«Relationships between orientation-preference pinwheels, cytochrome oxidase blobs, and ocular-dominance columns in primate striate cortex»

EYAL BARTFELD AND AMIRAM GRINVALD Department of Neurobiology, The Weizmann Institute of Science, Rehovot, 76100, Israel; and Laboratory of Neurobiology, The Rockefeller University, New York, NY 10021 Communicated by Dale Purves, September 3, 1992

Отношения между цитохромоксидазы

сгустки, глазное доминантности колонны, и изо-ориентации

домены, подсистемы, лежащие в основе визуального восприятия, были изучены

в первичной зрительной коре макаки. Высокое разрешение

были приобретены карты этих трех подсистем.

Оптические изображения на основе зависимого от активности внутренних сигналов

показало, что наиболее известных организационной особенностью

предпочтение ориентации была радиальная, образуя

Вертушка, как структура, окружающая точку ingulaity. Больше

чем 80% из этих флюгеры были сосредоточены вдоль средней линии

офтальмологических-доминантные колонн. ISO-ориентации контуры

соседние флюгеры пересекла границы окуляра доминирования столбцов

приблизительно под прямым углом. Флюгеры с тем же самым

или противоположные направления изменения ориентации, предпочтения были

плавно соединены друг с другом. В среднем, все

были в равной степени представлены ориентации. В точно такой же

корковое район, цитохромоксидазы сгустки, как считается,

участвующих в обработке цвета, также были отображены, используя цитохром

оксидаза гистологии. Подобно центрам флюгеры, в

Центры сгустков также лежат вдоль средней линии глазном-dominsnce

столбцы. Тем не менее, центры флюгеры не совпадают

с центрами сгустков; эти две подсистемы пространственно

независимыми. "Hypercolumn" модули, каждый из которых включает два

полный флюгеры в двух соседних столбцах дополняют друг друга

ocularity, а также порции несколько сгустков, часто были

нашел, но, похоже, не является основной ячейкой коркового

организация. Альтернатива гиперграфами предлагается.

Mountcastle (1) в кошки соматосенсорной коры головного мозга и Хьюбел

и Визель (2-4) в кошки и обезьяны визуальной коры головного мозга имеют

обнаружили, что корковые клетки, обладающие аналогичными свойствами реагирования являются

часто группируются вместе, образуя колонны (модули)

которые часто пересекают всю глубину коры головного мозга, от Пиа к

белое вещество. Тем не менее, точная организация различных

функциональные модули параллельно поверхности коры мозга еще

остается нерешенным вопрос для всех областей млекопитающих

Кора. В макаки первичной зрительной коры,

сложные синаптические связи наделяют корковых клеток с

Замечательно свойства селективного ответа. Отдельные клетки могут

избирательно реагировать на различные типы визуальных раздражителей-e.g.,

края или линии заданной ориентации, конкретные цвета,

Конкретные направления движения и глазного неравенства. Над

последние три десятилетия, функциональное разделение было продемонстрировано

для трех типов свойств зрительно-ответа в

обезьяны первичной зрительной коры головного мозга. (Я) Первый из них, и лучше всего можно понять,

является разделение входов с правого и левого

глаз. Эти отдельные входы образуют глазную доминантности

столбцы, которые идут почти параллельно друг другу в плитах

которые являются 400 g.m шириной (5). (II) Вторая система сегрегированных

нейроны называют как изо-ориентации доменов (или

ориентация предпочтений групп), каждая область, содержащая клетки

что лучше всего отвечают заданной ориентации стимула (6). (III)

третья подсистема содержит нейроны, которые, как считается,

селективным для других атрибутов визуальных стимулов, таких, как

цвет (7, 8) и пространственная частота (9). Эти клетки расположены

в цитохромоксидазы сгустков (7-10). Хьюбел и Визель (4)

и Ливингстон и Хьюбел (7) предложили схематическим

модель "лед-куб» для описания функциональную архитектуру

повторяющихся "гиперграфами", которые содержат эти три

подсистемы. Однако точное расположение и отношения

между сгустков, изо-ориентации доменов, и глазное-доминантности

Столбцы никогда не были определены.

Предыдущая работа (1-10) опирался на электрофизиологические,

Анатомические и гистологические методы, чтобы выявить организацию

каждого типа подсистемы. Оптическая томография (11-14)

на основании напряжения чувствительных красителей (15-20) является особенно

привлекательный метод для изучения этих отношений. Blasdel и

Салама (21) используются напряжения-красители и при условии яркой демонстрацией

полезности оптической томографии для исследования

Функциональная архитектура в приматах зрительной коры. Несмотря на то что

они заявили, что должны быть использованы красители, мы разработали

Альтернативный подход оптического изображения (22-24), основаны на активности-зависимой,

внутренние оптические изменения (23, 25-27), без

красители, чтобы изучить функциональную архитектуру зрительной коры

под наркозом (24) и бодрствующих (28) обезьян. Метод

также был использован для изучения вертушки типа организации

предпочтение ориентации в зрительной коре кошки (29).

Этот отчет устанавливает отношения между сгустков,

флюгеры и окуляра доминантности колонны. Архитектура

сообщили здесь, для верхних слоев коры, отличается от всех

другие предлагаемые модели (4, 7, 21, 30) и проливает свет на

Вопрос о гиперграфами в первичной зрительной коре (5).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Животные. Обезьяны (Macaca fascicularis) были изначально

анестезировали кетамином (10 мг / кг, внутримышечно), а затем

пентотал натрия анестезии (1-3 мг / кг в час, вводят

в.в. и дополнены по мере необходимости). Для того, чтобы следить за состоянием OFTHE

наркотизированных обезьян, электроэнцефалограмма, электрокардиограмма,

наблюдались температуры, и с истекшим сроком действия СО2

в течение всего эксперимента. Для предотвращения глазных движений,

животные были парализованы бромидом vercuronium (0,2

мг / кг в час) и искусственно respirated.

Процедура обработки изображений. Чтобы свести к минимуму пульсацию, запечатанный, нержавеющая

Стальная камера была установлена над открытой коре.

медленное сканирование камеры устройства с зарядовой связью (24) был установлен

выше оптической камеры. Корковый изображение проецировалось

на этой камере с использованием тандемной объектива, который

обеспечивает высокую способность светособирания и малую глубину

фокус. Таким образом, сосредоточившись 300 ПУМ ниже поверхности коры,

артефакты из поверхностных кровеносных сосудов были в основном ликвидированы

Камера при условии, оцифрованные изображения коры

[Эксцентриситет 6-8 °, близко к V1 (область 17) / V2 (область 18)

границы]. Дрейфующие решетки (60 х 40) из восьми ориентациях

используется (0, 22,5, 45, 67,5, 90, 112,5, 135 и 157,50). Для каждого

2-втор стимул, мы собрали 5-10 кадров в течение 3

сек. Функциональные карты, полученные с помощью оптической визуализации на основе

на внутренних сигналов предоставляют информацию об организации

из верхних слоев коры с разрешением до 50 мкм,

вниз на глубину -600 резинкой, как обсуждается в другом месте (20, 23,

24).

Анализ данных. Функциональные карты могут быть получены путем сравнения

корковые изображения, полученные, когда взгляды животных

различные раздражители. Чтобы удалить базовое изображение и коррекции

эффекты неравномерного освещения и другого синфазного

шум, происходящих из микрососудов, каждый из них

изображения делится на "пустой" изображения, полученные при

животное рассматривается пустой экран. Полученное изображение обеспечивает

"единый (стимул) состояние" на карте. Для снижения микрососудистых

артефакты еще больше, в этом исследовании, сумма многих изображений

был использован вместо заготовки. (Изображений, полученных с помощью

много условий, стимулов, которые активировали корку равномерно

были подведены. Эта сумма называется "коктейль

пустым. ")

"Угол" и "Угол-Магнитуда" Карты ориентации

Предпочтение. Детальная организация предпочтения ориентации

по всей поверхности коры мозга могут быть выявлены с помощью аналитически

сравнивая несколько одного условие orientationpreference

карты. Для того, чтобы вычислить угол карты, показывающий

ориентация предпочтения каждого пикселя в изображении, мы использовали

векторного сложения (21, 24, 29, 30). Перед векторную Кроме того,

одного состояние карты предпочтений ориентации были

сглажены. В нескольких экспериментах, где лучшие карты были

генерироваться, сглаживающий не было сделано, и результаты были

аналогично (например, исх. 29). Поскольку мы использовали восемь стимулов

различные ориентации, восемь таких векторов были объединены

каждый пиксель, из ответов на восемь раздражителей.

Результирующий вектор для каждого пикселя характеризовалась его угла

и величина. Эти значения были использованы, без сглаживания,

для отображения угла и угла магнитудой карты.

Последние демонстрируют величину среднего ответа, в дополнение

к углу предпочтения ориентации.

Небольшая величина результирующего вектора в данном пикселе

(21, 24, 30) может возникнуть из трех ситуаций: (I) нейронный

население контролируется пиксель был плохо активирован все

стимулы, (II) большинство нейронов были активированы, но, на

в среднем, их ответы не были резко настроены на

стимул ориентации, или (III), оптический артефакт, вызванный

рассеяния света и вне фокуса размытие, смазанные ответы

от близко расположенных местах с различными предпочтениями ориентации.

Проверка сырых оптических данных и / или одноквартирный

записи были использованы для различения между этими альтернативами.

Ориентация Настройка нейронного кластерам. Для того, чтобы показать

ориентация настройки кластеров нейронов в данной isoorientation

патч, гистограмма была вычислена непосредственно из

сила отдельных ответов на каждый из восьми

стимула ориентации в каждом пикселе. была получена гистограмма

путем суммирования результатов для всех пикселей в

одна восьмая часть изображаемой области коры, которые откликнулись лучше всего

стимул данной ориентации. Эта гистограмма изображает

настройка популяции, а не у отдельных клеток.

Индекс избирательности. Индекс селективности рассчитывалась в

Подобный способ. (I) Для каждого пикселя мы рассчитали orientationtuning

гистограмма, как и раньше. (II) Мы рассчитали стандарт

полярное представление настройки ориентации для каждого пикселя. (III)

Из этой кривой мы рассчитали соотношение между длиной и

короткие оси. В соотношении 1 соответствует нулевой ориентации

селективность. Полный спектр наблюдается для прочности настройки,

мониторинг всех пикселей в изображении, был разделен на 13

"произвольные" единицы. Распределение селективности индексов видно для

блобов была вычислена для пикселов во всех областях коры головного мозга

покрыты сгустков. Распределение индексов селективность по отношению к

регионах, в которых предпочтительные ответы на ориентированной решетки

(Например, 900) была вычислена с 12,5% кортикальной области,

сосредоточены вокруг регионов, которые показала самые сильные ответы

на этот стимул. Потому что до одной пятой таких

области могут включать клетки двоичных объектов, многие из которых не могут быть

резко настроены, это может несколько ухудшить общую ориентацию

настройка региона.

Воспроизводимость Maps. Для определения воспроизводимости

угловых карт, карты, полученные от двух независимых изображений

сравнивались сессии одного и того же корковой патч.

среднеквадратическое отклонение для оптимального угла обнаруженного в

каждый пиксель был очень мал, только 150. Кроме того, 80% из 6

сингулярности точки изображаются в двух сессий совпадали в пределах

<30 г. Небольшие участки карты, которые отмечались уменьшение

воспроизводимости всегда соответствует корковых областей с

слабой селективности множества стимулов, используемых.

Сопоставление гистологических срезов с помощью оптических карт. правильный

согласование посмертном гистологических карт с

оптические карты, полученные в естественных условиях имеет решающее значение в этих экспериментах.

Для соответствия гистологических срезов с оптическими картами, мы использовали

Места поражения участков сфотографированы в естественных условиях и маркировки

от трех до пяти инъекций 1,1'-диоктадецил-3,3,3 ', 3'-

tetramethylindocarbocyanine. Эти методы способствовали

выравнивание секций и коррекции для усадки ткани.

Мы считаем, что полученный таким образом соответствие было отлично

потому что (I) элементы микрососудов, сфотографированных

в естественных условиях при высокой контрастности, совпали с венул и артериол

видели в совпадающей гистологической секции, (II), она хорошо известна

что сгустки сосредоточены на глазное-доминантные колоннами,

то, что мы наблюдали после согласования, и (III) в сгустки

оптически отображается в естественных условиях, с использованием описанного метода (24),

совпали с сгустков, выявленных гистологии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для оптически изображения изо-ориентации доменов-i.e., Верхняя

слои колонн изо-ориентации, наркоз обезьян

рассматривается дрейфующих решеток различных ориентаций. Используя

камера устройства с зарядовой связью, оптические изображения обнаженный

Кора были взяты отдельно для каждой ориентации стимула.

Инжир. 1А показан участок стриарной коры, размером 1,5 х 1

мм, что изображался с высоким разрешением, а на рис. 1б

одно условие изо-ориентации карты из этого региона. 8

карты, такие как показанные на фиг. 1B были получены, один для

каждый из восьми стимулирующих ориентаций. Эти восемь карт

показал мозаичную расположение для каждого из частично

перекрывающихся изо-ориентации доменов. Пятнистое домены

различные ориентации предпочтения расположены как цветок

лепестки, частично перекрывающихся (данные не показаны). Для того, чтобы обеспечить

детальная картина взаимосвязи между различными

изо-ориентации доменов, мы использовали аналитическую процедуру (21,

24, 30), что векторно добавляет силы реакции, для каждого

из восьми стимулов ориентаций, на основе пиксель за пикселем.

Результирующий вектор для каждого пиксела определяется его углом и

величина, угол обеспечивая предпочтение ориентации на

каждый корковый сайт. Существует несколько типов дисплеев могут быть использованы для

подчеркнуть различные аспекты архитектуры isoorientation

домены; три типа будут использованы здесь.

Вертушка-Как Orpnization из Orietation предпочтений.

В "дискретно-угол" карты (рис. 1в), каждый из которых цветовые коды для

частности, диапазон ориентации предпочтений. Таким образом, каждый цвет

соответствует домену изо-ориентации, представленной здесь

с разрешением 22.50. Карта дискретном угол полезен в

показывающий направление изо-ориентации контуров поперек

кортикальной поверхности. Тем не менее, он не может отличить ли

предпочтение ориентации изменяется плавно или дискретно через

корковый поверхность. Эти же данные, отображаемые с помощью

непрерывная цветовая гамма, указывают, что предпочтение ориентации,

В самом деле, изменяется плавно и непрерывно по всей коре головного мозга,

за исключением нескольких точек сингулярности (рис. ID). Эта карта

аналогично картам, полученным Blasdel и Саламой (21).

Осмотр> 30 угловых карт типа, показанного на рис. 1

С и D, полученные из 20 обезьян, показали, что наиболее

Характерной особенностью ofiso-ориентации доменов была их радиальная,

Вертушка подобные организации (32). Увеличенное изображение

Типичный вертушка (рис. 1E) получают путем увеличении только

часть того же угла карты. Понятно, что isoorientation

Домены упорядочены в радиальном направлении вокруг точки

особенность и что каждая ориентация представлена ​​только один раз.

Чтобы показать постепенное изменение предпочтений ориентации,

такой же вертушка (рис. 1E) также изображен с использованием continuouscolor

масштаб. Инжир. ıf показывает, что в вертушки, ориентация

Предпочтение корковых нейронов плавно изменяется в радиальном

порядок вокруг точки сингулярности. Инжир. 1 D-F (и

предыдущие результаты) позволяют предположить, что термин изо-ориентации плит

(Полосы), вероятно, следует пересмотреть, поскольку дискретный isoorientation

полосы не были выявлены даже штрафом электрические

Записи (3, 4, 7, 21, 29).

карты угла магнитудой показывают, как предпочтительный угол,

цветом, как и раньше, и величина ответа.

Величина результирующего вектора (21, 24, 30) представлена

здесь яркостью цвета. Осмотр> 30

карты угла магнитудой показали, что вели- чина

Полученные векторы малы в центрах флюгеры; это

приводит к общему потемнению цвета, как вертушки

центр подошел, и темный ореол, окружающий

точка сингулярности (рис. 1Г). Осмотр восьми isoorientation

карты от различных стимулов ориентаций

показал, что ответы клеточной популяции в окрестностях

из вертушки центра были велики. Для того, чтобы изучить вопрос о

этот результат свидетельствует о значительном снижении ориентации

настройка отдельных клеток или был собственностью гетерогенная

населения, мы исследовали электрические свойства отклика

отдельные клетки. От трех до пяти записей единиц были получены при

семь сингулярности точек, ранее преобразованные с помощью оптической томографии

в естественных условиях. В> 75% таких записей, мы обнаружили, что

с} S или вблизи точки сингулярности (в пределах 50 мкм) были

резко настроены. Таким образом, потемнение вблизи точки сингулярности

может происходить из смеси клеток с различной ориентацией

предпочтения в этом небольшом регионе.

Rdationships Между Флюгеры и OcularColumns.

Далее мы оценили карту глазное доминантности в

тот же участок зрительной коры (21, 24). Полученная карта

(Рис. 2А) показывает темные и светлые параллельные полосы. Эти полосы

соответствуют правым глазом и левым глазом глазном-доминантности

столбцы, соответственно. Для того, чтобы показать их отношение к

флюгеры, мы сначала обратил тонкие линии на карте, вдоль

Границы окуляра доминирования колонн. Приграничные регионы

являются корковые мест, в которых нейроны одинаково реагируют на

стимуляция обоих глаз. Эти границы были определены

компьютерный анализ цифровых данных, а затем были наложены

на карте oforientation предпочтения (рис. 2В). Из

это суперпозиция, отношения между этими двумя функциональными

домены стало очевидным: большинство флюгеры были почти

сосредоточены на одной из колонн глазное-доминантности. В картах

полученный из трех животных и который включал 141 вертушки

центров, 81% были расположены вдоль средней линии с oculardominance

колонка (средняя линия была взята десятая часть

ширина колонки). Большинство оставшихся вертушки центры были расположены

близко к глазным-доминантные границ, как и следовало ожидать

(См Обсуждение).

Второе отношения показали здесь было то, что isoorientation

контуры, как правило, пересекают границы oculardominance

Столбцы под прямым углом. Даже в тех регионах, где

глазное-доминантность колонки сильно искривлено, принцип

ортогональное пересечение сохраняется (см. 2 C и D). Хьюбел

и Визель (3) предсказывал, что изо-ориентации полос будет быть ортогональной к границам глазное доминантности колонн, но

это не было продемонстрировано в последующих экспериментах (6, 21). наш

оптическая томография подтвердила этот ранний прогноз. Для количественной оценки

эти наблюдения, мы проанализировали распределение

углы, при которых изо-ориентации контуры поперечных границ

глазное доминантности колонны. Мы обнаружили, что 76% от пересечения

Углы между 750 и 900 (фиг. 2Е).

Еще один давний вопрос был ли все isoorientation

Домены в равной степени представлены в коре головного мозга.

Мы обнаружили, что, в среднем, все ориентации, по сути дела,

в равной степени представлены (рис. 2F).

Отношения между завихрения и Blobs. Это было также

Интерес, чтобы определить, каким образом третья подсистема клеток,

проживающих в сгустки (рис. 3А), связана с первыми двумя подсистемами.

Одним из возможных вариантов, предложенный Гоцем (33), является то, что

сгустки расположены точно в вертушки центрах. Однако,

когда расположение блобов выявленные некропсический

сравнивали цитохромоксидазы гистологии (рис. 3А) (см

Материалы и методы) с местоположениях вертушки

центров в точно такой же корковой патч, вертушки

центры, как правило, не совпадают с центрами сгустков (рис. 3

В и С). После тщательного осмотра трех карт из двух

обезьян, только 17% из 64 Вертушка центров были найдены

внутри сгустков. Большинство вертушки центров (83%) были обнаружены в

interblob регионы или близко к границам сгустков.

Угол карты по-видимому, показывают, что постоянные изменения

в ориентации предпочтения поперек поверхности коры (т.е.

флюгеры) были, по большому счету, не возмущается блобов.

Тем не менее, эти угловые карты не дают никакой информации

о силе ориентацию настройки. Для того, чтобы выяснить, является ли

расположение блобов совпало с корковых областями, имеющими

бедных (7, 8) или резкое настройка ориентации, настройка ориентации

в сгустки и interblob областей определяли непосредственно из

оптические данные. Гистограмма рис. 3Е показан пример

от относительно резкого настройки ориентации нейрональной

населения в interblob регионах (см Материалы и методы).

Сравнение между ориентацией селективности и сгустков

interblob областей показана на гистограмме, показанной на рис.

3F. Мы обнаружили, что 78% пикселей, которые соответствовали

сгустки выставлены бедных ориентации селективность (менее половины

Индекс максимальной избирательности). В противоположность этому, кортикальные нейроны,

были в основном в interblob регионах были более резко настроены.

Наши записи моноблочный не сталкиваются со многими нейронами

(<15%) со свойствами отклика шарикообразным, в пределах 50 АУМ из

семь точках сингулярности мы исследовали. Он показал, как только

опять же, что центры флюгеры не совпадали с

сгустки. Кроме того, мы заметили, что наши результаты полностью

в соответствии с длинными тангенциальных проникновений, описываемых

Ливингстон и Хьюбел (7). В своих данных, местоположения

сгустки и места внезапного и большие скачки в ориентации

Предпочтение часто не совпадали.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вертушка-Like Архитектура Ориентация предпочтений.

Было высказано предположение, на теоретических основаниях, что isoorientation

домены могут быть организованы в вертушки типа

структуры (32-35). В флюгеры видели здесь гладко

соединены друг с другом через границы oculardominance

столбцы. Подключенные флюгеры часто приходилось

противоположные направления ориентации на предпочтении изменения-i.e.,

по часовой стрелке, против часовой стрелки (33) (см, например,

две пары флюгеры в верхней части рис. 2С). Однако,

мы не смогли найти последовательное правило для спаривания соседних

флюгеры. В некоторых случаях мы наблюдали паразитный

сингулярности точки рядом с глазным-доминантные границ (например,

Инжир. 2B). Такие точки образуются, когда соседние завихрения,

сосредоточены на двух колонках глазное-доминантные, соединены

определенным образом (например, 2 х 2 расположение четырех по часовой стрелке

флюгеры создает паразитный против часовой стрелки на вертушки

граница двух колонн глазное-доминантные). В течение

развития некоторые моменты сосредоточены на некоторых пятнах глазном-доминантности

колонны, по-видимому ведут себя как начального числа для

кристалл, вокруг которого упорядоченному лепестки различных isoorientation

домены образуют завихрения. Такое развития

Процесс, вероятно, динамичный, требует только малой дальности

взаимодействия до 400, м. В противоположность этому, поддержание

упорядоченное расположение по часовой стрелке и против часовой стрелки

Pinwheels, такие, как показано на моделях GÖTZ (33), требует

гораздо больший диапазон взаимодействия и грозным ремоделирования

синаптических связей в процессе разработки. В общем случае,

Вертушка организация предпочтения ориентации в обезьяну

Первичная зрительная кора головного мозга очень похожа, наблюдаемым в кошачьих районах

17 и 18 по Бонхёффера и Гринвальд (29), который подтвердил,

и продлил ранее электрофизиологические отображение флюгеры

по Swindale и др. (36).

Является ли обезьяны первичной зрительной корой Состоящий из Reglr

Мозаика Повторяя Фундаментальные модули? Здесь мы определим

фундаментальный модуль как наименьший кортикальной области, которая включает

полное представление каждой из трех подсистем.

Этот термин, вероятно, связано с гиперграфами (4),

термин, который используется многими авторами для описания

различные типы повторяющихся модулей и, следовательно, стали

несколько двусмысленно.

Интригующий вопрос был ли построен в коре головного мозга

повторяющихся основных модулей. Почти идеальный мозаика

повторяющихся модулей наблюдалось здесь только для субмодуля,

состоящий из вертушки с центром на участке с oculardominance

колонка. Такие "монокуляр" флюгеры непрерывны

друг с другом, вдоль и поперек Окулярная доминантности

Границы. Учитывая, что вертушка может обрабатывать визуальную информацию

полученный из всех ориентаций, обнаруженных одним глазом,

можно было бы подозревать, что две соседние участки дополняя

ocularity, каждая из которых содержит одну вертушки и части

несколько сгустки, образуют фундаментальный модуль обработки в

первичной зрительной коры головного мозга. Многие такие основные модули

были, действительно, нашли; увеличенная часть карты (рис. 3В),

сосредоточившись на двух смежных основных модулей, изображен

Инжир. 3C. Тем не менее, в настоящее время мы не можем определить фундаментальный

модуль таким образом, что приведет к регулярной мозаики

повторяющихся звеньев, как это определено выше.

Некоторые из выводов и интерпретаций, описанных здесь

отличается во многих отношениях от тех Blasdel и Саламой

(21). Хотя флюгеры можно увидеть в своих данных, они сделали

не комментировать их известность. Кроме того, их более

новейшая модель корковой организации показывает особенности, как

а также полный набор параллельных плит (30). Их модель не является

согласуется с существованием одного вертушки, так как

стеки параллельных плит изо-ориентации охватывает полный

Диапазон ориентацию предпочтение вдоль одной оси, а не в радиальном направлении

(30). Кроме того, Blasdel и Салама (21) отклонил

Понятие, что изо-ориентации контуры поперечных границ oculardominance

колонны при температуре приблизительно под прямым углом. в

контекст основных модулей, они предложили looplike

Переломы очертить границы модулей обработки,

хотя некоторые ориентации не всегда были представлены

в рамках этих модулей.

Несколько Мозаики AU подсистемами в качестве альтернативы

Одно Мозаика основных модулей. Оказывается, что либо

нам не удалось увидеть регулярную мозаичные расположение

основные модули, скрытые в наших данных, или что такое

Устройство не существует в первичной зрительной коре OFTHE

макаки. То, что мы видим в наших данных является мозаичность

расположение сгустков и мозаичные механизмы для каждого

из частично перекрывающихся доменов изо-ориентации.

мозаики каждого изо-ориентации пятна на самом деле напоминают

мозаики сгустков. Примеры этих mosaiclike

патчи изо-ориентации доменов, продемонстрировали больше

больше, чем площадь коры головного мозга показано здесь (рис. 1В), сравнить фигуры

29-12B из исх. 37, показывающий четыре различных мозаик isoorientation

домены, с фигурой 29-13, показывая mosaiclike

участки сгустков.

Хьюбел и Визель (4) показал, что, во касательных проходок,

электрод должен быть расширенный -2 мм поперек

кортикальной поверхности (: два гиперграфами), чтобы найти клетки, которые делают

не перекрывая рецептивные поля. Размер каждого

"Фундаментальный модуль" мы обнаружили был = 800 J & м X 400 I & м (эксцентриситет 6-8 ° вблизи границы V1 / V2). Таким образом, по крайней мере,

четыре основных модулей (2 х 2) обработки некоторых

информация от одной точке изображения на сетчатке, параллельно (в верхних слоях коры). В такой большой площади, мы

наблюдается избыточность отдельных доменов, содержащиеся

в регулярных мозаик сгустков и изо-ориентации доменов.

Эта организация подсистем может служить по меньшей мере, два

важные цели. (Я) Избыточность может функционально

компенсировать несовершенства в мозаичной компоновке

основные модули. Регулярная мозаика модули offundamental

на самом деле не требуется, так как обычные мозаики ofall

адекватно представлены отдельные подсистемы. (II) В этом

избыточность обеспечивает богатый нейронную субстрат для

локальные вычисления и кодирования населения комплексной визуальной сцены тщательно анализировали предстоятель визуальный

Кора.

Примечание при корректуре. Два недавних публикаций обратились некоторые

из этих тем (38, 39).