

接受野，双目相互作用  
和功能性建筑  
猫的视觉皮层

d. h. hubel AD . t. n. wiesel

来自美国马萨诸塞州波士顿市哈佛医学院药理学神经生理学实验室

(收于 1961 年 7 月 31 日)

大脑皮层与中枢神经系统其他部分的主要区别在于其细胞类型和相互联系的巨大多样性。如果这种结构没有深刻地改变进入其中的神经纤维的反应模式，那将是令人惊讶的。在猫的视觉皮层中，单个细胞的接受野区排列表明，确实有一种程度的复杂性，远远超过在视觉系统的较低层次上所看到的任何东西。

在之前的一篇论文中，我们描述了单个皮质细胞的感受野，观察了对照射在一个或两个视网膜上的光点的反应(Hubel & Wiesel, 1959)。在目前的工作中，这种方法被用来检查更复杂类型的感受野(第一部分)，并对双目相互作用进行额外的观察(第二部分)。

为了理解单个细胞的行为，这种方法是必要的，但它无法处理一个细胞与其相邻细胞的关系问题。在过去，记录诱发慢波的技术已经在功能解剖学的研究中获得了巨大的成功。Talbot & Marshall(1941 年)和Thompson、Woolsey & Talbot(1950 年)分别利用该技术绘制了兔子、猫和猴子的视觉皮层。Daniel & Whitteridge(1959)最近将这项工作扩展到了灵长类动物身上。我们目前关于视网膜异位投影、双目重叠和第二视觉区域的大部分知识都是基于这些研究。然而，诱发电位的方法主要用于检测大量邻近细胞的共同行为;它不能在功能上区分小于约 1mm<sup>2</sup> 的皮质区域。为了克服这一困难，近年来开发了一种方法，用于在长时间微电极穿透神经组织时单独或小群体地研究细胞。通过从组织学材料重建电极轨迹，反应与细胞位置相关。这些技术已被应用于

在蒙特卡斯尔(1957)和鲍威尔和蒙特卡斯尔(1959)的一系列引人注目的研究中，猫和猴子的躯体感觉皮层。他们的结果表明，这种方法是一种强大的方法，能够揭示已知形态学所未暗示的组织系统。在本文的第三部分中，我们使用这种方法来研究视觉皮层的功能结构。它帮助我们尝试从解剖学的角度解释皮层感受野是如何建立起来的。

方法

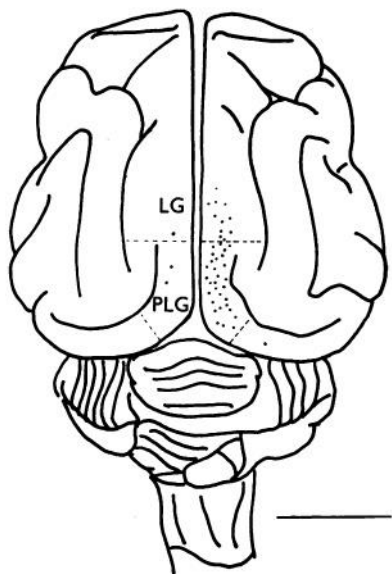
对 40 只急性准备的猫进行记录，用硫喷妥钠麻醉，并通过观察皮质电图保持额外剂量的轻度睡眠。用琥珀酰胆碱麻痹动物以稳定眼睛。用阿托品扩大瞳孔。刺激和记录方法的细节在以前的论文中给出(Hubel, 1959;Hubel & Wiesel, 1959, 1960)。动物在 1-5 米的距离处面对一个宽切线屏幕，由钨丝投影仪将各种图案的白光照射在屏幕上。所有的记录都是在适应光的状态下进行的。背景照度从- 1.0 到+ 1.0 log10cd /M2 不等。刺激从 0.2 到 2.0 log。单位比背景亮。每个细胞的接受野分别被绘制在纸上，并作为永久记录保存下来。

通过投影法确定屏幕上对应于两眼中央区域和视盘的点(Hubel & Wiesel, 1960)。每个感受野的位置相对于这些点进行测量。由于肌肉松弛剂的作用，眼睛通常会有轻微的发散，所以对应两个凝视中心的点不一定重叠。因此，在同时刺激两只眼睛时，通常需要在两个视野的相应部位使用两个点。此外，有时两只眼睛在它们的赤道平面上稍微向内旋转。这种旋转是通过(1)在实验前和实验期间给猫拍照，并比较狭缝形瞳孔的倾斜角来估计的，或者(2)通过注意将视盘与中央区域连接在一起的一条线的水平方向的倾斜度来估计的，通过第一种方法，在眼睛的正常位置估计平均约为 250。两只眼睛的联合向内旋转很少超过 100。由于本研究中的感受野通常位于视网膜的中央而不是外围，因此旋转不会导致任何明显的线性位移。接受野的角位移偶尔需要校正，因为它们会导致双眼驱动装置的两个接受野轴方向的明显差异。这种差异的方向和大小总是与两只眼睛向内旋转的估计一致。此外，在一个给定的实验中，即使轴的方向因细胞而异，这种差异也是恒定的。

Text-fig.的图解。图 1 显示了所有 45 个微电极穿透的进入皮质的点。大多数电极轨迹深度不超过 3 或 4 毫米，因此探测主要局限于外侧和后外侧回(LG 和 PLG)的顶端段，以及沿着相邻的内侧和外侧褶皱向下几毫米。所覆盖区域的范围大致由文本图表示。13 - 15。尽管在 nissl 染色或髓磷脂染色的材料中，纹状皮层的外侧边界并不总是清晰地界定，但大多数穿透都在通常被认为是“纹状”的区域内(O’ leary, 1941)。大多数穿透是在皮层区域接受来自中央区域内或附近的投射;该皮质区域如图所示。图 1 为断续线之间的区域。

钨微电极由液压微电极定位器推进(Hubel, 1957, 1959)。在寻找单个皮质单元的过程中, 视网膜不断受到固定和移动形式的刺激, 同时电极被推进。未解决的背景活动(见第 129 页)作为确定最佳刺激的指南。这一过程增加了在一次穿透中观察到的细胞数量, 因为采样并不局限于自发活动的单位。

在每次穿透中, 在一个或多个点上产生电解损伤。当只做一个损伤时, 通常是在电极轨迹的末端。将大脑固定在 10%福尔马林中, 包埋在纤维素中, 在 20 $\mu$  处切片, 并用甲酚紫染色。病变直径为 50-100  $\mu$ , 足够小, 可以指示电极尖端到最近皮质层的位置。在皮质穿透中遇到的其他单元的位置是通过计算沿轨迹返回病变的距离来确定的,



Text-fig. 1. 猫脑背侧图, 显示 45 个微电极穿透的入口点。中断线之间的穿透是细胞在中央区或附近有接受野的穿透。LG, 外侧回;PLG, 后外侧回。鳞片, 1 厘米。

使用与设备和病变相对应的深度读数。对脑萎缩进行了修正, 通过比较显微镜下测量的两个病变之间的距离与两个病变发生深度计算的距离来估计脑萎缩。从一个大脑到另一个大脑, 这种收缩不是恒定的, 因此不可能对所有大脑的收缩进行平均修正。对于仅由一个损伤标记的轨迹, 假定第一个单元活动记录在第一层和第二层的边界上;由此产生的任何误差可能都很小, 因为在许多穿透中, 在遇到第一批单位的点上产生了损伤, 而这些是在较低的第一层或较高的第二层, 或者在边界上。当电极穿过皮层下白质时, 缺乏细胞体记录和未解决的背景活动(见文本图 2)。13 和 P1。1)也有助于确认轨道重建的准确性。

第一部  
分

猫视觉皮层接受野的组织: “简单” 的特性

“简单” 和 “复杂” 的感  
受野

视觉系统中细胞的接受野可以定义为视网膜(或视野)的区域, 在该区域可以影响该细胞的放电。在猫的视网膜上, 人们可以区分出两种神经节细胞, 一种是具有“开启”中心感受野的细胞, 另一种是具有“关闭”中心感受野的细胞(Kuffler, 1953)。外侧膝状体也有这两种类型的细胞; 到目前为止还没有发现其他类型的细胞(Hubel & Wiesel, 1961)。相比之下, 视觉皮层包含大量功能不同的细胞类型; 然而, 除了来自外侧膝状体的传入纤维外, 我们还没有发现具有同心“上”中心或“下”中心视野的单位。

当受到静止或移动模式的光刺激时, 视觉皮层中的细胞会产生反应, 这些反应可以用它们的感受野中的兴奋和抑制区域的排列来解释(Hubel & Wiesel, 1959)。然而, 并非所有细胞的反应都如此简单; 有些细胞以复杂的方式做出反应, 这与用小点绘制的感受野没有明显的关系。我们越来越清楚地看到, 皮层细胞在它们的感受野的复杂性上是不同的。绝大多数的感受野似乎可以自然地分为两类, 我们称之为“简单”和“复杂”。虽然要描述的领域代表了这些群体中最常见的亚型, 但新的变种还在不断出现, 我们所列出的那些领域不太可能给出纹状皮层的完整图景。因此, 我们避免了一种严格的分类体系, 为了便于参考图表, 我们用字母或数字来指定接受野。我们将特别集中于简单场的共同特征和复杂场的共同特征, 强调两组之间的区别, 以及皮质场和外侧膝状场之间的区别。

结果

简单 receptive fields

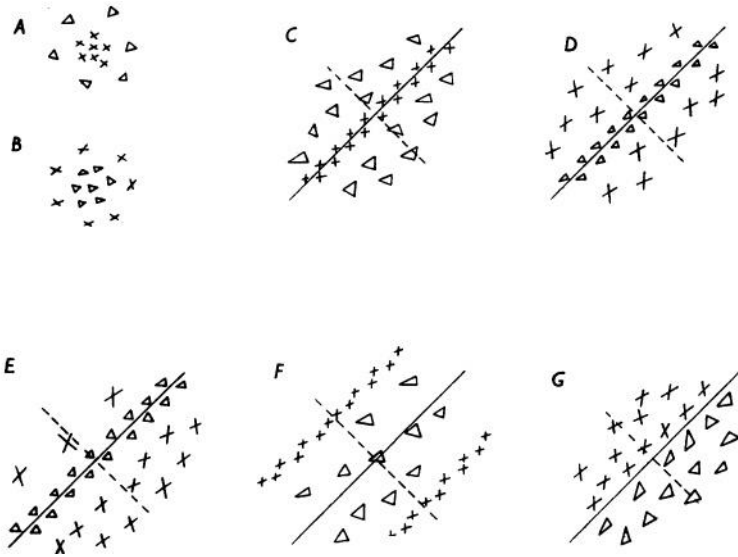
在本系列的 303 个皮层细胞中, 有 233 个细胞的接受野被归类为“简单”。与视网膜神经节细胞和膝状细胞一样, 具有简单感受野的皮层细胞具有明显的兴奋性和抑制性细分。部分或全部兴奋区域的照明增加了细胞的持续放电, 而光照射在皮层

抑制区抑制了放电，并在“关闭”时引发放电。任何一个区域的大斑点都比小斑点产生更大的放电速率变化，这表明两个区域的总和。另一方面，一个感受野内的两种区域是相互对立的。这一点最有力的表现是对两个区域同时照明的反应缺失或几乎缺失，例如漫射光。从兴奋和抑制区域的排列，通常可以定性地预测对任何形状的刺激的反应，无论是静止的还是移动的。具有一个或其他区域的近似形状的斑点是最有效的静止刺激;较小的斑点无法充分利用一个区域内的求和，而较大的斑点则有可能入侵对立区域，从而降低反应。总结一下:这些区域被称为“简单”，因为像视网膜和膝状区域(1)一样，它们被细分为不同的兴奋和抑制区域;(2)在单独的兴奋性和抑制性部分中有一个总和;(3)兴奋区和抑制性区之间存在拮抗作用;(4)有可能从兴奋区和抑制性区域的地图中预测对各种形状的静止或移动点的反应。

虽然简单的皮质感受野与视网膜神经节细胞和膝状细胞在具有兴奋性和抑制性细分方面相似，但它们在空间安排上存在深刻差异。所有视网膜神经节细胞和膝状细胞的感受野都具有文本图中所示的一种或另一种同心形式。2 A, b(兴奋区用叉表示，抑制区用三角形表示)。相比之下，简单的皮层区都是兴奋区和抑制性区域的并排排列，并以平行的直线边界而不是圆形边界将这些区域分开。有几种不同的场，在细分的数量和每个细分所占的相对面积上有所不同。最常见的排列在文本图中进行了说明。2C-G:表 1 给出了在每个类别中观察到的细胞数量。这些场偏离圆对称引入了一个新的变量，即分离场细分的边界的方向。这种方向是每个皮质细胞的特征，可能是垂直的、水平的或倾斜的。没有迹象表明任何一种取向比其他取向更常见。我们将使用术语“接受场轴”来表示一条穿过场中心的线，与分离兴奋区和抑制区的边界平行。然后，轴的方向将指代这些边界的方向，无论是在视网膜上还是在视野中。坐标轴显示在文本图中。2 由连续的线条表示。

两种常见的字段类型，如图 Text-fig. 2C, D，每个都由一个狭窄的细长区域组成，兴奋性或抑制性，两侧

由两个相反类型的区域。在这些场中，两个侧翼区域是对称的，即它们的面积大致相等，从它们获得的响应大小大致相同。此外，还有长而窄的中心(兴奋性或抑制性)和不对称侧翼的场。具有抑制中心的不对称场的一个例子如图所示。2 e。对所有这些细胞来说，最有效的静止刺激是一个刚好大的狭长矩形(“狭缝”)光



Text-fig. 2. 外侧膝状和皮质感受野的共同排列。一个。“On”-中心膝状接受野。B。“Off”-中心膝状接受野。0 g。简单皮层感受野的各种排列。X，给予兴奋性反应的区域(“开启”反应);A，产生抑制反应的区域(“关闭”反应)。接受野轴通过野中心的连续线表示;图中这些都是斜的，但每一种排列都发生在所有方向上。

足以覆盖中部地区而不入侵任何一个侧翼。为了获得最大的中心响应，狭缝的方向至关重要;将方向改变 5110 以上通常足以大大减少响应，甚至消除响应。照亮两翼通常会引起强烈的反应。如果一条与接收场中心大小相同的狭缝照射到两侧的任何一个区域，则只会引起微弱的反应，因为它只覆盖了一侧侧翼的一部分。漫射光是无效的，或者最多只能引起非常微弱的反应，这表明接受野的兴奋和抑制部分几乎是平衡的。

在这些区域中，相同但相反类型的区域占据了视网膜

远远不平等的地区;中心部分小而集中,而侧翼则广泛分散。类似的不平等现象也出现在文本图中F类型的字段中。2,但这里的兴奋侧翼细长且集中,而中心相对较大且弥散。最佳反应是通过同时用两条平行的狭缝照亮两个侧翼来激发的(见 Hubel & Wiesel, 1959, 图 9)。

一些细胞的场中只有两个区域是可识别的,并排排列在文本图中。2 g。对这些细胞来说,最有效的固定刺激包括两个亮度不同的区域,使它们之间的分界线正好落在兴奋区和抑制区之间的边界上。这种类型的刺激被称为“边缘”。一种“开”或“关”的反应被唤起,取决于刺激的明亮部分是落在兴奋区还是抑制区。分隔亮区和暗区的线的位置或方向的轻微变化通常足以大大降低刺激的有效性。

移动的刺激非常有效,可能是因为离开抑制区同时进入兴奋区所产生的协同效应(Hubel & Wiesel, 1959)。通常可以从感受野的兴奋区和抑制性区域的分布来预测最优刺激。对于移动的刺激,就像静止的一样,方向是至关重要的。相比之下,无论刺激的方向如何,在膝状细胞的圆形对称区域上移动的狭缝或边缘都会产生(正如人们所预料的那样)大致相同的反应。当一条最佳方向的狭缝在皮层感受野上来回交叉时,所引起的反应在两个方向上通常大致相同。这对于图中所示的感受野是正确的。20、D和F。然而,对于许多细胞来说,对两种截然相反的运动反应是不同的,有些细胞只对两种运动中的一种做出反应。这种不平等通常可以用侧边区域的不对称来解释,如文本图所示。2E(另见 Hubel & Wiesel, 1959, 图 7)。在只有两个可识别的区域并排排列的场中(文本图 2)。2G,对移动狭缝或边缘的响应差异尤为明显。

每个细胞的最佳移动速率各不相同。有几次两个细胞一起被记录下来,其中一个细胞只对缓慢移动的刺激( $10^\circ$ /秒或更低)做出反应,另一个细胞对快速移动的刺激( $10^\circ$ /秒或更多)做出反应。对于具有F型场的细胞,Text-fig. 2。2,两次放电到移动刺激之间的时间间隔是运动速率的度量(见 Hubel & Wiesel, 1959, 图 5)。

如果对运动的反应可以从兴奋区和抑制区的安排中预测出来,那么反过来在某种程度上也是正确的。

例如，场的轴向是由运动的狭缝或边的最有效方向给出的。如果一个最佳取向的狭缝在从一个区域穿过到另一个区域时产生短暂的放电，就可以预测第一个区域是抑制性的，第二个区域是兴奋性的。对穿过一个非常狭窄的区域的短暂反应是具有简单皮层野的细胞的特征，而下面将要描述的复杂细胞对更广泛区域的运动给予持续的反应。

表 1。简单皮质场

(a)狭窄的集中中心	Text-fig.	不。的细胞
(i)对称侧翼		
兴奋中心	20.	23
抑制中心	二维	17
		28
(ii)不对称侧翼		
兴奋中心	2 e	10
抑制中心	2 f	21
	2 g	17
(b)大型中心;集中侧翼(c)一个兴奋区和一个抑制性区(d)未分类		117
简单场的总数		233

在实验中，运动被广泛用作一种刺激，在这些实验中，主要目标是确定一次穿透中大量细胞的轴向和眼优势，当由于时间限制而不实际时，要完全绘制出每个场。由于运动通常是一种非常强大的刺激，它也被用于研究对静止模式几乎没有或没有反应的细胞。总共有 233 个简单细胞中的 117 个主要是通过运动刺激来研究的。在表 1 中，这些细胞与其他组分开，因为它们的兴奋和抑制区域的分布没有相同程度的确定性。也有可能，随着进一步的研究，这些领域中的一些将揭示复杂的性质。

复杂接受野

与具有简单感受野的细胞混杂在一起，出现在纹状皮层的大多数穿透处的是具有复杂得多、精细得多特性的细胞。这些细胞的接受野被称为“复杂的”。与具有简单感受野的细胞不同，这些细胞对各种形状的静止或移动的形式做出反应，其方式无法从由小圆形点制成的地图中预测出来。通常这样的地图是无法绘制的，因为小的圆形点要么无效，要么在整个接受野中只引起混合(“开-关”)的反应。当分开的“开”和“关”区域可以被分辨出来时，总和和相互对抗的原则，在解释简单的领域时是如此有用，通常不成立。尽管如此，这两者还是有一些共同的重要特征

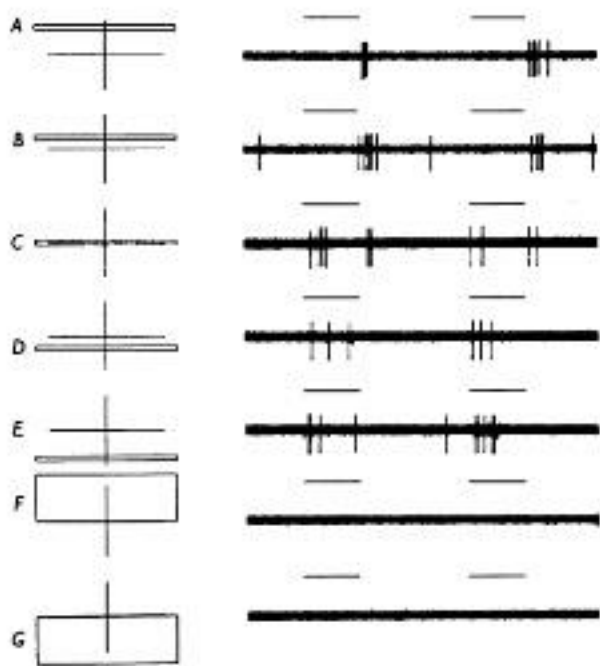


表 2。复杂皮层感受野

	Text-	不。的细胞
(a)狭缝非均匀场激活	3	11
(b)狭缝均匀场激活		
(c)边缘激活	4	39
(d)暗条激活		
复杂场的总数		70

Text-fig. 3 对圆形光点，无论大小，都没有反应。通过对许多形状的刺激的反复试验，人们发现细胞的放电可能会受到水平光的影响

定向的狭缝宽 30 英尺，长 30 英尺。如果狭缝是水平的，那就是准确的



Text-fig. 3.具有复杂感受野的细胞对左(对侧)眼刺激的反应。位于中央区的感受野。每条记录左侧的图表表示水平矩形光刺激相对于感受野的位置，用十字标记。在每条记录中，上面的线表示刺激的开启时间。A-E，刺激  $1 \times 30$ ，F-G，刺激  $1 \times 3^\circ$  (40 相当于猫视网膜上的 1 毫米)。背景照度和刺激强度见方法。右眼的细胞以同样的方式被激活，但强度较低(声部优势组 2，见第二部分)。在记录该细胞时，在后外侧回顶端的第 5 层和第 6 层边界附近发现了电解损伤。正向向上偏斜；每次刺激持续时间 1 秒。

定位在  $3^\circ$  直径的感受野内并不重要。当它被照射在感受野中心以上的任何地方(Text-fig. 3 的水平线)。(图 3)得到“关闭”反应;“开”的反应在整个下半部分被唤起。在中间位置(文本图. C)细胞在“开”和“关”两个位置都有反应。从简单的感受野的经验来看,人们可能会期望更宽的狭缝会产生越来越好的反应,这是由于在感受野的上半部分或下半部分进行汇总,并且任何一半的照明本身可能是所有刺激中最有效的刺激。结果恰恰相反:当刺激被加宽超过约  $J^\circ$  时,反应迅速下降,覆盖整个感受野的上下半部分的大矩形是相当无效的(文本图 1)。3F, C)。另一方面,可以很容易地在水平方向上证明求和,因为狭缝宽度很低,但只延伸到部分感受野,比覆盖整个宽度的较长的狭缝效果要差。人们可能还会认为,只要刺激完全局限于水平线以上或以下的区域,狭缝的方向就不重要。相反,方向是至关重要的,因为即使狭缝没有越过分隔场的上下两部分的边界,即使从水平方向倾斜几度也会显着降低响应。

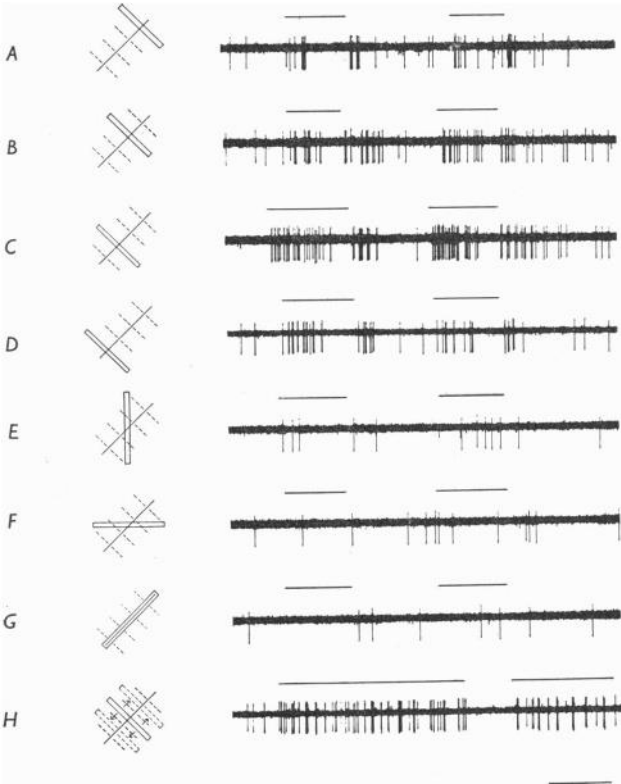
在选择宽度和方向特定的狭缝时,该细胞与具有简单电场的某些细胞相似。当在其场的上部受到刺激时,它在许多方面表现得像具有 D 型“非”中心场的细胞。2;在下半部分,它的反应就像“on”——Text-fig 的中心字段。2 c。但是,对于这个细胞来说,对刺激的形状和方向的严格要求与刺激在视网膜上的纵坐标位置上相对较大的余地形成了鲜明的对比。另一方面,具有简单视场的细胞在最佳定向刺激的定位上表现出非常小的自由度。

这一感受野的上半部分可能被认为是抑制性的,而下半部分则是兴奋性的,即使这两个区域的总和只发生在水平方向上。在复杂的野中偶尔会发现这样的细分,但在这方面,野更多的时候是均匀的。对于本节将要描述的其他复杂领域来说,情况也是如此。

第二个复杂单元的响应显示在文本图中。4。在许多方面,这个细胞的接受野与刚才描述的细胞相似。狭缝是最有力的刺激,最有效的宽度也是  $K0$ 。再一次,方向是一个重要的刺激变量,因为狭缝在电场的任何地方都是有效的,只要它被放置在  $10^{-4}$  点钟的方向上(文本图 1)。4 模拟)。在任何方向上超过  $5-10^\circ$  的方向变化都会产生一个标记

~ ~ d d b b b b

和 t. n. wiesel



Text-fig. 4. 具有复杂视场的细胞对具有狭缝  $j \times 2ij$  的左(对侧)眼刺激的反应。接受野位于中央区，大小约为  $2 \times 30$ 。A-D,  $jO$  宽狭缝平行于感受野轴方向。E-G, 狭缝平行于接受野轴 45 度和 90 度。H, 与 A-D 中一样, 狭缝取向, 在整个记录中都是开着的, 并且在上光束指示的地方快速地从一边移动到另一边。左眼的反应比右眼的反应稍微明显一些(第三组, 见第二部分)。时间 1 秒。

感受野内刺激的侧向运动(文本图 2)。4 h)。放电模式是许多复杂细胞的一个特征，尤其是那些对移动刺激反应良好的细胞。它由一系列短频率的重复放电组成，每个放电包含 5-10 个尖峰。的

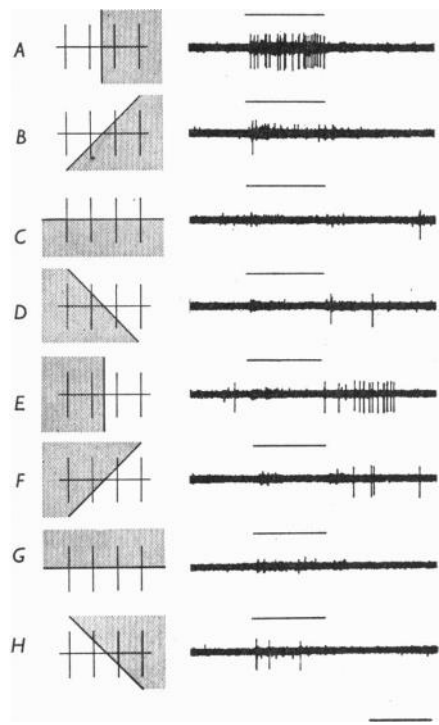
爆发以不规则的间隔发生，频率高达约 20 次/秒。对于这个细胞，最佳定向狭缝的运动在两个相反方向中的任何一个方向上都是同样有效的。这并不适用于所有的复杂单元，我们将在下面给出的一些例子中看到。

比如 **Text-fig** 的单元格。这个单元格可以被认为在 **Text-fig** 中所示类型的简单字段中有对应的单元格。2 汉英。它与这些更简单的领域具有对正确定向的狭缝刺激作出良好反应的属性。再一次，区别在于最优定向刺激在位置上的允许变化。这种变化在简单场中很小(相对于接受野的大小)，在复杂场中很大。虽然类似于 **Text-fig** 的细胞。在需要狭缝来刺激时，这个细胞的不同之处在于，它对一个正确定向的狭缝的反应是混合的(“开-关”)。这对于具有复杂视场的细胞来说并不罕见。相比之下，具有简单视场的皮质细胞，如视网膜神经节细胞和外侧膝状细胞，对最佳限制性刺激的反应要么是兴奋性(“开”)反应，要么是抑制性(“关”)反应。当刺激覆盖相反的区域时，效果通常倾向于取消，尽管有时会获得混合放电，“开”和“关”成分都很弱。因此，对于这些简单的领域，“开-关”反应表明刺激不是最佳的。然而，一些具有复杂场的细胞即使对我们能找到的最有效的静止刺激也会产生混合放电反应。在这些刺激中，有弯曲的物体、深色条纹，还有更复杂的图案，以及单色斑点和狭缝。

第三种类型的复杂字段在文本图中说明。5 和 6。对小圆形斑点或缝隙没有反应，但如果垂直定向，边缘非常有效。兴奋性或抑制性反应取决于较亮的区域是在左边还是在右边(文本图 1)。5A, E)。到目前为止，这些只是人们期望从具有文本图中所示类型的垂直定向简单场的细胞中产生的反应。2 g。在这样一个领域中，为获得最佳反应而放置刺激通常是非常关键的。相反，复杂单元对长度约为  $16^\circ$  的异常大区域的垂直边缘做出响应(文本图 1)。6)。不管明暗线的位置如何，“开”的反应都是在左边有光的情况下得到的(A-D)，而“关”的反应是在右边有光的情况下得到的(E-H)。当整个感受野被漫射照亮(I)时，没有反应被唤起。与所有复杂的感受野一样，我们无法通过任何简单的兴奋区和抑制性区域的空间排列来解释这些反应。

就像前面描述的复杂单元一样，这个细胞显然更关心刺激的方向，而不是它在感受野中的确切位置。它对边缘的反应很好，但对边缘的反应很差

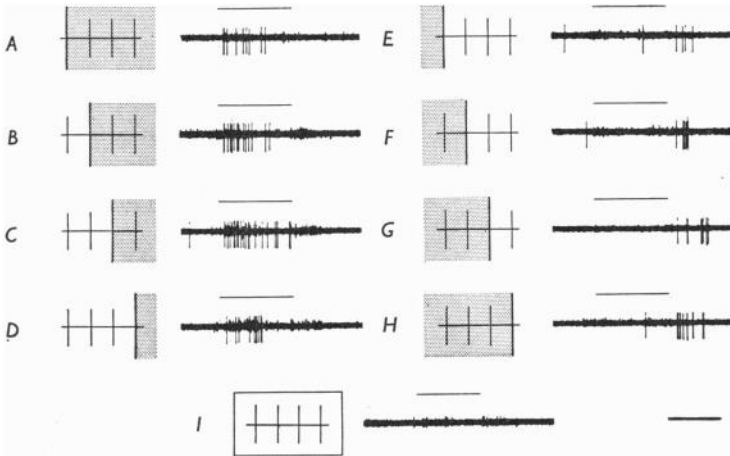
不管是窄缝还是宽缝，都不要碰。有趣的是，在这一联系中，将边缘交换为镜像等效物会逆转反应，即用抑制反应取代兴奋反应，反之亦然。因此，狭缝的无效可以通过假设它的两条边的相反效应倾向于相互抵消来解释。



Text-fig. 5. 具有大( $5 \times 160$ )复杂感受野的细胞对投射在同侧视网膜上的边缘的反应，以便在不同方向上穿过感受野(屏幕被漫射背景光照亮，亮度为  $0.0 \log_{10} \text{cd/in}^2$ 。在刺激时，每条记录的上线显示，屏幕的一半，即变量边界的一侧，以  $1.0 \log_{10} \text{cd/in}^2$  照明，而另一半保持恒定。)A、垂直边缘，亮区在左，暗区在右。B-H，各种其他方向的边缘。接受野 200 的位置在中央区域的下方和左侧。同侧眼的反应强于对侧眼(第 5 组，见第二部分)，时间 1 秒。

如文本图所示。6，细胞对给定垂直边缘的响应在类型上是一致的，对于接受野内边缘的所有位置，要么是“开”，要么是“关”。在其响应类型上是一致的，它类似于 Text-fig 的细胞。4. 同一类别的一些细胞也表现出对边缘的类似偏好，但缺乏这种统一性。它们的接受野类似于 Text-fig 的接收野。，因为给定的边缘在一半的场上引起一种类型的反应，而在相反的类型上

另一半。这些场被一条平行于接受场轴的线分成两半:平行于轴的边缘在其中一半中给出“开”的响应,在另一半中给出“关”的响应。在任何一半中,用其镜像替换边缘都会逆转响应类型。即使是响应类型一致的细胞,比如 Text-fig 中的细胞。根据刺激的位置不同,它们的反应幅度在一定程度上也有所不同。此外,与大多数皮质细胞一样,对相同刺激的反应也存在一些差异。

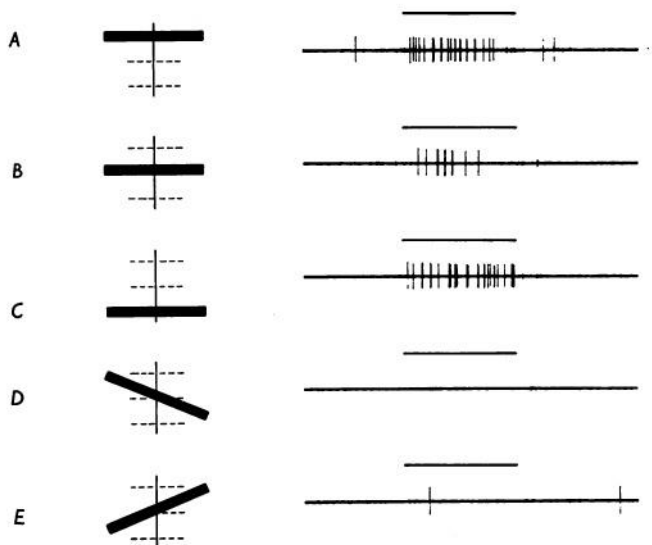


Text-fig. 6. 与 Text-fig 中相同的单元格。5. a - h, 感受野各部分对垂直边缘的反应:a - d, 左边更亮的光;E-H, 右侧较亮的光;I, 大矩形,  $10 \times 20^\circ$ , 覆盖整个感受野。时间, 1秒。

最后给出一个例子来说明复杂感受野组织的广泛变化。Text-figs 细胞。7 和 8 没有受到屏幕上投射的任何形式的强烈影响;它只对浅色背景下的深色水平矩形做出微弱的、不持续的“开”反应,对其他形式则没有反应。然而,如果把一个黑色的矩形物体(例如,一条黑色胶带)放在明亮的屏幕上,就会引起强烈的放电。细胞的接受野约为  $5 \times 5^\circ$ , 最有效的刺激宽度约为  $1'$ 。无论矩形的位置如何,只要它是水平的,并且在感受野内,都能获得强烈的放电。如果它在任何方向倾斜超过  $100^\circ$ , 则不会引起放电(文本图)。7D, E)。我们已经记录了几个复杂的场,它们与这个场相似,因为它们对明亮背景下的黑色矩形反应最好。据推测,这是重要的

狭窄的黑色矩形与背景有很好的对比;这在技术上很难用投影仪实现,因为会有散射光。

暗矩形缓慢向下移动会在整个接受野的 50 个区域引发强烈放电(文本图。8)。如果运动停止,细胞继续放电,但不那么强烈。



Text-fig. 7. 仅被左(对侧)眼激活的细胞, 视野范围约为  $5 \times 50$ , 位于中央区域上方和左侧 100 处。细胞对放置在感受野(a - c)任意位置的黑色水平矩形(jx60)反应最好。倾斜刺激会使其无效(D-E)。黑条在 1 秒的时间内被引入浅色背景, 由每个记录的上线表示。白底亮度,  $10 \log_{10} \text{ cd/M}^2$ ;黑色部分的亮度,  $0.0 \log_{10} \text{ cd/M}^2$ 。细胞记录时, 发现后外侧回顶端第 2 层有病变。

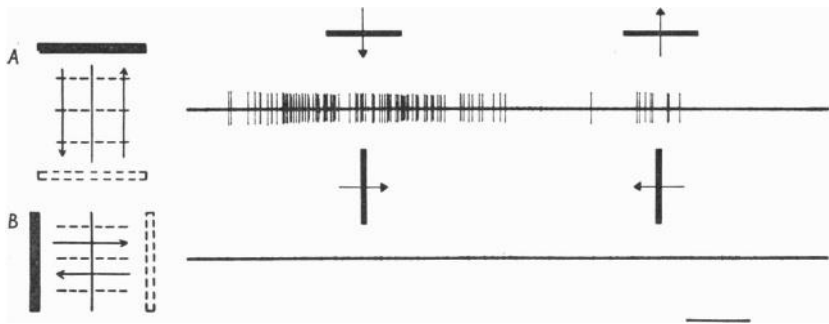
向上运动只产生微弱的、不一致的反应和左右运动(文本图 2)。8B)没有反应。最高频率的放电是由相对缓慢的向下运动速率引起的(大约 5-10 秒横穿整个电场);任何一个方向的快速运动只会产生非常微弱的反应。

尽管这个细胞具有不同寻常的特征, 但它表现出了复杂单位的几个典型特性, 特别是缺乏求和(除了水平意义上的求和), 以及黑条有效的广泛区域。人们可能会认为该场在 D 型简单场(Text-fig)中有一个对应的场。2. 在这样的领域中, 暗条会引起放电, 但只有当它落在抑制区域内。此外, 向下运动的



如果上侧翼区域比下侧翼区域更强，横条也会比向上激发更活跃的放电。

在描述简单的电场时，我们已经注意到，移动的刺激通常比静止的刺激更有效。对于具有复杂视场的细胞也是如此。根据细胞的不同，狭缝、边缘或暗条是最有效的。与简单的场一样，刺激的方向总是至关重要的，反应随运动速率而变化，并且在 **Text-fig** 中看到的类型的方向不对称。图 8 所示是常见的。我们只看到过一次细胞对一个方向运动的激活和对另一个方向运动的抑制



**Text-fig.** 8. 与 **Text-fig** 中的单元格相同。7. 黑色矩形  $j \times 60$  在感受野上来回移动:A, 水平方向(平行于感受野轴);B, 垂直方向。横过场地所需时间, 5 秒。时间, 1 秒。

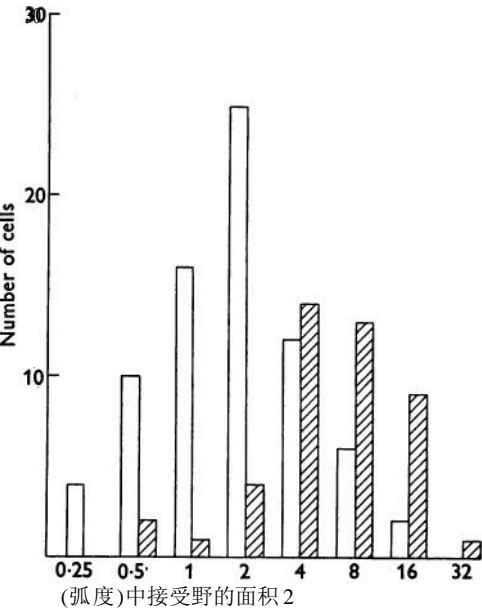
保持向相反方向射击。在对运动的反应中，具有复杂神经场的细胞与简单神经场的细胞的不同之处在于，它们的反应主要是在相当大的区域(通常是整个感受野)上持续放电，而不是在分隔兴奋区和抑制区非常狭窄的边界上持续放电。

接受域的维度

测量了 119 个细胞的整体视野尺寸。只有当一个细胞的视野被完全映射，并且它位于中央视觉区域时，它才被包括在内(见第 135 页)。从一个细胞到下一个细胞，视场的大小变化很大，即使是在一次穿透中记录的细胞(见文本图 2)。15)。在 **Text-fig.** 9 对于简单字段和复杂字段，分别给出了按字段面积划分的单元格分布。直方图说明了大小的变化，并表明，平均而言，复杂场比简单场大。

简单字段的狭窄细分的宽度(类型 C, D 和 E 的中心或类型 F 的侧翼，文本图。2)也变化很大:最小的是 10-15 分钟弧，这大致是我们发现的膝曲状细胞最小的场中心的直径。对于某些细胞来说

在复杂的视场中，最有效的狭缝或暗条的宽度也是这个数量级，这表明尽管整体视场尺寸更大，但这些细胞能够传达详细的信息。我们希望强调的是，在膝状和皮层中，视场的尺寸都倾向于随着距离中央区域的距离而增加，即使在视网膜的给定位置，视场的尺寸也会有所不同。因此，除非考虑到这些变化，否则不可能比较膝状和皮质的视场大小。这也许可以解释我们的结果与鲍姆加特纳的发现(见荣格，1960)之间的差异，即皮质中的“场中心”是外侧膝状体的一半大小。



Text-fig. 9. 视皮层中 119 个细胞相对于它们的接受野的近似区域的分布。白色列表示具有简单感受野的细胞;阴影栏表示具有复杂感受野的细胞。横坐标:感受野区域。纵坐标:细胞数量。

皮层细胞的反应性

简单场和复杂场共同构成了我们在视觉皮层中记录到的所有细胞。我们还没有观察到具有同心视场的细胞。除了明显受伤的细胞(表现出极端的尖峰变形或长时间的高频脉冲爆发)外，所有单元都对视觉刺激有反应，尽管有时需要几个小时才能找到包含感受野的视网膜区域并计算出最佳刺激。有些细胞只对视网膜位置、形式、方向和速度最佳的刺激有反应

运动。一些甚至需要刺激双眼才能引起反应(见第二部分),但从我们的研究中没有迹象表明纹状皮层包含对视觉刺激无反应的神经细胞。

这一系列的大多数细胞被观察了 1 或 2 小时,有些细胞被研究了长达 9 小时。在这段时间内,感受野的特征没有发生质的变化:它们的复杂性、兴奋区和抑制区的排列、轴的方向和位置都保持不变,眼优势也是如此。随着麻醉程度的加深,细胞的反应变得更弱,因此,以前微弱的刺激倾向于变得更弱或无效,而那些引起强烈反应的刺激现在只引起微弱的反应。在非常深的麻醉下,最后消失的通常是对运动形式的反应。只要任何反应仍然存在,细胞就会保持对刺激形式、方向和运动速度的相同特定要求,这表明无论药物如何发挥作用,它在功能上并没有在任何重要程度上破坏特定的视觉连接。麻醉动物的视觉反应与未麻醉、不受约束的动物的视觉反应的比较(Hubel, 1959)表明,主要的区别在于维持活动的频率和放电模式以及反应的力度,而不是基本的接受野组织。然而,应该强调的是,即使在轻度麻醉或专注状态下,漫射光仍然相对无效;因此,兴奋性和抑制性影响之间的平衡显然在清醒状态下得以维持。

## 第二部分

### 双目相互作用与眼优势

从视觉系统中各个层次的单个细胞中进行记录,为确定来自两只眼睛的脉冲的会聚位置提供了一种直接的手段。在外侧膝状体中,第一个可能会聚的点是双眼受影响的细胞,但这些细胞似乎最多只占膝状细胞总数的一小部分(Erulkar & Fillenz, 1958, 1960; Bishop, Burke & Davis, 1959; Grüsser & Sauer, 1960; Hubel & Wiesel, 1961)。银变性研究表明,在膝状神经的每一层中,来自单个眼睛的纤维末端都聚集在一起,在层间区域只有少量重叠(Silva, 1956; Hayhow, 1958)。解剖学和生理学的发现因此是很一致的。

人们早就认识到,猫的主要视觉皮层的大部分接收来自两只眼睛的投射。的解剖

证据主要依赖于观察，即所有三个外侧膝状层的细胞在纹状区局部病变后退化(Minkowski, 1913)。Talbot 和 Marshall(1941)获得了生理学上的证实，他们用光点刺激分开的眼睛的视野，并绘制了诱发的皮层慢波。然而，仍未解决的问题是，单个皮层细胞是否接受来自两只眼睛的投射，或者皮层是否包含混合细胞，一些被一只眼睛激活，一些被另一只眼睛激活。我们最近的研究表明，视觉皮层中的许多细胞可以受到两只眼睛的影响(Hubel & Wiesel, 1959)。本节包含对双眼相互作用的进一步观察。我们特别感兴趣的是了解眼睛是协同工作还是相反工作，两只眼睛的相对影响如何因细胞而异，以及平均而言，一只眼睛是否比另一只眼睛对给定半球的细胞施加更大的影响。

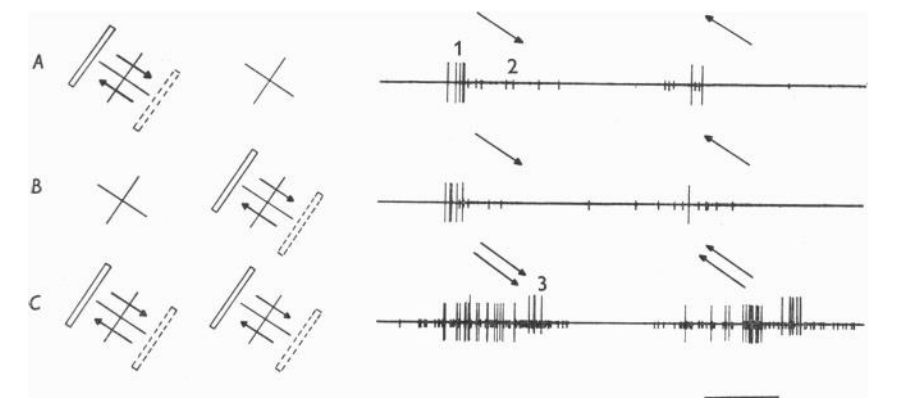
### 结果

与先前的发现一致(Hubel & Wiesel, 1959)，所有受双眼影响的皮质细胞的感受野在两个视网膜上占据相应的位置，并且在其组织结构上惊人地相似。对于简单的视场，兴奋区和抑制性区域的空间排列是相同的；对于复杂的视场，通过一只眼睛兴奋或抑制细胞的刺激在另一只眼睛也有类似的效果。两个感受野的轴向是相同的。事实上，两个感受野之间唯一的差异与眼睛的支配性有关：对两只眼睛的相同刺激不一定会引起给定细胞的同样强烈的反应。对于一些细胞，反应是相等的或几乎相等；而另一些细胞则倾向于用一只眼睛。每当两个视网膜在相应区域以相同的方式受到刺激时，它们的效果就会相加，即它们协同工作。另一方面，如果两只眼睛中的拮抗区域受到刺激，使一只眼睛具有兴奋作用，另一只眼睛具有抑制作用，则反应倾向于取消(Hubel & Wiesel, 1959, 图 10A)。

有些单元单独对任何一只眼睛的刺激都没有反应，而只能通过同时刺激两只眼睛来激活。文字图 10 展示了这方面的一个例子，也说明了普通的双眼协同作用。同时记录的两个细胞都对 1 点钟到 7 点钟方向的矩形横向运动反应最好(文本图 10)。IOA, B)。对于其中一个细胞，向下和向右移动比向上和向左移动更有效。每只眼睛的反应大致相同。同时刺激两只眼睛时，两只眼睛的反应要强烈得多。现在第三个细胞也被激活了。

这第三个单元的阈值显然是如此之高，以至于，至少在这些实验条件下，单独刺激任何一只眼睛都不会引起任何反应。

第二个协同作用的例子见于 **Text-fig. 11**。最有效的刺激是一个垂直方向的矩形从左到右穿过感受野。在这里，两只眼睛的使用不仅增强了单眼观察到的反应，而且揭示了一种以前未被怀疑的倾向。每只眼睛都调解了一个微弱的

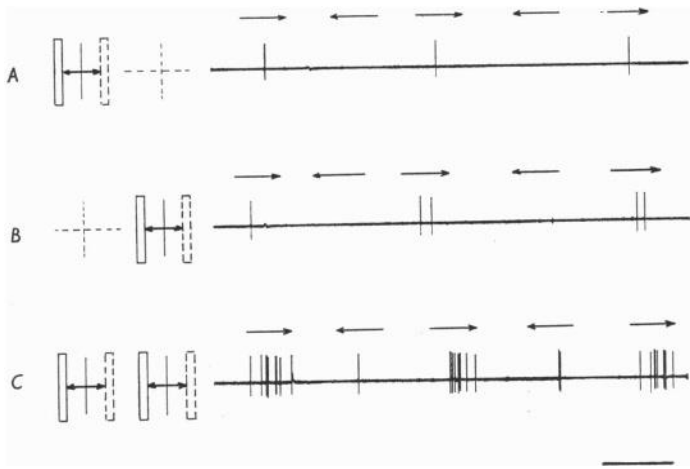


**Text-fig. 10.** 同时记录三个细胞的双目协同作用的例子(三个细胞的尖峰标记为 1-3)。每个细胞在两只眼睛中都有接受野;在每只眼睛中，这三个感受野相互重叠，位于中央区域的下方 20 和左侧。每条记录左边的十字表示两只眼睛中感受野的位置。刺激为  $1 \times 2^\circ$  狭缝倾斜定向，如图所示缓慢穿过感受野;A，在左眼;B，在右眼;C，同时在两眼。由于两只眼睛的反应差不多一样强烈，这两个细胞被归类为眼优势组 4(见文本图)。12)。时间，1 秒。

响应(**Text-fig. 11A, B**)，当两只眼睛平行使用时，这种反应大大增强(**C**)。现在，此外，细胞对向左运动的反应很弱，表明这具有兴奋作用而不是抑制作用。双眼协同作用通常是一种有用的方法，可以带来有关感受野的额外信息。

在我们之前对 45 个皮质细胞的研究中(**Hubel & Wiesel, 1959**)，有明确的证据表明，只有五分之一的细胞受到两只眼睛的影响。在目前的研究中，84% 的细胞属于这一类。这种差异无疑与双目刺激技术精度的提高有关。首先在主视眼上绘制了一个视场，并确定了最有效的刺激类型。然后将这种刺激作用于另一只眼的相应区域

的眼睛。最后，即使非主视眼没有反应，也要同时刺激两只眼睛，看看它们的作用是否协同。通过这些方法，经常观察到非主视眼的影响，否则可能会被忽视。



Text-fig. 11. 在双眼受影响的细胞的接受野上，一条  $1 \times 20$  的狭缝水平地前后移动。A，左眼；B，右眼；C，双眼。细胞显然更喜欢从左到右的运动，但当两只眼睛同时受到刺激时，它也会对相反的方向做出反应。视场直径为 20，位于距中央区域 50 处。时间，1 秒。

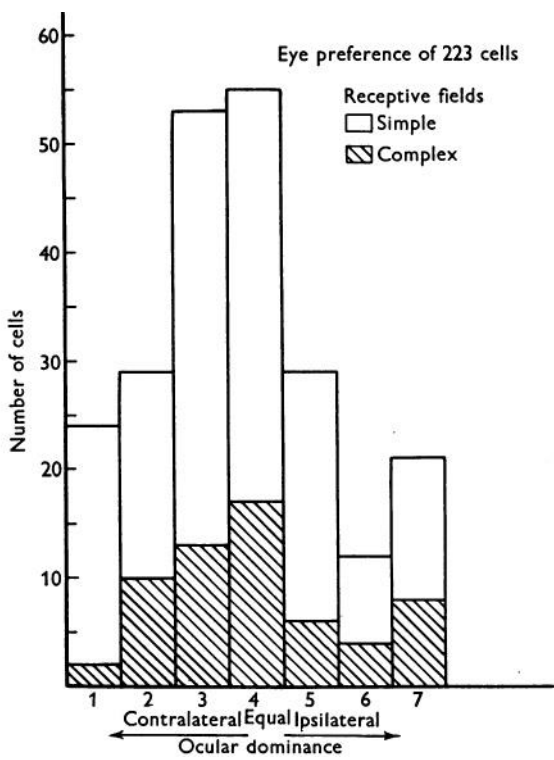
在本系列的 303 个细胞中，对 223 个细胞进行了两只眼睛的影响比较。其余的细胞要么没有得到充分的研究，要么属于只有在两只眼睛同时受到刺激时才会被激活的一小群细胞。所有细胞的视场都位于或靠近中央区域。223 个细胞被细分为 7 组，如下：

- | 集团  | 眼优势          |
|-----|--------------|
| 1   | 完全对侧         |
| 2*  | 对侧眼比同侧眼更有效   |
| 3 * | 对侧眼比同侧眼略微有效  |
| 4   | 两眼发挥的作用无明显差异 |
| 5   | 同侧眼效果稍好      |
| 6*  | 同侧眼更有效       |
| 7   | 完全同侧         |

\*这些细胞群包括非优势眼(本身无效)可能影响对优势眼刺激的反应的细胞。

文本图中给出了这 7 组细胞分布的直方图。12. 在某种程度上，将一个单元分配给一个特定的组是任意的，但许多细胞不太可能被一个以上的组错位。也许最有趣的特征是

直方图显示其缺乏对称性:对侧眼占主导地位的细胞比同侧眼占主导地位的细胞多得多(106 比 62)。我们得出的结论是,在猫的纹状皮层中代表中央视觉的部分,绝大多数细胞受到两只眼睛的影响,尽管一个细胞到另一个细胞的相对眼优势有很大差异,但平均而言,对侧眼睛的影响更大。由于阴影部分



Text-fig. 12. 根据眼优势,从视觉皮层记录的 223 个细胞的分布。直方图包括简单视场的细胞和复杂视场的细胞。阴影区域表示具有复杂接受野的细胞分布。1 组细胞仅受对侧眼驱动;2 组细胞有明显的对侧眼优势,3 组有轻微的优势。第 4 组细胞在两眼间无明显差异。第 5 组同侧眼占轻微优势,第 6 组显著;第 7 组细胞仅受同侧眼驱动。

Texrt-fig. 图 12 显示,没有迹象表明具有复杂感受野的细胞的各种优势 g- ioup 之间的分布与整体种群的分布不同。

对侧眼的皮质偏向可能与猫的视神经中交叉而非交叉纤维的优势有关

小册子(Polyak, 1957, 第 788 页)。交叉和未交叉束纤维之间的数值不平等通常被认为与鼻半视野和颞半视野大小的不平等有关,因为这两种不平等在眼睛侧向放置的低等哺乳动物中最为明显,而在高等哺乳动物、灵长类动物和人类中逐渐变得不那么重要。Thompson 等人(1950)表明,例如,在兔子身上,有一个相当大的皮质区域接收来自外围对侧视野部分的投影,这在同侧视网膜(“颞月牙”)中没有表现出来。我们的研究结果与视野的更中心部分有关,表明猫视束中交叉和未交叉纤维数量的差异可能并不完全是由颞场月牙区中有接受野的纤维来解释的。

### 第三部分

#### 猫视觉皮层的功能性细胞结构

在本文的前两部分中,细胞是单独研究的,没有注意到它们在皮层内的分组。我们已经表明,功能性细胞类型的数量非常大,因为细胞可能在几个独立的生理特征上有所不同,例如,它们的感受野在视网膜上的位置、它们的感受野组织、它们的轴向和它们的眼优势组。在本节中,我们将试图确定细胞是否在这些特征方面随机分散在皮层中,或者是否有一种或多种特征被邻近细胞共享的趋势。皮层的功能结构不仅本身看起来很有趣,而且还有助于解释第一部分中描述的各种复杂的反应模式。

#### 结果

用三种方法研究了脑皮层的功能结构。这些方法各有优点和局限性,在一定程度上是互补的。

(1)按顺序记录细胞。最有用和方便的程序是尽可能多地收集在微电极穿透皮层时遇到的每一个长序列细胞的信息,并从连续的组织学切片中重建电极轨迹。然后可以确定生理特征(如接受野位置、组织、轴方向或眼优势)如何随皮质位置而变化。这种方法的成功



描绘具有恒定生理特征的区域取决于电极通过每个区域时检查许多单位的可能性。如果区域很小，电极只能分辨其中的一到两个细胞，那么它们可能会逃避检测。被分解的细胞越少，区域就必须越大才能被检测到

所  
有  
人 。

(2)未解决的后台活动。在某种程度上，孤立单元之间的空间通过研究监视器上可以听到的噼啪声的未解决的背景活动而被连接起来，并被认为主要来自许多细胞的动作电位。结论是，是细胞而不是纤维引起了这种活动，因为当电极离开灰质进入皮层下白质时，这种活动突然停止了。此外，与最佳定向狭缝引起的显著增加相比，漫射光没有引起活动的变化。这表明传入纤维的末端分枝对背景的贡献很小，因为大多数膝曲状细胞对漫射光有积极的反应(Hubel, 1960)。在大多数穿透中，当电极穿过皮层灰质的 2-6 层时，未解析的背景活动持续存在。

背景活动有许多用途。它表明电极尖端范围内的细胞具有共同的接受场轴方向。同样，人们可以用它来判断附近的细胞是否只受一只眼睛(1 组或 7 组)的驱动。当背景活动受到两只眼睛的影响时，人们无法区分属于两个单眼组(1 和 7)的细胞混合物和每个细胞都来自两只眼睛的细胞群。但即使在这里，人们至少也可以评估两只眼睛对电极附近的一组细胞的相对影响。

(3)多重记录。在 303 个细胞的系列中，78 个细胞以 2 组为一组，12 个细胞以 3 组为一组。除非不同细胞的峰值显示出明显的振幅差异，并且除非每个单元都满足单单元记录所需的标准，即给定电极位置的振幅和波形相对恒定，否则记录不被视为多重记录。

在这样的多重记录中，人们可以确信这些细胞是近邻，并且一致的刺激条件占了上风，因为这些细胞可以同时受到刺激和观察。这样就避免了评估长时间内连续记录的一些困难，在这些困难中，有时很难保证眼睛位置、麻醉水平和准备条件的绝对恒定。

用刚才概述的三种方法检查了几种生理特征的区域变化。对《生理》杂志特别感兴趣的

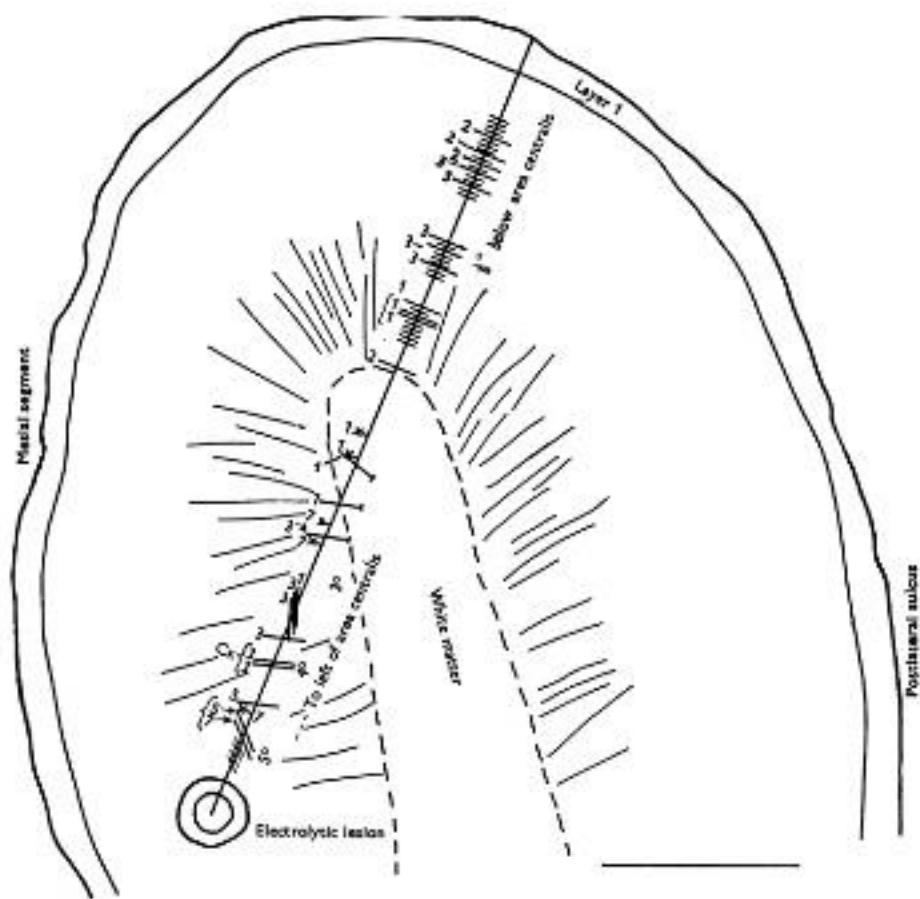
本研究的内容包括接受野轴方向、接受野在视网膜上的位置、接受野组织和相对眼优势。这些将在下面的段落中分别描述。

### 接受场轴的方向

接受场轴的方向是通过几种方式确定的。当野很简单时，兴奋区和抑制区之间的边界足以直接建立轴。无论是简单场还是复杂场，都可以根据最有效刺激的方向确定轴。对于大多数场，当狭缝或边缘与最佳位置成直角时，没有响应。通过从这个零位置改变刺激方向来检查接受场轴方向，以便找到刚刚引起响应的两个方向，并通过平分它们之间的角度。通过这些程序中的一个或另一个，通常可以确定接受场的方向在 5 或 100 以内。

接受野轴的方向是一个重要变量的最初迹象之一来自于多次录音。接受野的坐标轴总是有相同的方向。在 Text-fig 中已经给出了一个 3 单元记录的例子。10. 因此，具有共同轴向的细胞不会在皮层中随机分散，而是倾向于聚集在一起。通过比较按顺序绘制的细胞场，研究了包含这些细胞群的区域的大小和形状。很明显，连续记录的细胞也倾向于具有相同的轴向，并且每次穿透由几个细胞序列组成，每个序列具有共同的轴向。背景中任何未分化的单元对刺激方向的反应最好，这对激活被研究的细胞是最有效的。在穿越了一段距离后，电极将进入一个区域，在这个区域中，不再有任何单一的最佳方向来驱动背景活动。电极只要稍微向前移动，就会进入一个新方向最有效的区域，随后的细胞都将具有该方向的接受野。从一个区域到另一个区域的角度变化是不可预测的；有时几乎察觉不到，有时则很大(45-90°)。

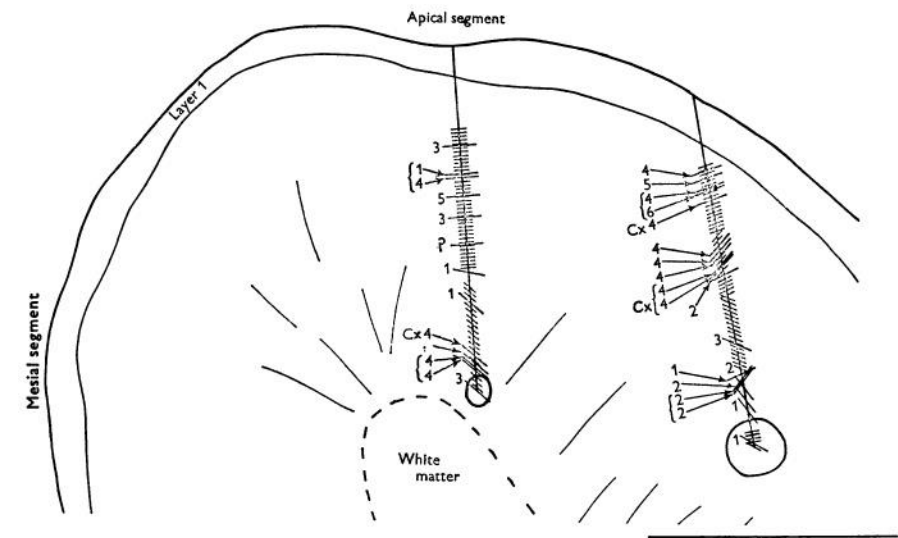
文字图 13 显示了通过后外侧回对额叶部分的清晰摄像头追踪。电极轨迹垂直于表面进入，沿平行于纤维束的方向穿过根尖段，然后穿过下面的白质，最后斜穿过中段的一半厚度。在穿透的末端形成一个损伤。合成显微照片(P1. 1)显示病变



Text-fig. 13. 微电极穿透侧回的重建(另见 P1. 1). 电极进入与表面垂直的根尖端, 并保持与深部纤维束平行(用径向线表示), 直到到达白质; 在中段灰质中, 电极的走向是斜向的。较长的线表示皮层细胞。线右端的横杆表示皮层细胞的轴突。场轴方向用每条线的方向表示; 与轨迹垂直的线表示垂直方向。大括号表示同时记录的单位。复杂的接受域用“Cx”表示。来自外侧膝状体的传入纤维用 x 表示, 代表“on”中心; A, 表示“开”中心。视网膜上接受野的大致位置显示在穿透的右侧。较短的线条表示观察到未解决的背景活动的区域。穿透左侧的数字指的是眼优势组(见第二部分)。比例为 1 毫米。

以

以及电极轨道的第一部分。在穿透过程中记录的单位在文本图中表示。图 13 用跨越轨迹的较长线条表示;未解决的背景活动由较短的线。最有效刺激的方向由线的方向给出,与轨迹垂直的线表示垂直方向。对于穿透的第一部分,通过根尖段,所有细胞以及背景活动的场方向都是垂直的。



Text-fig. 14. 后外侧回顶端段的两个穿透重建, 靠近其前端(就在文本图中的前断续线后面)。1, 也见 P1。2).内侧穿透略斜, 外侧一明显如此。所有感受野均位于中央区 1° 范围内。约定俗成见文本图。13. 比例 1 毫米。

从白质和灰质中记录了纤维。其中三种纤维是皮层细胞的轴突, 具有各种倾斜方向的视野;4 个是外侧膝状体的传入纤维。在内侧节段遇到三个短序列, 每个序列具有不同的共同场取向。这些序列加在一起占据的距离小于顶端段的全厚度。

在另一个实验中, 文本图。14 和 P1。2, 在后外侧回的顶端做了两个小孔。内侧穿透(图中左侧)开始时几乎与皮层垂直, 但越来越偏离深部纤维束的方向。在这种穿透中, 有三种不同的轴向, 其中第一种和第三种通过长序列持续存在。

在横向跑道上有九个方向。从一开始，这条轨道就更像椭圆形，随着它的发展，它变得越来越像椭圆形。

正如文本图的例子所说明的那样。13 和 14，随着电极和纤维束(或顶端树突)方向之间的夹角变大，取向变化的频率有明显的增加趋势。外侧回和后外侧回在其顶端段的极端曲率使得很难获得正常的穿透;尽管如此，有 4 个穿入是正常的或几乎正常的。在这四次穿甲弹中，都没有发生轴线方向的变化。另一方面，在所有的斜射穿透中都有一些场方向的变化。如图所示。14，大多数开始时几乎垂直于表面的穿透随着深度的增加而变得越来越倾斜。在这里，电极在不改变接受场方向的情况下穿过的距离随着穿透的推进而变得越来越小。

可以得出结论，纹状皮层被分成离散的区域，在这些区域内的细胞具有共同的接受场轴方向。有些区域从皮层表面延伸到白质;很难确定它们是否都是这样。通过测量接收场方向变化之间的距离，可以对它们的形状有一些了解。从这些测量结果来看，似乎一般形状是柱状的，毫无疑问是被脑回的任何曲率扭曲了，这将使表面的末端比白质的末端更宽;而在脑沟深处，则会产生相反的效果。地表柱的横截面尺寸和形状只能粗略估计。我们的大部分信息都是关于它们在冠状面的宽度，因为斜穿是在这个平面上进行的。在表面上，这个宽度可能在 0.5 毫米左右。关于平行于脑回长轴方向的横截面尺寸，我们所知甚少。对皮质表面的初步测绘表明，这些柱的横截面形状可能非常不规则。

#### 视网膜上感受野的位置

地形。Minkowski(1913)和 Talbot & Marshall(1941)分别在解剖学上和生理学方法上建立了猫的纹状皮层上视网膜的系统表征。虽然在本研究中没有尝试对纹状皮层的所有部分进行地形图绘制，但在代表视网膜外围部分的皮层区域进行的少数穿透证实了这些发现。在文本的前中断线(图 1)前面记录的细胞在上视网膜有接受野;在后断线后面的一个穿透处的细胞有远低于水平线的感受野

视网膜的子午线(接受下视网膜深色素非绒毡部分投射的皮质区域未作记录。)在几次延伸到外侧回中(半球间)段的穿透中,随着电极的推进,接受野越来越向外移动到每个视网膜的同侧半部分(文本图 2)。13)。在这些穿透中,随着电极的推进,进入视网膜外围的运动场发生得越来越快。在远至外侧后回外侧段(外侧后沟内侧)的三次穿透中,随着电极的推进,接受野位置也出现了明显的渐进式移动。这里的移动也是沿着水平子午线,再次进入两个视网膜的同侧半部分。因此,这证实了 Talbot & Marshall(1941)和 Talbot(1942)的发现,即在每个半球都有第二个横向放置的对侧半视野的表示。本文将不再进一步讨论视觉区 II 的主题。

位于文本断续线之间的大皮层区域内的细胞。在中央视觉区域有它们的接受野,并延伸到中段和外侧沟 2-3 毫米的距离。这里我们指的是中央区,直径约为 50 英寸,周围的区域约为  $2-3^{\circ}$ 。绝大多数细胞的接受野被限制在两个视网膜的同侧半部分。在视网膜上覆盖数度的感受野常常在正中经络处短暂停止。只有在极少数情况下,感觉野才会溢出到对侧半视网膜;即使出现,也只差  $2-3^{\circ}$ ,这一距离与某些猫在确定中央区域时可能出现的误差相当。

由于中央区域的皮质表征很大,因此当电极倾斜前进时,人们只会期望接收野位置发生非常缓慢的变化(文本图 2)。13)。事实上,在穿过外侧回顶点并向两侧延伸 1-2 毫米的穿透中,通常没有可检测到的接受野的进行性移位。在沿副矢状面线或在同一冠状面相距 1-3 毫米的穿透中(文本图。接受野再次具有几乎相同的视网膜位置。

邻近细胞的视网膜表征。一个令人感兴趣的问题是确定视网膜的这种详细的地形表征是否一直保持到细胞水平。从刚才描述的结果来看,人们可能会想象邻近皮质细胞的接受野应该有几乎相同的视网膜位置。在正常穿透皮层时记录的细胞序列中,感受野应该是重叠的,对于斜穿透,可以检测到

野战阵地上的 **chang** 应该是系统的。在下面的段落中，我们将考虑相邻细胞，特别是一列内的细胞的相对视网膜位置。

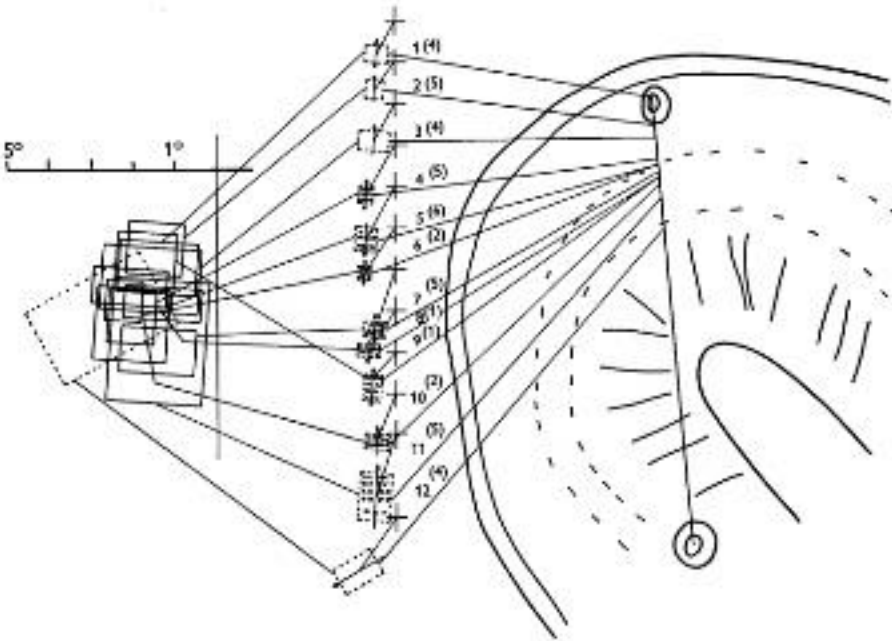
在所有的多重记录中，同时观察到的细胞的感受野都位于视网膜的同一区域。通常，这些感受野是重叠的，但它们精确地重叠在一起是不寻常的。例如，磁场经常沿着一条垂直于它们的轴线的线交错排列。同样，在长时间的皮层穿过程中观察到的连续的接受野在位置上也有所不同，通常以一种明显随机的方式。文字图 15 显示了在穿透皮层的早期记录的 12 个细胞的序列。一个损伤是在观察序列中的第一个细胞时形成的，另一个是在穿透结束时形成的；它们在图右侧的皮层图中有所显示。在图的中心，每个接受野的位置相对于中央区域(用十字标记)显示；每个感受野都在中央区下方和左侧几度。可以看到，序列中除了最后一个以外的所有场都具有相同的轴向；因此，前 11 个单元格占据了同一列。除了前三个细胞和最后一个细胞(第 12 个细胞)，其他细胞的排列都很简单。5 号和 6 号细胞被记录在一起，8 号和 9 号细胞也是如此。

在图的左半部分，所有这些感受野的近似边界都是重叠的，以表明重叠的程度。从细胞到细胞，接受野的位置没有明显的系统变化。位置的变化大约等于序列中最大的接收野所占的面积。毫无疑问，这种变化是真实存在的，而不是在连续的细胞记录之间发生的眼球运动所产生的伪影。在研究每个细胞时，眼睛的稳定性得到了检查，任何眼球运动的趋势都很容易被观察到的感觉野的明显运动所探测到。此外，同时记录的 5 号和 6 号细胞以及 8 号和 9 号细胞的感受野位置明显不同；这里的眼球运动问题是不相关的。

文本图 15 说明了一个一致的，有点令人惊讶的发现，即在由共同视场轴方向定义的列内，随着电极的推进，视场位置沿着视网膜没有明显的进展。即使电极经常斜穿过柱体，进入一侧并离开另一侧，情况也是如此。如果柱内有任何详细的地形表现，也会被叠加的、显然是随机交错的电场位置所掩盖。我们得出的结论是，在这个微观水平上，视网膜位置的表示不再严格成立。

接受域组织

多个记录。在多个记录中一起观察到的细胞的接受野总是具有相似的复杂性，即它们的组织结构要么都是简单的，要么都是复杂的。在大约三分之一的多重记录中，细胞具有相同的详细野组织;如果简单，它们具有相似的兴奋性和抑制性分布



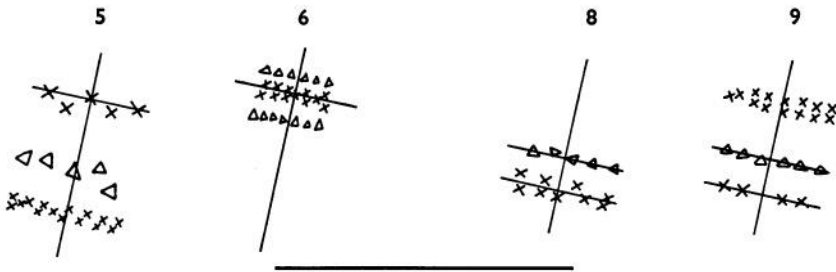
Text-fig. 15. 通过后外侧回前端附近的顶端和中段重建部分电极轨迹。制作了两个病变，第一个是在从第一个单元记录后，第二个是在穿透结束时。只有前十二个细胞被表示出来。断续线表示第4层的边界。

在图的中心部分，每个接受野的位置，用断线标出，是相对于中心区的，用一个十字表示。细胞按顺序编号，1-12。括号内的数字为眼优势组(见第二部分)，同时观察 5、6、8、9 单元。前三个视场和最后一个视场在组织上比较复杂;其余的都很简单。X，激发区域;A，产生抑制作用的区域。请注意，除了最后一个以外，所有的感受野都有相同的轴向(9.30-3.30 点钟)。箭头表示平行于接受野轴方向的狭缝的首选运动方向。

在图的左边部分，所有的接受野都是重叠的，以表明大小的重叠和变化。垂直线和水平线代表经络，在中央区域相交。在水平子午线上标度，每细分 10 条。



区域;如果复杂,它们需要相同的刺激来激活。通常,这些视场的视网膜位置并不完全相同,而是如上所述的交错分布。在三分之二的多重记录中,细胞的感受野排列有不同程度的不同。两种不同感受野排列的多重录音似乎很有趣,值得单独描述。

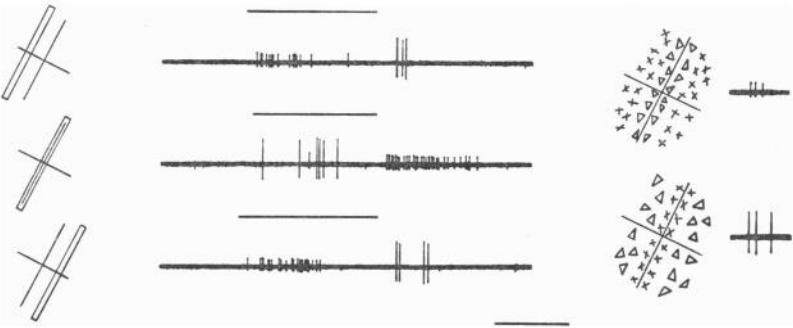


Text-fig. 16. 两对同时记录的细胞(5 号和 6 号, 8 号和 9 号)的接受野的详细排列。15)。图 5 和图 6 的交叉是重叠的,图 8 和图 9 的交叉也是重叠的。注意 5 的上兴奋区是叠加在 6 的兴奋区上的;而 8 的两个区域都叠加在 9 的抑制性和下兴奋区上。规模、10。

在多次录音中,感受野以这样一种方式重叠,即一个或多个兴奋或抑制部分重叠。文本图的细胞对 5 和 6 以及 8 和 9 提供了两个例子。15. 它们的字段在文本图中重新绘制。16. 单元格 5 和 6 的字段分别绘制(文本图。16A)但它们实际上是重叠的,因此参考线可以想象为重叠的。因此,6 号细胞的“on”中心直接落在 5 号细胞的“on”侧上方,这两个细胞倾向于一起发射适当放置的刺激。类似的情况也存在于 8 号和 9 号细胞(文本图)。16 B)。9 的电场被放置,使其“关闭”区域和较低、较弱的“打开”区域叠加在 8 的两个区域上。这两个细胞又倾向于一起放电。这些例子表明相邻的细胞可能有一些共同的输入。

在 43 个多重记录中,有 8 个细胞对光刺激有相互反应。文本图中显示了两个细胞对静止点相互响应的例子。17. 每只眼睛的两个感受野几乎是重叠的。这些感受野由细长的斜向中心区域组成,一个细胞是抑制性的,另一个细胞是兴奋性的,两侧是相反类型的区域。而不是像细胞那样,对一个最佳定向的固定狭缝做出反应而一起放电

在 Text-fig. 16, 这些细胞给出了相反类型的反应, 一种是抑制性的, 另一种是兴奋性的。有些细胞对狭缝或边缘的来回运动也有相应的反应。其他地方已经给出了例子 (Hubel, 1958, 图 9;1959 年,Text-fg. 6).这些细胞对



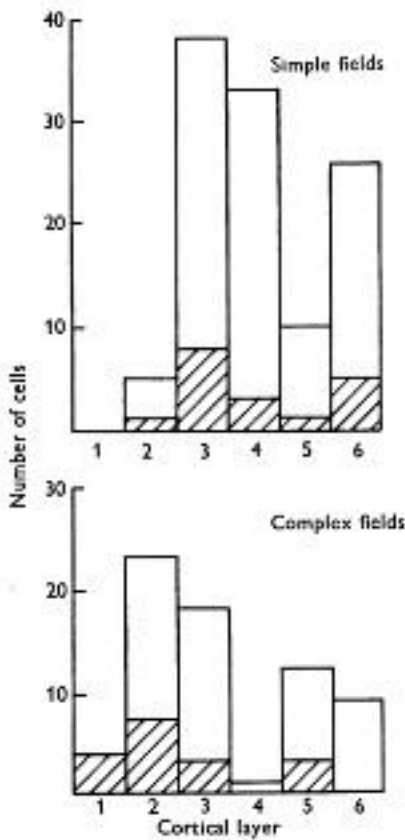
Text-fig. 17.同时观察到的两个细胞对静止刺激作出反应的记录。这两个接受野显示在右边, 虽然它们是分开画的, 但它们是重叠的。每个接收野对应的细胞由图右侧的尖峰表示。在每条记录的左侧显示了狭缝 tx 2 相对于这些字段的位置。

两个细胞双目驱动(优势组 3);在左眼(对侧)绘制视野;中央区域下方和左侧的 20 个视场位置  
时间, 1 秒

感受野组织与皮层分层的关系。在一次典型的穿过皮层的穿透中, 发现了许多不同的感受野类型, 有些简单, 有些复杂。即使在同一列中, 也能看到简单和复杂的场。(在 Text-fig. 13 和 14 复杂字段用符号 Cx' 表示;在 Text-fig. 15, 字段 1-3 是复杂的, 4-11 是简单的, 都在一个列内。)人们试图了解不同的领域类型与大脑皮层的 layers 之间是否存在关系。这很困难, 有几个原因。在 nissl 染色的切片中, 猫的纹状皮层各层之间的边界远不如灵长类动物大脑中清晰;甚至连纹状皮层的特征——第四层也常常界限不清。因此, 即使一个细胞的位置直接以病变为标志, 也不能总是确定地识别出皮层的层。对于大多数细胞来说, 位置是间接得到的, 通过深度读数和在穿透的其他地方造成的损伤:这些确定比直接确定更容易产生错误。此外。很少有穿透是在与分层平行的方向上进行的, 因此电极穿过紫盆的距离是

短，与电极位置的误差相应更重要

在 Text-fig 的直方图中给出了 179 个细胞在不同层之间的分布情况。18. 所有细胞都被记录在至少造成一个病变的穿透中;阴影部分指的是单独标记有病变的细胞。如单独的直方图所示，简单视场细胞以及具有复杂视场的细胞广泛分布在整個皮层中。具有简单视场的细胞在第 3 层、第 4 层和第 6 层最多。特别有趣的是明显的。紫菜 4 中复杂的田地非常罕见，而这里的简单田地是如此丰富。这在文本图中也有说明。图 15 显示了 8 个细胞的序列



Text-fig. 18.179 个细胞分布在不同皮层中，113 个为简单场，66 个为复杂场。所有细胞都被记录在至少有一个电解损伤被记录 and 识别的穿透中;阴影区域指的是被损伤单独标记的细胞。特别注意紫红色 4 中简单电场和复杂电场出现的显著差异。

从第 4 层记录，都有简单的场。这些发现表明，细胞可能在一定程度上根据场的复杂性被隔离，简单场和复杂场被一起映射的罕见程度与这种可能性是一致的。

眼优势

在 34 次多次记录中，眼优势组(见第二部分)被确定为两个或所有三个细胞。在其中的 11 个记录中，细胞之间的眼优势有明显的差异。同样，在单次穿透中，按顺序记录的两个细胞在眼睛优势上也经常不同。来自几种不同眼优势类型的细胞不仅出现在单个穿透中，而且也出现在所有细胞具有共同轴向的序列中。因此，在由共同轴向定义的单个柱中，存在不同眼显性的细胞。一系列内的细胞序列由 Text-fig 的细胞 1-11 组成。15. 这里的眼睛优势范围从完全对侧(组 1)到强烈同侧(组 6)。同时记录的两个细胞 5 和 6 以对侧眼睛为主。

虽然这些结果表明，在单个柱中存在不同的眼优势细胞，但仍有一些分组的迹象。首先，在 34 个多重记录中的 23 个中，同时观察到的细胞属于同一眼优势组。其次，在许多穿透中，具有相同相对眼优势的细胞的短序列可能比随机散射所期望的更常见。文本图中显示了几个短序列。13 和 14。当这些序列由具有极端单侧优势的细胞(优势群 1、2、6 和 7)组成时，未分化的背景活动通常也主要由一只眼睛驱动，这表明其他邻近单位也有类似的眼睛偏好。如果具有共同眼睛优势的细胞实际上是按区域分组的，那么这些组似乎相对较小。这些细胞可以排列成巢状，也可以想象成非常窄的柱状或薄层状。

总之，由共同场轴方向定义的柱内的细胞不一定都具有相同的眼优势;然而，就这一特征而言，细胞似乎也不是在皮层中随机分散的。

讨论

阐述简单和复杂接受野的方案

将外侧膝状体细胞的反应与纹状皮层的反应进行比较，可以发现这两种结构中细胞的接受野组织存在着深刻的差异。对大脑皮层

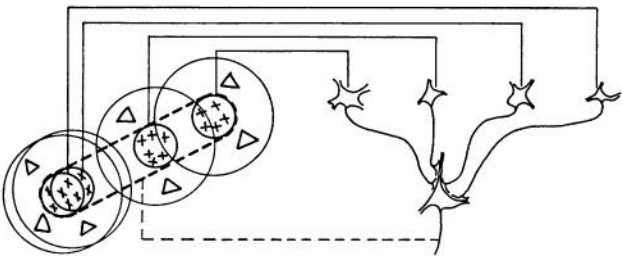
细胞，特别是定向的线和边界，倾向于取代圆形斑点作为最佳的刺激，运动成为刺激的一个重要参数，漫射光实际上变得无效，只要有足够的刺激，大多数细胞都可以从两只眼睛中被驱赶出来。由于外侧膝状细胞向纹状皮层提供主要的，也可能是唯一的视觉输入，因此这些差异一定是纹状皮层本身内部整合机制的结果。

目前我们还没有直接的证据来证明皮层是如何转换传入的视觉信息的。理想情况下，人们应该确定一个皮层细胞的特性，然后逐一检查投射到该细胞上的所有传入信号的接受野。在侧膝状神经中，人们实际上可以同时从一个细胞和它的一个传入事件中进行记录，在这个方向上已经有了一个开始(Hubel & Wiesel, 1961)。在像大脑皮层这样复杂的结构中，现有的技术对于这种方法来说似乎是完全不够的。在这里，我们必须依靠不太直接的证据来提出解释我们所发现的转变的可能机制。

简单皮层接受野相对缺乏复杂性表明，这些代表了膝状神经信号修改的第一个或至少是非常早期的阶段。无论如何，我们还没有发现具有介于膝状和简单皮质野之间的接受野类型的细胞。为了解释简单皮质场的兴奋区和抑制区在空间上的排列，我们可以想象在每个简单型细胞上聚集着起源于膝状的纤维，它们的“开”或“关”中心位于相应的视网膜区域。例如，具有文本图中所示类型的接受野的皮质细胞。2c可能接收到来自一组外侧膝状细胞的投射，这些细胞具有“上”野中心，分布在图中通过交叉指定的狭长中心区域。这样的投影系统如图所示。19. 一束落在这个细长的中心区域的光会激活所有膝状细胞，因为对每个细胞来说，中心效应将大大超过落在细长区域内的视场外围片段的抑制作用。这就等于说，膝状细胞会对宽度等于其场中心直径的狭缝做出反应，这是我们已经反复证实的事实。皮质场的抑制性侧翼将由膝状场外围的剩余外围部分形成。这些侧翼可以通过适当放置在“远离”中心的膝状细胞而得到加强和扩大。这种侧翼效能的增加似乎是解释皮层细胞对漫射光相对漠不关心的必要条件。

Text-fig 提出的排列方式。19 将与我们的印象一致，即大脑皮层接受野中心(或侧翼)的宽度

字段，如 **Text-fig. (2F)**与膝曲性接受场中心的直径具有相同的数量级，至少对于中心区域内或附近的场而言是如此。因此，尽管许多皮质野的总尺寸相对较大，但膝状接受野中心的小尺寸所隐含的精细辨别并不一定在皮质水平上丢失，相反，它被纳入了皮层野的详细亚结构。



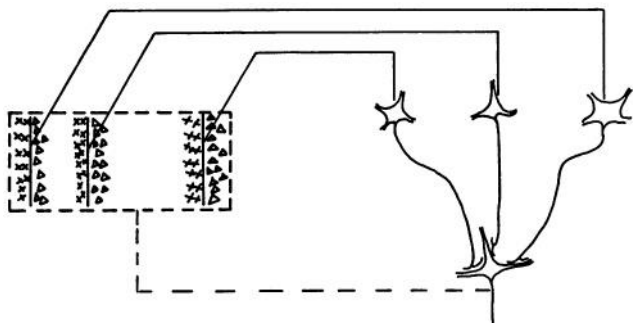
**Text-fig. 19.** 解释简单感受野组织的可能方案。大量的外侧膝状细胞(图中右上方有四个)在视网膜上沿一条直线排列着具有“on”中心的感受野。所有这些都投射在一个皮质细胞上，这些突触被认为是兴奋的。然后，皮层细胞的接受野将有一个细长的“开启”中心，如图左侧接受野图上的断续线所示。

以类似的方式，文本图的简单领域。2D-G 可以通过假设传入的“开”或“关”中心膝状细胞的场中心被适当地放置来构建。例如，场型 G 可以由膝状传入细胞形成，“off”中心位于边界下方和右侧的区域，“on”中心位于边界上方和左侧。如果两个侧翼被“开”中心的传入事件不均匀地加强，就会产生侧翼区域的不对称，就像在场 E 中一样。

**Text-fig 的模型。19** 基于兴奋性突触。在这里，对照亮感受野的抑制性部分的放电抑制被认为是强张性兴奋消退的结果，即抑制发生在较低的水平上。从对侧膝状体的研究中可以清楚地看出，这种机制发生在视觉系统中，其中一个“关闭”中心的细胞在照亮其野中心时受到抑制，因为它的主要兴奋性传入神经的放电受到抑制(Hubel & Wiesel, 1961)。然而，在提出的方案中，人们应该考虑直接抑制性连接的可能性。在**Text-fig**。我们可以用抑制性末梢代替任何兴奋性末梢，只要我们用相反类型的细胞代替相应的膝状细胞(“上”-中心代替“下”-中心，反之亦然)。到目前为止，这两种机制都有各自的特点

没有被区分，但没有理由认为两者都不会发生。

假设这些细胞直接从外侧膝状体接收传入信号，就不容易解释复杂场的性质。相反，第一部分中提到的简单场和复杂场之间的对应关系表明，具有复杂场的细胞具有更高阶，具有简单场的细胞作为其传入。这些简单视场都具有相同的轴向，但它们在视网膜上的确切位置会彼此不同。文本图中给出了这种方案的一个例子。20.图中假设的细胞有这样一个复杂的场



Text-fig. 20.解释复杂感受野组织的可能方案。许多具有简单感受野的细胞，其中三个被图示，被想象投射到一个更高阶的皮质细胞。每个突出的神经元都有一个接受野，如图所示排列在左边:一个兴奋区在左边，一个抑制区在垂直直线边界的右边。接收野的边界在一个由断续线勾勒的区域内交错排列。任何垂直边缘的刺激落在这个矩形上，无论其位置如何，都会激发一些简单场细胞，从而导致高阶细胞的激发。

ofText-figs. 5 和 6;人们可以想象，它从一组具有 C 型场的简单皮层细胞接收传入信号，文本图。2，都具有垂直轴方向，并沿水平线交错排列。光的边缘会激活一个或多个这样的简单细胞，无论它落在复杂场的哪里，这往往会激发高阶细胞。

类似的方案可能会被提出来解释其他复杂单元的行为。人们只需要使用相应的简单场作为构建块，在一个适当宽的区域内错开它们。具有 Text-fig.中所示属性的单元格。3 需要两种类型的水平方向的简单字段，“off”中心在水平线之上，“on”中心在水平线之下。与这些中心区域相同宽度的狭缝只会强烈激活那些长窄的细胞

覆盖的中心。诚然，与此同时，许多其他细胞的外围电场的一小部分也会受到刺激，但我们或许可以假设，这些相反的影响相对较弱。对于水平方向以外的其他方向，狭缝对简单细胞的影响很小或没有影响，因此不会激活复杂细胞。小的斑点无论在什么地方照射，都只能产生微弱的“开启”反应。扩大斑点不会产生响应的总和，除非扩大是在水平方向上；其他任何情况都将导致入侵先前场的相反部分，并取消相应细胞的响应。因此，该模型似乎可以解释许多观察到的复杂场的特性。

诸如 Text-figs 的建议。19 和 20 显然是尝试性的，不应该从字面上解释。至少，简单的接受野代表了皮层整合的早期阶段，而复杂的接受野代表了后期阶段，这似乎是有可能的。不管这个过程细节如何，一个复杂的感受野也很可能是由具有共同轴向的简单感受野建立起来的。

乍一看，似乎有必要想象一个高度复杂的相互连接的纠结，以便将具有共同轴方向的细胞连接起来，同时使具有不同方向的细胞在功能上分离。但是，如果我们转向第三部分关于功能性细胞结构的结果，我们立即看到，在离散列中聚集在一起的正是我们需要在我们的方案中相互连接的细胞。每个聚集体的细胞都有共同的轴向，简单场的位置错开大致是解释大多数复杂场大小所需要的(参见文本图 2)。此外，从组织学角度来看，这些细胞相互连接的可能性很大：的确，皮层中放射状连接的特别丰富程度与这些区域的柱状形状非常吻合。

原本令人费解的具有共同轴向的细胞聚集现在有了新的含义。我们可以试探性地把每个柱体看作是皮层的一个功能单位，在其中，简单的场被精心设计，然后依次合成复杂的场。在单个列中发现的各种各样的简单和复杂的场(文本-图 15)表明，列中细胞之间的连接是高度特异性的。

与外侧膝状体相比，我们现在可以开始认识到纹状皮质细胞数量大幅增加的重要性。在皮层中有大量的信息消化，每一个视野的小区域在一列又一列中反复地表示，首先是一个接受野方向，然后



另一个。每列包含数千个单元格，一些单元格有简单的字段，另一些有复杂的字段。在接收来自中央区的投射的皮层部分，接受野较小，想必单位面积的视网膜需要更多的细胞柱；因此，在视网膜中央区域，皮质投影不成比例地大。

### 复杂 receptive fields

用小的圆形光点刺激视网膜并记录单个视觉细胞的方法在研究猫的视觉系统中是一种有用的方法。在从视网膜到皮层的通路中，用这种方法绘制出的兴奋区和抑制区足以解释对静止和运动模式的反应。只有当到达具有复杂视场的皮质细胞时，这种方法才会失败，因为这些视场通常不能被分为兴奋区和抑制区。与直接的小点法不同，人们必须求助于试错系统，并试图根据最有效地影响放电的刺激来描述每个细胞。这里存在着高估或低估最有效刺激的复杂性的风险，在细胞的功能描述中相应地缺乏精确度。因此，令人鼓舞的是，我们发现复杂场的性质可以通过简单的假设来解释，即它们接受来自简单场细胞的投影，第三部分的解剖学发现使这种假设更有可能。

与视网膜或外侧膝状体中的细胞相比，皮层细胞显示出明显增加的刺激参数数量，这些参数必须被指定才能影响它们的放电。这显然反映了一个从视网膜开始的持续过程。为了获得视网膜神经节细胞的最佳反应，通常只要确定圆形斑点的位置、大小和强度就足够了。扩大光斑超过视场中心的大小会提高阈值，但即使使用漫射光，也有可能通过使用足够强烈的刺激来唤起轻快的反应。对于膝状细胞，超过最佳光斑大小的惩罚比视网膜更严重，正如通过比较膝状细胞和传入纤维对同一细胞的反应所显示的那样(Hubel & Wiesel, 1961)。在视网膜和外侧膝状体中，没有证据表明任何形状比圆形更有效，或者在移动刺激下，一个运动方向比另一个运动方向更好。

相比之下，在皮层中，单场细胞的有效驱动只能通过限制性刺激来获得，这些刺激的位置、形状和方向都是特定于细胞的。有些细胞对移动的刺激反应最好，在这些情况下，运动的方向甚至速度往往是至关重要的。

漫射光充其量是一种很差的刺激，对于处于中央表征区的细胞来说，它在任何强度下通常都是无效的。

具有复杂视场的皮质细胞的一个有趣的特征可能是它们偏离了逐渐增加特异性的过程。在这个阶段，我们第一次发现，我们所认为的高阶神经元在某种意义上，其反应的选择性比为其提供养分的细胞要低。具有简单场的细胞往往只有在刺激既定向又定位正确的情况下才会做出反应。相比之下，它们应该投射到的神经元主要与刺激的方向有关，在刺激的位置方面，它们的要求远没有那么重要。因此，它们对我们称之为定向的抽象的反应被概括在相当大的视网膜区域上。

这一步骤对感知的意义只能推测，但研究几种可能性可能会引起一些兴趣。首先，神经生理学家必须最终试图解释一种形态是如何被识别的，而不管它在视野中的确切位置。作为形状识别的一个步骤，生物体可能会设计出一种机制，通过这种机制，边界的倾斜度比它们在视野中的确切位置更重要。很明显，在视野中给定的形状，凭借其边界，将激发具有复杂视野的细胞组合。如果我们移动泡沫，它会激活许多相同的细胞，只要位置的变化不足以将其完全从它们的接受野中移除。现在我们可以想象，这些特定的细胞会投射到一个更高阶的细胞上：这样的细胞很可能不会对这种形式做出反应（假设突触是兴奋的），并且视网膜图像的位置会有相当大的自由度。这样的机制也允许图像的其他转换，例如与形状向眼睛或远离眼睛的位移相关的大小变化。假设存在对特定形式有反应的细胞，那么避免为每种形式设置数千个细胞，为每种可能的视网膜位置设置一个细胞，并为每种类型的疾病设置单独的集合，显然是经济的。

图像的扭曲。

接下来，一些具有复杂视场的细胞能够在刺激在视网膜上广泛移动时以持续的方式对刺激做出反应，这表明这些细胞可能在运动感知中起着重要作用。它们能迅速适应静止的形式，而刺激在感受野内的持续运动是获得持续放电的唯一途径（文本图 1）。4 h）。据推测，传入单场细胞也能迅速适应静止刺激；由于它们交错的场，运动刺激依次激发它们，高阶细胞因此一直受到轰击。这似乎是一种克服运动问题中固有困难的优雅方法。

感知，即运动必须不是连续地而是顺序地刺激受体。

最后，上述评论同样适用于由小眼球运动引起的视网膜图像移位。正常的眼睛不是静止的，而是受到几种类型的精细运动的影响。有心理物理证据表明，在人类中，这些可能在视觉中发挥重要作用，将静止物体产生的稳定刺激转化为间歇性刺激，从而克服视觉细胞的适应性(Ditchburn & Ginsborg, 1952; Riggs, Ratliff, Cornsweet & Cornsweet, 1953)。在视觉通路的早期阶段，这种运动的效果是反复地、依次地刺激许多细胞，而不是仅仅连续地刺激少数细胞。一条给定的线或边界会在一个小的视网膜区域内来回移动；在皮层中，这将依次激活许多具有简单视场的细胞。由于不涉及大的旋转运动，这些视场将具有相同的轴方向，但不同的只是它们在视网膜上的确切位置。它们会汇聚到具有复杂视场的高阶细胞上，而这些细胞往往会被连续激活，而不是间歇性地激活。

#### 功能的细胞结构

本论文中描述的皮层的功能细分，与蒙特卡斯尔(1957)在猫的体感皮层中发现的功能细分，以及鲍威尔和蒙特卡斯尔(1959)在猴子身上发现的功能细分有一个有趣的相似之处。在这里，与视觉区域一样，人们可以根据对自然刺激的反应将皮层细分为大致呈柱状的区域，并从表面延伸到白质。这一点特别值得注意，因为迄今为止，从功能结构的角度来看，视觉区和躯体区是唯一在单细胞水平上研究的皮质区域。在这两个区域，柱状组织都叠加在众所周知的地形表示系统上——一种情况下是身体表面，另一种情况下是视野。在体感觉皮层中，柱状组织由柱状细胞对其反应的感觉亚模态决定：在一种柱状组织中，细胞受到轻触或毛发弯曲的影响，而在另一种柱状组织中，细胞受到深筋膜的刺激或关节的操纵的影响。

这两种制度之间的若干差别将立即显现出来。在视觉皮层中，视柱是由接受野轴方向的标准决定的。据推测，有多少种可识别的方向差异，就有多少种类型的脑柱。目前可以肯定的是，至少有十种或十二种，但数量可能非常大，因为不可能有两列代表完全相同的轴向。(单元格或列的细分，分成十二组

根据取向的角度显示，没有明显的哪一种群体比其他任何一种群体更占优势。另一方面，在体感皮层中，只有两种公认的柱状体。

这两个系统之间的第二个主要区别在于用于细分的标准的本质。体感皮层是根据亚模态划分的，亚模态的特征取决于传入的感觉纤维，而不是皮层对传入脉冲的任何转换。事实上，我们对躯体感觉皮层中发生的整合过程所知甚少。在视觉皮层中，输入到一列和输入到下一列之间没有模态差异，但在传入事件和皮层细胞之间的连接中，或者在皮层细胞之间的相互连接中，差异必须存在。

然而，最终，这两个皮层区域可能不会被证明是如此不同。关于躯体皮层的功能作用的进一步信息可能会使我们在现有的基础上发现第二种柱状结构。同样，在视觉系统中，未来的工作可能会揭示与本文所描述的其他细分，并基于其他标准。就目前而言，将视觉皮层中的柱视为完全自主的功能单元似乎是不明智的。而一列内不同细胞间视场大小的变化，通常与文本图中所示的相似。9 和 15 中，偶尔存在一个具有非常大的复杂场(高达约  $20^\circ$ )的细胞，这使人怀疑具有类似接受场方向的列是否可能不具有一些相互联系。

#### 双目交互

受双眼影响的细胞在纹状皮层的存在已经被几位作者观察到(Hubel & Wiesel, 1959; Cornélilis & Grüsser, 1959; Burns, Heron & Grafstein, 1960)，并在本文第二部分得到证实。我们的结果表明，两只眼睛的影响是广泛的，因为双眼效应可以在 84% 的细胞中被证明，并且两只眼睛在 70% (3-5 组) 中具有相同或几乎相同的效果。这代表了比我们最初的工作或格鲁瑟和格鲁瑟-科奈尔斯(见 Jung, 1960)所建议的更大程度的相互作用，他们发现只有 30% 的细胞受到双眼影响。

对于我们的每一个细胞，在两只眼睛中映射的感受野的比较表明，除了与眼睛优势相关的反应强度不同外，这些感受野在各个方面都是相似的。它们的组织结构相似，具有相同的轴向，并占据了两眼视网膜的相应区域。施加于两个感受野相应部位的刺激反应表现为求和。这应该

在双目视觉中是重要的，因为它意味着当一个物体产生的两个图像落在两个视网膜的相应部位时，它们对皮层细胞的单独作用应该加在一起。如果一个物体比固定点更近或更远，则可能发生图像落在相应区域上的失败，这将倾向于减少总和；如果一个场的兴奋部分与另一个场的抑制部分同时受到刺激，甚至可能导致相互拮抗。应该强调的是，对于所有简单的视场和许多复杂的视场来说，两只眼睛可能协同工作，也可能相反工作，这取决于感受野被刺激的方式；当相同的刺激照射到两个视网膜的相应部位时，它们的效果应该总是总和。

虽然在皮层中受双眼影响的细胞比例很高，但两只眼睛的影响还远远没有完全混合。不仅许多单个细胞受到两只眼睛的影响是不平等的，而且每个细胞之间的相对眼睛优势也有很大差异。这可能只是反映了两只眼睛的影响混合过程中的一个中间阶段；在这种情况下，我们可以预期高阶细胞的眼睛偏好会越来越均匀。但是，具有复杂视场的细胞在不同的眼优势群中的分布似乎与一般的皮层细胞群没有区别(文本图 1)。12)。目前，我们对两只眼睛的影响不完全混合的生理意义还没有明确的认识。一个可能的提示在于，仅凭双眼视差(即使刺激太短暂，无法改变眼睛的汇聚)，人们也可以分辨出两个物体中哪一个更近(Dove, 1841; von Recklinghausen, 1861)。如果两个视网膜以相同的方式连接到大脑，这显然是不可能的，因为这样眼睛(或一对立体图像的两张图片)可以互换，而不用用近点代替远点，反之亦然。

#### 青蛙和猫的感受野比较

最近从完整的视神经和蛙的视顶盖中分离出许多在许多方面与纹状皮层细胞相似的具有复杂视场的单位(Lettvin, Maturana, McCulloch & Pitts, 1959; Maturana, Lettvin, McCulloch & Pitts, 1960)。有间接证据表明，这些单位是视网膜神经节细胞的无髓鞘轴突或轴突末梢，而不是顶盖细胞或传出视神经纤维。与复杂的皮层细胞一样，这些单元对视野中的物体和阴影做出反应的方式，是无法从对小光点的反应中预测出来的。因此，从我们使用这个术语的意义上讲，它们具有“复杂”的特性。然而，在它们的详细行为上，它们与迄今为止在猫身上研究过的任何细胞都有很大的不同。

从视网膜到皮质的水平。例如，我们还没有看到“可擦除”的反应，也没有发现“凸边检测器”。另一方面，似乎青蛙的一些细胞对运动有不对称的反应，有些细胞有我们所谓的“接受场轴”。

假设青蛙体内描述的单位是来自视网膜神经节细胞的纤维，人们可能会问，猫体内是否也存在类似的纤维，但由于它们的体积小而被遗漏了。关于猫视神经的纤维谱，我们缺乏确切的信息；复合动作电位表明，非髓鞘纤维是存在的，尽管数量比青蛙少(Bishop, 1933; Bishop & O'Leary, 1940)。如果它们的视场不同于众所周知的同心型，那么它们在膝状细胞-皮层通路中一定没有什么作用，因为膝状细胞似乎都具有同心型视场(Hubel & Wiesel, 1961)。外侧膝状体的主要细胞(那些将轴突发送到纹状皮层的细胞)的大小相当均匀，似乎不太可能有一大群细胞未被发现。猫的视神经中最小的纤维可能投射到顶盖或前顶盖区域；鉴于在青蛙身上的工作，研究它们的接受野将是一件有趣的事。

乍一看，青蛙视觉系统中三阶神经元的复杂性只与猫的膝丘-皮层通路中的六阶神经元的复杂性相当，这似乎令人惊讶。然而，如果注意到这两种动物在解剖学上的巨大差异，尤其是青蛙没有任何皮质或背外侧膝状体，这就不足为奇了。毫无疑问，每种动物对其视觉系统的使用也存在类似的差异：与猫的高度敏锐性和多功能性相比，青蛙的视觉器官可能专门用于识别有限数量的刻板模式或情况。在猫身上，用于复杂操作的细胞的特化被推迟到更高的水平，当它确实发生时，它是由大量的细胞来执行的，而且非常详细，这可能并不是那么不合理。也许更令人惊讶的是，尽管猫和青蛙的视网膜在生理上似乎存在着深刻的差异，但它们在解剖学上却有着表面上的相似之处。用高尔基方法比较这两种动物细胞之间的联系，可能有助于我们理解这两种结构的生理学。

#### 灵长类动物皮层中细胞的接受区

我们一直渴望了解猴子视觉皮层细胞的接受区是否具有与我们在猫身上描述的相似的特性。在蜘蛛猴身上进行的一些初步实验显示出惊人的相似性。例如，在纹状区都观察到简单场和复杂场。未来的工作很可能会有结果

差异，因为猴子的纹状皮层在形态上与猫的不同。但是已经看到的相似之处表明，我们所描述的机制可能与许多哺乳动物有关，特别是与人类有关。

#### 总结

1. 通过记录单细胞的细胞外活动，研究了麻醉猫的视觉皮层。适应光的眼睛受到各种形状的白光斑点的刺激，这些斑点有静止的，也有移动的。

2. 视觉皮层细胞的接受区在组织结构上差异很大。它们倾向于分为“简单”和“复杂”两类。

3. 有几种类型的简单感受野，在兴奋和抑制(“开”和“关”)区域的空间分布上有所不同。求和发生在任何一种类型的区域内;当两个对立的区域同时照射时，它们的效果趋于抵消。漫射光对整个感受野的刺激通常很少或没有反应。由兴奋区和抑制性区域的空间安排决定的最有效的刺激配置是狭长的矩形光(狭缝)，不同亮度区域之间的直线边界(边缘)，以及浅色背景下的深色矩形条。为了获得最大的反应，这些刺激的形状、位置和方向至关重要。接受场轴的方向(即最佳刺激的方向)因细胞而异;它可以是垂直的、水平的或倾斜的。似乎没有特定的方向占主导地位。

4. 当对光的反应不能从兴奋区和抑制区的排列中预测时，接受野被称为复杂的。这样的区域通常不能被证明;当它们能够展示时，求和和相互对抗的法则就不适用了。对具有简单视场(裂隙、边缘和暗条)的细胞激活最有效的刺激，对具有复杂视场的细胞也是最有效的。与简单视场一样，刺激的方向对最佳反应至关重要。然而，复杂场与简单场的不同之处在于，只要方向合适，刺激在场中的任何位置都是有效的。

5. 中央区或附近的感受野直径从  $1^\circ$  到约  $5-6'$  不等。平均而言，复杂感受野大于简单感受野。在视网膜的更外围部分，视场往往更大。简单接受野的长而窄的兴奋性或抑制性部分的宽度通常大致等于中央区域最小的膝状接受野中心的直径。为细胞

对于对狭缝或暗条作出反应的复杂场，最佳刺激宽度通常也是这个数量级。

6. 五分之四的细胞分别受到两只眼睛的影响。在双眼受影响的细胞中，两个感受野具有相同的组织和轴向，并且位于两个视网膜的相应部分。当两个视网膜的相应部分以相同的方式受到刺激时，就会看到累加。两只眼睛的相对影响因细胞而异：对于某些细胞，两只眼睛的影响大致相等；在另一些细胞中，同侧或对侧的一只眼睛占主导地位。

7. 通过(a)比较微电极穿透皮层时按顺序记录的细胞的反应，(b)观察未解决的背景活动，(c)比较用单个电极同时记录的细胞(多个记录)来研究功能结构。发现视网膜以一种有序的方式投射到皮层上，正如先前作者所描述的那样。大多数记录都是由接收中央视觉区域投射的皮质区域进行的。人们发现，皮质可以被分割成离散的柱状结构；每个柱内的细胞都具有相同的接受野轴方向。这些柱似乎从表面延伸到白质；表面的横截面直径约为 0 - 5 毫米。在给定的柱中，人们发现了各种类型的简单和复杂的场；这些都位于相同的视网膜区域，通常是重叠的，尽管它们在视网膜的确切位置略有不同。两只眼睛的相对影响对一个柱中的所有细胞来说不一定是相同的。

8. 有人认为，包含具有共同接受野轴取向的细胞的柱是功能单位，其中具有简单野的细胞代表组织的早期阶段，可能直接从侧膝状细胞接收传入信号，而具有复杂野的细胞则具有更高的阶，从同一列内具有简单野的多个细胞接收投射。本文还讨论了这些发现对形式感知的一些可能的含义。

我们要感谢 Jaye Robinson 小姐和 Jane Chen 女士的技术协助。我们还要感谢 Sally Fox 小姐和 S. W. Kuffler 博士对本文的有益批评。这项工作部分得到了美国公共卫生服务局的研究补助金 B-2251 和 B-2260 的支持，部分由美国空军通过空军研究与发展司令部的科学研究办公室根据合同编号。Af 49(638)-713。这项工作是在美国公共卫生服务高级研究奖学金 No. 7 的任期内完成的。SF 304-R 由 D.H.H.



## 参考文献

- 毕晓普, g.h.(1933)。视神经中的纤维群。阿米尔。[j].生物医学工程学报, 2006,31(6):446-474。
- BIsHoP, G. H. & O'LEARY, J. S.(1940)。视神经刺激后猫外侧膝状核的电活动。[j].神经物理学报, 3,308-322。
- Bishop, p. o. , burke, w. & davis, r.(1959)。通过刺激任一视神经激活单个外侧膝状细胞。《科学》, 130,506-507。
- Bums, b.d, heron, w. & grafstein, b.(1960)。大脑皮层对弥漫性单眼和双眼刺激的反应。阿米尔。生理学报, 1998,200-204。
- Comehls, u. & grusser, o. j.。(1959)。Ein elektronisch gesteuertes Doppellichtreizgerät。Pflug. 拱门。全球经济。物理学报, 270,78-79。
- Daniel, p. m. & whitteridge, d.(1959)。狒狒和猴子 calcarine 皮质上视野的表征。J. Physiol. 148,33P。
- Ditchbum, r. w. & ginsborg, b. l.(1952)。具有稳定视网膜图像的视觉。自然,Lond., 170,36-37。
- 德芙(1841)。Die Combination der Eindrücke beider Ohren und beider Augen zu einem Eindruck。敢于。就。阿卡德, 1841,251-252。
- Erulkar, s.d和 fillenz, m.(1958)。猫外侧膝状体单个单元在双眼刺激下的放电模式。[j].生理学杂志, 140,6-7P。
- Erulkar, s.d. & fillenz, m.(1960)。猫外侧膝状体的单一单元活动。[j].生理学杂志。154,206-218。
- 天鹤座,O.-J. & 绍尔, g.(1960)。单眼和双眼 Lichtreizung einzelner Neurone im Geniculatum lateral der Katze。Pflug. 拱门。全球经济。生理学报, 271,595-612。
- Hayhow, w. r.(1958)。猫侧膝状体的细胞结构与交叉和未交叉的光纤分布的关系。[j].中华神经科杂志, 2001,11(1):1-64。
- 休博尔。d.h.(1957)。用于从单个单元记录的钨微电极。科学, 125,549-550。
- Hubel, d. h.(1958)。非麻醉猫对视觉刺激的皮质单位反应。阿米尔。中华医学会。46,110-121。
- Hubel, d. h.(1959)。不受约束的猫纹状皮层的单个单位活动。生理学报, 147,226-238。
- Hubel, d. h.(1960)。不受约束的猫的外侧膝状体和视束的单个单位活动。[j].生理学杂志, 2000,91-104。
- Hubel, d.h. & wiesel, t.n.(1959)。猫的纹状皮层中单个神经元的接受野。[j].生理学杂志。148,574-591。
- Hubel, d.h. & wiesel, t.n.(1960)。蜘蛛猴的视神经纤维接受野。物理学报, 154,572-580。
- Ehubel, d.h. & wiesel, t.n.(1961)。猫外侧膝状体的整合行为。生理学报, 155,385-398。
- 荣格(1960)。微生理学皮质神经元:Ein Beitrag zur coordination der Hirnrinde und des visuellen Systems。《大脑皮层的结构和功能》, 编:TOWER, d.b.和 SCHADE, j.p.阿姆斯特丹:爱思唯尔出版公司。
- 库夫勒, s.w.(1953)。哺乳动物视网膜的放电模式和功能组织。神经物理学报, 16,37-68。
- Lettvin, j. y., maturana, h. r., McCulloch, w. s. & pitts, w. h.(1959)。青蛙的眼睛告诉青蛙的大脑的东西。Proc.institute. Radio Engrs, n.y., 47,1940-1951。
- Maturana, h. r., lettvin, j. y., McCulloch, w. s. & pitts, w. h.(1960)。蛙类(Rana pipiens)视觉的解剖学和生理学。J. gen. Physiol. 43,part 2, 129-176。
- Minkowski, m.(1913)。experimental Untersuchungen iiber die Beziehungen der Gross-hirnrinde und der Netzhaut zu den primären optischen Zentren, besonders zum Corpus geniculatum externum。Arb. hiranat. 苏黎世研究所, 7,259-362。

蒙特卡斯尔， v. b .(1957)。猫躯体感觉皮层单个神经元的形态和地形特性。[j] .中国生物医学工程学报， 2016,33(4):444 - 444。

O’ leary, j. l .(1941)。猫的纹状区结构。[j] .comp. Neurol. 75, 131-164。

Polyak, s .(1957)。《脊椎动物视觉系统》， 编辑:KLUVER， H.芝加哥大学出版社。

鲍威尔, t.p.s.和蒙特卡斯尔, v.b.(1959)。猴子中央后回皮层功能组织的某些方面:单个单元分析中获得的发现与细胞结构的相关性。John8 Hopk。Ho8p。牛。105,133-162。

里格斯, l. a ., 拉特利夫, f. ., 康斯威特, j. c . &康斯威特, t. n .(1953)。稳定固着的视觉测试对象的消失。J.opt. Soc.;美国医学杂志, 43,495-501。

席尔瓦, p. s .(1956)。侧面膝状体的一些解剖学和生理学方面。J. comp. Neurol. 106, 463-486。

Talbot, s. a .(1942)。猫视觉皮层的横向定位。Fed. Proc. 1,84。

塔尔博特, s.a 和马歇尔, w.h(1941)。视觉定位和辨别的神经机制的生理学研究。阿米尔。中华医学杂志, 24,1255-1263。

汤普逊, j.m., 伍尔西, c.n和塔尔博特, s.a(1950)。家兔大脑皮层视觉区 I 和 II。神经物理学报, 13,277-288。

Von recklinehausen, f .(1861)。Zum korperlichen Sehen。安。理论物理。Lpz. 114, 170-173。

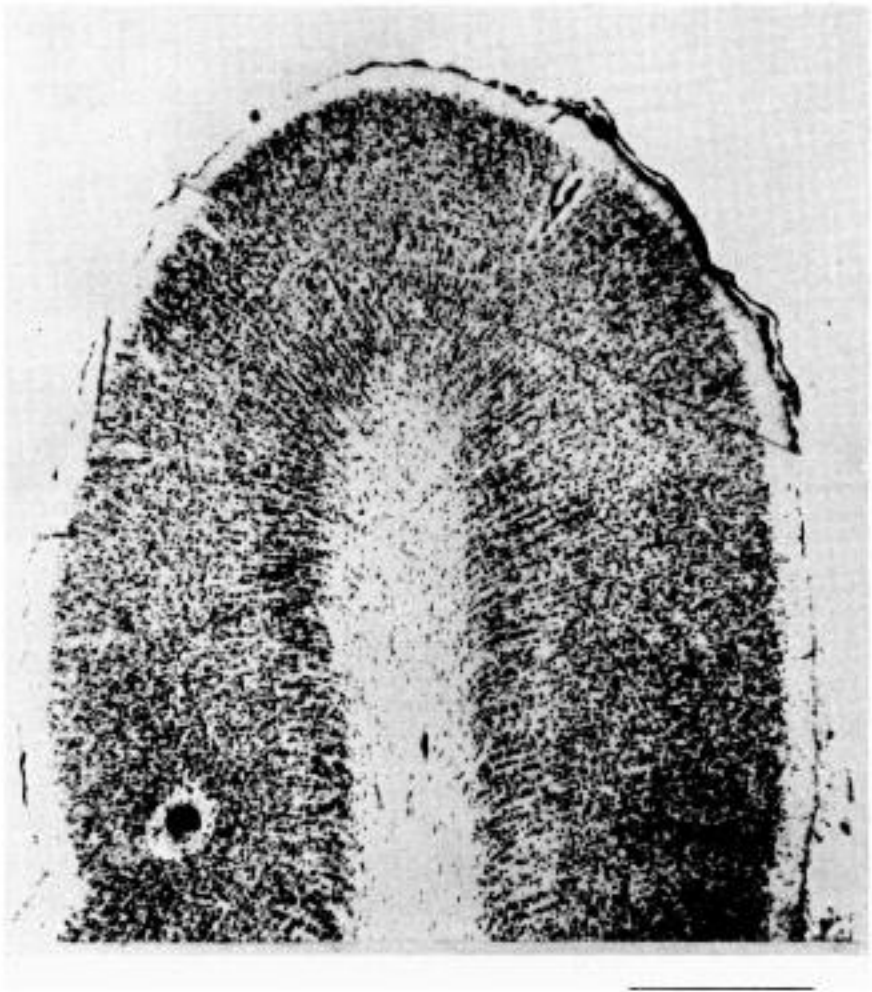
板块说明

板 1

经后外侧回的冠状面切片。用于重建文本图微电极轨迹的两个切片的复合显微照片。13. 在右上方可以看到电极轨迹的第一部分;电极轨迹末端的电解损伤出现在左下方。尺度 1mm。

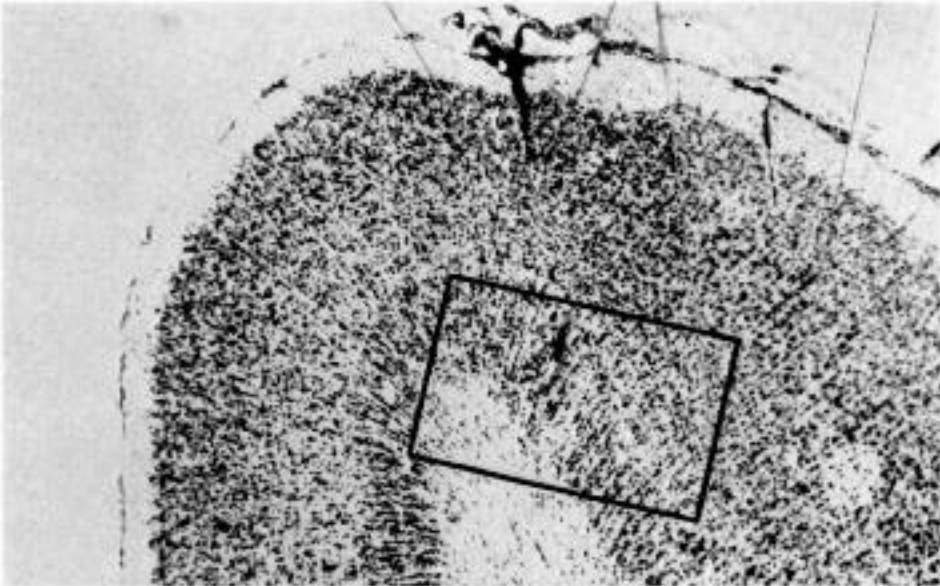
板 2

A, 通过后外侧回前肢的冠状切面。复合显微照片由用于重建文本图中所示的两个电极轨迹的四个切片制成。14. 可以看到两个电极轨迹的第一部分穿过第 1 层。外侧轨迹末端(图中右侧)的病变很容易看到;内侧轨道的病变较小, 在 B 中以更高的倍率显示。尺度:A, 1 mm, B, 0-25 mm。

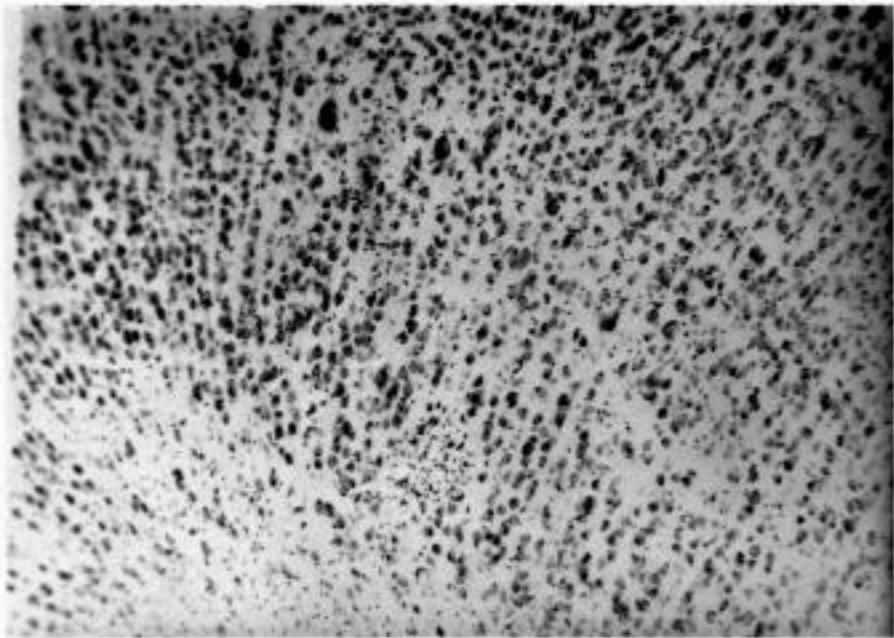


D. h. 胡贝尔和 t. n. 威塞尔。

(参第 154



A



B

D. h.胡贝尔和 t.n.威塞尔