PIBB 生物化学与生物物理进展
Progress in Biochemistry and Biophysics
2021,48(4):386~392
www.pibb.ac.cn

初级视皮层神经元非经典感受野研究的新进展*

陈　科[1)**]　杨棹夕[1)]　廖柏涛[2)]　侯博钧[2)]　杨　吟[3)**]　刘铁军[2)]　夏　阳[2)]　尧德中[2)]

([1)] 电子科技大学医学院，四川省人民医院，成都 610054；
[2)] 电子科技大学生命科学与技术学院，神经信息教育部重点实验室，成都 610054；
[3)] 四川省人民医院眼科，成都 610054）

摘要　感觉皮层神经元的非经典感受野（简称“外周”）对经典感受野（简称“中心”）的调节作用广泛存在于哺乳动物中，被认为是感觉皮层神经元的基本特性. 以初级视皮层神经元为例，刺激其外周能有效地调节刺激其中心引起的反应，这种作用主要是抑制性的. 理解初级视皮层神经元的外周对中心的调节机制能够深入揭示哺乳动物的感觉皮层神经元信息处理的基本原则. 本文综述了引起初级视皮层神经元非经典感受野对经典感受野调节作用的神经环路机制和计算模型研究的进展.

关键词　感觉皮层，初级视皮层，外周抑制，神经机制，计算模型，稀疏编码
中图分类号　Q424　　**DOI**：10.16476/j.pibb.2020.0284

经典感受野的概念来源于20世纪中期，Hubel和Wiesel等在猫和猴的视网膜上照射亮光的同时记录了它们初级视皮层细胞的反应. 他们发现有许多具有相同视觉功能的细胞在视皮层内按一定的规则呈现出高度有序的排列，这种按功能排列的皮层结构，被称为皮层的功能构筑. 视皮层功能结构的发现令许多神经生理学家对视网膜、视神经通道和视皮层的研究不断深化，对其中初级视觉通道神经元的感受野特性做了深入而详细的研究. 研究发现，在经典感受野外存在一个更广阔的非经典感受野区域，单独刺激这个区域时不能引起细胞反应，却能对其感受野内的反应进行调节. 这种调节作用主要是抑制性，但也有易化性的. 非经典感受野对经典感受野的调谐还与刺激特征相关，只有在适宜的刺激参数下这种调制作用才能得到充分的体现[1]. 很多研究发现非经典感受野在轮廓检测与整合、运动目标与背景的分离、信息传递、自然图像的稀疏编码中均起着关键作用. 非经典感受野的调节作用是视觉神经元的一种基本属性，在多个物种（鼠、猫和猴等）的视觉区域包括视网膜、外侧膝状体核（LGN）、枕、初级视觉皮层（V1），以及纹状外视觉皮层中均有发现. 此外，所有感觉系统包括听觉、躯体感觉和嗅觉系统均发现了非经典感受野的调节作用，这也表明非经典感受野调节作用是初级感觉皮层的通用原则. 本文综述了近几年猫、猴等视觉模式动物中在非经典感受野的属性、认知功能研究的新发现，介绍了近几年以小鼠为动物模型对其神经环路研究的新进展，探讨了非经典感受野计算模型研究的新思路，并总结了以非经典感受野为神经基础的稀疏编码机制.

1　外周调节作用的基本属性

1.1　外周调节作用的时间和空间属性

外周对中心调节作用的研究主要以猫和猴为动物模型，通过分别控制中心和外周光栅的刺激参数，并记录细胞的电生理属性，主要发现：a. 外周一般是中心大小的3~5倍，外周对中心的调节强度随着距离的增大而减弱[1]. b. 外周对中心的调节作

* 国家自然科学基金（81771925，61933003，81861128001）资助项目.
** 通讯联系人.
陈科. Tel：028-83201019，E-mail：chenke0703@uestc.edu.cn
杨吟. Tel：028-87710771，E-mail：doris_yy@163.com
收稿日期：2020-08-06，接受日期：2020-11-25

用一般在中心和外周刺激参数一致时最强，在中心与外周光栅参数差异较大时减弱[2]. c. 外周和中心的大小以及外周对中心的调节强度均与刺激对比度有关. 中心和外周的大小均随对比度的降低而增大. 在高对比度时，外周对中心主要表现为抑制作用；在低对比度时，外周对中心的抑制作用会减弱，少数细胞甚至表现为易化作用. 与高对比度相比，外周区在低对比度下范围更大，且对方位的敏感性减弱，响应时间延迟[3-4]. d. 外周对中心的调节有着多个皮层起源，包括前馈、V1内水平连接和高级视觉皮层的反馈[5-7]. e. 外周对中心的调节有着不同时间成分. 其中，外周抑制的早成分主要来自前馈输入，与外周光栅方位无关，很多神经元甚至与中心响应的时间一样快，而外周抑制的晚成分则在中心与外周光栅方位相同时最强，在中心与外周方位垂直时最弱，且比单独由中心刺激引起的响应晚10~30 ms[8].

1.2　非经典感受野的近端和远端调节区

呈现不同大小光栅（将光栅中心与细胞感受野中心重合）来测试中心与外周区域的大小. 然而细胞在不同的刺激对比度，其感受野的大小有着显著的差异. 一般在低对比度下，细胞的感受野是其在高对比度时的2~3倍. 在空间上，可以将细胞的外周抑制区域进一步分为近端抑制区与远端抑制区[9]（图1）. 其中近端抑制区在高对比度时主要表现出对中心区的抑制作用，而在低对比度则对中心起易化作用. 实验还发现，这两个外周区有着不同的时空响应模式和对刺激参数的调谐特性[10-11]. 其中，近端抑制区比远端抑制区有着更强的抑制作用和对光栅方位更为敏感，这可能是初级视皮层细胞对自然图像高效编码的策略之一[12]. 在自然图像中，边缘的方位与边缘间的距离存在统计上的联系：即便临近的边缘与距离较远的边缘有着相同的朝向，前者也比后者更大的概率上属于同一目标轮廓. 因此，对自然图像中较高概率出现的具有相似朝向的邻近边缘，近端抑制作用更强，而较小概率出现的具有不同方位邻近边缘，则近端的抑制作用很弱甚至产生易化性作用. 根据有效编码理论，通过抑制高频率产生的轮廓响应，近端抑制作用增加了V1神经元编码的稀疏性. 此外，理论研究表明，自然图像中长轮廓线在V1滤波器的响应中产生了强的相关性，而强的近端抑制作用减少了相关性. 因此，通过增加神经元对自然图像响应的稀疏性，减少V1神经元响应之间的统计相关性，近端的外周抑制作用可以帮助视觉系统形成对自然场景的高效编码[13]. 此外，当感受野中心与外周刺激在临近相同方位边缘的统计相关性最强时，近端的外周抑制作用也是最强的.

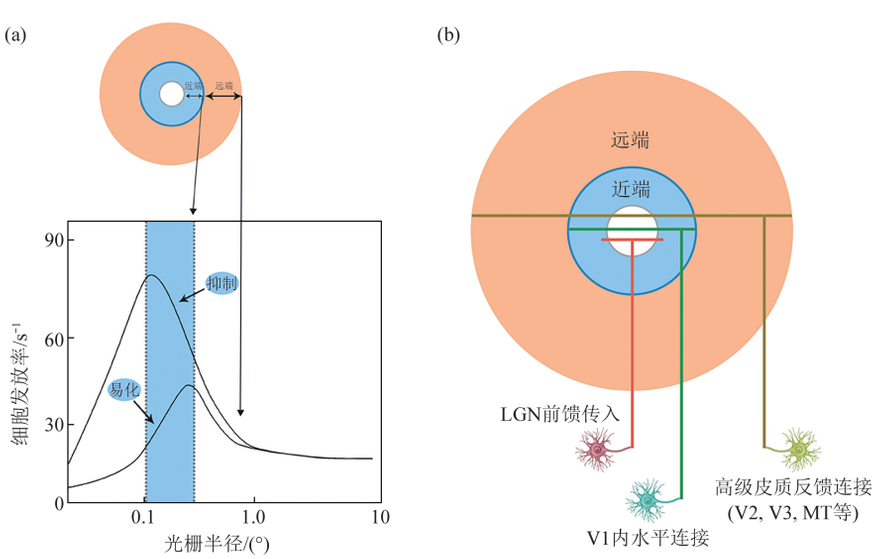

Fig. 1　The neural circuits for surround suppression in V1

图1　产生非经典感受野调节作用的神经环路示意图

（a）单个细胞的非经典感受野区域的空间范围很大，可以进一步分为近端抑制区和远端抑制区.（b）近端抑制区主要由V1内水平连接产生，而远端抑制区则主要与来自V2、V3、MT等区域的反馈行调节输入有关.

2 形成外周调节作用的神经环路机制

猫和猴的实验研究发现，外周调节神经基础是非常复杂的，它与前馈输入、V1水平连接和高级视觉皮质反馈投射均有关. 前馈输入主要贡献快速且不被光栅调谐的成分，在空间上局限在V1细胞的经典感受野区或进一步延伸到其近端外周区，最初出现在V1输入层. 而水平连接和反馈主要贡献较慢的成分，其空间范围更大，近端抑制与水平连接和反馈投射均有关，而远端抑制则主要与反馈投射有关. 来自丘脑的前馈传入尽管被认为贡献经典感受野内的时空调谐，但仍有许多研究发现它们对V1外周调节有影响. 由于初级视觉通道中的视网膜和LGN细胞均存在外周调节作用，因此前馈的外周调节会沿着视觉通道传入到V1[14-15]. 另一项猫的研究也证实，对V1进行药理学阻断并不能完全消除细胞的近端抑制[16]，因此外周抑制有部分是源自LGN的传入. V1的4C层细胞接受LGN的输入，所以它们的外周调节作用与LGN细胞近似，表现为较弱的外周抑制，较小的空间整合范围以及不显著的方位调谐属性. 而V1区的长程水平连接主要分布在第II/III层和第V层. 它由兴奋性锥体细胞发出，目标是同层的兴奋性锥体细胞或抑制性中间神经元，其中传出神经元和目标神经元一般有着相似的方位选择性. 最近在小鼠的两个光遗传学干预研究的重要工作均证实V1内水平连接是外周抑制现象重要的神经基础[17-18]. 对小鼠V1 II/III层的一个神经环路研究揭示了其在外周抑制产生中的重要作用，其中环路中表达生长抑素的抑制性中间神经元（somatostatin-expressing interneurons，SOM）起着关键作用[17]. 这类中间神经元主要接受V1内水平连接引起的兴奋性输入，它们对光栅的响应会随着面积增大而逐渐增强，属于易化性外周整合细胞，因此当它们的反应被大面积光栅激活后，就会对其连接的锥体细胞产生强烈抑制作用. 而当这类神经元出现超极化时，又会极大地减弱邻近锥体细胞的外周抑制. V1区的来自视觉高级皮层反馈也是外周抑制作用的重要基础. 猴V1接受的反馈主要来自V2、V3/VLP、V5/MT和V6/DM区，从这些皮层的2~3或5~6层传出，终止于V1的1~2A和5B~6层. 远端外周抑制主要由反馈连接产生，基于以下实验证据：它们产生于其他皮质的兴奋性神经元，但能同时作用于V1的兴奋性和抑制性神经元[19-20]，这使得它们能够抑制或易化V1细胞的反应. 其次，反馈在空间尺度上与V1细胞的远端区大小接近，来自V2、V3和MT区域反馈向V1提供更大的调节区域，分别相当于目标神经元经典感受野的5、10和25倍，而V1的远端调节区大小与这个范围接近[6]. 另外，反馈轴突传导信号的速度是V1内水平轴突的10倍，这使得反馈轴突能够介导远端抑制区的快速发作[21]. 近期有两个研究分别在猴和小鼠上通过光遗传学技术调节高级视觉区的反馈，发现反馈对V1区神经元的外周抑制有着重要的影响[22-23]. Nurminen等[22]在猴上通过光遗传使V2对V1的反馈失活，展示了反馈如何影响灵长类初级视觉皮层的神经反应. 反馈活动的减少增大了V1细胞的感受野区域，减少了它们对感受野内刺激的反应，增强了它们对延伸到近端外周刺激的反应，从而减少外周抑制. 此外，V2反馈活性的显著降低会导致经典感受野的逐渐增加和响应振幅的下降. Vangeneugden等[23]在小鼠上研究对V1侧区的抑制，特别是侧中区，这个脑区可能是类似灵长类V2的同源物，并同时记录清醒和麻醉状态小鼠V1细胞的反应. 实验发现，沉默V1侧区能减弱清醒小鼠V1神经元的外周抑制，但却对麻醉小鼠没有影响，V1侧区的活动抑制了清醒小鼠V1区神经元对大范围视觉刺激的响应. Zhang等[20]利用光遗传学方法研究了Top-down调节的长程输入和局部回路在视觉信息处理中的神经机制，还发现小鼠大脑前额部的扣带回区域能够通过长程的Top-down输入而激活γ-氨基丁酸型的抑制性回路，有效地影响初级视皮层对视觉信息的处理. 扣带回的神经元活化能有效地提高V1神经元的响应能力并便于视觉特征的提取. 若仅仅激活扣带回输入到V1的轴突，便会增加这些激活点的响应，但是邻近区域的中心-外周调节作用便会减弱. γ-氨基丁酸能型中间神经元主要对外周抑制有促进作用，而血管活性肠肽的缩氨酸中间神经元则对中心的易化起着关键作用. 这些皮层到皮层间的长程输入主要通过局部微回路产生的Top-down调节来影响感觉信息的处理过程.

3 外周调节作用的计算模型研究

基于实验发现，外周调节是由前馈、V1内水平连接和其他高级视觉皮层反馈共同形成的. Shushruth等[24]提出了一个计算模型用于解释该现象（图2a），模型主要由三类神经元构成，分别是兴奋性锥体神经元（E）、抑制性局部神经元（I）

和抑制性篮状神经元（B）. 该模型输入包括了前馈、水平连接和反馈连接，其中前馈来源于LGN的传入（feedforward，FF），但模型没有区分水平和反馈连接，而将它们共同归为外周输入（surroud inputs，SI）. 中心和外周输入均与目标神经元有着近似的方位选择性，其中E和B神经元同时接受FF和SI的兴奋性输入，而I神经元仅仅接受来自SI的兴奋性输入. 其中I神经元的反应属性与E和B神经元有着很大差异，相比E和B神经元它有着更高的发放阈值和反应增益，因此对于来自中心和外周较弱的视觉输入（低对比度）时，I神经元是沉默的，所以此时它对E和B神经元无抑制作用，这会进一步增加E和B神经元的兴奋性，导致它们的感受野变大，而对于较强的视觉输入（高对比度），来自外周的兴奋性输入会迅速地激活I神经元，这导致它对E和B神经元的抑制作用迅速增加，使得E和B神经元的外周抑制增强而感受野变小. 另外，由于该模型中的抑制性神经元（I和B）有方位选择性，所以当外周光栅的方位与中心光栅的方位相同时能充分激活I和B这两类抑制性神经元，使得外周抑制最强，而当外周光栅处于非最佳方位时I和B神经元活动的减弱会使得E神经元外周抑制减弱. 该模型很好地解释了感受野大小和外周抑制随着刺激对比度改变以及外周光栅对中心光栅的方位调谐现象. 然而该模型只对神经元的属性进行了粗略的分类，最近Veit等[25]研究外周调节中心光栅并诱发伽马节律震荡的神经机制，发现SOM细胞起到了关键作用，他们根据生理实验提出了另外的计算模型（图2b），模型中神经元由锥体神经元（PC）、小清蛋白神经元（PV）和SOM组成，很好模拟了不同类型神经元在环路中的电生理学属性与相互作用机制. 因此，对外周调节研究，可以进一步改进先前的计算模型，将多种中间神经元的作用和连接整合到新的计算模型，这能更好地解释和预测非经典感受野的调节现象.

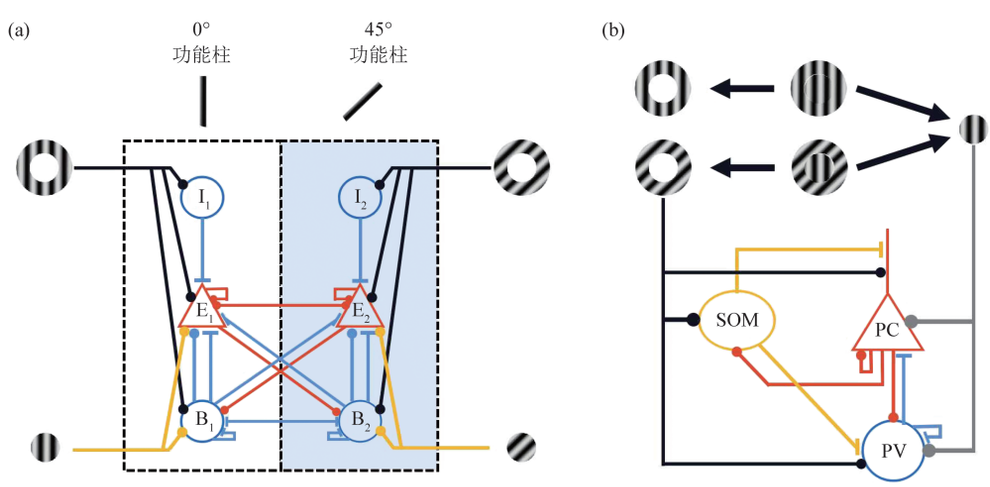

Fig. 2　A recurrent network model of SM in layer 2/3 of macaque V1

图2　形成外周抑制作用的递归网络计算模型

（a）功能柱间神经环路的外周调节模型，解释了感受野大小和外周抑制随着刺激对比度的改变，以及外周光栅对中心光栅的方位调谐现象，但仅对神经元的属性进行了粗略的分类.（b）更精确地确定了神经元种类后建立的外周调节模型，模拟了不同类型神经元在环路中的电生理学属性与相互作用机制.

4　外周调节作用在视觉信息编码中的作用

由于自然图像具有高阶的相关性，所以光感受器有着大量的视觉信息冗余. 为了有效地编码视觉信息的输入，视觉处理系统应具有去除视觉输入信息冗余的作用. 而研究发现在很多物种的多数脑区中均采用稀疏编码的方式来进行信息处理[26-28]. 并且在视觉系统不同层次的处理阶段，包括视网膜、外膝体、初级视皮层和下颞叶区，也采用这种方式来进行信息处理[29-30]. 大量电生理研究发现，许多V1简单细胞的响应不仅对经典感受野内刺激具有非线性的特点，还会受到经典感受野外周刺激的影响，一些研究人员就此提出了一系列的模型用于模拟视觉神经细胞对外界自然刺激的响应模式，该模

型可以解释上述非经典感受野的影响. 早在二十世纪五六十年代，Attneave [31] 和Barlow [32] 就提出大脑感觉皮层能对外界刺激进行高效编码这一假说，该假说在外部环境视觉刺激的统计特性和视神经细胞响应特性之间建立了一种数量联系. 一些研究也表明，自然图像在统计学上有着与随机分布截然不同的结构. 如果视觉系统的演化目标是适应自然刺激的话，必然采用一种对自然图像而言高效的编码方式. 这就证实了自然图像可以用高效的稀疏编码来表示. 这一稀疏编码假说要求一个最佳的编码方法：在给定时间内用尽可能少的活化单元去编码一个刺激，从而避免生物系统信息传递能力的不足并提高视觉系统的模式识别和记忆能力. 最近的研究则表明，非经典感受野的加入不仅在提高细胞的编码效率和降低冗余方面起着关键作用，还可以提高细胞对自然图像反应的稀疏性 [33-35]. 具体表现为：细胞的平均放电频率随着刺激面积的增大而降低. 在不同的面积下，细胞通过放电传递出的信息量保持恒定，导致每个动作电位的发放所传递的信息量有所提高，单独细胞对复杂图像的选择性也提高. 在细胞放电频率的分布图中，图形陡峭度和细胞反应之间的相关性也降低. 另外Haider等 [36] 的研究也表明经典感受野和非经典感受野的共同刺激可以提高兴奋性锥体神经元对自然图像编码的稀疏性以及动作电位发放的可靠性和精确性. 相反地，抑制性中间神经元在经典感受野和非经典感受野的共同刺激下却表现出放电活动的增加和选择性的降低. 作者推断兴奋性锥体神经元编码自然图像稀疏性的提高主要与突触抑制有关. Zhu等 [13] 的研究工作还表明稀疏编码假说的实现不仅可以解释非经典感受野的影响，还能为V1细胞的经典感受野和非经典感受野的响应特性提供一个高级的功能阐述. 在稀疏编码模型的网络实现中，每个编码都是由外部输入（bottom-up或top-down）和外侧连接所驱动的. 其中由高级皮层的Top-down（V2、V4、TEO、MT等）输入所引起的外周抑制对中心的调节作用在认知中起到了关键作用.

5 总结与展望

目前基于理论和实验证据证实外周对中心的调节作用是一个由前馈、水平连接和反馈回路组成的复杂网络产生. 对其进一步验证需要对特定神经环路进行选择性光遗传操作并记录已识别神经元类型和特定脑区神经元的突触后活动. 另外一个重要的问题是，不同高级脑区产生的反馈连接，在外周对中心调节作用中的不同影响. 其次，我们还需要了解水平连接和反馈环路中不同的突触和功能组织，以及这些环路中不同细胞类型在V1各层次中的变化. 在神经计算模型上，可以进一步结合递归网络模型来指导实验和解释实验结果. 皮层神经元嵌入在动态的、非线性的循环网络中. 与线性前馈网络相比，这种网络可以处理各种各样的复杂行为，包括多尺度振荡、多稳定性、混沌动力学和长期的瞬变. 当生理参数出现小而连续变化或光遗传操作导致的微小变化中，动力学也能表现出戏剧性的变化. 这种复杂的现象往往产生并不直觉的结果，通过建模能有助于解释精确地实验现象. 随着对引起非经典感受野调节作用的神经环路解析和生物计算的模拟，我们能更好地理解和认识它在感觉信息编码中功能和意义，也将对人工智能和类脑科学的发展有着重要的理论价值.

参 考 文 献

[1] Li W, Li C Y. Extensive integration field beyond the classical receptive field of cat's striate cortical neurons-classification and tuning properties. Vision Res, 1994, **34**(18): 2337-2355

[2] Shen Z M, Xu W F, Li C Y. Cue-invariant detection of centre-surround discontinuity by V1 neurons in awake macaque monkey. J Physiol, 2007, **583**(12): 581-592

[3] Chen K, Song X M, Li C Y. Contrast-dependent variations in the excitatory classical receptive field and suppressive nonclassical receptive field of cat primary visual cortex. Cereb Cortex, 2013, **23**(2): 283-292

[4] Henry C A, Joshi S, Xing D, *et al*. Functional characterization of the extraclassical receptive field in macaque V1: contrast, orientation, and temporal dynamics. J Neurosci, 2013, **33**(14): 6230-6242

[5] Lien A D, Scanziani M. Tuned thalamic excitation is amplified by visual cortical circuits. Nat Neurosci, 2013, **16**(9): 1315-1323

[6] Angelucci A, Levitt J B, Walton E, *et al*. 2002. Circuits for local and global signal integration in primary visual cortex. J Neurosci, 2002, **22**(19): 8633-8646

[7] Gonchar Y, Burkhalter A. Distinct GABAergic targets offeedforward and feedback connections between lower and higher areas of rat visual cortex. J Neurosci, 2003, **23**(34): 10904-10912

[8] Muller J R, Metha A B, Krauskopf J, *et al*. Local signals from beyond the receptive fields of striate cortical neurons. J Neurophysiol, **2003**(2), 90: 822-831

[9] Angelucci A, Sainsbury K. Contribution of feedforward thalamic afferents and corticogeniculate feedback to the spatial summation area of macaque V1 and LGN. J Comp Neurol, 2006, **498**(3):

330-351

[10] Hashemi-Nezhad M, Lyon D C. Orientation tuning of the suppressive extraclassical surround depends on intrinsic organization of V1. Cereb Cortex, 2012, **22**(2): 308-326

[11] Shushruth S, Nurminen L, Bijanzadeh M, *et al*. Different orientation-tuning of near and far surround suppression in macaque primary visual cortex mirrors their tuning in human perception. J Neurosci, 2013, **33**(1): 106-119

[12] Geisler W S, Perry J S, Super B J, *et al*. Edge co-occurrence in natural images predicts contour grouping performance. Vis Res, 2001, **41**(6): 711-724

[13] Zhu M, Rozell C J. Visual nonclassical receptive field effects emerge from sparse coding in a dynamical system. Plos Comput Biol, 2013, **9**(8): e1003191

[14] Solomon S G, Lee B B, Sun H. Suppressive surrounds and contrast gain in magnocellular-pathway retinal ganglion cells of macaque. J Neurosci, 2006, **26**(34): 8715-8726

[15] Alitto H J, Usrey W M. Origin and dynamics of extraclassical suppression in the lateral geniculate nucleus of the macaque monkey. Neuron, 2008, **57**(1): 135-146

[16] Ozeki H, Sadakane O, Akasaki T, *et al*. Relationship between excitation and inhibition underlying size tuning and contextual response modulation in the cat primary visual cortex. J Neurosci, 2004, **24**(6): 1428-1438

[17] Adesnik H, Bruns W, Taniguchi H, *et al*. A neural circuit for spatial summation in visual cortex. Nature, 2012, **490**(7419): 226-231

[18] Sato T K, Hausser M, Carandini M. Distal connectivity causes summation and division across mouse visual cortex. Nat Neurosci, 2014, **17**(1): 30-32

[19] Anderson J C, Martin K A C. The synaptic connections between cortical areas V1 and V2 in macaque monkey. J Neurosci, 2009, **29**(36): 11283-11293

[20] Zhang S, Xu M, Kamigaki T, *et al*. Long-range and local circuits for top-down modulation of visual cortex processing. Science, 2014, **345**(6197): 660-665

[21] Girard P, Hup´e J M, Bullier J. Feedforward and feedback connections between areas V1 and V2 of the monkey have similar rapid conduction velocities. J Neurophysiol, 2001, **85**(3): 1328-1331

[22] Nurminen L, Merlin S, Bijanzadeh M. *et al*. Top-down feedback controls spatial summation and response amplitude in primate visual cortex. Nat Commun, 2018, **9**(1): 2281 (DOI: 10.1038/s41467-018-04500-5)

[23] Vangeneugden J, Beest E H, Cohen M X, *et al*. Activity in lateral visual areas contributes to surround suppression in awake mouse V1. Current Biology, 2019, **29**(24): 4268-4275

[24] Shushruth S, Mangapathy P, Ichida J M, *et al*. Strong recurrent networks compute the orientation-tuning of surround modulation in primate primary visual cortex. J Neurosci, 2012, **32**(1): 308-321

[25] Veit J, Hakim R, Jadi M P, *et al*. Cortical gamma band synchronization through somatostatin interneurons. Nat Neurosci, 2017, **20**(7): 951-959

[26] Hahnloser R H R, Kozhevnikov A A, Fee M S. An ultra-sparse code underlies the generation of neural sequences in a songbird. Nature, 2002, **419**(6902): 65-70

[27] Snyder A C, Morais M J, Kohn A, *et al*. Correlations in V1 are reduced by stimulation outside the receptive field. J Neurosci, 2014, **34**(34): 11222-11227

[28] Zhu M, Rozell C J. Visual nonclassical receptive field effects emerge from sparse coding in a dynamical system. Plos Comput Biol, 2013, **9**(8): e1003191

[29] Gilbert C D, Das A, Ito M, *et al*. Spatial integration and cortical dynamics. Proc Natl Acad Sci USA, 1996, **93**(2): 615-622

[30] Somers D, Dragoi V, Sur M. The Cat Primary Visual Cortex. San Diego, CA: Academic Press, 2002: 471-520

[31] Attneave F. Some informational aspects of visual perception. Psychol Rev, 1954, **61**(3): 183-193

[32] Barlow H B. Possible principles underlying the transformation of sensory messages//Rosenbluth W A. Sensory Communication. Cambridge: MIT Press, 1961: 217-233

[33] Rao R P, Ballard D H. Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive field effects. Nat Neurosci, 1999, **2**(1): 79-87

[34] Vinje W E, Gallant J L. Sparse coding and decorrelation in primary visual cortex during natural vision. Science, 2000, **287**(5456): 1273-1276

[35] VinjeW E, Gallant J L. Natural stimulation of the nonclassical receptive fi eld increases information transmission efficiency in V1. J Neurosci, 2002, **22**(7): 2904-2915

[36] Haider B, Krauseque A, Yu Y, *et al*. Synaptic and network mechanisms of sparse and reliable visual cortical activity during nonclassical receptive field stimulation. Neuron, 2010, **65**(1): 107-121

The Research Progress of Non−classical Receptive Field in Primary Visual Cortex*

CHEN Ke[1)**], YANG Zhao-Xi[1)], LIAO Bai-Tao[2)], HOU Bo-Jun[2)], YANG Yin[3)**], LIU Tie-Jun[2)], XIA Yang[2)], YAO De-Zhong[2)]

([1)]*Sichuan Academy of Medical Sciences & Sichuan Provincial People's Hospital, Medical College, University of Electronic Science and Technology of China, Chengdu* 610054, China;

[2)]*MOE Key Laboratory for NeuroInformation, School of Life Science and Technology, University of Electronic Science and Technology of China, Chengdu* 610054, China;

[3)]*Department of Ophthalmology, Sichuan Academy of Medical Sciences & Sichuan Provincial People's Hospital, University of Electronic Science and Technology of China, Chengdu* 610054, China)

Abstract Sensory cortex neurons of non-classical receptive field on the classical receptive field adjustment widely exist in mammals, is considered to be the basic characteristic of the sensory cortex neurons. In primary visual cortex of mammals, there was a larger non-classical receptive filed (nCRF) region beyond the classical receptive field (CRF). Although the region was not directly respond to the visual stimulus, it can modulate cell's response in classical receptive fields. Understanding the modulatory mechanism of non-classical receptive field in V1 neurons can reveal the basic principles of information processing in mammalian sensory cortical neurons. At present, many studies found that modulatory mechanism of nCRF arises from feed forward, horizontal, and feedback interactions with local recurrent connections through synaptic mechanisms involved in increased inhibition and reduction of recurrent excitability. The modulatory by nCRF can effectively reduce the redundancy of the visual input. In general, surround suppression is generated by multiple connection types. Feedforward and horizontal connections in V1 mainly provide surround suppression from just outside the classical receptive field, and feedback from progressively higher areas provide modulation from progressively more distant surround regions. Moreover, feedback connections from different cortical areas likely modulate V1 responses in a stimulus-specific fashion, which is crucial for the large-scale information processing in the primary visual cortex.

Key words sensory cortex, primary visual cortex, surround suppression, neural mechanism, computational model, sparseness coding

DOI: 10.16476/j.pibb.2020.0284

* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China（81771925，61933003，81861128001）.

** Corresponding author.

CHEN Ke. Tel：86-28-83201019，E-mail：chenke0703@uestc.edu.cn

YANG Yin. Tel：86-28-87710771，E-mail：doris_yy@163.com

Received：August 6，2020 Accepted：November 25，2020