对 6 个朝向的响应 PSTHs 做标准偏差, 用标准偏差 PSTH 来表示神经元对各朝向光栅响应差异的时间性质. 为便于进行时程分析, 并尽量保证时间精度, 以高斯核(核半径 inner scale 为 10 ms)滤波器平滑 PSTH 标准偏差的轮廓线, 获得神经元对朝向刺激响应的时延演化曲线.

2 结 果

2.1 不同刺激时长下响应时间演化曲线的特点

图 1a 显示了一个 V1 神经元对不同刺激时长的光栅产生的响应时间演化曲线(以下简称响应曲线).

共分析了 24 个细胞记录单元, 几乎都表现了如下的响应性质:

a. 随着刺激的呈现, 在经过一段延迟后, 响应曲线上升, 出现一个响应峰, 接着响应曲线下降, 峰消失.

b. 随着刺激时长的延长, 在 5~20 ms 范围, 响应峰有增高的趋势.

c. 随着刺激时长的进一步延长, 如刺激时长达到 40 ms 后, 响应峰没有呈现进一步扩展的趋势, 大部分细胞($n = 16$)是在该峰的后面再生成一个副峰.

d. 从 20 或 30 ms(时间因细胞而异)的刺激时长开始, 响应峰后面出现一个较小峰(撤反应峰, offset response peak), 并随刺激时长的延长而增高.

我们以达到第一个响应峰峰高的 25% 作为有明显小峰出现的标准, 见示意图 1c.

图 1b 显示了将每个细胞每个刺激条件的响应曲线以峰值各自归一化后, 再以每个条件所有细胞平均的峰值时间为基准, 将所有细胞该条件下的响应曲线进行平移, 生成的平均响应曲线. 所谓峰值点一致化, 就是在时间轴上平移同一个刺激条件下各神经元的响应曲线, 使这些曲线的峰值点都移动到平均峰值时间点的位置, 可以尽量弥补因不同神经元的响应曲线在时间上的差异而导致的神经元总体响应曲线形状失真. 这样我们就可以看到各刺激条件对应的神经元总体响应曲线的形状. 这些平均曲线反应了大多数神经元对各刺激时长的响应趋势, 图 1b 的神经元总体平均曲线表明大部分细胞具有像图 1a 所示细胞的反应性质.

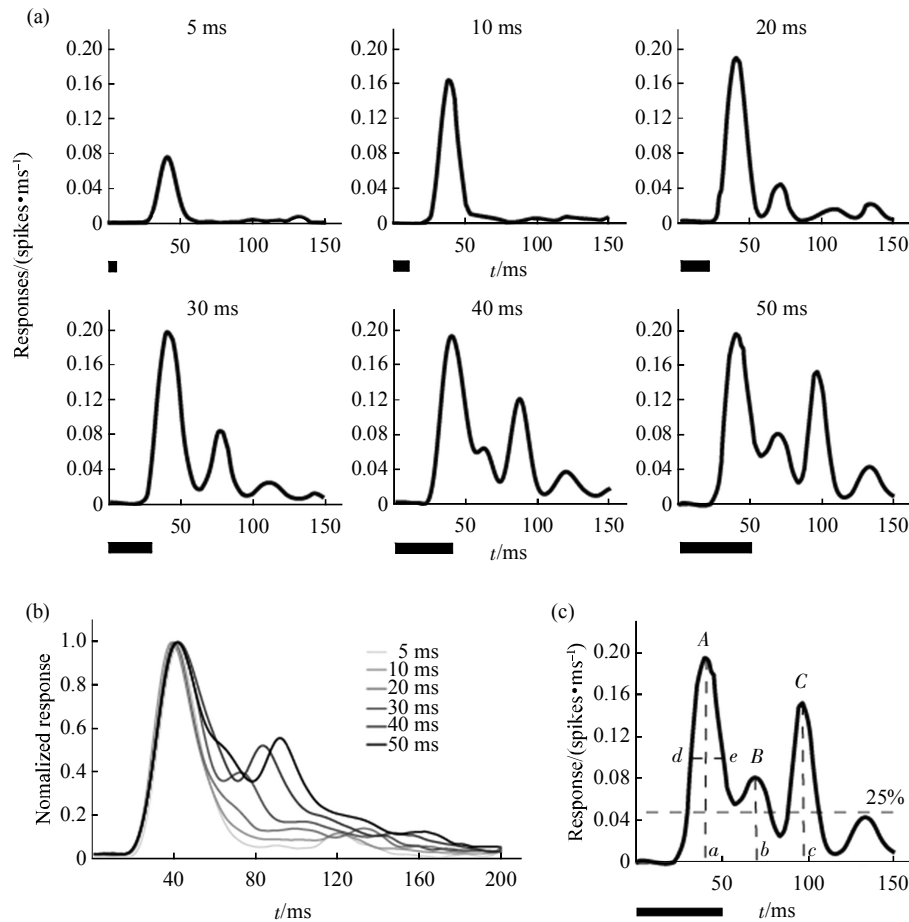


Fig. 1 Response curves for different stimulus durations

(a) Each panel shows the response curve of an example V1 neuron to a stimulus duration. The numeral above each panel indicates the stimulus duration. Note that the bin width of x -axis is 1 ms. (b) The normalized mean response curves of all neurons ($n = 24$). The graded grey curves represent different stimulus durations. (c) Analyzed parameters of the response curve. A : Main peak, B : Side peak, C : Offset peak; a : Main peak time, b : Side peak time, c : Offset peak time; $A-a$: Main peak magnitude, $B-b$: Side peak magnitude, $C-c$: Offset peak magnitude; $d-e$: The width at half peak magnitude. Longer horizontal dashed line: 25% of the main peak magnitude; Thick dark bars below x -axes indicate stimulus durations.

2.2 响应曲线主峰特征分析

我们把主峰定义为在响应曲线时间轴上出现的第一个峰。在较短的刺激时长(如 10、20 ms)响应曲线只呈现一个大峰,当刺激时长延长到 40 ms 及以上时,大部分的响应曲线会在大峰后面出现一个小的副峰。就这些 50 ms 之内的所有刺激时长来说,第一个大峰是普遍存在的,并提供主要的信息,是我们主要的研究对象。选取峰值时间、半峰宽、峰高等特征量来表征峰形(图 1c 中的 A 、 $d-e$ 、 $A-a$)。

不同刺激时长,神经元($n = 24$)对它们的响应在峰值时间上有差别。神经元总体的响应主峰值时间在刺激时长从 5~10 ms 有显著减短($P < 0.01$;

所有数据都为 paired t -test; 图 2a); 从 10~20 ms 增长不显著($P=0.25$); 从 20~30 ms 有显著增长($P < 0.05$); 从 30~50 ms 变化不显著($P > 0.19$)。说明神经元总体表现出了响应峰的主峰值时间随刺激时长的增长先减(5~10 ms)后增(10~30 ms),之后趋于饱和(30~50 ms)。

我们用可以直接测量的半峰宽值来表征神经元反应的时长。半峰宽定义为响应曲线 1/2 峰值处反应峰的宽度(图 1c 中的 $d-e$, 单位: ms)。如图 2b 所示:神经元总体的响应主峰半峰宽在刺激时长从 5~20 ms 变化不显著($P = 0.6$; $P = 0.07$); 从 20~40 ms 有显著增长($P < 0.05$); 从 40~50 ms 增长不显著($P=0.22$)。说明神经元总体表现出了随刺

激时长的增长, 响应峰的主峰半峰宽从 10~40 ms 区间有持续的增长, 其他时段变化不明显. 因为神经元的实际响应峰宽不能测到, 我们用响应主峰的半峰宽的 2 倍作为神经元的响应时长(时间).

神经元总体的响应主峰峰高在刺激时长

5~10 ms 区间极显著增大($P < 0.01$); 在 10~50 ms 区间变化不显著($P > 0.73$, 图 2c). 说明神经元总体响应主峰的峰高在 10 ms 刺激时长内有极明显的增加, 之后饱和.

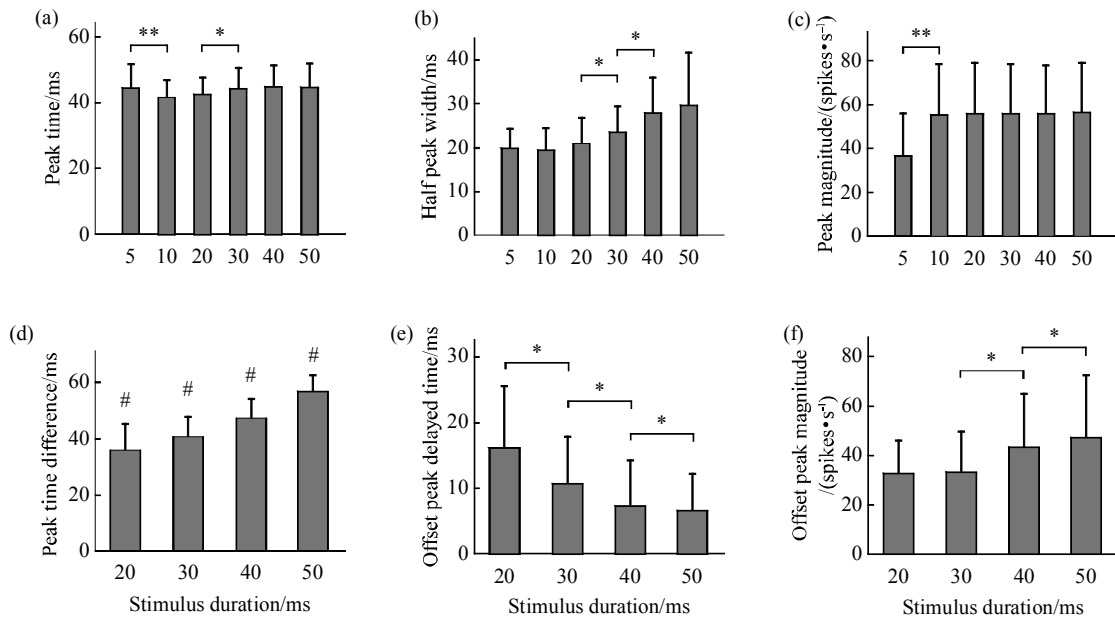


Fig. 2 The statistical comparison of the response curve characters in neural population for different stimulus durations

(a) The mean and standard deviation (SD) of the main peak times ((44.63±6.66); (41.92±4.86); (42.67±4.70); (44.38±6.03); (45.12±5.80); (44.92±6.77) ms; all $n = 24$). (b) That of the half peak widths ((19.92±4.67); (19.54±5.12); (21.17±5.81); (23.67±5.96); (27.92±8.31); (29.75±12.08) ms; all $n=24$). (c) That of the main peak magnitude ((37.35±19.87); (55.52±24.11); (56.31±23.59); (56.52±23.28); (56.37±22.81); (56.81±23.51) spikes/s; all $n=24$). (d) That of the differences between the main(onset) peak time and offset peak time (onset-offset peak time difference: (36.25±9.21), $n=12$; (40.79±7.01), $n=22$; (47.5±6.75), $n=24$; (56.78±5.25) ms, $n=24$). (e) That of the differences between onset-offset peak time differences in (d) and stimulus durations (offset delayed time: (16.25±9.21), $n=12$; (10.79±7.01), $n=22$; (7.5±6.75), $n=24$; (6.78±5.25) ms, $n=24$). (f) That of the offset magnitude ((33.11±11.76), $n=12$; (33.71±14.99), $n=22$; (43.86±19.94), $n=24$; (47.78±23.65) spikes/s, $n=24$). The numerals of x -axis indicate stimulus durations. In (a), (b), (c), (e), and (f), ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$, paired t -test between the two adjacent sets of data. In (d), # $P < 0.01$, paired t -test between on-off peak time differences (y -axis) and the corresponding stimulus durations (x -axis). Error bars: SDs.

综上所述, 初级视皮层神经元总体上表现了随瞬态恒定刺激时长的增长, 响应曲线主峰有增强的趋势, 但对 40 ms 刺激的响应强度就基本饱和(反例: 5 ms 刺激时长的响应主峰值时间却大于 10 ms 的, 但两者的半峰宽相当).

2.3 响应曲线主峰和副峰的关系

随着刺激时长的延长, 16 个神经元在 40 ms 和 50 ms 刺激时长的响应曲线中出现副峰(side peak). 对 40 ms 时长刺激的响应副峰和主峰的时间差为(21.50±4.04) ms($n = 16$), 显著低于刺激时长($P < 0.01$), 对 50 ms 时长间隔刺激的响应副峰和主峰时间差为(27.38±2.72) ms($n = 16$), 也显著低于刺

激时长($P < 0.01$), 因此可以肯定这个峰不是撤反应峰, 确实是对刺激的响应峰之一.

神经元总体对 40 ms 时长刺激的响应副峰和主峰峰高的比值为 0.54 ± 0.28 ($n = 16$), 对 50 ms 时长刺激的响应副峰和主峰峰高的比值为 0.47 ± 0.17 ($n = 16$). 副峰峰高均显著低于主峰峰高($P < 0.01$), 表明相对于主峰来说, 副峰含有的信息量较小.

2.4 响应曲线撤反应峰的特点

由于随着刺激时长的延长, 细胞响应表现出了在刺激结束后出现撤反应峰(offset response peak)的情况. 主峰是由刺激出现产生的, 撤反应峰是由刺激的消失(offset)产生的, 那么主峰和撤反应峰的峰

值时间差就会与刺激时长有关。我们把神经元对各刺激时长响应曲线的撤反应峰峰值时间点与主峰峰值时间点的时间差定义为主-撤峰时间差 (onset-offset peak time difference)。如图 2d, 神经元总体 ($n=24$) 对 20、30、40、50 ms 刺激时长的主-撤峰时间差分别显著 ($P < 0.01$) 大于对应刺激时长, 在另一方面, 撤峰相对主峰延迟时间 (offset-peak delayed time) = 主-撤峰时间差 - 对应刺激时长, 在刺激时长 20~50 ms 区间显著 ($P < 0.05$) 减小 (图 2e)。这说明随刺激时长的增加, 神经元总体在 20~50 ms 刺激时长时主-撤峰时间差都大于刺激时长, 但差距在持续减小。因为主峰是对刺激呈现的响应, 撤反应峰是对刺激消失的响应, 那么主-撤峰时间差不应该小于刺激时长。所以, 一个第二大峰和主峰的峰值时间差就是我们分辨这个第二大峰是否为撤反应峰的基本依据。

神经元总体 ($n = 24$) 的撤反应峰峰高在刺激时长 20~30 ms 区间增大不显著 (图 2f, $P = 0.2$), 在 30~50 ms 区间持续显著增大 ($P < 0.05$)。说明神经元总体表现出了随刺激时长的增加, 对大于 20 ms 的刺激时长诱发的撤反应峰峰高在逐渐增大。

3 讨 论

以上研究表明初级视皮层神经元对瞬态刺激响应的过程呈现波峰形式。随着刺激的出现, 经过一段延迟后, 响应曲线上升, 出现一个响应主峰, 接着响应曲线下降, 主峰逐渐消失。随着刺激呈现时间的增长, 在主峰后面可能出现多个小峰。神经元总体上表现了随刺激时长的增长 (5~50 ms) 响应峰有增大的趋势, 但趋于饱和。相对于主峰来说, 副峰也是由刺激引发的, 但它含有的信息量较小。撤反应峰是细胞对刺激切换成灰屏的响应, 但强度是由前面的刺激时长决定的, 称作刺激的“后发放” (offset responses)。

由 5~50 ms 的刺激时长引发响应的早期都具有一个响应主峰, 含有最大的信息量。表明初级视皮层神经元群体在瞬态刺激呈现的前几十毫秒就已经处理了主要的输入信息。对各刺激时长的响应时长 (用 2 倍半峰宽近似表示) 平均约有 40 ms 或以上。这就为对极短刺激 (如 5 ms 或 10 ms) 的“视觉暂留”现象提供了初级视皮层水平的生理基础。同时, 我们关注到 5 ms 和 10 ms 时长的刺激引发的响应半峰宽几乎相等, 平均都是约 20 ms, 且均小于较长刺激的响应半峰宽。不小于 20 ms 的响应半

峰宽有可能是初期视觉系统对过于短暂刺激 (尤其是 5、10 ms) 的一种响应时间的补偿, 以保证后面的视皮层可以获得用于分辨这个刺激的最基本的信息量。因为, 从知觉上, 我们是看清楚灰屏后呈现的 5 ms 高对比度光栅刺激的。那么约 40 (20×2) ms 的响应时长可能就是基本信息响应的最小时长, 是 V1 神经元有效处理视觉信息需要的最短时间。另外, 神经元总体对 5 ms 刺激时长的响应主峰值时间显著大于 10 ms 的主峰值时间, 也可能是对其响应主峰峰高显著低于其他刺激时长的一种补偿平衡。

由图 2d 可见, 20~50 ms 的刺激时长引发的撤反应峰和主峰的时间差显著大于刺激的时长, 说明刺激结束之后, 撤反应没有立刻响应, 而是被推后了。图 2e 则表明刺激越短, 撤反应峰的推后相对于刺激时长则越长。这种撤反应峰的滞后现象很可能与神经信息的处理和传递时程有关, 即使很短暂的刺激也需要一定的时间, 即用大于刺激时长的时间来处理。撤反应峰推迟的可能原理如图 3 所示, 主响应峰 (A) 和撤反应峰 (B) 峰值时间的间隔如

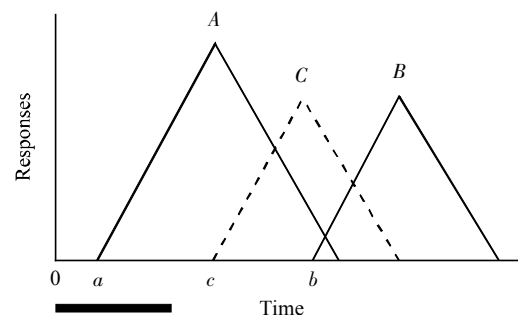


Fig. 3 Schematic diagram of the main peak and postponed off peak

A: Main response peak; B: Offset response peak; C: Supposed offset response peak; Thick dark bar: Stimulus duration; a: Start point of main response; b: Start point of offset response; c: Supposed start point of offset response. If the time difference between the main response peak and offset response peak is equal to the stimulus duration, the start point of the offset response should be at point c, but if the time to process the stimulus is longer than the stimulus duration, the start point of offset response should be postponed to point b, namely the peak time of offset response should move from C to B. Actually the time distances between the main peak and offset response peak are significantly longer than the corresponding stimulus durations for all stimuli tested (Figure 2d), and the shorter the stimulus duration is, the longer the peak time of offset response is postponed relative to the corresponding stimulus duration (Figure 2e).

果和刺激时长相等, 那么撤反应峰的峰值点应该在 *C* 点. 由于对刺激的处理响应时间长度大于刺激时长, 当完成对刺激的响应后才产生的表征刺激结束的撤反应峰就被推迟到了 *B* 点. 这样的神经信息加工可以使对刺激的响应处理过程不被刺激消失所产生的撤反应峰或被其他刺激出现所产生的反应干扰, 保证了对刺激信息响应的完整性.

在我们测试的刺激时长中, 大多数神经元对 20 ms 刺激时长才产生撤反应峰, 20 ms 刺激时长的撤反应峰和主峰的时间间隔是最短的, 平均为 36 ms 左右. 这 36 ms 可能就是主-撤峰间隔的最短时间. 这个间距可能保证了一个响应表征一个刺激的基本信息的响应时间. 在这个基本的响应时间后, 即使很快接收到新的刺激特征, 也不会干扰初级视皮层神经元群体对当前刺激的响应, 并保证了向更高级的视皮层传递足够的信息量, 以实现知觉上的可见性. 这提示初级视皮层神经元需要一个最基本的反应时间过程来处理感觉信息, 然后才会产生撤反应峰作为刺激终止信息^[10]. 也就是说初级视皮层神经元群体用这段响应时间就可以编码并传递瞬态呈现刺激的主要特征信息了.

从另一方面考虑, 由图 2b 可知, 测试的最短刺激时长(5 ms)的响应主峰半峰宽是最小的, 平均值为 19.5 ms, 它的 2 倍为 39 ms, 设为最短响应时长(因为实际响应峰宽不可测, 我们用 2 倍半峰宽做估计). 这样, 最短响应时长(平均 39 ms)和上述主-撤峰最短间隔时间(平均 36 ms)十分相近. 最短主-撤峰间隔时间内基本可以容纳下最短响应时长, 而不会有较多的响应信息从中溢出. 这两个数据共同提供了存在基本响应(编码)时间的证据, 揭示 35~40 ms 可能是保证初级视皮层信息编码和传递信息的基本时间.

撤反应峰峰高依赖刺激时长的性质与 Liang 等^[11]的结果一致. 作为响应峰的后发放, 撤反应峰基本

重复了响应主峰的响应性质. Liang 等认为撤反应峰作为初级视皮层神经元对刺激消失的反弹响应, 与“视觉暂留”有关. 在我们的实验中, 主-撤峰时间差普遍大于刺激时长, 与 Liang 等的结果一致.

参 考 文 献

- [1] Movshon J A, Thompson I D, Tolhurst D J. Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex. *J Physiol*, 1978, **283**(Oct): 79-99
- [2] Movshon J A, Thompson I D, Tolhurst D J. Spatial and temporal contrast sensitivity of neurones in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. *J Physiol*, 1978, **283**(Oct): 101-120
- [3] Movshon J A, Thompson I D, Tolhurst D J. Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat's striate cortex. *J Physiol*, 1978, **283**(Oct): 53-77
- [4] Albrecht D G, Geisler W S, Frazor R A, *et al.* Visual cortex neurons of monkeys and cats: temporal dynamic of the contrast response function. *J Neurophysiol*, 2002, **88**(2): 888-913
- [5] Reich D S, Mechler F, Victor J D. Temporal coding of contrast in primary visual cortex: when, what and why. *J Neurophysiol*, 2001, **85**(3): 1039-1050
- [6] Dai J, Wang Y. Representation of surface luminance and contrast in primary visual cortex. *Cereb Cortex*, 2012, **22**(4): 776-787
- [7] Tusa R J, Palmer L A, Rosenquist A C. The retinotopic organization of area 17 (striate cortex) in the cat. *J Comp Neurol*, 1978, **177**(2): 213-235
- [8] DeAngelis G, Ohzawa I, Freeman R. 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
- [9] DeAngelis G, Ohzawa I, Freeman R. Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. II. Linearity of temporal and spatial summation. *J Neurophysiol*, 1993, **69**(4): 1118-1135
- [10] Macknik S L. Visual masking approaches to visual awareness. *Prog Brain Res*, 2006, **155**(part B): 179-217
- [11] Liang Z, Shen W, Sun C, *et al.* Comparative study on the offset responses of simple cells and complex cells in the primary visual cortex of the cat. *Neuroscience*, 2008, **156**(2): 365-373

The Temporal Responses of Neurons in The Primary Visual Cortex to Transient Stimuli*

LI Xiao-Jian^{1,2}, JIANG Zhen¹, WANG Yi¹**

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 Neurons in primary visual cortex (V1) have periodical responses to smoothly drifting gratings, but only have transient responses to the static stimuli that evoke drastic responses at the initial tens of milliseconds. This hints that the information of stimuli could be processed primarily in this initial period. Study on neuronal responses during this period is critical for understanding the characters of neuronal responses to the static stimuli. We investigated the temporal response time courses of V1 neurons to six stimulus durations (5, 10, 20, 30, 40, and 50 ms) of static gratings. Responses to the static stimuli were denoted by the time course curves which were the contours of the Peri-Stimulus Time Histograms (PSTHs) with a resolution of 1 ms bin. Along with the prolongation of the stimulus duration, PSTH curves to different stimulus durations reflected the evolution of responses to the static stimuli. All the data were collected from the anesthetized cat V1 with extracellular unit recording. V1 neurons showed wave-like response curves that grew up after a short latency to the stimulus onset and then dropped off gradually due to the stimulus offset. When stimulus duration prolonged, the time and width of the main peak (the first peak, the largest one, of PSTH response curve) increased and saturated at 30 ms stimulus duration that we tested. Magnitudes of most main peaks were almost equal except that the response peak to the 5 ms stimulus duration was significantly lower than those to the others. There were also offset response peaks which were evoked by the stimulus offset, but were smaller than the main peaks and contained less information about visual stimuli. The magnitude of the offset responses increased with the stimulus duration, so it could be regarded as the aftereffects of the stimulus offset. Statistically, the response durations (represented by $2 \times$ half peak width) of V1 neurons to different stimulus durations were not shorter than 39 ms (even the stimulus duration was as short as 5 or 10 ms), which might be the physiological basis of the visual persistence (the duration of perception for a visual stimulus is longer than the physical presentation) at the primary visual cortex level. On the other hand, the time differences of the main and offset peaks were longer than the corresponding stimulus durations, suggesting that the offset responses were delayed by the onset responses. This may be a kind of mechanism to ensure that the information processed by V1 neurons is not disrupted by the offset responses or the onset responses of another stimulus. Furthermore, the similarity of the minimal response duration (39 ms) and the minimal time peak (36 ms) between the main peak and offset peak suggest that the minimal time (response duration) necessary for V1 neurons to process information is at least about 35~40 ms even for the stimuli presented for a time shorter than 30 ms. These results illustrate that with this very short period of time V1 neurons can code the main characters of visual stimuli and transmit the enough information about the stimuli to the high visual cortex. The 35~40 ms may be the essential time for V1 neurons to process visual information.

Key words primary visual cortex, neuron, response time course, main peak, side peak, offset peak, minimal time for information processing

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2012.00136

*This work was supported by grants from Hi-Tech Research and Development Program of China (2007AA02Z313), The National Natural Science Foundation of China (30570587, 30623004) and The Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (KSCX1-YW-R-32).

**Corresponding author.

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

Received: March 18, 2012 Accepted: May 10, 2012