

## 报告

# 四天 视觉对比剥夺 揭示神经元适应性的局限性

科恩-V-哈克<sup>1,\*</sup> 伊丽莎白-法斯特<sup>2</sup>包敏<sup>3</sup>迈克尔-李<sup>4</sup>和 Stephen A. Engel<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>奈梅亨拉德布德大学唐德斯大脑、认知和行为研究所，荷兰奈梅亨 Kapittelweg 29, 6525 EN

<sup>2</sup>美国明尼苏达州明尼阿波利斯市东河路 75 号明尼苏达大学心理学系，邮编 55455

<sup>3</sup>中国科学院心理研究所，中国北京市朝阳区林萃路 16 号，邮编 100101 <sup>4</sup>明尼苏达大学眼科和视觉神经科学系，美国明尼苏达州明尼阿波利斯市特拉华街东南 420 号，邮编 55455

夺了视觉输入。受试者佩戴摄像机，在头戴式显示器上观看经过实时过滤[10, 12]以去除 85% 垂直能量后的画面（图 1A）。减少某一方向的能量会产生一种对比度适应，在这种情况下，微弱的输入会导致“眩晕”。

\*通信：[k.haak@donders.ru.nl](mailto:k.haak@donders.ru.nl) (K.V.H.), [engel@umn.edu](mailto:engel@umn.edu) (S.A.E.)

## 摘要

感觉系统会不断调整其功能以适应环境的变化。这种适应会产生巨大的知觉效应，其普遍性使其成为理解大脑皮层功能的关键部分 [1-3]。例如，在视觉对比度适应中，短暂暴露于垂直条纹会显著改变类似方向图案的明显方向和强度（例如[4-7]）。然而，许多环境变化是长期持续的。视觉系统如何适应这种挑战？过去大多数关于对比度适应的研究都只让受试者适应了几分钟。只有少数研究考察了超过 1 小时的适应时间[8-12]，没有研究超过 1 天。在这里，我们测量了人类在连续 4 天观看缺乏垂直信息的世界时的适应知觉效应。不出所料，适应性在第一天有所增加，但随后强度有所下降。适应度的下降令人惊讶，因为适应环境保持不变，而在短期工作中，适应度总是会增强，或至少在这种条件下保持不变。这表明，对比度适应的经典效应（主要产生于初级视觉皮层[13-18]）在大约 1 天后就无法维持了。第 2 天到第 4 天的结果进一步表明，较慢的适应过程可以克服这一限制。由于适应通常总体上是有益的，因此其局限性表明，大脑对神经代码改变时产生的成本很敏感[19, 20]。这些代价可能会决定大脑皮层何时以及如何改变其功能。

## 结果与讨论

我们通过测量连续 4 天暴露于改变的视觉环境的影响，测试了视觉对比度适应的极限。受试者在指定的方向范围内被剥

视觉皮层中的神经元，以提高它们的反应能力 [9, 10, 12, 15]。

我们用过去工作中使用的两个任务来测量适应性。在对比度外观判断中[5, 14, 21, 22]，观察者调整水平图案的对比度以匹配弱垂直图案（对比度为 5%，图 1B）的表现对比度，我们测量了所需的调整量。我们测量了所需的调整量，结果发现，在剥夺视觉后，这一数值增加了，表明神经对垂直对比度的反应增强了。在方位判断中（图 1C），受试者调整两个叠加在一起的 45° 对角线图案的相对倾斜度，这两个图案之间通常呈正方形。调整会使单个图案的感知方向发生倾斜 [23]，从而使检查结果呈现矩形[24]。这种倾斜再次表明，剥夺改变了被剥夺方向的神经信号强度。受试者调整图案的方向，使支票重新呈现正方形。

每项任务每天测试两次，每次 2.5 分钟，在此期间受试者进行了多次设置。在特定时段内，适应性在开始时最强，然后在接近时段结束时减弱到非零水平。我们分别估算了每次训练的峰值和末期水平的振幅，以量化适应的强度和持久性。详细方法和相关参考文献可参见[补充实验程序](#)。实验获得了明尼苏达大学机构审查委员会的批准。

在一组仅使用对比度外观测量法进行测试的五名实验对象中，适应性在第一天显示出局部最大值（图 1D；暖色显示

出更强的适应性）。第 1 天第一节课的总适应度大于周围各节课（ $t_4 = 3.7$ ， $p < 0.02$ ； $t_4 = 2.5$ ，峰值  $p < 0.07$ ）。第一天的局部最大值令人惊讶，因为在过去的报告中，短期适应的强度从未随着时间的推移而降低。在随后的训练中，峰值水平和终值水平都有增强的趋势（ $t_4 > 2.3$ ， $p < 0.08$ ）。

试验结果在 7 个独立样本中得到了证实（图 2A 和 2B），他们同时完成了外观和定向任务。在外观任务中，峰值适应再次出现早期局部最大值（ $t_6 = 2.4$ ， $p < 0.05$ ），不过是在第 1 天的第二个环节，而不是在第一个环节。在随后的几天里，峰值适应和后期适应在各次训练中都稳步增长（ $t_6 = 4.7$ ， $p < 0.01$ ； $t_6 = 2.5$ ， $p < 0.05$ ）。

适应对定向力的影响在第 1 天也显示出早期局部峰值强度的最大值（ $t_6 = 3.4$ ， $p < 0.02$ ）。然而，在此之后，适应度上升到最大强度，然后在最后三四个环节中下降，产生了一个倒 U 型函数，可靠地反映在结束水平上（ $t_6 = 3.6$ ， $p < 0.02$ ）。后面几个阶段的这种模式与适应对外观的影响不同（图 2C 和 2D； $F_{9,54} = 3.4$ ， $p < 0.01$ ）。

在我们的主要实验中，适应的早期峰值出现在外观测试的第二个环节，但在主要实验的定向任务中，适应的早期峰值出现在第一个环节，而在皮洛实验的外观测试中，适应的早期峰值也出现在第一个环节。这种差异出现在



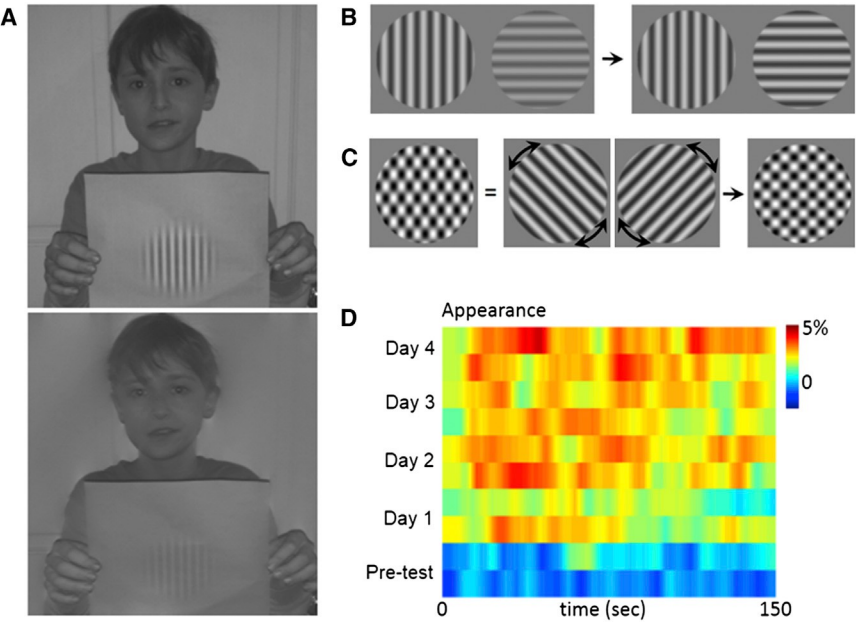


图 1. 试点实验中过滤、任务和适应的效果

(A) 完整图像（上图）和去除 85% 垂直能量的同一图像（下图）。

(B) 外观任务。受试者调整水平光栅光斑，使其与垂直光斑的外观一致。为清晰起见，对比度有所提高。

(C) 方位任务。受试者观看一个由两个对角光栅组成的方格图案，并调整对角线的方向，使方格图案的格子呈现正方形。

(D) 先导实验中的适应情况。颜色显示垂直测试光栅视对比度的变化与测试过程中的时间（x 轴）和测试过程的时间（y 轴）的函数关系。前两次测试是剥夺前的预测试，其平均值从所有测试中减去，以计算适应引起的变化。在每天中，适应性越来越强，持续时间也越来越长。还有证据表明，在剥夺的第一天，适应强度出现了局部最大值。

最有可能的原因是，主要实验组的外观数据收集时间早于其他两组数据，从而有效地将峰值时间推迟了一个时段。峰值出现的时间也可能反映了适应的整体强度，试点实验和主要实验的适应强度略有不同。

对于我们的研究结果，最简单的解释是，它们产生于两个不同的控制适应的神经过程。去势第一天出现的局部最大适应度可能是一个“快速”过程的作用。这一过程能相对迅速地检测到环境的改变，并发出信号让垂直优先神经元增加增益。然而，在接下来的训练中，它的作用强度减弱了。在早期局部最大值之后，随着两项任务的峰值适应强度和持续时间的增加，第二个较慢的过程开始变得明显。对于支持外观任务的神经元来说，这一过程的强度一直持续到实验结束。对于定向任务，这一过程在第二天结束时达到最大强度，然后逐渐减弱。一些较短期的研究发现了在不同时间尺度上运行的多种适应过程[12, 17, 25-27]，但没有一项研究发现了在数天内运行的适应过程。

为了正式验证这一观点，我们对数据拟合了一个包含快速和慢速过程的模型（图 3）。快速过程在第一天达到峰值，然后下降。慢速过程则在前三天中强度不断增加，并在第四天继续上升或下降。该模型拟合得很好，占数据总方差的 70% 以上（比较图 2 和图 3 右栏）。即使考虑到其额外参数，该模型的拟合效果也明显优于缺乏早期峰值的单一机制模型（重采样

分析， $p < 0.01$ ）。

为什么快速进程在适应的第二天会下降？数据排除了两种可能的解释。一种可能是在睡眠过程中适应能力下降。然而，在定向任务中，这种衰减在第一天就显现出来了、

视觉对比度适应的极限

然而，我们也是在每天早上额外剥夺至少 3 小时后才测量效果的。另一种可能的解释是，在第一次测试中出现了夸大反应，但在外观任务中却没有出现这种情况，而且这两项任务都是在前一天剥夺 30 分钟后进行的。

另一种可能是，第一天之后，调谐到垂直方向的神经元的适应性增长相对较小，而调谐到水平方向的神经元的适应性增长迅速且方向相同。这种水平增益的增加可能是由于改变现实系统的空间和时间分辨率较低，视觉输入被普遍剥夺所致。虽然我们不能排除这种可能性，但这种可能性不大，原因有二：首先，我们在测试刺激中使用了相对较低的空间频率，以便在一定范围内不受摄像机和显示器空间分辨率的影响。其次，在之前的一项研究中，我们测量了经过 4 小时适应后的检测阈值，当疲劳效应最小化时，我们发现对与滤波去除的方向正交的方向没有影响[10]。这表明我们的范式几乎不会产生一般剥夺效应。

目前的理论认为，视觉适应改善了视觉处理，最初归因于神经“疲劳”的后遗效应现在被认为是神经元更优化地编码刺激的证据（例如，[2, 3, 18, 28]）。如果在我们的研究范式中，适应确实优化了视觉，那么快速过程就一定会衰退，因为保持高度适应的代价超过了它的好处。可能存在的代价有很多：例如，更快速和更渐进的环境变化可能有独立的原因，这使得对每种变化率的独立适应都是最佳的[29]。因此，对于持续时间较长的环境变化，在快速适应过程中保持适应的成本可能会很高，而这可能是适应未来快速变化所需要的。第二种可能的代价是“编码灾难”（coding catastrophe），即早期阶段视觉神经元发射的适应性变化被处理层次中后续层次的神经元误解为刺激变化，从而导致不准确的感知[19, 20, 30, 31]。

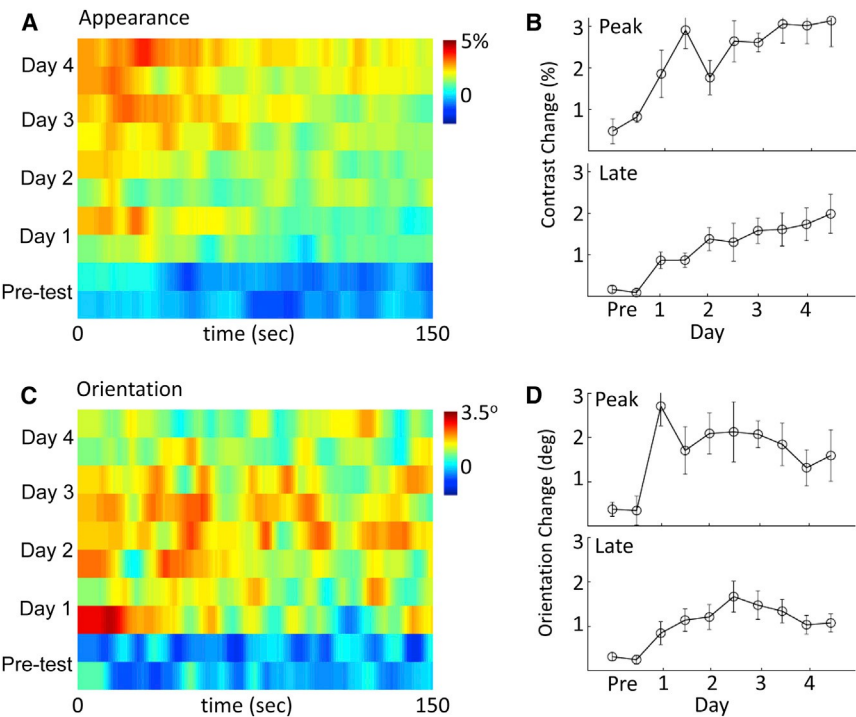


图 2.4 天适应期的影响

(A) 对比度外观与测试时段和时段内时间的函数关系。惯例与图 1D 相同。

(B) 峰值（上图）和后期适应（下图）的强度与外观任务测试次数的函数关系。所有误差条代表 61 SEM。

(C) 定向判断是测试的函数和会议期间的时间。

(D) 峰值适应强度（上图）和后期适应强度（下图）与定向任务测试时段的函数关系。

区分这些成本和其他可能的成本是未来工作的重要一步。之前一项使用光栅作为适应器的研究发现，倾斜后效应的大小在大约1小时后趋于稳定[8]。这里观察到的下降可能表明，当适应更自然的刺激时，代价会更高，因为编码变化会产生更大的影响。

在外观任务中，慢速过程的强度稳步增长，但在方位任务中，慢速过程的强度呈倒 U 型。贝叶斯理论认为，在环境中的经验越长，对观察到的世界结构就越有信心；这反过来又会产生更强、更持久的适应效应[32, 33]。有几种理论可以解释定向任务的不同结果模式。方位判断是利用中心视觉进行的，而外观任务则略微偏向外围。在眼窝视力中，适应较慢的代价可能更大，从而导致第 4 天的效果减弱。这两项任务在功能上也有所不同。方位任务中的适应效应是一种虚幻的后遗效应，在这种效应中，人们看到的世界是非真实的，例如，45° 光栅被认为是43°。这种错误很可能是由于编码灾难造成的[19, 20]，视觉系统可能已经开始纠正这些错误。

我们范例中的快速过程很可能依赖于对比度适应的快速神经机制，这些机制已在数十项短期实验室研究中得到探讨[1-13]。这些快速过程的神经基础包括初级视觉皮层神经元的增益和调谐变化（例如[7-13]）。我们的研究结果预测，通过单元记录或成像测量的这种变化，在连续适应滤波图像约 1 天

!下降。如果这种下降是由处理过程后期产生  
(?难) 引起的，那么它将取决于反馈，因此在  
I制备过程中应该会中止。在

此外，有些适应成本只有在刺激发生变化时才会出现（例如，与适配器方向相同的测试图案不会出现倾斜后效）。因此，适应光栅等均匀刺激的成本可能较低，所以预示适应持续时间较长后的下降幅度较小[8]。

这里观察到的缓慢过程很可能与其他几个多日适应过程中观察到的效果一样，也依赖于同样的神经机制。

文献[11, 34-37]中也有相关报道。这些缓慢的机制也可能产生知觉学习，通过特定视觉任务的训练逐渐提高表现（例如，[38]）。在我们的实验中，被剥夺的视觉系统可能通过改变后期视觉区域的神经编码，学会了在改变的环境中看得更清楚，从而正确地表达方位，尽管前期区域已经适应。这种学习将克服编码灾难。这种解释预示着，如果在短期适应后的定向任务中进行足够的训练，受试者可能能够学会减少倾斜后效应。它进一步预测，在知觉学习困难的条件下，长期适应可能会显示出不同的模式。举例来说，我们可以改变过滤后的方位和空间频率的总体分布，同时确保一小部分始终存在。这种“巡回”操作已被证明会使知觉学习变得更加困难[39]，尽管对不变子集的低水平适应应该保持不变。

据我们所知，这项研究是首次探讨成年人类在特定方向范围内进行多日剥夺的影响。以前关于长期剥夺的研究仅限于动物实验，并没有发现适应强度的非单调时间过程（如[40-43]）。然而，这些动物研究大多是在关键期结束前的幼年进行的，因此它们所探究的神经可塑性机制可能与成人的适应机制大相径庭。此外，有些研究是在啮齿动物身上进行的。因为这些动物不像人类那样依赖视觉，所以它们的适应成本可能更低。

总之，我们的研究结果表明，尽管适应环境持续存在，但视觉对比度适应在大约 1 天后达到峰值，然后下降。在不同的任务和两个独立的实验中观察到的这一限制有力地证明了大脑皮层对成本的敏感性。



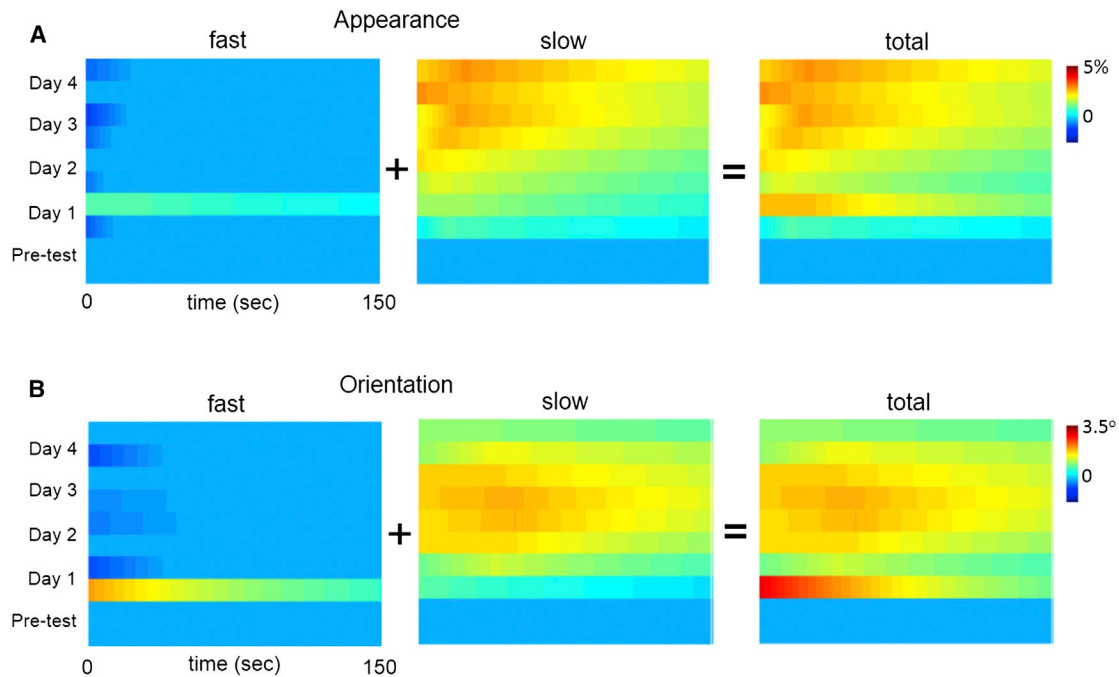


图 3.长期适应效应模型的拟合度

(A 和 B) 适应被假定为快速和慢速过程的总和。快速过程在第一天上升并在第二天下降，慢速过程从第一天开始上升，并可选择在较后一天下降。该模型占数据方差的 70% 以上。

(A) 图 1D 显示的主要实验外观任务中各过程的拟合及其总和。

(B) 定向任务的模型拟合

神经适应的结果。长期适应的缓慢过程似乎能够克服这些代价。在视觉皮层中，适应的代价和已知的益处之间的平衡很可能决定了神经可塑性的数量、类型和位置。这一原则可能适用于整个大脑。

#### 补充信息

补充信息包括补充实验程序，可与本文一起在线查阅：  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2014.09.027>.

#### 致谢

本研究得到了美国国家科学基金会 BCS1028584 基金的支持。作者感谢彼得·格里斯沃尔德 (Peter Griswold)、谢恩·埃尔南德斯 (Shane Hernandez) 以及其他许多为本研究提供帮助的研究助理。我们还要感谢三位匿名审稿人。

收到：2014年6月5日  
已修订：2014年8月11日  
已接受：2014年9月9日  
发表于出版日期：2014年10月23日

#### 参考资料

1. Clifford, C.W., Webster, M.A., Stanley, G.B., Stocker, A.A., Kohn, A.,

Sharpee, T.O., and Schwartz, O. (2007).视觉适应：神经、心理和计算方面。Vision Res. 47, 3125-3131.

2. Kohn, A. (2007).视觉适应：生理学、机制和功能益处》(Visual adaptation: physiology, mechanisms, and functional benefits.J. Neurophysiol. 97, 3155-3164.

3. Webster, M.A. (2011).适应与视觉编码。J. Vis.11.

4. Blakemore, C. and Campbell, F.W. (1969).对空间刺激的适应。J.200, 11P-13P.

5. Ross, J.R. and Speed, H.D. (1996).不同方向光栅适应后的对比度感知。Vision Res. 36, 1811-1818.



- 258 Greenlee, M.W., Georgeson, M.A., Magnussen, S., and Harris, J.P. (1991). 适应空间对比度的时间过程。 *Vision Res.* 31, 223-236.
7. Graham, N.V.S. (1989). *Visual Pattern Analyzers* (New York: Oxford University Press).
8. Magnussen, S. and Greenlee, M.W. (1985). 马拉松适应 空间对比度: 视觉饱和度。 *Vision Res.* 25, 1409-1411.
9. Kwon, M., Legge, G.E., Fang, F., Cheong, A.M.Y., and He, S. (2009). 长时间对比度降低后视觉皮层的适应性变化 *tion.J. Vis.* 9, 1-16.
10. Zhang, P., Bao, M., Kwon, M., He, S., and Engel, S.A. (2009). 改变现实诱导的特定方位视觉剥夺效应。 *Curr.* 19, 1956-1960.
11. Yehezkel, O., Sagi, D., Sterkin, A., Belkin, M., and Polat, U. (2010). 学会适应: 对几何扭曲的动态再适应。 *Vision Res.* 50, 1550-1558.
12. Bao, M. and Engel, S.A. (2012). 对比度长期适应的独特机制。 *Proc.Natl.USA* 109, 5898-5903.
13. Maffei, L., Fiorentini, A., and Bisti, S. (1973). 光栅感知适应的神经相关性。 *Science* 182, 1036-1038.
14. Movshon, J.A. and Lennie, P. (1979). 视觉皮层神经元的模式选择性适应。 *Nature* 278, 850-852.
15. Ohzawa, I., Sclar, G., and Freeman, R.D. (1985). 猫视觉系统的对比度增益控制。 *J. Neurophysiol.* 54, 651-667.
16. Dragoi, V., Sharma, J., and Sur, M. (2000). 成人视觉皮层适应性诱导的方向调谐可塑性》 (Adaptation-induced plasticity of orientation tuning in adult visual cortex. *Neuron* 28, 287-298.
17. Patterson, C.A., Wissig, S.C., and Kohn, A. (2013). 短暂和长时间适应对初级视觉皮层方向调谐的不同影响。 *J. Neurosci.* 33, 532-543.
18. Benucci, A., Saleem, A.B., and Carandini, M. (2013). Adaptation maintains population homeostasis in primary visual cortex. *Nat.Neurosci.* 16, 724-729.
19. Schwartz, O., Hsu, A., and Dayan, P. (2007). 视觉语境中的空间与时间。 *Nat.Rev. Neurosci.* 8, 522-535.
20. Serie's, P., Stocker, A.A., and Simoncelli, E.P. (2009). 同源体"意识到"感官适应吗? 神经计算。 21, 3271-3304.

21. Bryngdahl, O. (1966).视觉系统的特征。光视区对空间正弦波刺激反应的  
心理物理测量。J. Opt.56, 811-821.
22. Georgeson, M.A. and Sullivan, G.D. (1975).对比度恒定性：人类视觉中的  
空间频率通道消 隐。J. Physiol. 252, 627-656。
23. Gibson, J.J., and Radner, M. (1937).倾斜线条感知中的适应、后效应  
和 对比。J. Exp.Psychol.20, 453-467.
24. Meese, T.S. and Georgeson, M.A. (1996)。格子和光栅中的倾斜后效  
： 信道编码、局部符号和"patchwise"变换。Vision Res. 36, 1421-  
1437.
25. Magnussen, S. 和 Greenlee, M.W. (1986)。连续和间断适应后对比度阈  
值的升高。Vision Res. 26, 673-675.
26. Vul, E., Krizay, E., and MacLeod, D.I. (2008).麦考洛效应反映了早期  
视觉皮层的永久和短暂适应。  
J.J. Vis.8, 1-12.
27. Bao, M., Fast, E., Mesik, J., and Engel, S.A. (2013)。不同机制在不同时  
间尺度上控制对比度适应。J. Vis.13.
28. Haak, K.V., Fast, E., Baek, Y., and Mesik, J. (2014)。初级视觉皮层的  
均衡化和去相关性》(Equalization and Decrelation in primary visual  
cortex.J. Neurophysiol. 112, 501-503.  
<http://dx.doi.org/10.1152/jn.00521.2013>。
29. Kording, K.P., Tenenbaum, J.B., and Shadmehr, R. (2007)。记忆的  
动态变化是对不断变化的身体进行最佳适应的结果。Nat.Neurosci.10,  
779-786.
30. Dhruv, N.T., and Carandini, M. (2014).早期视觉系统空间适应的级联效应  
》(Cascaded effects of spatial adap- tation in the early visual  
system.Neuron 81, 529-535.
31. Patterson, C.A., Wissig, S.C., and Kohn, A. (2014)。适应会破坏灵长类  
背流的运动整合。Neuron 81, 674-686.
32. Wark, B., Fairhall, A., and Rieke, F. (2009)。视觉适应推理的时间尺度。  
神经元 61, 750-761.
33. Grzywacz, N.M., and de Juan, J. (2003)。作为卡尔曼滤波的感官适应：  
对比度适应的理论及说明》(Sensory adaptation as Kalman filtering:  
theory and illustration with contrast adaptation.Network 14, 465-482.
34. Adams, W.J., Banks, M.S., and van Ee, R. (2001).人类视觉对三维扭  
曲的适应。Nat.Neurosci.4, 1063-1064.
35. Neitz, J., Carroll, J., Yamauchi, Y., Neitz, M., and Williams, D.R. (2002)  
。色彩感知是由可塑性神经机制介导的，这种机制在成年人身上是可调整  
的。神经元 35, 783-792.
36. Belmore, S.C. 和 Shevell, S.K. (2008)。超长期色 度 适应：增益理论和新  
方法的测试。视觉。Neurosci.25, 411-414.
37. Wolpert, D.M., Miall, R.C., Cumming, B., and Boniface, S.J. (1993).视  
觉处理时间延迟的视网膜适应。Vision Res. 33, 1421-1430.
38. Lu, Z.L., Yu, C., Watanabe, T., Sagi, D., and Levi, D. (2010)。知觉学习  
： 功能、机制与应用》。视觉研究》， 50, 365-367。
39. Sagi, D., Adini, Y., Tsodyks, M., and Wilkonski Technion, A. (2003)。  
对比辨别中的情境依赖学习：对比不确定性的影响》。J. Vis.3, 173a.
40. Blakemore, C. and Cooper, G.F. (1970).大脑的发育取决于视觉环境。自  
然》 228 卷, 477-478 页。
41. Hirsch, H.V.B. and Spinelli, D.N. (1970).视觉经验改变了猫水平和垂直方

视觉对比度适应的极限  
2583

向感受野的分布。科学》168 期, 869-871 页。

42. Sengpiel, F., Stawinski, P., and Bonhoeffer, T. (1999). 经验对猫视觉皮层方位图的影响。Nat. Neurosci. 2, 727-732.
43. Kreile, A.K., Bonhoeffer, T., and Hubner, M. (2011)。改变的视觉经验诱导小鼠视觉皮层方向偏好的指示性变化。J. Neurosci. 31, 13911-13920.