



蝇视觉运动信息的神经计算原理

郭爱克 杨先一

(中国科学院生物物理研究所, 北京 100080)

提 要

本文基于理论、实验和计算三大研究方法, 遵循计算神经科学的认识路线, 以蝇视觉系统为研究对象, 通过建立简化的脑模型, 探讨蝇视觉运动信息的神经计算原理。本文系统地综述了蝇初级运动检测器、图形-背景分辨系统的提出及其演化, 介绍了图形-背景相对运动分辨的行为实验和相应的计算机仿真, 给出了蝇视觉系统的模型及算法, 并对有关问题进行了讨论。

关键词 视觉运动信息, 运动检测器, 图形-背景分辨系统, 神经计算

生命在于运动。在动物的进化过程中, 可能形成了“视觉运动模式的中心法则”^[1]。从进化的观点看, 从运动感知到问题求解也许存在某种演化的连续性。因此, 视觉对运动的感知也许是理解脑的高级功能的一个窗口。

当物体在其环境中运动时, 眼睛所接受到的光强的空间分布是连续变化的。网膜活性模式 (activity pattern) 蕴含着有关环境的结构、物体运动的方向和速度, 以及物体的空间质地结构和独立运动等丰富信息^[2]。这些信息不是明显地在网膜输入水平上编码, 而是通过计算网膜像平面上光感受器阵列所感受到的随时间变化的局部光强而获得^[3]。视觉系统是怎样完成对这些信息的计算的呢? 目前存在三类主要的模型: 第一种是运动特征监测器模型^[4]。通过观测不同的物体特征 (如线段端点、拐角等) 的运动, 并将这些特征的运动归结为大目标的运动。第二种是运动感知的“二步模型”^[4]。第一步是将运动分解为一维运动分量; 第二步通过对分量的时空整合来感知物体的运动。第三种为 W. Reichardt 的蝇眼模型。即在初级运

动检测器 (elementary movement detector, EMD) 的局部运动测量的基础上, 经过图形-背景分辨系统进一步的处理来更正确地感知运动。

蝇视觉系统几乎是目前唯一的在分子、细胞、回路、网络、系统和行为等各个水平对运动信息的神经计算进行了定量研究的模型系统。W. Reichardt 的研究路线被视为计算神经科学的一个范式^[5]。计算神经科学的最终目标, 是要阐明人类和动物的神经系统是怎样使用它的微观组件及其相互作用来表征和处理信息的。计算神经科学将理论、实验和计算三大方法相结合, 把通过分子细胞生物技术获得的微观水平上的认识与通过行为研究获得的系统水平的认识联系起来, 以揭示神经系统所使用的算法。本文主要从初级运动检测器、图形-背景分辨系统及其模型和算法三个方面来分析蝇视觉运动信息的神经计算原理。

一、初级运动检测器

1. 初级运动检测器的提出及演化

大约 30 多年前, B. Hassentein 和 W. Reichardt 以甲虫的视动反应实验为基础, 建立了初级运动检测器理论^[6]。它依赖于来自两个光感受器信号的互相关运算, 其预言得到了实验的证明, 并在其他种类的昆虫上也得以验证。80 年代, A. J. van Doorn 等人提出了与该相关模型等价的人的运动感知理论模型^[7]。如果考虑对方向敏感的平均输出, 相关模型是所谓的二阶反应的最一般的表达^[8], 它也是能够进行方向选择性运动计算的最简单的局域框架。

1986 年, W. Reichardt 和 A. Guo (郭爱克) 提出的理论模型是一阶连续的、一维一阶近似的^[9], 并在 1987 年由 M. Egelhaaf 和 W. Reichardt 加以扩展和完善^[10]。该近似建立在假设进入 EMD 的光感受器对之间的距离被处理为一个微量。这个最早理论框架下的(一维)连续理论的主要优点, 在于它现在几乎有可能计算所有的(一维)图形和任意运动方向的运动检测器反应。这个连续理论的一个特殊结果, 同时为 W. Reichardt 和 M. Egelhaaf 实验证明了的, 是一个 EMD 的瞬时输出依赖于运动图形的速度(相对于检测器)以及局部图形结构函数^[11]。

光亮度图形总是二维的, 并能够沿任意方向运动。因此, 把运动检测器的一维理论扩展到二维是自然的和有益的。这个二维理论下的运动检测器阵列由不同朝向的 EMD 对组成, 每个 EMD 对的输出用一个矢量来表达, 这就是局部反应矢量。1988 年, W. Reichardt 和 R. W. Schloegl 对运动计算的二维场理论作了详细的分析^[12]。

2. 初级运动检测器能检测目标的运动和空间质地信息

假设运动检测器的两个输入端连线的方向为 X 方向。当物体的运动在 X 方向上有分量时, 检测器就有反应。当沿着 X 方向运动时, 其反应最强。运动检测器的反应与物体在 X 方向的速度分量成正比 [参见方程 (3)]。可见, 初级运动检测器能够检测运动目标的速度信息。

初级运动检测器不仅可以抽提关于物体的

运动信息, 而且也能抽提到物体的空间质地信息。检测器的反应依赖于图形的随时间变化的亮度函数及其一阶和二阶偏导数 (参见方程 (3))。两个空间质地结构 (反差、照度和颜色等) 不同的图形, 其反应是不同的^[9, 11]。

3. 初级运动检测器的时间常数的估计

相关型初级运动检测器模型, 对运动物体的反应依赖于检测器的时间常数。时间常数小的检测器, 易于抽提高速运动图形的信息; 而时间常数大的, 则易于抽提低速运动图形的信息。A. Guo 和 W. Reichardt 采用行为实验与计算机模拟相结合, 估算了蝇眼运动检测器的时间常数^[14]。

将蝇安装在水平扭转力矩补偿器上, 记录在正弦振动条件下刺激的扭转力矩。实验中, 图形的空间波长 $\lambda = 32^\circ$, 振动幅度为

$$A = \pm 16^\circ.$$

图 1 中下面给出的是条纹图形振动的位置。最上面的图是记录到的当图形正弦振动频率分别为 1, 3, 5 Hz (图 1) 时扭矩信号。中间的图是由蝇图形-背景系统空间“整合”的运动检测器阵列输出的计算机模拟结果。从模拟曲线可看到, 从临界振动频率开始, 随着振动频率增加, 反应变平并出现“缺口”, 这些变化完全地依赖于运动检测器的滤波器的时间常数。在真实视觉系统里运动检测器的时间常数, 大致等于在相应的临界振动频率下, 计算模拟实验中检测器的时间常数。从图 1 的数据曲线, 估算出蝇运动检测器的时间常数大致为 4—19 ms。取检测器的平均时间常数为约 10 ms。

4. 运动检测器为二维速度场的局部计算提供了足够的信息

在一些视觉运动信息加工和计算机视觉的文献中, 经常认为任何局部机制都不可能计算出二维速度场^[15]。这个结论主要是建立在绝对地把轮廓线仅仅看成一系列直的线段的假设, 并由一些局部运动分析装置通过一个小孔来观察。因此, 轮廓线的局部曲率信息没有被计算出来。在这种数学近似下, 所有的局部装置都只能计算出局部速度矢量垂直于轮廓线方向上

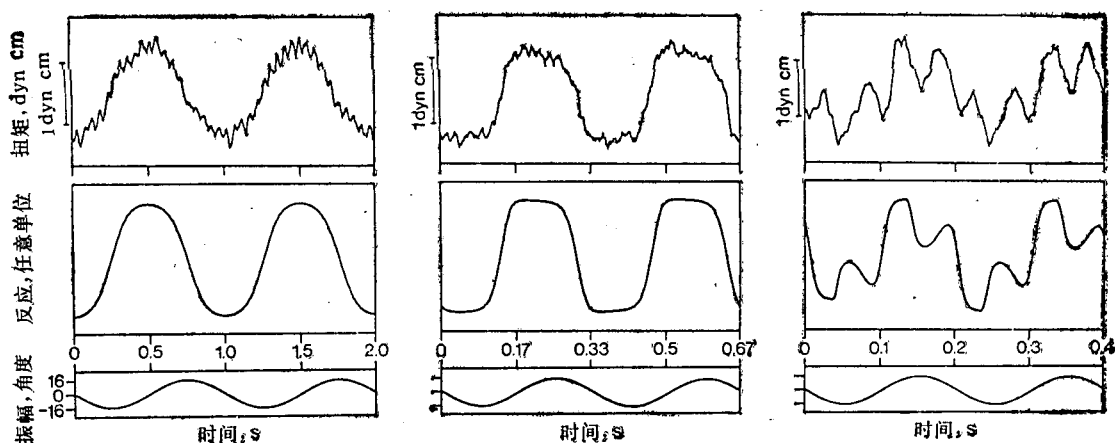


图1 被固定作定点飞行的蝇对振动条纹图形的典型扭矩反应(上图)、相应的计算机仿真(中图)和图形位置的时程(下图)

的分量。一个这样的分量对应于无限多个速度矢量。这种不确定性通常被归于“小孔问题”(aperture problem)。它不能直接地测量出正确的二维速度场来,仅能通过不同位置的运动测量或采用整体约束的方法来计算。

但是,如果基于相关型运动检测器框架,假定视场被一个二维局部运动检测器阵列所覆盖,它能计算出空间两相邻点的光强变化间的一种时空互相关。图形运动的二维速度矢量和局部反应矢量有一一对应的关系[参见方程(5)]。显然局部反应矢量常常偏离真实运动的方向。这种偏差特别地依赖于图形亮度梯度函数的曲率。运动检测器仅从两个空间位置采样,这似乎不应有图形亮度函数对空间坐标的二阶偏微分,因为它至少需要三个点。但由于在每个检测器亚单元的一个分支的延迟的记忆似的操作,就可以同时表达图形亮度函数的三个不相干点。

这样,仅仅依靠图形的局部信息,就可计算出正确的二维速度场,只是当图形亮度函数为圆柱或圆锥形时[此时方程(5)的T值为零,不能求逆变换],方能导致不确定的局部运动矢量^[16]。

二、图形-背景分辨系统

1. 图形-背景分辨系统的提出及其演化

1983年 W. Reichardt, T. Poggio 和 K.

Hausen 在理论分析、行为实验和电生理细胞记录数据的基础上,提出了蝇视觉系统一维图形-背景分辨系统的神经回路网络^[17]。该神经网络设定了一个假想的“池细胞”,它对检测器的输出求和,并对其进行分流抑制,最后进行时间平均。池细胞的饱和效应加上突触传递的非线性提供了自动增益控制机制。该(一维)神经网络对图形背景分辨作了较好的模拟^[9]。

但是,正如任何一种好的计算模型一样,它除了能够预测和可以验证实验事实以外,也同时留下了有待探索的问题。那就是 W. Reichardt 等 1983 年的图形-背景分辨网络不能解释为什么当图形与背景的相对相位为 180° 时,图形不能被分辨。对于这个问题的解决,标志了人们对图形-背景分辨理论认识的进一步深化,也导致了计算模型的“更上一层楼”。这主要归功于 M. Egelhaaf 的发现^[18-20]。他用电生理细胞内和细胞外记录的方法发现了四种神经元,它们对小目标的高频运动敏感,并受到来自对侧运动信息的抑制。他把它们叫做图形检测细胞(the figure detection cells)。并且通过行为实验证明,在高频条件下,当图形与背景的相对位相为 180° 时,图形-背景可以被分辨。因此,相应的“池细胞”也应该是方向选择性的。于是, W. Reichardt, M. Egelhaaf 和 A. Guo 在 1989 年详细地描述了二维的图形-背景系统的神经网络^[21]。

现在有力的实验证据^[18,22,23]表明: 视觉引导的扭转力矩反应, 至少是由两个并行的双眼对称的控制系统参与调控的。一个控制系统主要在低振动频率下调整扭转力矩, 它对于大场景的刺激比对小场景的刺激敏感得多。大视场系统 (large-field system, LF) 主要负责对整个视场的网膜像位移的视动补偿, 从而稳定其飞行路线。相反, 另一个系统则在高频振动时起主宰作用, 它对小型模式敏感。这个小场景系统 (small-field system, SF) 适于对小型运动物体的检测、凝视和追踪。两个系统都可以由单眼刺激来启动, 但是它们受对侧眼的运动刺激的影响不一样。SF 系统受到对侧眼信息的抑制, 而 LF 系统对这样的刺激反应加强。这样, 相互作用分别提高了 LF 系统对大尺度旋转运动模式和 SF 对小尺度的目标运动的敏感性。

大视场和小视场系统对于刺激尺寸的动态特性的不同敏感性, 是动物在自由飞行中行为反应的决定性因素。外部世界的扰动或者飞行动力的不对称性, 都会引起网膜像运动方向的慢变化。这种与飞行方向的无意识偏离, 可以通过由 LF 系统所主宰的操作来补偿。另一方面, 主动的偏转, 是不可能由 LF 系统来补偿

的。因为在自由飞行中, 有目的的偏转并不是平滑的, 而是急剧的^[24]。在这样的条件下, LF 系统相对地不活跃, 而 SF 系统则保持工作状态^[22]。所以, 在自然条件下, 由于两个系统不同的空间和动态特征, 它们非常适合从复杂的网膜运动模式中, 抽提出使运动路线稳定及检测和跟踪目标的信息。当然, 并非仅仅是蝇需要区别主动的和无意识的运动偏转的视觉后果, 这是生物体在结构环境中运动时所面临的普遍问题。蝇非常简单而漂亮地解决了这个问题, 我们需要搞清是否别的动物也采取这样的策略。

2. 图形-背景相对运动分辨的行为实验及其计算机仿真

1989 年, W. Reichardt, M. Egelhaaf 和 A. Guo 系统地研究了蝇视觉系统图形与背景运动的信息处理^[21], 他们设计了随机点质地的图形-背景分辨行为实验和四条纹实验, 并作了相应的计算机仿真。

在图形-背景分辨实验中, 被测试蝇的视环境为一个随机点质地的全景图(“背景”)和同样质地的条纹(“图形”)。图形与背景能分别独立地或同时地运动, 以模仿大场景同步运动或图形-背景相对运动的视觉环境。其振幅为 $\pm 6^\circ$ 。图形条纹宽度为 12° 。图形与背景分辨实验中

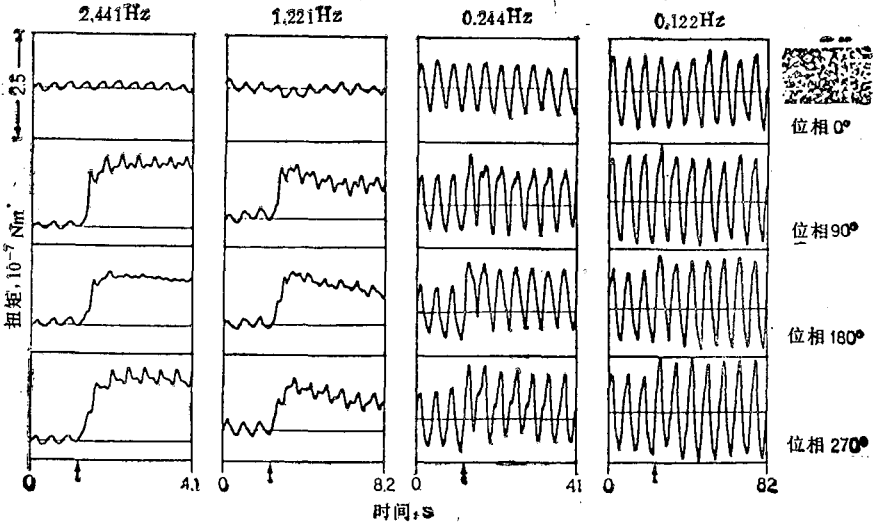


图 2 在不同振动频率和相对位相条件下的背景和垂直条纹的同步旋转的大场景运动和相对运动的扭矩反应

的相对位相分别为 0° , 90° , 180° 和 270° , 它们的振动频率分别为 2.441, 1.22, 0.244 和 0.122 Hz。不同的振动频率有助于分别研究大视场同步运动, 小视场的图形-背景相对运动以及两者同时作用的情况。图形和背景反差都是为 78%, 均为随机点质地(每个单元为 $3^\circ \times 3^\circ$)。

图 2 给出了在不同的振动频率和位相关系下, 背景和垂直条纹的同步大场景运动和相对运动的扭矩反应。可以看到, 当同步振动时(位相差为 0°), 蝇振动的扭转反应的平均值为零, 其反应幅度随着振动频率的减小而增加。当背景与条纹进入相对运动状态时, 在高频振动条件下的扭转反应明显地变化了, 不管相对位相多大, 平均反应总为正值。这表明目标被发现、凝视与跟踪。反应的时程是在不同的相对位相下的特征“指纹”。应该特别指出的是, 当图形-背景的相对相位为 180° , 振动频率为 2.441 Hz 时, 扭转力矩反应平均值水平为正, 证明图形被分辨。而在振动频率为 0.122 Hz 的振动条件下, 无论是反应均值, 还是反应时程都与相对相位无关, 而十分类似于大场景单独振动的情况。在 2.441 与 0.122 Hz 之间, 可以观察到过渡情况。

相应的计算机仿真结果如图 3 所示, 其条件与上述行为实验等价。仿真包括描述视觉模式的运动方式、正交运动检测器阵列、大场景系

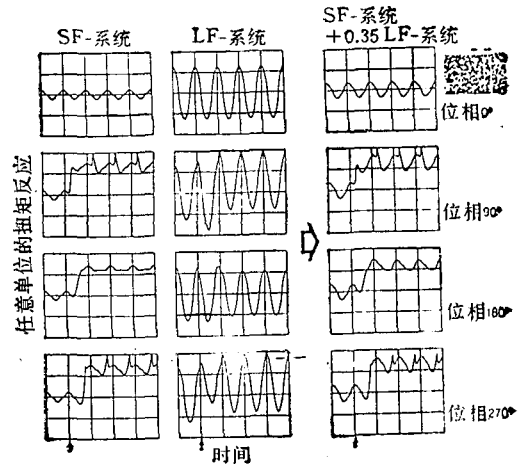


图 3 图 2 所示实验的部分计算机仿真

统、小场景系统以及它们在整个运动输出的贡献的份额, 从而分别模拟大场景协同运动以及图形-背景相对运动。

在蝇眼水平运动的四垂直条纹实验(图 4)中, 被测试蝇的视环境为随机点构成的四个条纹, 其角宽度均为 12° , 在距被测蝇的径向距离为 36 mm 和 35 mm 的位置上水平地振动, 振幅均为 $\pm 6^\circ$. 靠前的两个条纹, 位于 $\varphi = \pm 30^\circ$ 的位置上同步振动。另外两个靠后的条纹位于 $\varphi = \pm 60^\circ$ 处, 它们之间始终有一个 180° 的位相差。在靠后位于右侧的条纹与靠前的两个条纹间的相对位相差分别为 0° , 90° , 180° 和 270° 。

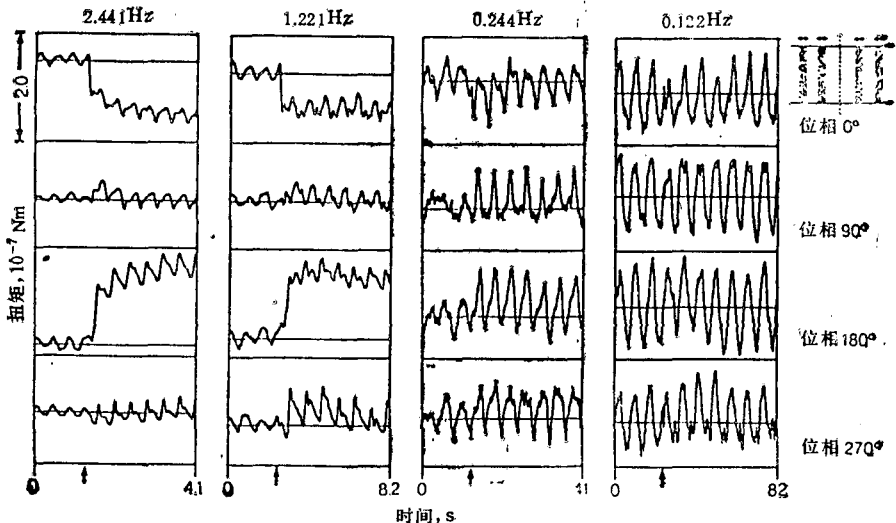


图 4 两对条纹运动的扭矩反应

(下转第 322 页)

结果表明,干扰素- α 对细胞保护作用最强;脂质体干扰素- α 次之;脂质体干扰素- α 外液最弱。

2.各种干扰素- α 效价比较:将脂质体干扰素- α 用胰蛋白酶处理后与干扰素- α 、干扰素- α 加胰蛋白酶及脂质体干扰素- α 外液进行效价比较,结果见表1。

表1 不同形式干扰素- α 抗病毒效价比较

Interferon	效价均值 ($\bar{x}$)	P
HuIFN- α	4600	<0.01
HuIFN- α + T	0	
Liposome -		
HuIFN- α + T	325	
Liquid outside		
liposome HuIFN- α	10	

T:Trypsin, HuIFN-a: Interferon-a

结果表明:干扰素- α 效价最高;加入胰蛋白酶后降为零;脂质体干扰素- α 效价次之;脂质体干扰素- α 外液效价最低。

脂质体能够将干扰素- α 包入其中,包裹后的脂质体干扰素- α 仍有抗病毒活性。一部分干扰素- α 不能被包入脂质体内而留在脂质体外液中。包封率测定见另文。

胰蛋白酶能够使干扰素- α 完全降解失活,而脂质体干扰素- α 能够抵抗胰蛋白酶的降解而保持其抗病毒活性。

人白细胞干扰素- α 在体内半衰期只有十几分钟,如果脂质体包裹的干扰素- α 能延长干扰素半衰期,对于充分发挥干扰素的抗病毒作用是很有意义的。我们的结果仅是初步的,还有很多问题有待进一步研究。

参 考 文 献

1 单凤平. 国外医学免疫学分册,1988,11(5):262
2 Eppstein DA *et al.* J Virology, 1895,41:575
3 Eppstein DA *et al.* Proc Natl Acad Sci, 1985;82: 3599
4 Fidler I *et al.* J Immunol,1985,135:3298

[本文于1990年3月9日收到,
11月15日修回]

(上接第285页)

这个实验也是分别在2.441, 1.22, 0.244和0.122Hz四个不同的振动频率下进行的。四条纹实验的目的是研究沿着蝇眼水平轴的空间整合作用,即双眼在水平方向的相互作用。振动频率为2.441Hz时,当靠前的一对条纹与靠后的右侧条纹同步运动,而靠后左侧条纹反向运动时,蝇扭转力矩的输出均值水平为负,证明蝇眼识

别了位于靠后左侧的条纹。当靠前的一对条纹与靠后右侧的相对相位为180°时,因此靠后左侧条纹与靠前一对条纹相对相位变成0°,蝇扭转力矩的输出均值水平为正,证明了蝇眼识别了位于靠后右侧的条纹。在靠前一对条纹与靠后右侧条纹的相对相位为90°或270°时,尽管均值反应为零,但是反应时程的尖峰反应仍然成为相对相位的“指纹”特征。当振动频率为0.122Hz时,在不同的相对相位条件下,无论是扭转力矩的反应时程,还是反应均值,都与前面两个条纹单独振动没有本质的区别。我们还看到,从2.441到0.122Hz之间的过渡情形,即当振动频率为1.22Hz时,情况接近于2.441Hz,在0.244Hz时,情况接近于0.122Hz。

其计算机仿真结果如图5所示。

可以看到,计算机仿真结果与相应的行为实验结果吻合得很好。

(待续)

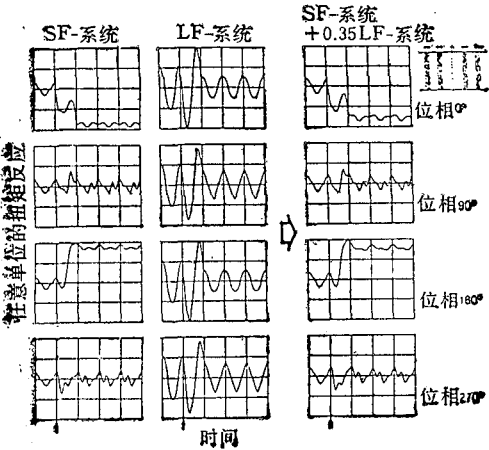


图5 图4所示实验的部分计算机仿真