

## 视觉系统感受野的研究概况及其模拟

汪云九

(中国科学院生物物理所)

自从 Hartline 于 1938 年引导出蛙单根视神经纤维的电活动,并在视觉系统的研究中,引入感受野(Receptive field,以下简称为 R. F.)的概念以后,对于各种动物,以及视觉系统的各级水平上,进行了大量的实验工作,积累了丰富的资料,对于视觉系统功能的了解,取得了前所未有的进展。关于感受野研究工作的综述性文章,已陆续有所发表,本文不拟重新罗列这些实验资料,而只想从视觉系统识别图形的角度,介绍一些典型的研究结果,在感受野的数学模拟部分,表示一点自己的看法,最后扼要介绍一下电子模拟工作。

### 一、视网膜及视觉系统的形态结构

比较高等的脊椎动物的视觉系统,即便不考虑它的屈光装置及动眼部分,仅仅研究其神经结构,也是十分复杂的。就拿人来说,图象落到视网膜以后,经过五类不同细胞(总数达 1 亿左右)的复杂加工,然后通过视神经纤维上达侧膝体,经过一次神经交换,最后投射到大脑枕叶 17 区、18 区和 19 区(见图 1)。其中视网膜的结构比较清楚,从光学显微镜已经了解到视网膜是由五大类细胞组成(感受细胞、双极细胞(B)、水平细胞(H)、无足细胞(A)和神经节细胞(G)),电子显微镜的观察除看到这些基本结构以外,还观察到更为具体的细节(图 2)。感受细胞又分锥状细胞(C)和柱状细胞(R),前者与色觉有关,后者与暗视觉有关。其余四类中,每一类还可区分若干种更细致的类目。从

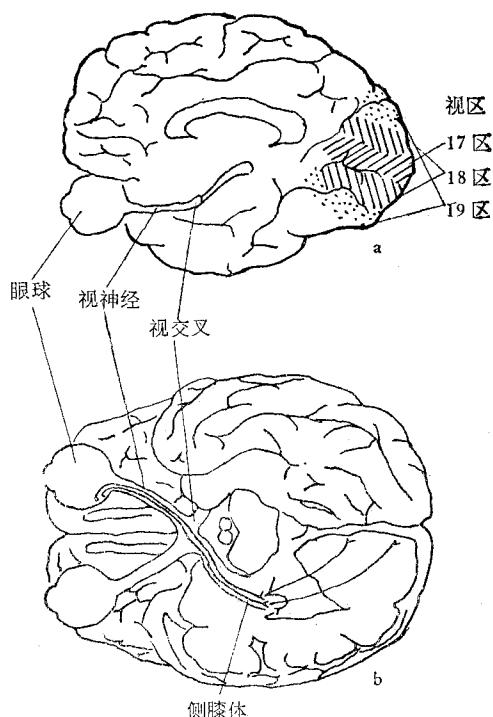


图 1 人的视觉系统图

a——人脑的侧视图; b——腹面图

信息流的走向看来是:感受细胞→双极细胞→神经节细胞。一般认为水平细胞和无足细胞进行横向的联系。侧膝体的结构没有视网膜那样复杂。大脑皮层视区的结构比较复杂,其功能也比较复杂。

### 二、感受野的主要性质

如果把微电极插入某一神经节细胞,或者进行单纤维引导,然后用小光点探索视网膜,则可发现在某一区域内给光或撤光,可引起这个

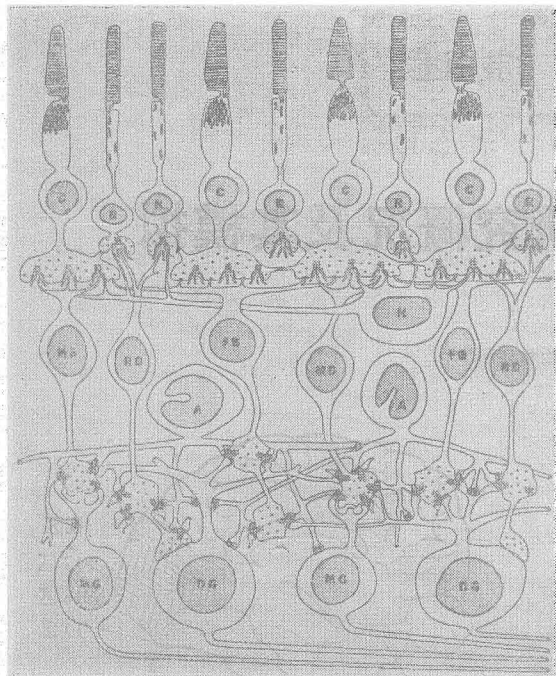


图2 灵长类动物视网膜结构的模式图  
显示五类细胞之间的相互联系方式

神经节细胞神经发放的增强或减弱，这个区域就叫做这个神经节细胞的感受野。这就是感受野的原始定义。

如果在给光(或光线增加)时引起神经发放增加，则把这种反应叫做给光反应(on反应)；如果撤光时引起发放增加，则把这一反应叫做撤光反应(off反应)。

感受野中能引起on反应的地区叫做on区；能引起off反应的地区叫做off区。

用这种方法可以绘制出视网膜神经节细胞的感受野“地图”。

神经节细胞的感受野的大小的差异很大，而且不容易精确测定，因为它与许多条件有关。

相邻感受野之间的重叠是很大的，也就是说同一个感受细胞可能是许多个感受野的输入单元。

用小光点的开关(即给光与撤光)绘制猫的视网膜感受野，大致可分为三类：1. 开光中心感受野(on-RF)；2. 撤光中心感受野(off-RF)；3. 开光-撤光感受野(on-off-RF)(见图3)。

对于on-RF和off-RF来说，整个感受野又

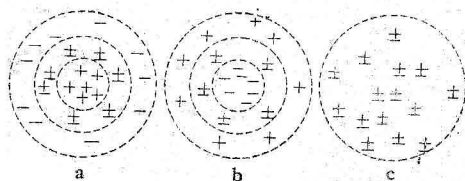


图3 用光点法测得的三类感受野

(a) 开光中心感受野；(b) 撤光中心感受野；  
(c) 开光-撤光感受野。图中用+、-及±分别代表对开光、撤光及开-撤光有反应的地区

分成三个区，大致上呈同心圆安排。on-RF的中央是on反应区，稍外一圈是on-off区，最外一圈是off区。off-RF的安排方式正好与on-RF的安排相反(图3)。而on-off-RF的整个区域都能产生on-off反应。蛙的视网膜中on-off-RF占50%左右。鸽和兔的on-off-RF占30%左右，而猫仅占8%。

视网膜感受野的一些基本性质大致如下：

(1) RF各处的敏感性并非均一的，中央区的敏感性特别高，越往外周越低。差别可达 $10^4$ 倍之多。

(2) 如果刺激光点的圆心固定于RF的中央，然后逐步扩大光照面积，考察引起阈反应的照度，发现RF中央是一个完全总和区，稍外一圈是不完全总和区，最外层是抑制区。

(3) 中央区与外周的作用是互相拮抗的。Kuffler关于猫的实验，生动证明了这一点(图4)。中央区与外周部分的拮抗作用还表现在刺激光的波长差异上，即，不同的颜色也表现出拮抗性。例如金鱼的节细胞中有二类细胞对颜色有很特异的反应。一类细胞对绿背景上的红点有最强烈的反应，如果红点落入RF中央引起兴奋；而当红点移至外周则引起抑制。对于绿点刺激，情况正好相反。另一类细胞对于红背景上的绿点有强烈反应。其反应方式与前一类的反应正好相反。在其他动物的视网膜上也有类似的情况。

### 三、感受野是特征检索器

使用小光点的开关作为刺激源，来探索感受野的性质，工作开始得比较早，结果也比较客观和可靠。但是这种刺激源并不是动物日常生

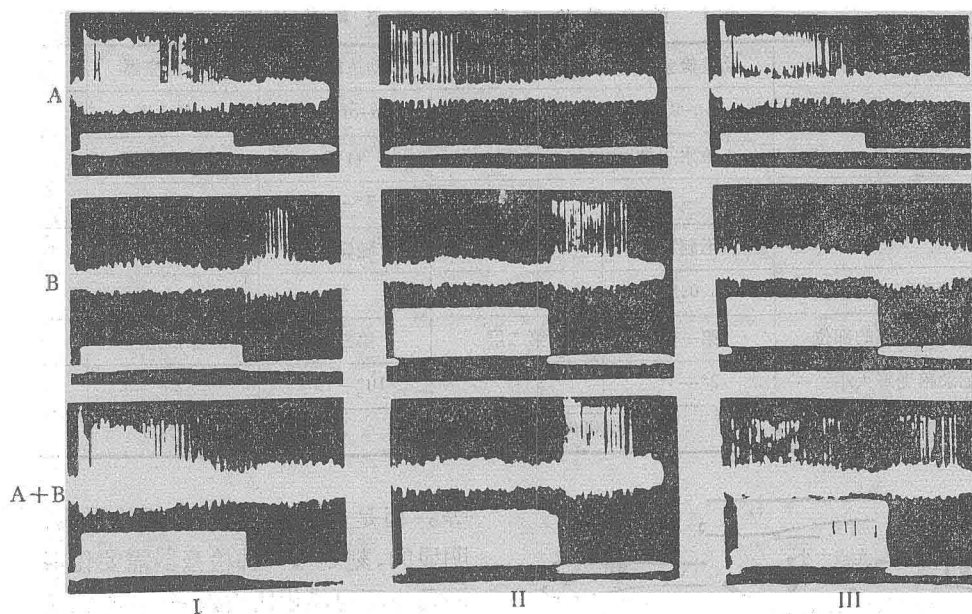


图4 二个光点(A点在感受野中央、B点在外周)分别照射及同时照射下感受野的反应

A——表示A光点单独照射下引起的脉冲发放(每一脉冲序列下白色矩形代表光照起止及强度);  
B——代表B单独光照下的反应; A + B——代表这二个光点同时作用下的反应; I、II、III列  
分别表示这二个光点相对强度变化时的情况。从A + B行可看到二个光点同时作用下,既可得到  
开光反应,又可得到撤光反应,还可得到开-撤光反应。至于出现何种反应,完全取决于它们之  
间的相对强度

活环境中经常遇到的,因此有点不太“自然”。并且有的感受野无法用小光点绘制出“地图”来。总之,“光点法”还不能暴露出感受野的全部性质。

Lettvin 等人于1959年在蛙的视神经上, Maturana 等在鸽子的视网膜中,从另外的角度设计实验,进一步探索了感受野的性质。他们都是用一定的几何形状的图形作为刺激源,加上图形的一定的运动方式,来考察节细胞的反应,得到一些新的结果。

根据 Lettvin 等人的工作,蛙的视网膜大致可分成五类检察器:

(1) 反差检察器: 这类 RF 对于反差特别敏感,边缘越清楚,反差越大,它的反应越大。

(2) 凸边检察器(或称曲率检察器): 这种感受野对一定曲率的物体敏感,如果直线边(曲率为0)进入 RF,则没有反应,根据其生理功能又叫“虫子检察器”。

(3) 移动边检察器: 它反应的东西仅仅是边缘在移动,而不是任何其他原因。

(4) 变暗检察器: 当光强变暗或消失时,爆发一簇有规律的脉冲。

(5) 绝对光强检察器: 它的反应与光强水平成正比。

上述几种检察器与 Hartline 的三类感受器的关系,以及它们各自的一些性质,可列表比较如表1。

Maturana 等在鸽眼的视网膜上发现六类检察器:

(1)垂直边检察器;(2)水平边检察器;(3)一般边检察器;(4)方向运动检察器;(5)凸边检察器;(6)照度检察器。

在蛙、兔、猫、鼠等的视系中都发现一类值得重视的感受野,叫做方向敏感感受野,这类 RF 对于一定的运动方向特别敏感(图5)。这类 RF 还有如下特点:

(1) 用小光点的开关来探测,整个 RF 都呈 on-off 反应,所以是 on-off-RF。

(2) 敏感方向与下列因素无关: 光点的亮度(可差4个对数单位,仍保持原敏感方向);颜

表 1 蛙几类检查器的分类及具体性质

| Lettvin 的分类  | 反差检查器   | 曲率检查器 | 移动边检查器    | 变暗检查器  | 光强检查器 |
|--------------|---------|-------|-----------|--------|-------|
| Hartline 的分类 | on-RF   |       | on-off-RF | off-RF |       |
| 节细胞的形态分类     | 小单水平型   | E 型   | H 型       | 大单水平型  | 弥散型   |
| 感受野大小(网膜)    | 1°—3°   | 2°—5° | 7°—12°    | 15°    | 不定    |
| 纤维种类         | 无髓鞘     | 无髓鞘   | 有髓鞘(细)    | 有髓鞘(粗) | 髓鞘    |
| 传递信号速度(公尺/秒) | 0.5     | 0.5   | 2         | 10     |       |
| 神经纤维终止顶盖的部位  | 第一层     | 第二层   | 第三层       | 第四层    | 第三层   |
| 顶盖上记录感受野大小   | 2°—3°   | 5°—7° | 10°—15°   | 20°    |       |
| 纤维数          | 440,000 |       | 12,000    |        |       |

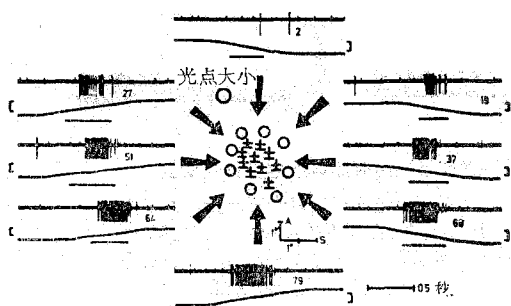


图 5 方向敏感感受野

图中用土表示感受野所在的区域。粗黑箭头表示小光点经过的方向,相应的脉冲列表示这一方向运动的光点引起发放,脉冲数已用数字注在旁边。这一感受野对于自下而上运动的光点敏感(发放 79 个脉冲),对于自上而下的运动不敏感(2 个脉冲)

色;光点比背景亮还是比背景黑。

(3) 与背景光无关。

上述这些实验表明,脊椎动物在视网膜水平上就存在某些神经节细胞,对一定的时空图式敏感,只有当一定的图形特征出现时,这些细胞就活动起来。之所以有这样专一特异的反应,可能是由于视网膜上各类细胞之间的联系方式以及空间构型造成的。从这些实验结果看来,视网膜的输出是各种检查器的输出,原始图形经过网膜这样一加工,已变成“特征空间”上的图式了。

这类实验虽然比“光点法”实验更为自然,也可以比较形象地说明一些动物的行为反应,例如曲率检查器可能告诉青蛙,在它的视野内出现类似虫子的东西,可以捕食,而移动边检查器,可能警告青蛙有庞大的敌人袭来,如此等

等。但是,各类检查器之间的界线并不是十分明显的,刻划每一种检查器需要化很大的篇幅,而且也不可能用所有的图形(时空图式)都来试验,只能选取(根据实验者的经验)几种“基本图形”来尝试。这样一来,问题就出现了。什么是基本图式呢?怎样避免在选取图形时的人为性?这些问题尚待进一步讨论。

## 四、各级感受野之间的构造

猫虽属哺乳类,但其视网膜的构造却比两栖类的蛙的网膜简单,视网膜感受野的类别和性质也比较简单。而猫的识别图形的能力,毋庸置疑,远比青蛙发达。这种矛盾现象的解释是:猫识别能力的重点从外周移向中枢,相反,蛙的视网膜执行比较复杂的功能。

猫的视网膜 RF 大都是 on-RF 和 off-RF,呈同心圆形。on-off-RF 比较少(8%左右)。侧膝体上的 RF 也是呈同心圆形的。Hubel 和 Wiesel 发现在猫的大脑 RF 大都不是同心圆形,而是长形的(图 6)。这类感受野称为简单感受野。它们对于长条形而且有一定朝向的圆形刺



图 6 猫皮层简单感受野示意图

图中+和-分别表示感受野对开光和撤光有反应的地区,注意皮层感受野多数不是圆形的

激,有强烈反应。如果方向转动  $5-10^\circ$ , 反应就下降,或大大降低。它们对于刺激图形的具体位置也有一定要求。

在猫的大脑皮层还有一些感受野叫做复杂感受野,它们不可能用小光点测绘出“反应地图”来,对它来说,最适宜的刺激是条状物,而且必须有一定的朝向,但对于刺激物处于视网膜内什么具体地点,则没有什么特殊要求。简单细胞和复杂细胞在纹状区的排列是很有规律的,他们垂直于皮层表面由几千个细胞排成一个“圆柱体”(直径大约  $1/2$  毫米),处于同一圆柱体内的细胞对于同一朝向的刺激物敏感,同一圆柱体内的若干简单细胞聚合到一个复杂细胞。

在猫皮层纹状区两侧有二个区叫视区 II 和视区 III,存在一些“低级超复杂感受野”细胞,它对于条状物或黑杠有反应,但对于方位和长度有一定要求。在视区 III 还发现一些“高级超复杂细胞”,它对视野内的任一位置上的“角形物”敏感。

猫皮层上的感受野,从简单到复杂,一直到高级超复杂细胞,其功能越来越趋向复杂和抽象,它们对图形的构型要求越来越高,而与刺激图形在视网膜上的具体地点无关。

视网膜上的感受野,侧膝体上感受野如何构成皮层简单感受野,后者又如何构成复杂感受野,关于这一过程,Hubel 等有一假想(见图 7)。

关于猴的皮层纹状区的感受野研究,也得到基本类似的结果,而且在水平方向的排列,也是很有规律的。

蛙脑的结构也支持这种“分层式结构”的论点。这种分层分级式的(Hierarchical)结构方式与计算机识别图形的设计思想是很一致的。

## 五、作为空间滤波器的感受野

电子工程中常用的时间滤波器概念,推而广之,用来考察光学系统,形成“空间滤波器”概念,近年来,又把空间滤波概念用来研究视觉系统,取得了一些新的实验结果。

如果一个系统是线性系统(即适用迭加原

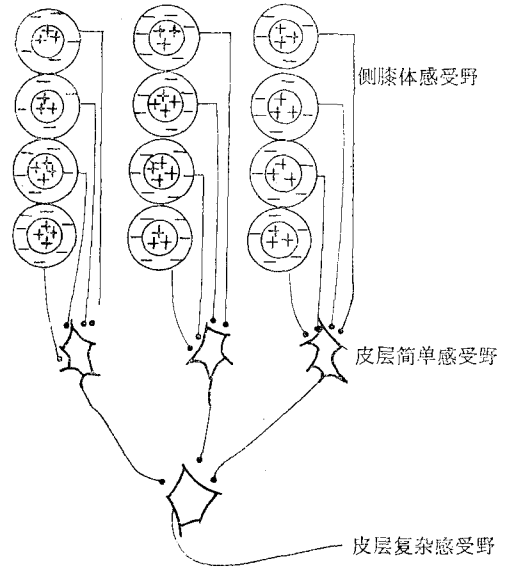


图 7 皮层复杂感受野的构造过程

若干个排列成一条线的侧膝体开光中心感受野聚合到一个皮层简单感受野,从而使得后者对一定朝向的条形物敏感,然后由若干个同一朝向的简单感受野聚合到一个皮层复杂感受野,从而使得后者对任一地点的同一朝向的条形物敏感

理的系统),那么工程中常用的频谱分析法,数学上的福氏变换,可以很方便的用上。具体来说,假设感受野是一线性系统(图 8),如果在输入端给予一脉冲式输入(面积极小而强度极大的光点)  $I(x, y)$ ,则在感受野网络上有一脉冲响应函数  $R(x, y)$ ,  $R(x, y)$  可理解为输出端各处的细胞的反应,或者理解为同一个节细胞对于不同输入处的刺激的反应。如果  $R(x, y)$  已知,那么对于任一输入  $f(x, y)$  刺激下的反应可以用一“褶积”形式表示:

$$g(x, y) = \iint_{-\infty}^{\infty} f(x', y') R(x-x', y-y') dx' dy'$$

如果用一强度呈正弦式变化的图形作为输入,对于线性系统来说,输出端也是同一频率的,仅仅强度和相位有所变化。用不同频率的图形来探测这一系统,则可以绘制出它的“幅频图”和“相频图”。其中“幅频图”可以理解为视觉生理中的“反差敏感函数”。有的实验就是用这一方法直接测定节细胞的反差敏感函数,取得与行为实验比较接近的结果。

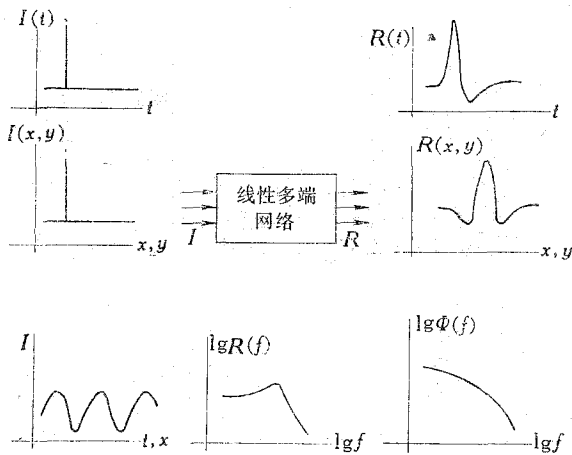


图8 线性网络的测试方法

图中左边一列是线性系统的输入(分别用时间脉冲, 空间脉冲, 时空正弦式变化作为输入), 右边一列是线性系统的响应

$R(f)$  为(时、空)振幅频率特性,  $\Phi(f)$  是相位频率特性

用空间滤波器的概念来研究视觉系统各级水平上感受野的特性的实验工作, 近年来日益增多起来。例如 Maffei 等就是用光强呈正弦式变化的条纹作为刺激源, 研究猫视觉系统中各级水平上单个细胞的反应特性, 考察了神经节细胞、侧膝体、一直到皮层简单细胞, 发现越往中枢发展, 感受野的空间频带越窄, 当正弦式条纹的反差增加时, 网膜、侧膝体及皮层上细胞的反应也单调地增加, 皮层简单细胞(包括部分复杂细胞)的反应与反差的 $\lg$ 成比例。这一实验从细胞水平表明 RF 是一种空间滤波器, 而且在视系中, 频带的选择性越往中枢越高。

一些心理物理实验, 从另一侧面证明视觉系统加工图象的方式也是按“频谱分析”的方法进行的。

## 六、感受野的变化

感受野并不是一种固定不变的东西, 在背景光照、刺激方式、适应状况等等条件变化的情况下, RF 也发生变化。例如 Barlow 研究暗适应情况下感受野改组的情况, 发现暗适应 80 分钟后有一个变化, 120 分钟后又有一个更大的变化。结果是感受野的外周抑制区消失, 只剩下中央兴奋区。这种 RF 的缩小, 并不是圆锥细

胞不起作用引起的, 而是水平细胞和无足细胞的侧抑制作用的丧失造成的。

感受野是动物出生后就具有的呢? 还是在个体发育过程中逐步形成的呢? 从蛙、鸽、鸡等动物的行为实验及电生理实验看来, 似乎是“生来”就具备的, 至少部分 RF 是这样的。这些结果支持“结构决定论”。Blackmore 关于猫的一些实验表明, 视觉环境、后天的学习对于感受野的形成, 起着重要作用。至少对于象猫这样的哺乳动物是这种情况。例如, 自猫出生以后就饲养于一定的视觉环境中(图 9), 并在脖子上套一“枷锁”, 以免头部任意乱转。一只猫饲养于内壁画满水平条纹的圆筒内, 另一猫饲养在垂直条纹的圆筒内。7 个半月以后, 用电生理方法测量其皮层的感受野, 发现前者的感受野的最优朝向基本上都是水平的, 而后者基本上都是垂直的。这两只猫在行为反应上也有许多差别。另外有一些实验表明, 对于猫的个体发育来说, 出生后 4—5 周是最为敏感的时期, 4—14 周期内还有一定的“可塑性”, 14 周以后可塑性下降(似乎定型化)。这些实验表明, 视觉环境对于视觉系统的结构和功能, 以及视觉皮层的功能分化, 具有极为重大的作用。

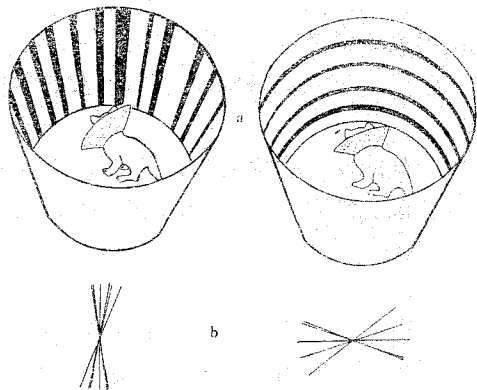


图9 小猫的视觉环境(a)及其皮层感受野的最优朝向分布(b)

## 七、关于感受野的一些数学模型

由于五十年代在电生理方面积累了大量第一性资料, 到了六十年代产生了一批描述感受野的数学模型。这些模型之中, 有的与生理实

验、解剖学基础比较接近,有的就相差甚远。本节只介绍一些与感受野生物原型的联系比较紧密的模型。

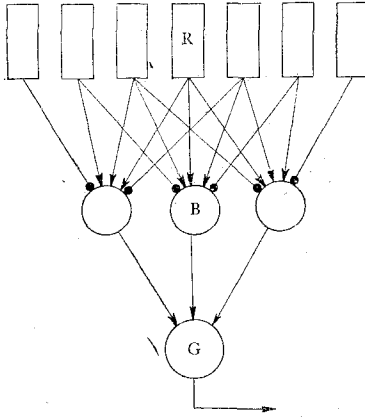


图 10 视网膜感受野的数学模型

本图是 on-RF 的一个示意图,其中箭头表示兴奋性联系,黑点表示抑制性联系

我国早在 1965 年就有人提出一个视网膜感受野的数学模型。这个模型的“线路圈”如图 10,它是由三层细胞,即感受细胞层 R,双极细胞层 B 和节细胞 G,并规定这些细胞层之间有二种联系方式:一种是兴奋性联系(用箭头表示),另一种是抑制性联系(用黑点表示),并假设双极细胞和节细胞具有空间总和及阈值特性。于是在一定输入刺激  $\mathbf{A}(a_1, a_2 \cdots a_n)$  下,节细胞的输出为 G:

$$G = [\mathbf{W} \cdot [\mathbf{K} \cdot \mathbf{A}\mathbf{R}]_a]_b \quad (1)$$

其中

$$\mathbf{K} = \begin{pmatrix} k_{11} & k_{12} & \cdots & k_{1n} \\ k_{21} & k_{22} & \cdots & k_{2n} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ k_{m1} & k_{m2} & \cdots & k_{mn} \end{pmatrix} \quad (2)$$

表示感受细胞层与双极细胞层之间的联系方式,称之为联系矩阵。 $k_{ij}$  可取 +1 或 -1 或 0。而

$$\mathbf{W} = (w_1, w_2 \cdots w_m)$$

是双极细胞层与节细胞的联系方式。其元素也可取 +1, -1 或 0 中任一值。R 是感受细胞的传递特性,不妨可取  $\frac{1 + T_1 P}{1 + T_0 P}$  (其中 P 是拉氏算符)。在最简情况下, R 取 1 值。 $[\ ]_a$  表示阈

值运算,括号内的值大于 a 则取原值,如果小于 a 则取 0 值。

这个数学模型可体现感受野的如下特性:

(1) 只要  $\mathbf{K}$  取不同的值,可以分别表示 on-RF, on-off-RF 和 off-RF 三类感受野。

(2) 对于 on-RF 来说,可以有一个 on 中央区, on-off 圈和 off 区。对于 off-RF 也可具有同心圆式的安排。

(3) 兴奋性在中央区较高,越往外周越低。

(4) 中央区与外周同时光照情况下,可表现出互相抑制的现象。

(5) 如果  $\mathbf{K}$  取“单向抑制”方式,再加上一定的时迟,则可模拟方向敏感感受野。

这个模型在  $R=1, w_i=1 (j=1, 2, \cdots, m)$  情况下,公式(1)可写成

$$G = \sum_{j=1}^m \left[ \sum_{i=1}^n k_{ji} a_i \right]_a \quad (3)$$

上述离散模型,可以很合理地推广到连续模型:

$$G = \int_{-\infty}^{\infty} w(x) \int_{-\infty}^{\infty} k(x-\lambda) a(\lambda) d\lambda dx \quad (4)$$

其中 G 是节细胞的输出,  $k(x)$  和  $w(x)$  是联系密度函数,  $a(x)$  是输入。

公式(4)中的  $\int_{-\infty}^{\infty} k(x-\lambda) a(\lambda) d\lambda$  就是第

五节中介绍的“褶积”公式。

安田(1968, 1970)提出的数学模型,还具体考虑到时间因素,其方框图如图 11。他假定

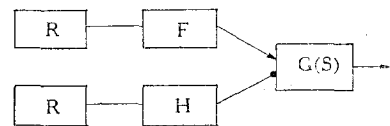


图 11 安田提出的数学模型

箭头表示兴奋性联系,黑圆点代表抑制性联系, G 是神经节细胞

$R(s) = \frac{1}{s\theta + 1}$  是感受细胞的传递函数(s 是拉氏算符,  $F(s)$  是兴奋性联系,  $H(s)$  是抑制性联系,因此总的传递函数

$$\mathbf{W}(x, s) = \mathbf{R}(x, s) * \mathbf{S}(x, s)$$

其中

$$S(s) = F(s) - H(s)$$

对于  $S(x, s)$  假设了四种不同的特殊形式,加以计算比较,并认为其中有二种函数形式比较符合生理实验。

上述模型比较近似地反映了感受野的一些基本性质,对于一些复杂特性,以及整个视觉系统的功能,尚缺乏完善的模型加以刻划。现有的关于“知觉机”之类的模型,与感受野的具体特性,相距较远,此处不拟深究。

## 八、感受野的数字模拟和电子模拟

关于感受野的模拟,大致分二个方面,一类工作是在电子计算机进行,称作数字模拟,另一类工作,是制作电子装置来模拟感受野的功能,称作电子模拟。今就每一方面工作择一、二例加以介绍。

福岛(1970)在数字电子计算机上模拟了感受野的功能。使用的计算机是 IBM 360-40 C,语言是 Fortran IV,使用了记忆元件  $12 \times 10^4$  byte (二进位组)。整个系统分成六层串联而成:第一层是光感受细胞陈列 ( $50 \times 50$ );第二层是反差检察层,其中每一元件都是 on-RF;第三层是线性检察层,每一单元对一定朝向的线段起反应,相当猫皮层的简单细胞。第四层相当于“复杂”细胞,对线段的一定朝向敏感,而且与该线段的具体位置无关。第五层相当于“超复杂”细胞,只要线段是弯曲的就有反应。第六层所谓“曲率”感受细胞,输出大小取决于输入图形的曲率。整个系统由 87500 个“元件”组成。网络中使用的神经元是抽象的神经元,他称之为模拟阈值元件。对于每一个输入刺激图形,在计算机上需进行 45 分钟运算才能作出反应。

美国道格拉斯航空公司空间力量实验室,从 1963 年开始到 1967 年 2 月,构造成功一个模拟鸽眼视网膜的电子模型。这一模型可分成三大部分:由光敏元件构成的接受器;信息加工设备和显示装置。共使用 381 个 Harmon 式人工神经元,这种神经元具有空间总和;全或无律;阈值特性;不应期;时延和时间特性。该模

型基本上反映了在鸽眼中发现的六类检察器。模型的制作者对“方向检察器”特别感兴趣,并认为这类模型对设计特殊用途的雷达(如边境警戒雷达)有一定参考价值。

另外一个宣传得比较多的模型,是模拟蛙眼的,它是由七层网络串联而成的系统,光敏元件是 3793 个光导管,可模拟蛙的四种检察器:边缘检察器;曲率检察器;方向检察器和变暗检察器。模型的设计采用了信息平行加工原理和感受野重叠的方式。

日本广播协会(NHK)于 1971 年制成一电子模型,有 700 个光敏元件,输出也是 700 个,采用均匀阻抗网络技术,避免了元件之间大量的错综复杂的联系和插接。这一模型可显示 Mach 效应和 Broca-Sulzes 效应。

## 九、讨 论

1. 近年来由于采用微电极技术,可以对视觉系统中单个细胞电活动进行直接观察,从而对视觉系统了解,比以往笼统模糊的认识,大大发展了一步。但是视觉系统的功能,特别一些比较复杂的功能,必然是由几万乃至几十亿细胞整体活动的结果。因此,对单细胞的活动进行深入研究的同时,必须辅以整体的综合的研究(多道记录、定量的行为实验等),才能对视觉系统的功能有比较完善的了解。但是,后一方面工作中,有说服力的可靠工作还进行得比较少。

2. 对于感受野的研究,从 Hartline 开始一直到现在进行的工作,无论在观点、定义以及实验结果等等方面,都是逐步深入发展的过程。就拿刺激源来说,开始使用小光点,后来用简单图形,现在用正弦条纹,所用的观点也各不相同,所得的结果也不尽相同。这些实验,可能从不同的角度反映了感受野时空特性的一个侧面。但各种观点之间尚有争论,遗留的问题还很多,有待进一步的研究。

3. 动物的视觉系统识别图形的能力,是先天决定的,还是后天学习的结果。这是一个长期争论的问题。从一些动物的实验看来,诸如

(下转第 41 页)

中的沉淀刮下,放在透析纸上,对烧杯中的溶液透析。待沉淀溶解后,再用滴管将蛋白溶液移回离心管中把沉淀悬起,再移入透析器中透析。如此反复几次,可以把沉淀中的大部分硫酸铵除去,得到浓缩的蛋白质溶液。脱盐装置见图3。

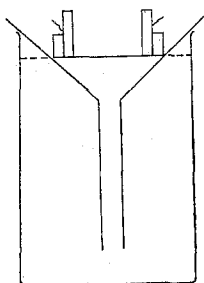


图3 脱盐装置

以往 de la Haba 等是在 pH5.4 进行电泳分析和超速离心鉴定,二者的结果很不一致,因此 pH 5.4 时电泳分析不能作为制品纯度的指标, pH 4.0 时电泳可将粗制组织蛋白酶 C 分成 6 个成分,这个条件可以作为引导组织蛋白酶 C 提纯的指标,在凝胶过滤时我们也采用了 pH 4.0 的条件。

我们用同法做了二批高活性猪脾组织蛋白酶 C,它们的水解比活性分别为每毫克 320 单位和 310 单位。它们的脱盐样品在冰冻干燥后,做淀粉胶电泳分析都是单一成分,但有明显的弥散现象,这种脱盐的干燥制品很不稳定,在冰箱中储存一天后再做电泳,弥散现象就很显著,已呈明显的变性迹象。

## 参 考 资 料

- [1] Mettrione, R. M., et al.: *Biochem.*, **5**, 1597, 1966.
- [2] Mettrione, R. M., et al.: *ibid.*, **9**, 2427, 1970.
- [3] Huang, F. L., et al.: *Biochem. Biophys. Acta*, **268**, 527, 1972.
- [4] Purcell, G. M., et al.: *ibid.*, **78**, 800, 1963.
- [5] Johnston, M. F. M. et al.: *J. Biol. Chem.*, **247**, 3987, 1972.
- [6] Lowry, O. H., et al.: *ibid.*, **193**, 265, 1951.

[本文于 1975 年 9 月 24 日收到]

(上接第 54 页)

青蛙之类比较低等的动物,其视网膜感受野分化成各种特性检察器,其行为犹如一架自动机,只能识别有限数目的图形,进一步“学习”的可能性又不大,因此,这些低等动物识别简单图形的能力,估计它的神经结构起着很大作用。至于比较高等的动物,情况就大不相同了。它们的视觉系统的中枢部分比较发达,行为反应也比较复杂多样,学习的可能性也比较大,一些实验表明,即便象“方向检察器”这样的基本感受单元,在猫的视系中,也与环境经验有着紧密的联系。而人对于抽象符号、文字等等的识别,必须经过学习,这是毋庸置疑的了。

4. 随着视觉系统的研究的深入,特别是感受野的研究工作,积累了大量的资料,从而为进一步进行理论研究提供了基础,因此关于感受野的数学模型研究,近年来越来越多。此外,感

受野的电子模型也开展起来。不论是数学模型还是电子模拟,不外是两个目的,其一,是为了更好地了解生物原型,了解视觉系统的功能。人们构造各种模型(或假设),然后用实验加以检验修改,使其日益完善。其二,建立模型以后,为进一步应用提供了基础。特别是文中介绍的一些电子模型,都是为了工程上的需要而进行的。因此,研究视觉系统,特别是感受野的研究,对于工程系统的研制(尤其是图象识别系统),提供了参考线索。

反之,工程技术的发展,特别是图象识别装置的研制,也为视觉系统的研究,提供了许多新观点和技术(信息加工理论,空间滤波概念,预加工,电子计算机等等)。这些新观点和技术,对于视觉系统的研究,开创了一个生动活泼的局面。这二个不同的研究领域,今后必然会有更多的交流和相互促进。