

特定方位的光栅识别学习不改变猫外膝体背核神经元的方位敏感性*

华田苗** 梅斌 王海涛 刘再群 孙庆艳

安徽师范大学生命科学学院, 安徽 芜湖 241000

摘要 视觉信号识别训练可改变视觉通路神经元的可塑性, 其神经机制尚不清楚。已有少数研究显示, 动物(猴)长时间进行特定方位的光栅识别学习后, 视皮层部分神经元对视觉刺激的反应表现出与学习任务相关的敏感性变化。这种敏感性变化是否亦存在于皮层下结构尚无报道。本实验训练两只成年猫分别进行水平和垂直方位的条形静止正弦光栅的识别以获得食物奖赏, 两只猫的行为识别能力逐渐提高, 4个多月后识别的正确率达85%以上, 用与训练方位垂直的正弦光栅检测发现, 识别正确率明显下降。细胞外记录外膝体背核(Dorsal lateral geniculate nucleus, dLGN)神经元对不同方位正弦光栅刺激的反应显示, 与正常猫相比, 训练猫外膝体细胞的最优方位并未向着训练方位发生明显改变, 对于感受野位于中央区15度视角以内的细胞来说, 其方位选择性强度以及在训练方位的发放强度与正常猫无明显差异。以上结果表明, 猫对特定方位的光栅识别学习不改变外膝体神经元的方位敏感性, 其行为上方位识别特异性的提高可能与视皮层细胞的方位编码可塑性有关 [动物学报 51(2): 274-279, 2005]。

关键词 猫 正弦光栅识别 方位敏感性 外膝体背核神经元

Oriented grating discrimination learning does not improve orientation sensitivity of dLGN neurons of the cat*

HUA Tian-Miao**, MEI Bin, WANG Hai-Tao, LIU Zai-Qun, SUN Qing-Yan

College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, Anhui, China

Abstract Practising visual signal discrimination can change neural plasticity in the visual pathway, the mechanism of which remains unknown. Several investigations have shown that after a long-term discrimination learning of specifically oriented gratings, the response of parts of neurons in the visual cortex of trained animals (monkeys) presented task-relevant sensitivity changes. So far, no investigation was carried out to determine whether these changes could take place in sub-cortical structures or not. In the present experiment, two adult cats were trained to discriminate respectively the horizontal and vertical static sinusoidal gratings for food reward. Performance of the two cats improved gradually and reached a percent correction above 85% after about 4 months of hard training. Testing with an orientation orthogonal to the trained orientation showed a significant reduction in correct performance for the two cats. Extracellularly recording the responses of dLGN (dorsal lateral geniculate nucleus) neurons to sinusoidal gratings with different orientations showed that preferred orientations of dLGN neurons in trained cats, compared with that in untrained cats, did not shift in favour of the trained orientation. For cells with receptive fields located within 15° visual acuity away from the foveae, trained cats showed no significant change in orientation bias and firing rate at trained orientation compared with untrained cats. All above indicate that oriented grating discrimination learning does not lead to a shift of orientation sensitivity for dLGN neurons in the cat. The specificity of performance improvement at trained orientation may be related to neural plasticity of orientation encoding in the visual cortex [Acta Zoologica Sinica 51(2): 274-279, 2005].

Key words Cat, Sinusoidal grating discrimination, Orientation sensitivity, Neurons of dorsal lateral geniculate nucleus

2004-05-13 收稿, 2004-12-14 接受

* 安徽省自然科学基金 (No. 98241716), 安徽省教育厅自然科学基金 (No. 2003kj152) 及安徽省重点实验室经费资助 [This research was funded by the grants from Natural Science Foundation of Anhui Province (No. 98241716), the Natural Science Foundation of Education Department of Anhui Province (No. 2003kj152) and the Foundation for Key Laboratories of Anhui Province]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: tmhua@mail.ustc.edu.cn

动物学报 Acta Zoologica Sinica

成年动物及人的脑仍保留相当多的神经可塑性。大量行为学研究结果显示, 随着视觉任务的训练, 学习的成绩会稳步提高并能保持较长的时间, 但这种可塑性发生在视觉通路的哪一级水平以及神经机制如何, 仍处于争论之中, 一般认为是发生在视觉信息加工的早期阶段, 特别是初级视皮层 (Charles, 1994; Fiorentini and Berardi, 1997; Doshier and Lu, 1999)。对听觉及躯体感觉学习的研究 (Edeline, 1999; Kaas, 1999) 发现, 动物执行学习任务一段时间后, 听区和躯体感觉区皮层以及皮层下部位均发生任务相关的代表区地域图 (Map) 及神经元感受野 (RF) 特性的短期或长期变化。在猴中的研究已证实, 伴随着方位识别学习成绩的提高, 初级视皮层 (V1 区) 部分神经元对训练方位光栅刺激反应的敏感性发生了特异性改变 (Schoups et al., 2001)。这种学习诱导的可塑性是发生在视皮层本身还是源于直接向皮层提供视觉信息输入的外膝体尚无研究报道。弄清这一问题对进一步探讨视觉系统中学习相关的可塑性神经机制具有重要意义。本研究用不同方位的静止正弦光栅作为视觉学习任务, 对成年猫进行行为训练, 结合在位细胞外单细胞记录技术, 试图证实在外膝体水平是否存在与学习任务相关的神经可塑性变化。我们选用猫为实验材料, 不仅因为猫的资源比猴的丰富得多, 而且因为猫的视觉系统已有大量、详尽的研究, 其视觉通路是高等动物中研究得最清楚的一个模式动物。

1 材料与方法

1.1 动物饲养

四只健康的成年猫 (体重 2.5 - 3.0 kg) 取自中国科技大学生命科学学院实验动物中心, 肌肉注射盐酸氯氨酮 (Ketamine 25 mg/kg 体重) 实施浅麻醉后进行眼科检查, 均无视网膜病变或影响正常视觉的眼科疾病。随机选取其中两只 (Cat 1, Cat 2) 用于行为训练, 分别接受不同的视觉学习任务, 另两只猫 (Cat 3, Cat 4) 用作对照。行为猫和正常猫分隔饲养在同一暗室的两个不同饲养室中, 尽量避免接受外界环境的视觉刺激。正常猫饲养室中有充足的水和食物供应。行为猫每天被带到另一个暗室接受约 2 h 左右的视觉学习任务训练后, 立即放回饲养室中, 并给予充足的水供应和部分食物补给。

1.2 行为训练

训练装置与其他研究者 (Vandenbussche and Orban, 1983; Orban et al., 1990) 所用的基本相同 (图 1), 主要由两部分组成: 第一部分是计算机, 包括与控制电路进行通讯连接的主机和用于呈现视觉信号的显示屏 (Cathode ray tube, CRT); 第二部分是控制电路 (Electric controlling circuits) 和食物奖赏系统, 控制电路根据计算机指令程序性地自动启闭食物奖赏系统中的电磁阀 (Solenoid valve) 阀门, 当阀门开启时, 来自气泵 (Air pump) 的气压推动活塞, 压出食物罐 (Food container) 中少量半流体食物, 经管道流出给食口 (Food feeder), 调节阀门开启的时程及气泵输出的气压大小均可调节每次食物的奖赏量。动物通过分辨呈现的视觉信号, 用鼻子触碰金属键 (Nosekey) (左键或右键) 以获得食物奖赏。显示屏到训练室中猫眼的距离约为 57 cm。

视觉信号是用 Matlab 软件编写的水平、垂直方位静止条形正弦光栅, 光斑呈圆形, 直径 8 cm (相当于 8 度视角), 光栅空间频率为 0.4 周期/1 度视角, 对比度为 80%, 平均亮度为 19 cd/m²。为提高行为猫 (Cat 1/Cat 2) 对特定方位正弦光栅的注意力, 在两只猫的训练中均加入了第二个视觉信号——不含正弦光栅的空白光斑, 其大小及平均亮度与条形正弦光栅的光斑相同。条形光栅与空白光斑随机出现, 动物碰左键或右键获得食物奖赏。前后两次信号出现的时间间隔为 4 s。每次信号呈现的时间为 4.35 s, 呈现开始的 0.35 s 为反应不应期 (Response denied period, RDP)。动物碰键后, 无论对信号识别正确与否, 信号均消失。信号消失后动物碰键亦被视为无效行为。

行为训练每 3 天为一个训练段, 每天训练 6 节, 每节训练 100 次, 两节之间动物休息 5 - 10 min。每天训练时, 先进行 1 节的适应训练, 再进行 2 节的测试, 然后进行 3 节训练, 测试期间动物完全由自己进行信号识别和碰键。当猫对训练信号识别的正确率连续 1 周到 85% 以上时, 用与训练方位垂直的条形正弦光栅检测, 并统计猫对非训练方位条形光栅识别的正确率。

1.3 电生理记录

行为训练与检测结束后, 用钨丝电极 (阻抗 2 - 8 M Ω) 分别细胞外记录行为猫与正常猫 dLGN 神经元对不同方位条形光栅刺激的反应。记录方法与以前基本相同 (周逸峰等, 1996, 2002)。肌肉注射盐酸氯氨酮 (Ketamine 25 mg/kg 体重) 实施

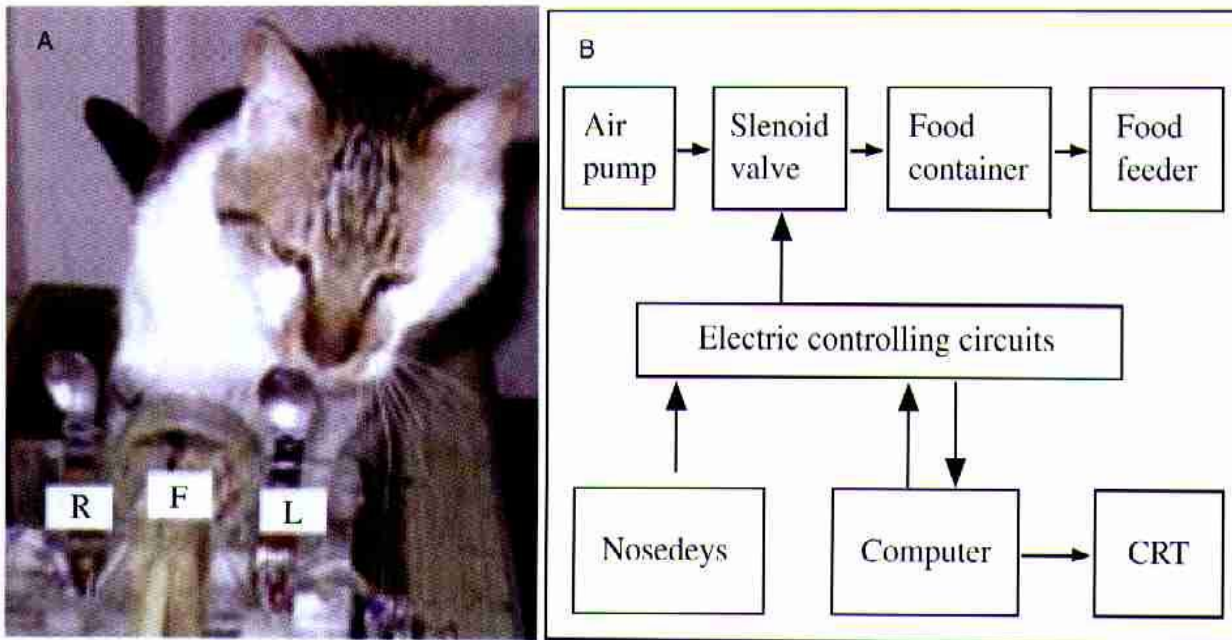


图 1 猫的行为训练装置

A. 示给食口 (F: Food feeder)、左键 (L: Left nosekey) 及右键 (R: Right nosekey)。B. 自动控制给食装置示意图, 包括显示屏 (CRT)、电脑主机 (Computer)、金属键 (Nosekeys)、控制电路 (Electric controlling circuits)、气泵 (Air pump)、电磁阀 (Solenoid valve)、食物罐 (Food container) 及给食口 (Food feeder)。

Fig. 1 Apparatus for training cats

A. Showing the food feeder (F), right (R) and left (L) nosekeys. B. Showing automatic food reward controlling system, including displayer (CRT), computer, nosekeys, electric controlling circuits, air pump, solenoid valve, food container and food feeder.

麻醉, 注射硫酸阿托品 (Atropine 0.2 mg/ind. /d) 抗分泌, 注射地塞米松 (Dexamethasone 4 mg/ind. /d) 和青霉素 (20×10^4 U/ind. /d) 以抗炎症。实施气管插管和股静脉插管手术后, 所有创口用普鲁卡因局部麻醉, 施以消炎粉并将伤口缝合。结膜内滴少量 1% 阿托品以扩瞳, 滴 5% 的新福林以收缩瞬膜。维持液 [含 2% 乌拉坦 (Urethane), 1% 三碘季胺酚 (Flaxedil) 和 5% 葡萄糖生理盐水] 通过微量注射泵 (Syringe pump, RAZEL Scientific Instruments, INC.) (20 mg/h/kg 体重) 和静脉插管维持猫的轻度麻醉及麻痹状态。对猫施以人工呼吸, 调节呼吸机通气量, 使呼出的 CO_2 维持在正常范围 (3.8% - 4.0%) 内, 控制体温在 38°C 左右, 并连续监视动物心电和心律。

将猫头固定在立体定位仪上, 双眼配戴平光接触镜以防止角膜干燥。暴露颅骨, 在耳杆前 6 mm、颅顶中缝向外 8.5 mm 处钻孔, 去硬脑膜, 定出外膝体 (dLGN) 的记录位置。在暗光下用眼底镜将猫的两眼视乳头投射到正前方 114 cm 处的纸屏上, 以确定两眼中央区在视野中相对应的位置。微电极引导出的电信号依次经探头、微电极放大器 (Nihon Kohden, MEZ-8201, 日本)、前置放

大器 (Dagan, 美国) 放大 1 000 倍, 由 Itc-18 采集器 (Instrutech, 美国) 自动采集数据并保存到计算机, 以便实验后进行数据分析。

钨丝电极经皮层插入外膝体进行细胞外记录, 单个细胞反应分离后, 先在纸屏上确定其感受野中心位置并标记细胞号及左右眼, 以便记录结束后计算细胞感受野在视网膜上的离心度。在距猫眼约 57 cm 处的视觉图像显示器 CRT (Tektronix 608) 上确定该细胞的感受野中心位置及大小, 判别细胞的给光 (ON)、撤光 (OFF) 反应属性, 记录其对不同空间频率 (0.1 - 2 周期/1 度视角) 条形正弦光栅刺激的反应, 做出空间频率调谐曲线。在非最优空间频率下, 用 12 个不同方位 (从 0 度开始, 每隔 15 度 1 个方位, 每个方位具有两个相反的运动方向) 的条形运动正弦光栅刺激该细胞的感受野, 记录其对不同方位光栅刺激的反应。所有光栅刺激的时间频率均为 3 Hz, 对比度为 80%。同一方位的每个方向的光栅刺激时间为 5 s, 合 15 个周期。每个细胞重复记录 3 次, 取平均值, 做出该细胞的方位调谐曲线。

1.4 数据分析

行为结果统计为每个训练段中猫对训练方位或

非训练方位正弦光栅识别的平均正确率。

电生理数据用 Igor 软件编写的程序进行离线分析，细胞对不同方位正弦光栅刺激的反应均进行快速傅立叶转换 (Fourier transfer)，提取傅立叶转换的一次谐频成分 (FFT1) 作为细胞对不同方位光栅刺激的反应指标，做出该细胞的方位调谐曲线。细胞的最优方位 ((Preferred orientation, PO) 和方位选择性强度 (Orientation bias, OB) 参照 Levick and Thibos (1982) 和 Schmolesky et al. (2000) 的方法进行计算。考虑到不同细胞的平均发放数有差异，分别用训练方位 (TO) 和非训练方位 (NTO) 的发放数与所有方位平均发放数 (M) 的比值 (SP_{TO}/SP_M、SP_{NTO}/SP_M) 来衡量细胞在训练方位和非训练方位的发放强度。采用 t-test (双尾) 检验训练猫与非训练猫之间以及接受不同视觉学习任务的两只训练猫之间的差异显著性，P<0.05 视为具有显著性差异。

2 结 果

2.1 行为训练

行为训练 (Cat 1/Cat 2) 共进行了 4 个多月

(Cat 1: 135 d; Cat 2: 129 d)。以每个训练段猫对信号识别的平均正确率为纵坐标做点折线图 (图 2)。从图中可以看出，两只猫随着训练时间的延续，对训练方位识别的正确率均出现较稳定的提高，4 个月后均能稳定在 85% 以上。用与训练方位垂直的正弦光栅检测发现，两只猫对非训练方位信号识别的正确率 (PC_{Cat 1} = 55%，PC_{Cat 2} = 58%) 没有显著提高，表明两只猫对训练方位信号的识别有明显的特异性。

2.2 电生理记录结果

所研究细胞的感受野均位于离中央区 15° 视角以内。四只猫共记录细胞 201 个细胞：Cat 1 61 个，Cat 2 44 个，Cat 3 51 个，Cat 4 45 个。

2.2.1 细胞最优方位 为探讨特定方位的光栅识别训练是否会改变外膝体细胞的最优方位，本文对训练猫 (Cat 1, Cat 2) 和非训练猫 (Cat 3, Cat 4) 外膝体细胞的最优方位位于水平方位和垂直方位附近的细胞数进行了统计。Cat 1 外膝体细胞的最优方位位于水平方位 45° 以内的细胞数占总细胞数的 52.5%，Cat 2 外膝体细胞的最优方位位于垂直方位 45° 以内的细胞数占 53.1%，非训练猫

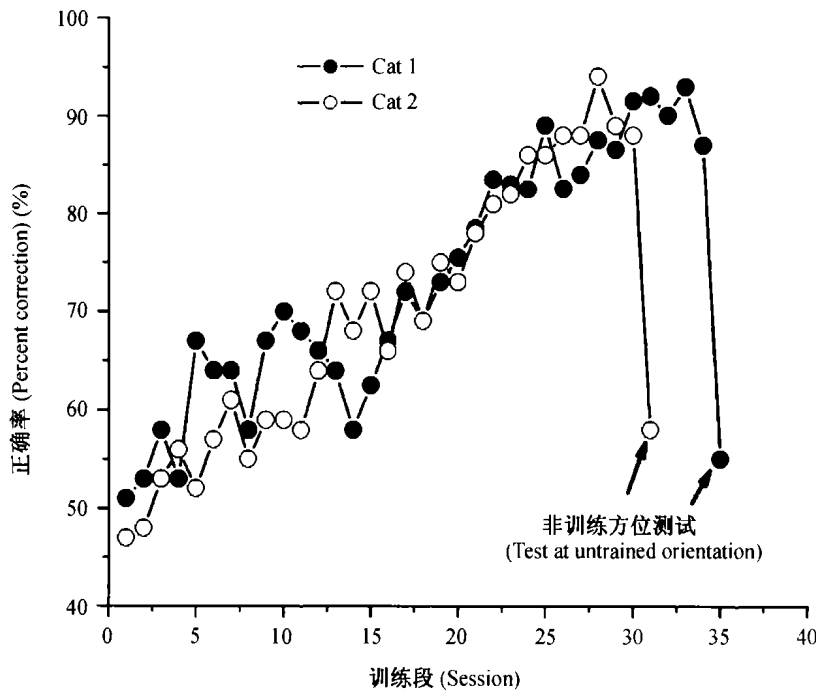


图 2 示两只训练猫分别进行水平、垂直方位光栅识别的学习过程。测试点显示，两只猫对与训练方位正交的光栅识别的正确率明显下降。

Fig. 2 Showing the learning process of the trained cats (Cat 1 and Cat 2) for discriminating respectively the horizontally and vertically oriented grating

Test points showed a significant reduction in correct performance of the two cats for discriminating gratings with an orientation orthogonal to the trained one.

(Cat 3, Cat 4) 外膝体细胞的最优方位位于水平方位 45° 、垂直方位 45° 的细胞数分别占 49%、51%。以上数据表明, 特定方位的光栅识别训练并没有显著改变外膝体细胞的最优方位。

2.2.2 细胞的方位选择性强度 同一只猫中不同细胞的方位选择性强度 (OB) 有差异, 但总的来说都呈正态分布, 且每只猫 OB 的平均值相当接近 (Cat 1, 0.09 ± 0.07 ; Cat 2, 0.11 ± 0.1 ; Cat 3, 0.11 ± 0.1 ; Cat 4, 0.11 ± 0.08), *t*-test (双尾) 无显著差异 (Cat 1-Cat 3, $P = 0.302$; Cat 1-Cat 4, $P = 0.124$; Cat 2-Cat 3, $P = 0.493$; Cat 2-Cat 4, $P = 0.764$; Cat 1-Cat 2, $P = 0.304$; Cat 3-Cat 4, $P = 0.372$)。按最优方位位于水平或垂直方位 30° 附近的细胞分别对 OB 进行比较时, 在训练猫和非训练猫之间以及两只训练猫之间亦未发现显著差异 (Cat 1-Cat 3, $P = 0.37$; Cat 1-Cat 4, $P = 0.408$; Cat 2-Cat 3, $P = 0.112$; Cat 2-Cat 4, $P = 0.122$; Cat 1-Cat 2, 水平方位附近 $P = 0.134$, 垂直方位附近 $P = 0.412$)。

2.2.3 细胞对训练方位光栅刺激的发放强度 Cat 1 外膝体细胞对垂直方位光栅刺激的平均发放强度 (0.96 ± 0.2) 与非训练猫的 (Cat 3, 0.98 ± 0.23 ; Cat 4, 0.89 ± 0.21) 均无显著差异 (Cat 1-Cat 3, $P = 0.258$; Cat 1-Cat 4, $P = 0.108$)。对水平方位光栅刺激的发放强度 (1.03 ± 0.16) 与 Cat 4 的 (1.13 ± 0.23) 的有显著差异 ($P = 0.019$), 但与 Cat 3 的 (1.02 ± 0.23) 的无差异 ($P = 0.24$); Cat 2 外膝体细胞对水平方位、垂直方位光栅刺激的发放强度 (1.08 ± 0.3 ; 0.9 ± 0.19) 与 Cat 3、Cat 4 的均无显著性差异 (水平方位: Cat 2-Cat 3, $P = 0.088$; Cat 2-Cat 4, $P = 0.106$; 垂直方位: Cat 2-Cat 3, $P = 0.095$; Cat 2-Cat 4, $P = 0.194$)。

3 讨论

猫外膝体有相当数量的神经元具有较明显的方位选择性, 这种方位选择性不是来源于视皮层, 而是外膝体细胞本身的一个特性, 在去除视皮层或视觉剥夺的猫中依然存在 (周逸峰等, 1996, 2002)。根据 Hubel and Wiesel (1962) 感受野组构学说, 这些外膝体神经元对视皮层神经元有序地汇聚投射及其弱方位选择性的放大是皮层细胞较强的方位选择性形成的一个重要因素, 尽管近些年又提出皮层内相互作用机制, 包括皮层内相互兴奋、相互抑制学说 (Ferster and Miller, 2000; Haim and Robert,

1997; Eysel et al., 1998)。本实验原本想通过特定方位正弦光栅的行为训练以改变外膝体神经元的方位选择性, 出乎意料的是, 外膝体神经元的最优方位并未朝着训练方位发生改变, 而是各种方位均有分布, 与正常猫 (非训练猫) 无明显差异。这一结果与在猴的视皮层 (Schoups et al., 2001) 取得的结果完全一致, 说明方位识别行为训练并不能使视觉中枢神经元的最优方位发生改变。然而, 有研究显示, 用特定方位的正弦光栅直接在视皮层细胞的感受野进行短时间 (2-10 min) 的适应, 发现视皮层细胞的最优方位发生了时间依赖性的短时程改变 (Dragoi et al., 2000; Matteo et al., 1998), 这表明方位识别行为的神经机制与细胞水平上光栅适应的神经机制可能有明显不同。

在猴的方位识别训练实验中 (Schoups et al., 2001), 当识别正确率达 84% 以上时, 细胞外记录视皮层 (V1 区) 细胞方位调谐曲线的结果分析显示, 训练细胞与未训练细胞的方位调谐特性出现两方面的差异: 第一, 对于最优方位在训练方位附近 $12-20^\circ$ 的细胞来说, 训练过的皮层细胞的方位调谐曲线在训练方位的斜率比未训练皮层细胞的显著增大, 而训练过的皮层细胞的方位调谐曲线在非训练方位的斜率与未训练皮层细胞的无明显差异; 第二, 对于最优方位位于训练方位附近 $0-4^\circ$ 的细胞来说, 训练过的皮层细胞的方位调谐曲线在训练方位的发放率 (在训练方位平均发放数/方差) 比未训练皮层细胞的显著下降, 而在非训练方位的发放率无明显差异。Schoups et al. (2001) 认为, 这些细胞很可能参与了方位识别的信息编码。其方位调谐曲线的特征性改变可能是行为上方位识别能力提高的生理学基础。本研究分析结果显示, 猫经过特定方位正弦光栅的识别学习后, 外膝体细胞的方位调谐曲线未发生显著的变化, 其方位选择性强度以及在训练方位的发放强度与非训练猫的无显著性差异。尽管 Cat 1 对水平方位光栅刺激的发放强度与非训练猫 Cat 4 之间具有显著差异, 但这种差异可能是随机误差引起的。两只训练猫 (Cat 1, Cat 2) 虽分别进行水平、垂直方位光栅的识别学习, 并对训练方位的光栅识别有明显的特异性提高, 但所记录的外膝体细胞的方位调谐特性亦未发现显著性差异。

Albrecht et al. (1986) 和 Davidowa et al. (1982) 用一个固定在大鼠头部的光发射器在大鼠眼前 5 mm 处产生光刺激信号, 并以此作为视觉学

习任务来获得饮水奖赏, 然后在清醒状态下细胞外记录大鼠背侧外膝体细胞对训练信号的反应, 发现外膝体膝细胞对训练信号的反应与细胞类型有关, 与非训练大鼠相比, 训练大鼠的 ON 细胞反应强度下降, 且 ON 反应之后的抑制相消失, 呈现延长的 ON 兴奋反应。Albrecht et al. (1990) 在闪光和尾电击条件反射实验中再一次在大鼠背外膝体证实了上述同样的现象并发现 ON 细胞反应变化方向与细胞外记录状态有关: 在大鼠清醒状态下记录时, ON 兴奋细胞反应强度下降, 而在麻醉状态下记录时则出现相反的变化, 即 ON 兴奋细胞反应增强。我们对训练猫和未训练猫外膝体的 ON 细胞和 OFF 细胞亦进行了比较 (数据未列出), 只发现同一只猫中 ON 细胞的发放强度比 OFF 细胞的明显较强, 但训练过的猫与未训练猫之间的 ON 细胞或 OFF 细胞的发放强度并无明显差异。

以上分析表明, 特定方位的光栅识别训练不能改变猫外膝体神经元的方位敏感性, 其行为上对训练方位光栅识别能力的特异性提高可能由视皮层细胞的方位编码可塑性引起, 因为皮层细胞的方位选择性不仅与外膝体细胞弱方位选择性的信息输入有关, 还与皮层内细胞之间的相互兴奋或相互抑制作用 (Ferster and Miller, 2000; Haim and Robert, 1997; Eysel et al., 1998) 有关。由此看来, 视觉诱导的神经可塑性是相当复杂的, 其变化的方式、范围和可塑性程度可能与学习任务的特点、电生理记录方式 (清醒或麻醉) 以及动物类群等多种因素有关。

致 谢 感谢中国科技大学视觉研究实验室周逸峰研究员对该研究的指导和技术支持, 感谢中国科技大学视觉研究实验室的鲍平磊、何立华等同学对该实验的大力帮助。

参考文献 (References)

- Albrecht D, Davidowa H, Gabriel HJ, 1986. Influence of atropine microinjection into nucleus reticularis thalami on activity of lateral geniculate neurones in freely moving rat. *Behav. Brain Res.* 19: 49 - 57.
- Albrecht D, Davidowa H, Gabriel HJ, 1990. Conditioning-related changes of unit activity in the dorsal lateral geniculate nucleus of urethane-anaesthetized rats. *Brain Res. Bull.* 25: 55 - 63.
- Charles DG, 1994. Early perceptual learning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 195 - 197.
- Davidowa H, Nicolai A, Gabriel HJ, Albrecht D, 1982. Lateral geniculate unit activity in freely moving rats. I relation to behavior and stimulus relevance. *Acta Neurobiol. Exp.* 42: 483 - 494.
- Dosher BA, Lu ZL, 1999. Mechanisms of perceptual learning. *Vision Research* 39: 3 197 - 3 221.
- Dragoi V, Sharma J, Sur M, 2000. Adaptation-induced plasticity of orientation tuning in adult visual cortex. *Neuron* 28: 287 - 288.
- Edeline JM, 1999. Learning-induced physiological plasticity in the thalamo-cortical sensory systems: a critical evaluation of receptive field plasticity, map changes and their potential mechanisms. *Progress in Neurobiology* 57 (2): 165 - 224.
- Eysel UT, Shevelev IA, Lazareva NA, Sharaev GA, 1998. Orientation tuning and receptive field structure in Cat striate neurons during local blocked of intracortical inhibition. *Neuroscience* 84 (1): 25 - 36.
- Ferster D, Miller KD, 2000. Neural mechanism of orientation selectivity in the visual cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 23: 71 - 441.
- Fiorentini A, Berardi N, 1997. Visual perceptual learning: A sign of neural plasticity at early stages of visual processing. *Archives Italiennes de Biologie* 135: 157 - 167.
- Haim S, Robert S, 1997. New perspective on the mechanisms for orientation selectivity. *Current Opinon in Neurobiology* 7: 514 - 522.
- Hubel DH, Wiesel TN, 1962. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture of the cat's visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)* 160: 106 - 150.
- Kaas JH, 1999. Is most neural plasticity in the thalamus cortical. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96 (14): 7 622 - 7 623.
- Levick WR, Thibos LN, 1982. Analysis of orientation bias in retina. *J. Physiol.* 329: 243 - 361.
- Matteo C, Movshon JA, David F, 1998. Pattern adaptation and cross-orientation interactions in the primary visual cortex. *Neuropharmacology* 37: 501 - 511.
- Orban GA, Vandenbussche E, Sprague JM, De Weerd P, 1990. Orientation discrimination in the cat: a distributed function. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87 (3): 1 134 - 1 138.
- Schmolsky MT, Wang YC, Pu ML, Leventhal AG, 2000. Degradation of stimulus selectivity of visual cortical cells in senescent rhesus monkeys. *Nature Neuroscience* 3: 384 - 390.
- Schoups A, vogels R, Qian N, Orban G, 2001. Practising Orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature* 412: 549 - 553.
- Vandenbussche E, Orban GA, 1983. Meridional variations in the line orientation discrimination of the cat. *Behavioral Brain Research* 9: 237 - 255.
- Zhou YF, Shou TD, 1996. Topographic relationship of orientation sensitive relay cells in lateral geniculate nucleus (LGN) of dark-reared cats. *Acta Physiologica Sinica* 48 (2): 195 - 198 (In Chinese).
- Zhou YF, Yang YP, Hu B, 2002. Influence of cortical feedback projection on the orientation modulation properties of dLGN cells of cat. *Prog. Biochem. Biophys.* 29 (2): 257 - 260 (In Chinese).
- 周逸峰, 寿天德, 1996. 视觉剥夺猫外膝体神经元最优方位的分布特性. *生理学报* 48 (2): 195 - 198.
- 周逸峰, 杨昱鹏, 胡 兵, 2002. 视皮层反馈对猫外膝体神经元方位调制特性的影响. *生物化学与生物物理进展* 29 (2): 257 - 260.