



鸽腹外侧中皮质神经元对立体阴影形状的不变性神经表征*

牛晓可 张梦博 彭岩岩 韩永浩 王庆玉 邓宜鑫 李志辉**

(郑州大学电气与信息工程学院, 河南省脑科学与脑机接口技术重点实验室, 郑州 450001)

摘要 **目的** 自然界中的物体因光照而形成阴影, 这也是立体化感知的基础, 鸟类需要适应光照的变化 (即容忍阴影形状的变化), 才能对不同立体形成准确感知, 然而鸟类关键视觉脑区如何应对光照变化目前尚缺乏报道。本文以鸽子 (*Columba livia*) 为对象, 旨在分析鸽子腹外侧中皮质 (MVL) 对不同光照条件下立体形状的不变性神经表征模式。**方法** 采用视觉认知训练结合神经电生理的方式, 首先训练鸽子识别不同的立体形状 (凹/凸), 并测试光照角度及外观形状对识别准确率的影响, 进一步验证相关结果是否依赖于特定的光照颜色, 同时记录鸽子 MVL 在不同图形呈现期间的放电活动, 分析神经元响应对立体形状的选择性以及图形变化的容忍性。**结果** 6 只鸽子行为学结果显示, 光照角度和外观形状均不影响鸽子对立体形状的识别, 准确率在 80% 以上; 采集的 88 个神经元统计结果显示, 83% 的神经元 (73/88) 表现出了对特定立体形状的选择性 (选择性指数 >0.3), 对凸起的响应强度普遍大于凹陷, 且在光照角度和外观形状发生变化时维持稳定, 蓝色光照和橙色光照的结果较一致, 但蓝色光照下学习的速率更快; 采用单一条件下神经元集群响应训练的支持向量机模型能够较准确地解码其他条件下的响应 (准确率达 70% 以上)。**结论** 鸽子 MVL 区神经元对不同的立体形状保持一致的神经编码模式, 不受光照条件和外观的影响, 以确保鸽子在变换的视觉环境中稳定地识别物体。本研究为理解鸟类如何在应对视场变化并维持不变性神经表征提供了新的生理学证据。

关键词 立体阴影形状, 腹外侧中皮质, 神经表征, 不变性, 解码

中图分类号 Q1, Q183.9, Q17

DOI: 10.3724/j.pibb.2025.0221

CSTR: 32369.14.pibb.20250221

在视觉感知中, 光照的方向性差异会在物体表面形成渐变的明暗分布, 这种光影变化为观察者提供了关键的深度和形状信息。当缺乏阴影线索时, 物体往往呈现二维平面特征; 适当的阴影投射则能清晰展现物体三维几何结构, 大幅增强其立体感和空间辨识度, 从而有助于立体形状的准确识别。而在自然界中, 动物还需克服光照和视角变化等挑战, 以维持稳定的物体识别能力。然而视觉系统往往面临不变性挑战与信息缺失问题, 因为识别任务需要应对环境中的复杂变化和不完整信息^[1]。为了应对这些挑战, 动物大脑发展出灵活的神经处理机制, 以实现对外界变化的适应性。研究发现, 猴颞下皮层 (inferotemporal cortex, IT) 中的神经元集群不仅参与目标识别, 还能在目标的大小、位置、视角、遮挡及光照等条件变化下保持对目标响应的不变性^[2-5]。类似地, 啮齿类动物如大鼠等也

在高级视觉区域展现出显著的识别泛化能力^[6-8]。这些研究表明, 动物通过依赖稳定且灵活的神经表征机制, 在复杂多变的环境中实现对物体的精准识别。

除了灵长类和啮齿类动物, 鸟类也展现了类似的视觉能力。研究表明, 新生小鸡能够在极少的视觉经验下建立视点不变的物体表征^[9]。此外, 即便光照方向、表面颜色或相机视角发生变化, 棕鸟仍能利用阴影线索快速、准确地辨别凹凸形状^[10]。鸽子在鸟类中以卓越的视觉能力著称^[11-12], 其通过视觉经验学习, 能够在跨角度和尺度变化下实现

* 国家自然科学基金 (62206253, 62173309), 河南省科技公关项目 (222102310223, 232102210072) 资助。

** 通讯联系人。

Tel: 13525565815, E-mail: lizhrain@zzu.edu.cn

收稿日期: 2025-05-11, 接受日期: 2025-08-12

物体不变识别, 展现出与人类相似的识别机制。Cook等^[13]研究表明, 鸽子能够在光照条件、表面属性以及透视条件变化下, 准确区分凹凸形状, 展现出其在立体阴影形状处理中的高度稳定性与灵活性。然而, 鸽子在这一过程中所依赖的神经机制仍需进一步研究。离顶盖通路是鸽子最主要的视觉通路之一, 其中腹外侧中皮质 (ventrolateral mesopallium, MVL) 区是关键的神核核团。Clark等^[14]研究发现, 与外纹体 (entopallium, ENTO) 和视丘 (WULST) 区域相比, MVL 区域的神经元在刺激区分上表现得更为显著, 即相比于其他两个区域, MVL 神经元在处理视觉刺激时具有更强的选择性和区分能力。2019年, Azizi等^[15]进一步在鸽子视觉关联区域发现, 尽管任务本身不要求分类, MVL 区域的神经元群体仍能够显著区分有生命与无生命的刺激类别, 并通过线性分类器 (linear discriminant analysis, LDA) 解码表现出类别不变性的表征。这些结果表明, MVL 区域不仅在鸽子的视觉处理过程中处理复杂的物体类别信息, 还能在不同条件下保持较高的分类稳定性。然而, MVL 神经元是否对不同的立体阴影形状具有选择性, 以及在光照角度变换后的响应是否保持不变性仍不清楚。

为此, 本文以鸽子为实验对象, 采用视觉认知训练和神经电生理记录相结合的方式, 在前人开展相关行为学实验的基础上, 首次从神经电生理角度分析不同光照条件下鸽子 MVL 脑区神经元对立体阴影形状表征的影响, 并创新性地将行为表现与神

经响应在个体水平上进行关联分析, 此外在行为学角度, 首次使用生态真实的光照颜色 (蓝光与橙光) 与多角度设置模拟自然视觉环境, 全方位地评估光照环境对立体阴影的影响。本研究为深入理解动物在动态视觉环境中的物体识别机制提供了重要的神经生理学依据。

1 材料与方法

本文采用视觉行为认知训练结合慢性神经电生理记录的方法, 从行为学和电生理学两个方面验证鸽子 (*Columba livia*) 对立体阴影形状在光照条件变化下的不变性, 下面重点阐述视觉行为认知训练所选用的鸟类视觉认知训练系统 (1.1 节)、立体阴影形状的设计 (1.2 节)、视觉认知训练范式 (1.3 节)、神经电信号的同步采集 (1.4 节), 以及数据 (包括行为学数据和神经电信号数据) 的分析方法。

1.1 鸟类视觉认知训练系统

采用本实验室开发的视觉认知训练系统对鸽子进行视觉认知训练 (图 1)。训练箱内部测量为高度 55 cm, 长度 70 cm 和宽度 60 cm。箱体一侧摆放显示器 (约为 26.4 cm), 用于播放视觉刺激模式, 显示器下方左右两边各配备 1 个啄击键, 用于行为反馈。与显示器相对的一侧配备 1 个自动喂食器, 装满食物用作给予鸽子食物奖励, 由单片机控制, 当鸽子做出正确行为抉择后, 喂食器会转到训练箱内, 从而使鸽子获得食物奖励, 其余时段喂食器位于箱体外部, 避免鸽子吃到, 如果抉择错误会进行闪屏结合蜂鸣器产生的噪声进行惩罚。

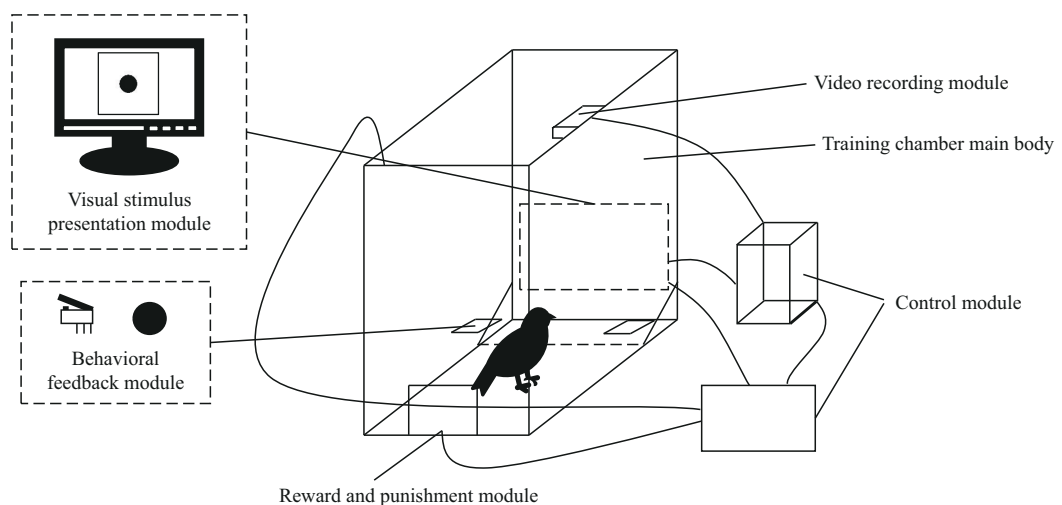


Fig. 1 Bird visual cognition training system diagram

1.2 立体阴影形状的设计

本文设计的立体阴影形状参考了文献[13]中的三维凸面和凹面(图2,第一排是凸面,第二排是凹面,横着从左到右,光照的方向分别为45°、135°、225°和315°)。每幅图均为1 080×1 080像素大小,均采用犀牛软件进行创建。凸面的峰值高度设置为距表面距离7个单位。场景中的阴影使用Keyshot进行渲染。为排除实验结果对光照颜色的

依赖性,本研究将6只鸽子分成了2批次,每个批次采用不同的光照颜色:图2a蓝色(RGB=88、199、225)或图2b橙色(RGB=227、152、152),这两种颜色分别代表了自然光照环境中常见的天空光与夕阳光,从而模拟更接近真实生态条件下的视觉线索,同时,蓝色和橙色在色谱上具有较大差异。本实验中蓝色组的鸽子编号为P857、P753、P270,橙色组的鸽子编号为P920、P689、P676。

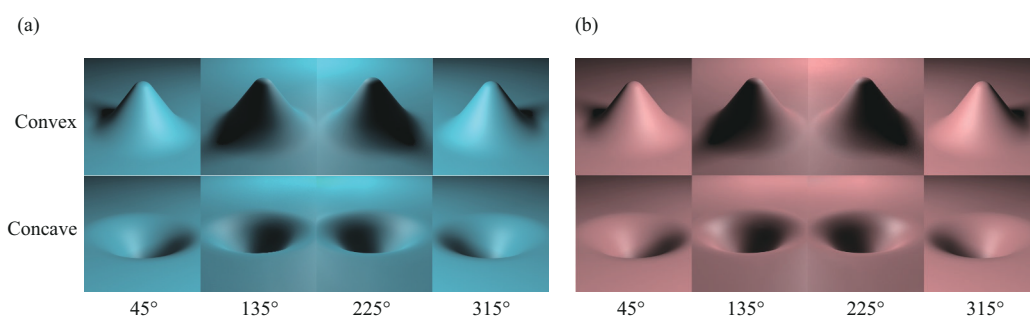


Fig. 2 Convex and concave 3D shadow shapes under lighting angles of 45°, 135°, 225°, and 315°

(a) Stimuli under blue-light illumination conditions. (b) Stimuli under orange-light illumination conditions.

1.3 视觉认知训练范式

采用延迟匹配的方法对鸽子进行视觉认知训练,共分为两个阶段,第一个是学习阶段(图3a),每个训练试次以5 s间隔(inter-trial interval, ITI)开始,在ITI结束后,屏幕中央出现一个圆形诱导图,鸽子啄击任意一侧按键即可关闭图像,启动500 ms的基线期,在此期间,屏幕为灰色空白刺激,500 ms后,屏幕中央自动随机呈现样本刺激,持续800 ms,接着自动转入100 ms的延时期,延时期后进入决策期,鸽子有3 s的时间进行左右按键啄击选择。若选择正确,带有食物的喂食器将自动旋转并停留5 s,作为鸽子正确抉择的奖励;选择错误则获得闪屏与蜂鸣器报警惩罚,并直接进入ITI。第一个阶段的目的是为了让鸽子学会对样本呈现期出现的图片进行分类,建立其与左右按键啄击行为之间的关联,例如出现凸面,啄击左侧为正确,出现凹面,啄击右侧为正确,不同鸽子的方位设置不一致,以排除位置的偏好。此外,在刺激呈现期和延迟期内不允许出现任何啄击行为,否则会触发惩罚模块从而导致试次重启,以确保后期神经信号记录的稳定性。

第二个阶段是测试阶段(图3b)。当第一阶段的行为正确率连续3 d达到80%以上,便进入测试阶段。目的是为了验证鸽子对其他角度的泛化能

力,即样本呈现期随机出现鸽子在学习阶段未见过的其他3种光照角度的凹面或者凸面,此时鸽子会根据学习阶段习得的经验进行左右按键的啄击,这个阶段的规则与学习阶段不同的是,无论鸽子做出什么决策结果,均给予食物奖励以强化它每个试次积极反馈的动力,但是为了减少食物强化对它进行判决的影响,本文采用学习样本与测试样本以4:1混合的模式,即测试阶段依然穿插大量的学习样本,当学习样本出现时,用食物对正确的行为进行奖励对错误的行为进行惩罚,以强化鸽子在学习阶段习得的规则,而少量的测试样本随机穿插在训练样本中间偶然出现,以削弱食物奖励对行为的干扰,同时还要维持鸽子在测试阶段进行行为反馈的积极性。

1.4 神经电信号的同步采集

当鸽子完成第一阶段的学习任务后,在脑部进行微电极阵列的植入手术。手术前对鸽子进行全身麻醉,根据鸽子的体重注射1.5%戊巴比妥钠(0.2 ml/100 g),俯卧固定于脑立体定位仪(ST-5ND-C,成都仪器厂)上。参考鸽子脑立体定位图谱(图S1a),确定MVL区位置前后(AP) 11 mm,内侧-外侧(ML) 4.6 mm,脑表面下深度(DV) 2.5 mm),去除颅骨和硬脑膜,进行16通道镍铬微丝阵列(4×4阵列, Hong Kong Plexon, Hong

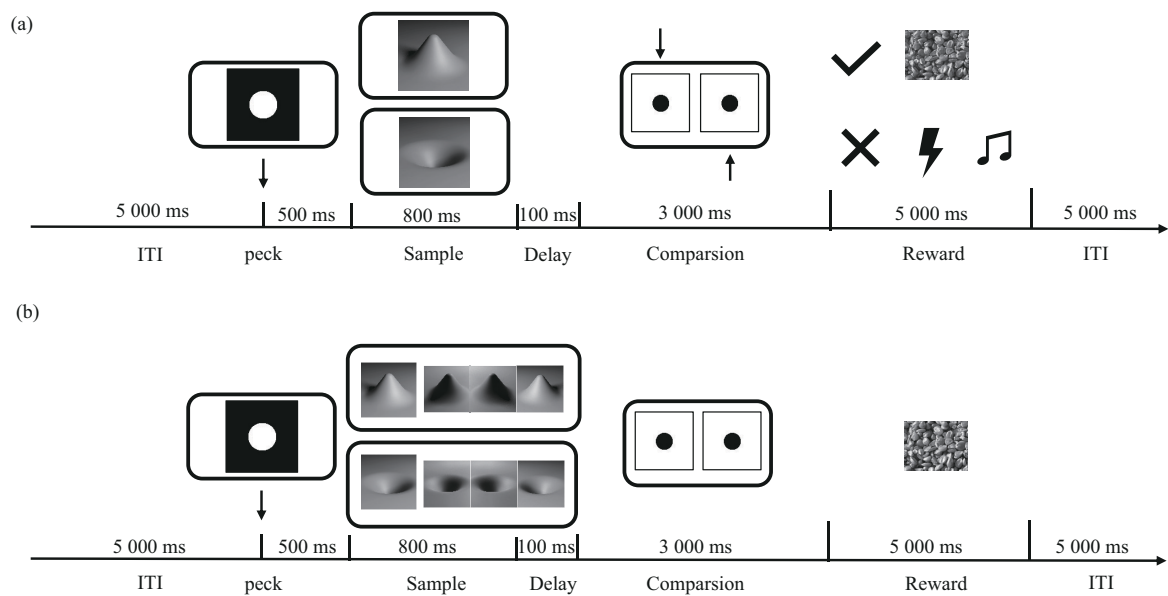


Fig. 3 Flowchart of the training and testing phases
ITI: inter-trial interval.

Kong, China) 植入 (图 S1b)。待电极到达目标位置后, 用牙科水泥 (II 型, 香港德派实业有限公司生产) 对电极进行固定, 并进行伤口缝合和消毒处理, 等待动物苏醒与恢复。鸽子术后经过至少 7 d 的无限制进食恢复期后, 再恢复学习期的训练任务, 正确率再次稳定在 80% 以上时, 开始神经信号的采集^[16]。本研究的动物实验经郑州大学伦理委员会审查批准 (审批编号: ZZUIRB 2023-140), 并严格遵守动物实验管理规定。

电极轨迹重建采用术后脑组织切片染色, 通过显微镜观察电极损伤轨迹, 结合脑区解剖图谱定位电极位置, 确保电极准确插入 MVL 区。本研究采用易格生物科技公司生产的 Apollo 便携式神经记录系统采集测试阶段鸽子 MVL 区的神经信号, 采样率 30 kHz (采集过程如图 S1c~f 所示)。实验共纳入 6 只信鸽 (编号: P753、P857、P920、P270、P689、P676)。

1.5 数据分析

1.5.1 行为学数据分析

本文采用行为准确率作为量化鸽子行为表现的评价指标。当鸽子在抉择期末进行啄键行为时, 视为抢啄或超时, 此类试次被判定为规则错误, 属于无效试次; 当鸽子在抉择期内做出错误选择时, 则记为错误试次。在计算过程中, 因超时或抢啄时鸽子未能注视屏幕, 导致该类试次无效, 故在准确率

统计中予以剔除。因此, 行为准确率的计算公式为:

行为准确率 = $\frac{N_{\text{正确}}}{N_{\text{总试次}} - N_{\text{无效}}}$ (1)

1.5.2 神经信号预处理

针对 1.4 节采集的原始神经电信号, 首先经 300~5 000 Hz 带通滤波器 (二阶巴特沃斯) 处理, 滤除低频场电位波动和高频噪声干扰, 通过阈值 (4~5 倍信号均方根) 检测和基于电极间相关法^[17]去噪处理, 去除背景噪声和大幅干扰, 得到神经元发放的动作电位 (spike) 序列。每只鸽子记录到的有效神经元数量汇总在表 1 中。此处有效神经元数量定义为: 排除由于电极损伤、信号质量低或背景噪声过大等原因导致无法稳定记录的通道后, 仍能提供可靠的神经放电活动、给予视觉刺激后有明显发放的通道数量, 每个通道记录的神经元未进行锋电位分类操作, 因此严格意义来讲, 属于多单元 (multi-units) 放电活动。

Table 1 Number of effective neurons in 6 pigeons

Subject code	P753	P270	P857	P920	P689	P676	Total
Number of valid neurons	16	16	14	13	14	15	88

1.5.3 神经元响应强度的量化计算

神经元在特定刺激条件下的响应强度, 记为 S, 采用下面公式计算:

$$S = \frac{1}{T} \sum_{t_1}^{t_2} R(t) \quad (2)$$

其中, $R(t)$ 是神经元在第 t 个时间窗内的发放率; T 是有效响应时间窗口的数量; t_1 和 t_2 分别是有效响应的起始时间窗和结束时间窗序号。

1.5.4 选择性指数与调谐宽度

为了量化神经元对不同目标的区分能力, 本文计算了选择性指数 (selectivity index, SI)。本实验包含两类目标: 凸起的立体阴影形状与凹陷的立体阴影形状。选择性指数的计算公式如下:

$$SI = \frac{\overline{S}_{\text{凸}} - \overline{S}_{\text{凹}}}{\overline{S}_{\text{凸}} + \overline{S}_{\text{凹}}} \quad (3)$$

式中, $\overline{S}_{\text{凸}}$ 表示神经元在对凸起形状的多个试次下的平均发放率, $\overline{S}_{\text{凹}}$ 表示神经元在对凹陷形状的多个试次下的平均发放率。SI 取值范围在 -1 到 1 之间。数值越大, 表明神经元对凸起的立体阴影形状或凹陷的立体阴影形状的选择性越强, 即神经元能够清楚地区分两类刺激; 而数值较低时, 说明神经元对两类形状的选择性较弱, 区分度较低。

调谐宽度也能够反映神经元对不同刺激条件的选择性。本文通过计算半高宽 (half-maximum width, HMW) 来估计神经元的调谐宽度, 记为 σ 。其计算方法如下:

首先, 计算半高响应:

$$S_{\text{half}} = \frac{S_{\text{max}} + S_{\text{min}}}{2} \quad (4)$$

然后, 确定神经元在不同刺激条件下的发放率中, 最接近 S_{half} 的两个因素 θ_1 和 θ_2 , 计算它们之间的差

$$\sigma = |\theta_2 - \theta_1| \quad (5)$$

σ 值越大, 表明神经元对不同刺激条件的调谐性较弱 (对多个刺激条件均有较高响应); σ 值越小, 表明神经元对不同刺激条件的调谐性较强 (对特定刺激条件有更集中的响应)。

1.5.5 解码方法

为了量化神经元群体对不同刺激条件的解码能力, 本文采用支持向量机 (support vector machine, SVM) 对不同立体形状下的神经元响应进行分类, 使用径向基函数 (radial basis function, RBF) 核进行非线性映射, 其中惩罚系数 C 和核函数参数 γ 通过交叉验证选取, 以优化分类性能。具体而言, 利用神经元在特定时间窗口内的响应数据作为输入特征, 通过 SVM 模型进行分类训练, 解码出对应的刺激类型。SVM 的分类决策函数如下:

$$f(x) = \sum_{i=1}^N \alpha_i y_i K(x, x_i) + b \quad (6)$$

解码结果的准确性通过十折交叉验证评估, 分类准确率作为主要评估指标。

2 结 果

2.1 行为学结果

6 只鸽子 (P753、P857、P270、P920、P689、P676) 在学习阶段的行为准确率如图 4 所示, 其中光照颜色为橙色和蓝色各 3 只。训练阶段使用 45° 光照条件下的立体阴影形状刺激。6 只鸽子正确率均连续 3 个轮次 (每个轮次包含 100~120 个试次) 达到 80% 以上, 成功进入测试阶段。此外, 观察到 P753 与 P857 (即训练刺激为蓝色) 的学习速度快于训练刺激为橙色 (P920、P689、P676) 的鸽子。

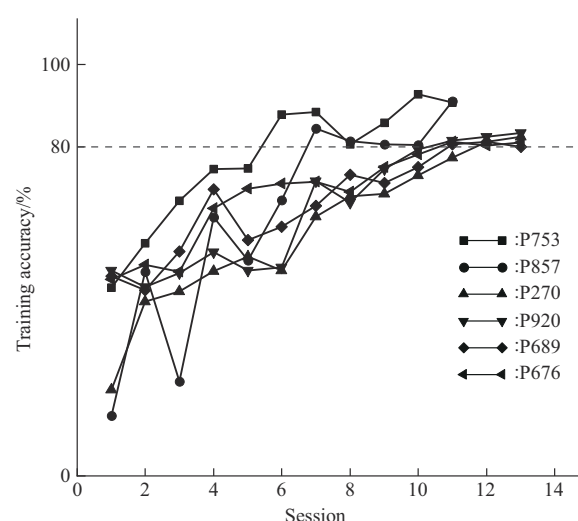


Fig. 4 Behavioral accuracy of 6 pigeons during the formal training phase

测试阶段, 改变光照角度后, 所有鸽子对不同立体形状的行为识别曲线如图 5 所示 (每个轮次包含 100~120 个试次)。所有轮次的正确率均在 80% 左右, 表明鸽子能够很好地泛化立体形状的光照角度。此外, 通过对比发现, 当光照角度为 135° 和 225° 时, 正确率有轻微下降。这可能与这些角度下阴影覆盖了部分特征区域有关, 从而对识别准确性产生了一定影响。

2.2 MVL 神经元对不同立体阴影形状的选择性

为了研究 MVL 神经元对不同光照角度下立体阴影形状的响应, 本节记录了 6 只鸽子在各个角度条件下对不同立体阴影形状的神经元响应强度 (见 1.5.3), 6 只鸽子单个示例神经元的发放点图见图

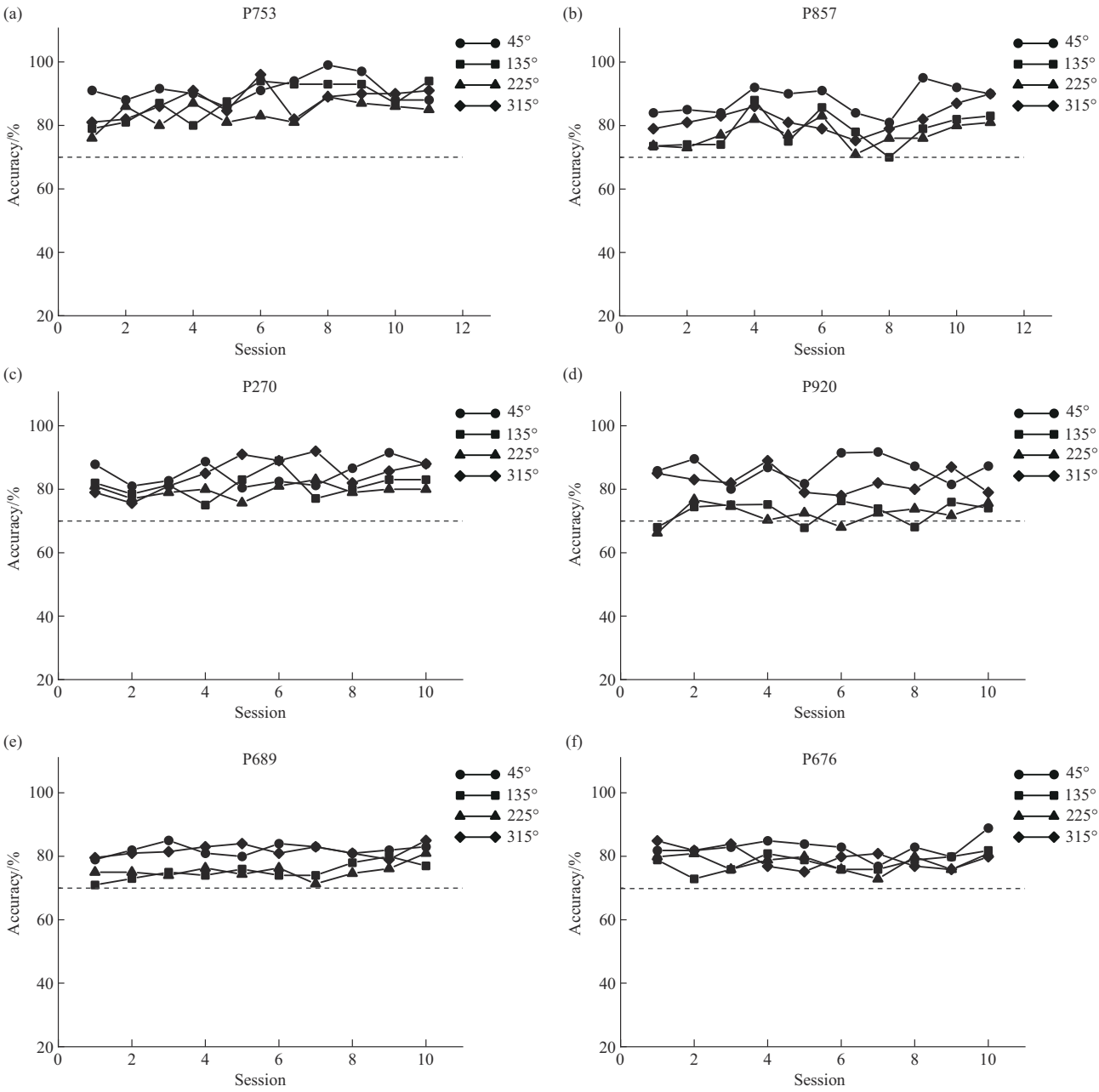


Fig. 5 Test accuracy of 6 pigeons at light angles of 45°, 135°, 225°, and 315°

S2。为了确定神经元响应时间窗，本节针对有响应的神经元（即刺激呈现期与基线期的响应统计性检验后有显著差异的神经元，共 88 个）绘制了神经元尖峰的刺激周围时间直方图（peri-stimulus time histogram, PSTH）曲线（窗长为 150 ms，步长为 50 ms）。图 6 结果显示，在刺激出现前约 200 ms 的基线期（-200~0 ms）内，所有 MVL 神经元几乎没有发放活动，而在刺激呈现期（0 ms 以后），MVL 神经元开始表现出显著的活动，且活动主要集中在 100~400 ms 的时间窗口内（图中虚线内）。

图 7 展示了示例神经元对不同光照角度下立体

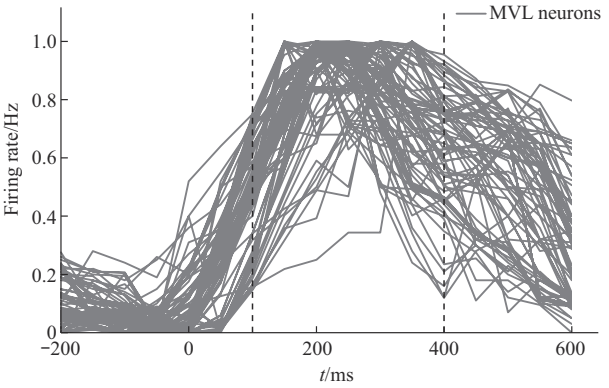


Fig. 6 Normalized PSTH of neurons from all pigeons

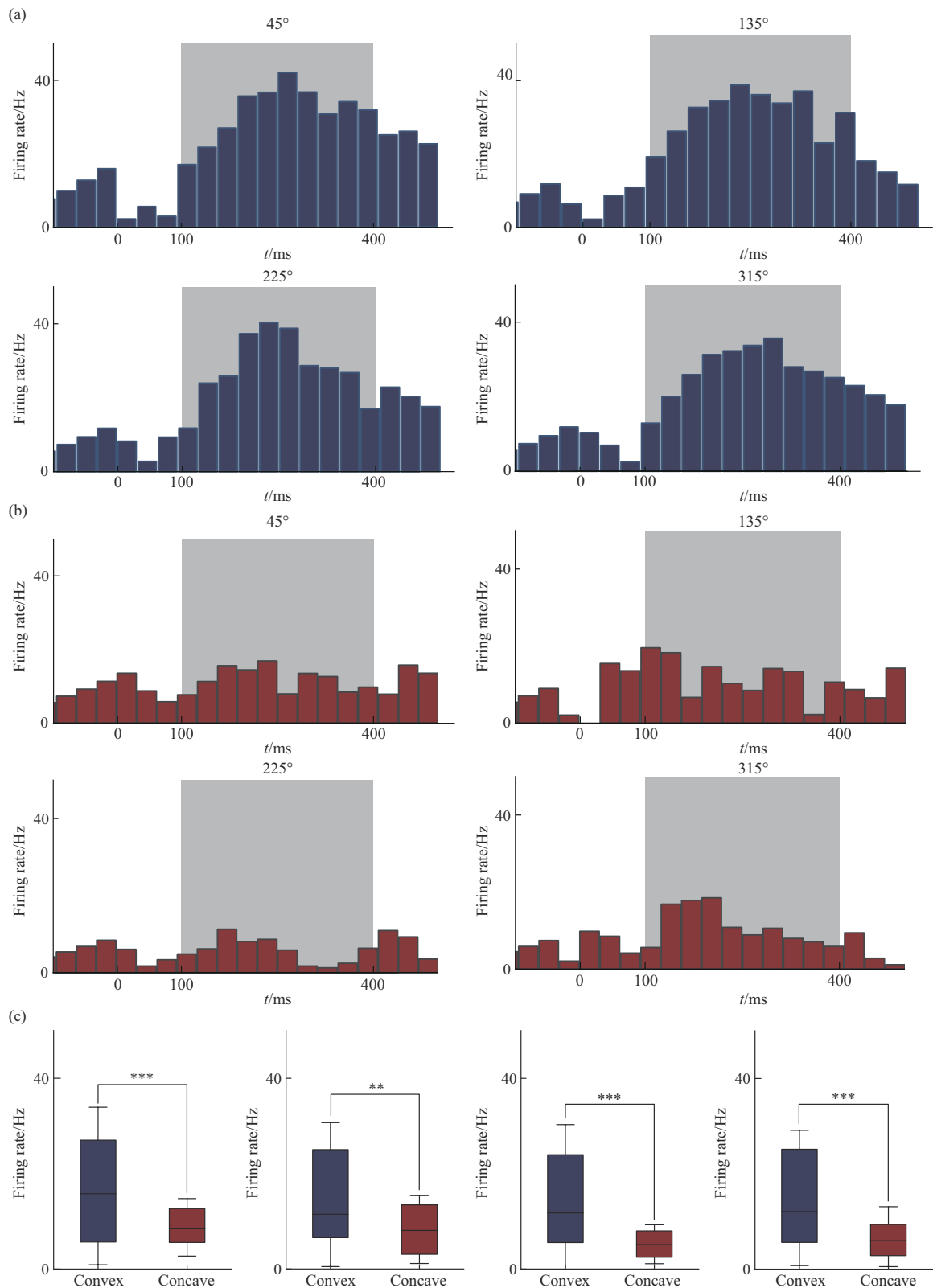


Fig. 7 Example neuron PSTH for selective response to convex and concave shapes

In the figure, blue indicates neural responses to convex stimuli, red indicates responses to concave stimuli, and the gray area represents the neural firing window (100–400 ms after stimulus onset). (a) Responses of an example neuron to convex 3D shadow shapes under different lighting angles. (b) Responses of the example neuron to concave 3D shadow shapes under different lighting angles. (c) Significance test results of the neuron's response strength to the two types of stimuli under each lighting angle. ** $P<0.01$, *** $P<0.001$.

阴影形状 PSTH (时间窗为 50 ms)。在响应时间窗内 (100~400 ms, 灰色区域), 该神经元对凸起形状表现出较高的发放率, 而对凹陷形状的发放较弱。进一步对示例神经元在两种刺激条件下的 50 个试次的响应强度进行统计分析, 发现其对凸起形状的响应显著高于对凹陷形状的响应 ($P<0.01$, 秩和检验), 表明该神经元对不同的立体阴影形状具有显著的选择性。

本节计算了 MVL 神经元的选择性指数 (见 1.5.4), 以评估其对凸起与凹陷形状的差异性响应。总体 88 个神经元的选择性指数如图 8 所示, 发现大多数神经元对凸起形状表现出强烈偏好 (59/88, $SI > 0.3$), 少数神经元对凹陷形状表现出强烈偏好 (14/88, $SI < -0.3$)。这可能是由于凸起包含了更丰富的特征信息, 与鸟类日常中感兴趣的目标更相关。后续对神经元在变换条件下的响应特征的讨论均基于 73 个有选择性神经元展开。

2.3 光照角度变化下神经元响应的泛化能力

本节通过绘制 73 个具有选择性的神经元在响应时间窗 100~400 ms 内对不同光照角度下的刺激响应调谐曲线, 展示了它们对立体阴影形状刺激的响应模式。从图 9 中可以看出, 偏好凸起形状和偏

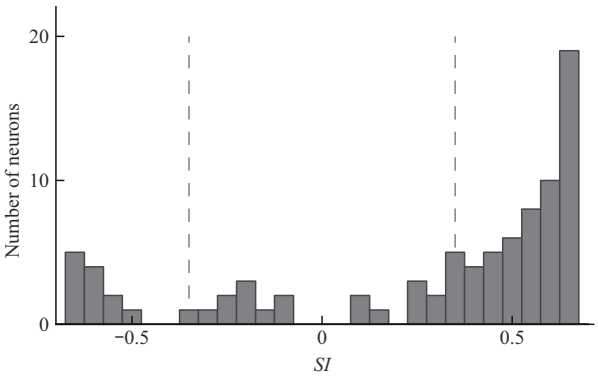


Fig. 8 Distribution of neuronal selectivity index
The dashed lines in the figure represent the thresholds of the selectivity index (SI), which are 0.3 and -0.3 , respectively. A SI greater than 0.3 indicates a preference of the neuron for convex shapes, while an SI less than -0.3 indicates a preference for concave shapes.

好凹陷形状的示例神经元在不同光照条件下, 尽管对不同形状表现出显著偏好, 但它们对这些形状的选择性依然保持, 展现出较强的稳定性。尽管不同光照角度可能引起神经元响应强度的轻微波动, 但这些神经元仍然保持对立体阴影形状的偏好, 表明它们对光照角度变化展现出较强的不变性。

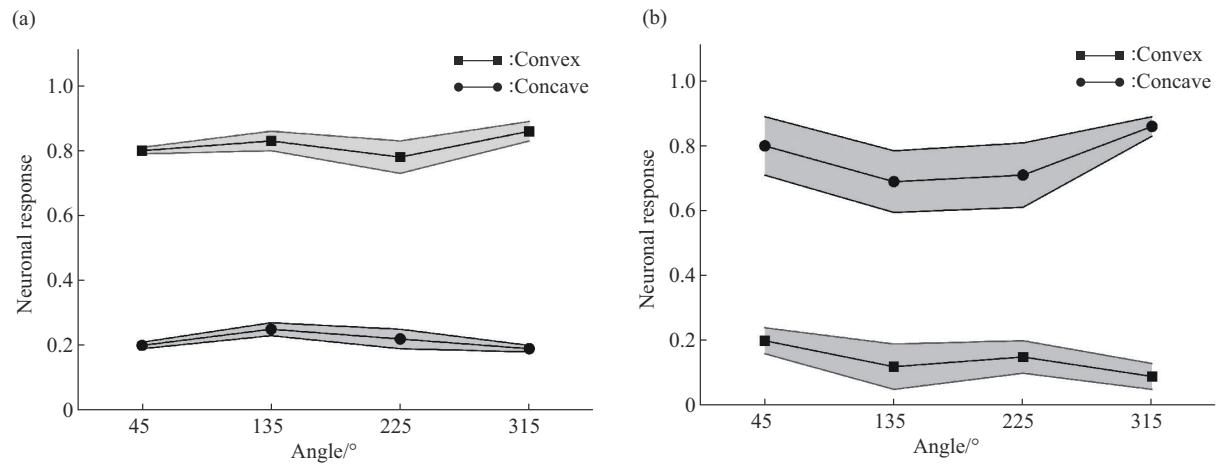


Fig. 9 Tuning curves of example neurons with two types of preference

为了进一步量化这种稳定性与选择性, 本节计算了 73 个具有选择性的神经元的光照角度选择性指数和调谐宽度 (见 1.5.4) (图 10)。结果显示, MVL 神经元对凸起形状的响应表现出对光照角度的变化具有较低的选择性, 这表明这些神经元在响应凹陷形状时更为集中且专一。相比之下, 偏好凸起形状 of 神经元对立体阴影形状的响应则具有更宽

广的响应范围, 调谐宽度较大, 表明它们能够在不同刺激条件下维持较强的响应, 并对不同光照条件展现出较强的适应性。

2.4 光照角度变化下神经元响应的解码验证

为了探讨 MVL 神经元在不同变换条件下对立体阴影形状响应的不变性和容忍度, 本文引入解码的方法, 分析 MVL 神经元对不同刺激条件的泛化

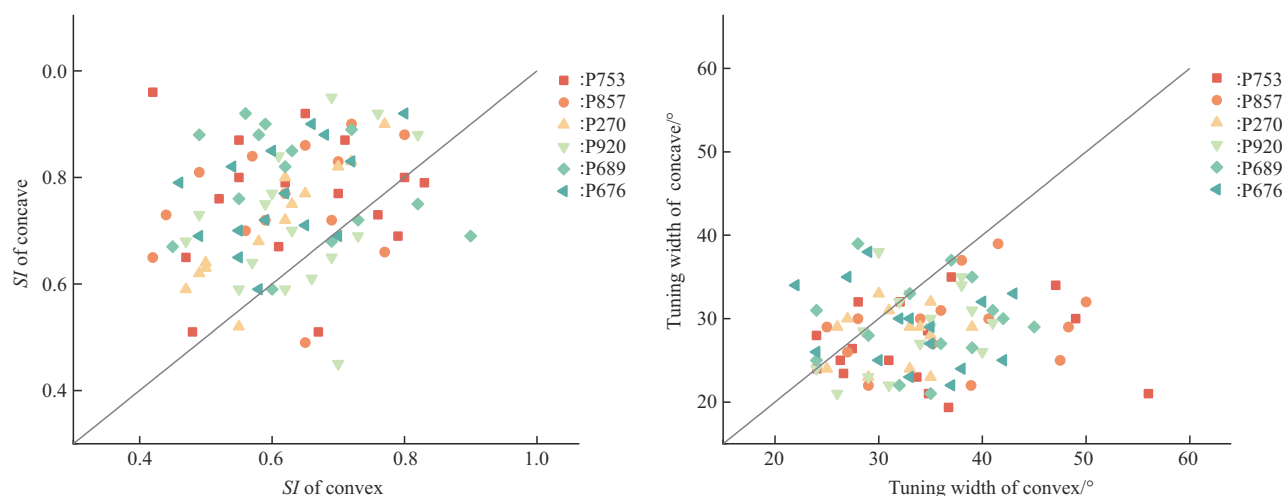


Fig. 10 Scatter plot of axis selectivity index (ASI) and tuning width for 6 pigeons

能力^[18]。具体来说,将神经元在特定条件下的响应用于训练分类器模型,采用新采集的变换条件下的响应数据来测试分类器的性能,用于评估MVL

神经元集群在不同条件下对立体阴影形状响应的泛化能力(图11)。

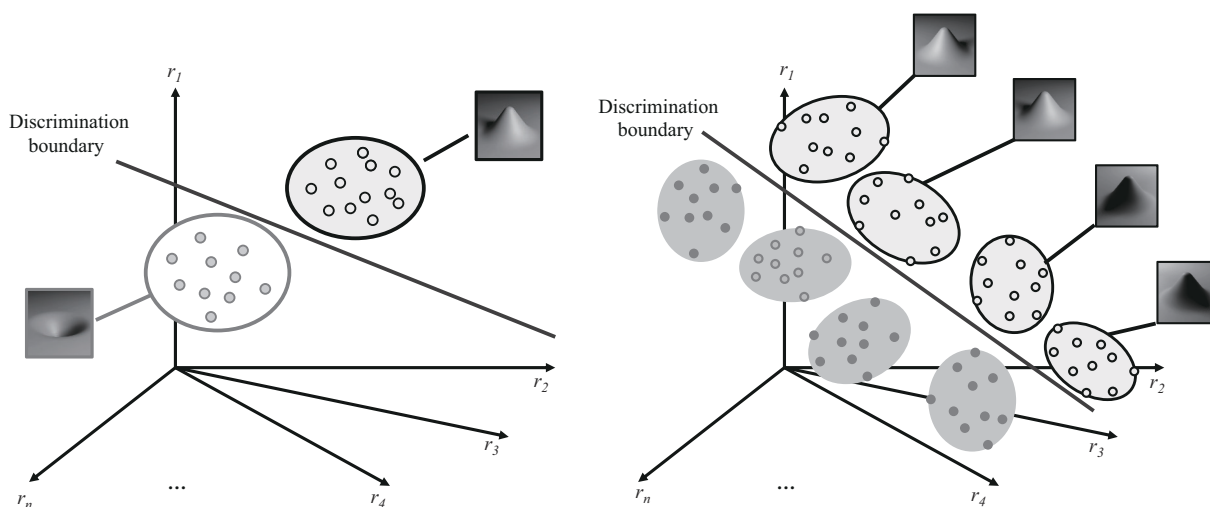


Fig. 11 Schematic diagram of decoding to validate invariance

首先,将45°光照角度下MVL神经元在响应时间窗(100~400 ms)内对凸起与凹陷立体阴影形状的响应强度作为原始数据集,两类刺激共计492个样本。数据随机划分为训练集(80%)和测试集(20%),其中训练集用于训练SVM分类器,以学习神经元对两类刺激的判别模式。训练过程中采用十折交叉验证,对训练集进行多次划分与评估,并最终计算平均解码准确率和标准差,作为模型性能的评估指标。

然后,将测试阶段划分为两个部分:a.在上述20%测试集上验证分类器模型的解码准确率;b.分别采用135°、225°和315°光照角度下的响应(每个光照角度下两类刺激共90个试次左右)作为独立测试集验证分类器模型的解码准确率,以此来分析其对不同光照角度条件下响应的泛化能力。

6只鸽子的解码准确率如图12所示,其中光照角度为135°与225°的解码准确率略低于其余两个角度,但解码器的准确率均维持在较高水平。重复

测量单因素方差分析结果显示, 不同光照角度之间的解码准确率差异不显著 ($P>0.05$)。整体而言, 当光照角度发生变化时, MVL 神经元的解码准确率在不同角度之间波动很小。这意味着神经元对光照角度的变化并不敏感, 能够较好地保持对形状的识别能力。

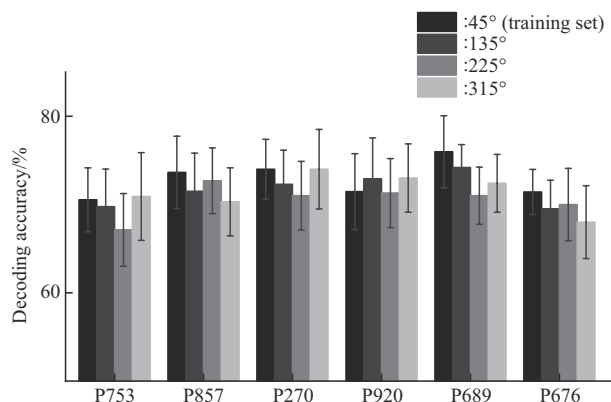


Fig. 12 Decoding performance of neuronal responses (mean±std) under different illumination angles using SVM classifier in 6 pigeons

3 讨 论

本研究发现, 与Cook等^[13]的研究结果一致, 鸽子能够快速识别凸起和凹陷两种立体阴影形状, 并对光照角度的变化以及外观形状展现出了不同的适应性。尽管在光照角度为225°和135°时, 识别的正确率出现了轻微下降, 但这一下降并不显著, 这可能是由于阴影位于物体前方, 遮挡了部分特征, 从而影响了识别的准确性与快速性。此外, 本研究还发现, 光照颜色为蓝色的刺激的学习速度比光照颜色为橙色的学习速度快, 这可能是由于鸟类的视觉系统可能对蓝色的反应更加敏感^[19], 蓝色可能对鸽子的视觉系统更具吸引力或辨识度, 进而增强学习动机。这些结果表明, 视觉场景中物体的相对阴影是鸟类形状处理的重要线索, 反映了鸟类对阴影信息的敏感性和对三维结构的稳定感知能力。但这一能力究竟源自遗传机制, 还是依赖于早期的视觉经验积累, 仍有待进一步研究。已有研究指出, 雏鸡在缺乏丰富视觉经验的情况下, 便可初步识别基于阴影的立体结构^[9], 提示某种程度上的先天机制。然而, 鸽子是否也具备类似的先天能力, 目前相关文献较少。未来研究可考虑比较幼年

与成年鸽子在立体阴影识别中的差异, 从而进一步揭示该能力的发育基础及其神经机制。

进一步分析MVL区神经元的活动发现, 鸽子的视觉处理不仅依赖于整体感知, 还涉及对光照变化敏感的神神经机制的调节作用。当光照角度发生变化时, MVL神经元的响应保持较高稳定性, 表明该区域具备一定程度的光照不变性。此外, 尽管神经元对凹陷和凸起形状的偏好存在差异, 但对凸起形状的方向选择性指数 (direction selectivity index, DSI) 更高, 调谐宽度更低, 表明神经元对凸起形状的响应更敏感, 且容忍度更高。这种对凸起的选择性可能源于其几何特征所携带的丰富信息, 在视觉处理中更易于被整体编码。而凹陷形状由于由多个不连续的区域构成, 视觉系统可能需要额外的处理资源, 导致识别效率下降^[20]。此外, 这也可能与鸽子在自然环境中的视觉经验和行为需求相关。由于凸起形状通常更容易与物体的边界和立体结构相对应, 在环境感知、觅食和导航过程中可能扮演重要角色, 从而可能使MVL神经元在进化过程中对凸起形状形成更强偏好和更高的响应稳定性。

为了进一步验证MVL神经元对立体形状响应的不变性, 本研究采用解码方法量化其神经响应的稳定性与信息表征能力。解码一直用于验证特定脑区神经元响应携带或者表征外部信息的能力^[14]。而对于不变性表征方面, 解码能够评估神经元是否可在刺激属性 (如光照角度、形状或遮挡等) 变化的条件下, 稳定地表征目标信息^[6]。本研究的解码性能结果表明, MVL区神经元在复杂视觉任务中展现了显著的不变性响应能力, 能够在刺激条件变化时, 稳定编码凹、凸的立体形状信息。值得注意的是, 在135°和225°光照角度下, 解码准确率出现了略微下降, 这与行为学实验中发现的视觉分类表现略微下降相一致。验证了MVL区神经元对视觉刺激的稳健编码特性, 揭示了神经元集群在视觉信息处理中的选择性与稳定性之间的平衡机制, 表明其可能通过特定的神经动态过程, 实现对复杂环境中视觉信息的鲁棒表征, 这一特性对类脑视觉系统中“稳定性-选择性”平衡机制的构建具有重要参考价值。

从鸟类视觉系统脑区功能分化的角度来看, MVL、ENTO及WULST在不同层级的视觉加工中各有侧重。Clark等^[14] (2022) 在鸽子视觉任务中发现, MVL神经元对面孔、扰乱图像和光栅刺激的区分能力显著强于ENTO和WULST, 尤其在处

理图像局部特征方面更为敏感,而 ENTO 与 WULST 则更多参与低级视觉特征的早期处理,显示出相对较低的判别能力。这一结果表明, MVL 在鸟类视觉系统中可能处于更高的加工层级,功能定位接近于哺乳动物的大脑 IT。类似地,已有研究指出,猴子 IT 区神经元在面对光照方向与强度变化时依然维持稳定响应,对物体特征表征更为敏感,而非对特定光照条件的偏好^[5]。这种光照不变性可能为哺乳动物在不同光照场景下实现稳定目标识别提供了基础。MVL 与 IT 区在视觉不变性处理方面的功能相似性,提示尽管鸟类与哺乳动物在解剖结构上存在差异,仍可能在进化中趋同地发展出应对复杂视觉挑战的神经编码机制。

4 结 论

鸽子 MVL 神经元对立体阴影形状具有显著选择性,且在光照角度变化下仍能保持稳定响应,表现出较强的不变性特征。该结果表明, MVL 在立体视觉信息处理中具有稳健的编码能力,为理解非哺乳动物鸟类视觉系统的适应机制提供了重要神经生理学依据。这些发现不仅拓展了对鸟类高级视觉通路功能的认识,也为揭示动物如何在复杂环境中实现稳定物体识别提供了新的视角,具有重要的理论价值,同时对发展类脑视觉系统、提升人工智能在动态视觉处理中的鲁棒性也具有一定的启发意义。

附件 见本文网络版 (<http://www.pibb.ac.cn>, <http://www.cnki.net>):

PIBB_20250221_Figure_S1.pdf

PIBB_20250221_Figure_S2.pdf

参 考 文 献

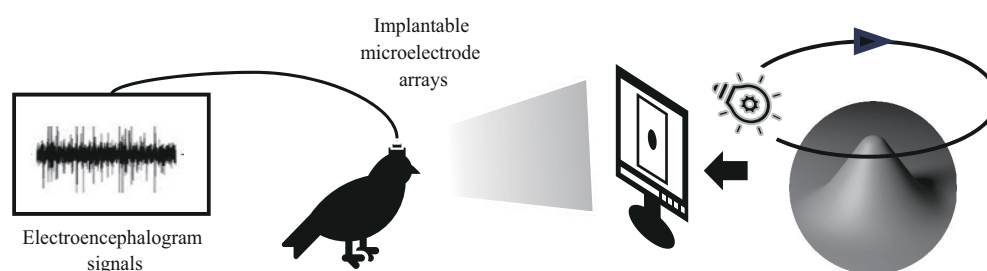
- [1] Rust N C, Stocker A A. Ambiguity and invariance: two fundamental challenges for visual processing. *Curr Opin Neurobiol*, 2010, **20**(3): 382-388
- [2] Lueschow A, Miller E K, Desimone R. Inferior temporal mechanisms for invariant object recognition. *Cereb Cortex*, 1994, **4**(5): 523-531
- [3] Okamura J Y, Yamaguchi R, Honda K, *et al*. Neural substrates of view-invariant object recognition developed without experiencing rotations of the objects. *J Neurosci*, 2014, **34**(45): 15047-15059
- [4] Kosai Y, El-Shamayleh Y, Fyall A M, *et al*. The role of visual area V4 in the discrimination of partially occluded shapes. *J Neurosci*, 2014, **34**(25): 8570-8584
- [5] Vogels R, Biederman I. Effects of illumination intensity and direction on object coding in macaque inferior temporal cortex. *Cereb Cortex*, 2002, **12**(7): 756-766
- [6] Rhee J Y, Echavarría C, Soucy E, *et al*. Neural correlates of visual object recognition in rats. *Cell Rep*, 2025, **44**(4): 115461
- [7] Alemi-Neissi A, Rosselli F B, Zoccolan D. Multifetural shape processing in rats engaged in invariant visual object recognition. *J Neurosci*, 2013, **33**(14): 5939-5956
- [8] Tafazoli S, Di Filippo A, Zoccolan D. Transformation-tolerant object recognition in rats revealed by visual priming. *J Neurosci*, 2012, **32**(1): 21-34
- [9] Hess E H. Development of the chick's responses to light and shade cues of depth. *J Comp Physiol Psychol*, 1950, **43**(2): 112-122
- [10] Qadri M A J, Romero L M, Cook R G. Shape from shading in starlings (*Sturnus vulgaris*). *J Comp Psychol*, 2014, **128**(4): 343-356
- [11] 寿天德. 视觉信息处理的脑机制. 上海: 上海科技教育出版社, 1997: 25-70
- Shou T D. Neural Mechanisms of Visual Information Processing. Shanghai: Shanghai Science and Technology Education Press, 1997: 25-70
- [12] 罗四维. 视觉感知系统信息处理理论. 北京: 电子工业出版社, 2006: 93-104
- Luo S W. Theoretical Approaches to Information Processing in the Visual Perception System. Beijing: Publishing House of Electronics Industry, 2006: 93-104
- [13] Cook R G, Qadri M A J, Kieres A, *et al*. Shape from shading in pigeons. *Cognition*, 2012, **124**(3): 284-303
- [14] Clark W, Chilcott M, Azizi A, *et al*. Neurons in the pigeon visual network discriminate between faces, scrambled faces, and sine grating images. *Sci Rep*, 2022, **12**(1): 589
- [15] Azizi A H, Pusch R, Koenen C, *et al*. Emerging category representation in the visual forebrain hierarchy of pigeons (*Columba livia*). *Behav Brain Res*, 2019, **356**: 423-434
- [16] 曲亚红. 小动物手术的术前麻醉与术后护理. 养殖技术顾问, 2013(11): 93
- Qu Y H. Tech Adv Anim Husb, 2013(11): 93
- [17] 刘新玉, 尚志刚, 万红. 神经元锋电位检测中大幅值干扰的去除. 中国科技论文, 2013, **8**(1): 46-50
- Liu X Y, Shang Z G, Wan H. China Sci, 2013, **8**(1): 46-50
- [18] Rust N C, Dicarlo J J. Selectivity and tolerance ("invariance") both increase as visual information propagates from cortical area V4 to IT. *J Neurosci*, 2010, **30**(39): 12978-12995
- [19] Hsiao Y T, Chen T C, Yu P H, *et al*. Connectivity between nidopallium caudolateral and visual pathways in color perception of zebra finches. *Sci Rep*, 2020, **10**(1): 19382
- [20] Schmidtmann G, Jennings B J, Kingdom F A A. Shape recognition: convexities, concavities and things in between. *Sci Rep*, 2015, **5**: 17142

The Invariant Neural Representation of Neurons in Pigeon's Ventrolateral Mesopallium to Stereoscopic Shadow Shapes*

NIU Xiao-Ke, ZHANG Meng-Bo, PENG Yan-Yan, HAN Yong-Hao, WANG Qing-Yu,
DENG Yi-Xin, LI Zhi-Hui**

(School of Electrical and Information Engineering/Henan Key Laboratory of Brain Science and Brain-Computer Interface Technology,
Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China)

Graphical abstract



Abstract Objective In nature, objects cast shadows due to illumination, forming the basis for stereoscopic perception. Birds need to adapt to changes in lighting (meaning they can recognize stereoscopic shapes even when shadows look different) to accurately perceive different three-dimensional forms. However, how neurons in the key visual brain area in birds handle these lighting changes remains largely unreported. In this study, pigeons (*Columba livia*) were used as subjects to investigate how neurons in pigeon's ventrolateral mesopallium (MVL) represent stereoscopic shapes consistently, regardless of changes in lighting. **Methods** Visual cognitive training combined with neuronal recording was employed. Pigeons were first trained to discriminate different stereoscopic shapes (concave/convex). We then tested whether and how light luminance angle and surface appearance of the stereoscopic shapes affect their recognition accuracy, and further verify whether the results rely on specify luminance color. Simultaneously, neuronal firing activity of neurons was recorded with multiple electrode array implanted from the MVL during the presentation of difference shapes. The response was finally analyzed how selectively they responded to different stereoscopic shapes and whether their selectivity was affected by the changes of luminance condition (like lighting angle) or surface look. Support vector machine (SVM) models were trained on neuronal population responses recorded under one condition (light luminance angle of 45°) and used to decode responses under other conditions (light luminance angle of 135°, 225°, 315°) to verify the invariance of responses to different luminance conditions. **Results** Behavioral results from 6 pigeons consistently showed that the pigeons could reliably identify the core 3D shape (over 80% accuracy), and this ability wasn't affected by

* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (62206253, 62173309) and the Henan Provincial Science and Technology Research Project (222102310223, 232102210072).

** Corresponding author.

Tel: 86-13525565815, E-mail: lizhrain@zzu.edu.cn

Received: May 11, 2025 Accepted: August 12, 2025

changes in light angle or surface appearance. Statistical analysis of 88 recorded neurons from 6 pigeons revealed that 83% (73/88) showed strong selectivity for specific 3D shapes (selectivity index >0.3), and responses to convex shapes were consistently stronger than to concave shapes. These shape-selective responses remained stable across changes in light angle and surface appearance. Neural patterns were consistent under both blue and orange lighting. The decoding accuracy achieves above 70%, suggesting stable responses under different conditions (*e. g.*, different lighting angles or surface appearance). **Conclusion** Neurons in the pigeon MVL maintain a consistent neural encoding pattern for different stereoscopic shapes, unaffected by illumination or surface appearance. This ensures stable object recognition by pigeons in changing visual environments. Our findings provide new physiological evidence for understanding how birds achieve stable perception (“invariant neural representations”) while coping with variations in the visual field.

Key words stereoscopic shadow shapes, ventrolateral mesopallium (MVL), neural representation, invariance, decoding

DOI: 10.3724/j.pibb.2025.0221

CSTR: 32369.14.pibb.20250221