

- [24] Goodman, S. R. et al., *J. Biol. Chem.*, **257**, 4564—4569, 1982.
 [25] Sahyoun, N. et al.: *ibid.*, **102**, 1216—1222, 1981.
 [26] Anderson, R. A. and Lovrien, R. E.: *Nature*, **292**,

- 158—161, 1981.
 [27] Froman, G. et al.: *FEBS Lett.*, **129**, 100—104, 1981.

[本文于1983年11月14日收到]

昆虫视动行为的定量研究

张少吾 孙其坚

(中国科学院生物物理研究所, 北京)

目前研究感觉生理学, 主要采用三种方法, 即对其组织结构进行研究的解剖学、组织学方法; 研究感觉器官和神经细胞电活动电生理方法; 以及通过诱发行为实验对生物系统的功能原理进行定量分析的行为研究方法。

运用第一种方法, 可以了解执行信息加工的神经网络结构, 以便知道哪些加工有可能在网络中被执行。通过电生理方法, 可以追踪信息流, 特别是在神经系统中, 那些结构与功能是按一维或者二维各向同性的子系统, 也就是说神经元之间的相互作用只依赖于它们之间的距离而与它们的位置无关。但这个方法对于那些在结构与功能上各个子系统不是各向同性的情况, 其技术上的困难至今还是难以克服的。行为研究则是从系统的整体和全局的角度出发, 在大范围内观察分析输入、输出关系的功能原理, 以及信息加工各子系统的布局、相互关系, 提供各个子系统功能作用的线索。行为研究本身虽然不能告诉我们神经网络知识的细节, 但它有助于我们制订出微观水平的研究策略。

本文主要介绍采用第三种方法对昆虫视觉系统的定量行为研究。

一、昆虫视动行为的测量方法

昆虫的视动反应是昆虫对视觉刺激产生的诱发反应, 它反映了输入和输出之间的联系。视动反应有很高的重复性, 对它可以进行定量的系统分析, 因此可以通过视动反应来发现和说明昆虫中枢神经系统的某些基本功能原理。

在典型的视动行为反应实验中, 动物放在圆筒的轴上, 筒壁上画着垂直的黑白条纹或者其它的对比度图案。当圆筒旋转时, 动物随之作旋转运动, 使得二者之间的相对速度减小。在六十年代西德马克斯-普朗克生物控制论研究所研制了一种扭力补偿装置, 它能在开环和闭环的条件下测出视动反应的旋转扭力, 见图1。

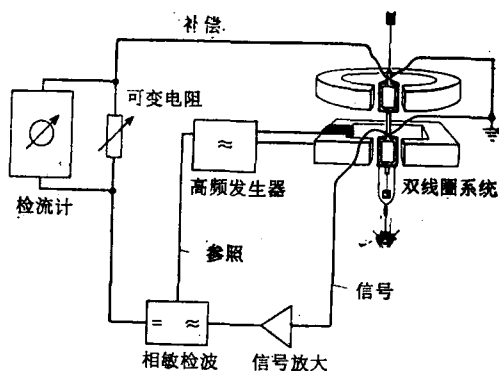


图1 测量视动反应的扭力补偿器框图^[2]

实验时被测蝇用粘在背部的小纸片固定到一个双线圈系统上, 双线圈用一根极细的扭力丝吊在框架上, 使其能在平衡位置左右旋转。双线圈一上一下, 上面的线圈放在一个永久磁铁的两极之间, 下面的线圈放在一个交变磁场中。当双线圈系统位于平衡位置时, 下面的线圈在交变磁场中不产生感应电压。当诱发视动反应后, 被测蝇给双线圈系统施加一扭力, 使其偏离平衡位置, 于是在下面的线圈中产生感应

电压,它的大小正比于角位移。感应的 AC 电压放大后,通过相敏整流器,馈送到上面位于永久磁场中的线圈上,其补偿电流使双线圈系统产生了另外一个扭力,与昆虫施加的扭力大小相等,方向相反,该补偿电流则被记录下来作为视动反应的定量结果。由于补偿电流的作用,实际上双线圈系统在昆虫旋转扭力下与平衡位置只发生了非常小的偏离(小于 $1/100$ 度)。这种扭力补偿器灵敏度非常高,可以测出一个小果蝇的仅仅十分之几达因·厘米的扭力矩。在开环实验中昆虫的视动反应将不影响视觉图案的运动,但在闭环实验中,昆虫的视动反应则用来控制视觉图案的运动。

除了上述扭力补偿器,还有测量其它飞行自由度的力矩补偿器,例如升降、横向平动等等。另外还有一些测量昆虫爬行实验的装置,其基本方法是通过运动图案诱发昆虫的爬行运动。五十年代时曾采用过一种质量很轻的“Y”字形灯草球来记录这种爬行运动。近年来出现了与上述扭力补偿器原理相似的爬行运动补偿器,当昆虫产生视动反应后,用摄像机检测昆虫在一圆球上爬行的方向和位移,然后把信号馈送到伺服电机上使圆球作相反的补偿运动,其旋转的角度刚好抵消昆虫的位移,使昆虫的空间位置几乎不变,而补偿电流被记录下来作为昆虫爬行轨迹的描述。从七十年代后期,还采用了高速摄像的手段,对昆虫自由飞行的轨迹、追逐和跟踪等行为进行定量分析。

二、昆虫视动行为反应研究的进展

1. 昆虫视动知觉模型

在五十年代末期,西德 Reichardt 教授通过甲虫视动行为反应的分析,提出了甲虫运动感知的相关模型^[1,2]。行为实验的结果表明,先后照到甲虫复眼相邻两个小眼上的光刺激序列是诱发视动反应的基本事件;确定了在刺激输入和反应输出之间包含有乘法的运算环节;而视动反应的强度不仅仅依赖于刺激序列的速度而且也依赖于显现刺激强度的变化;另外当在水平方向上接连刺激一系列小眼时,甲虫的诱发

视动反应为所有的局部反应的总和。根据该实验结果,Reichardt 提出了基于自相关原理的方向运动检测模型,如图 2 所示:

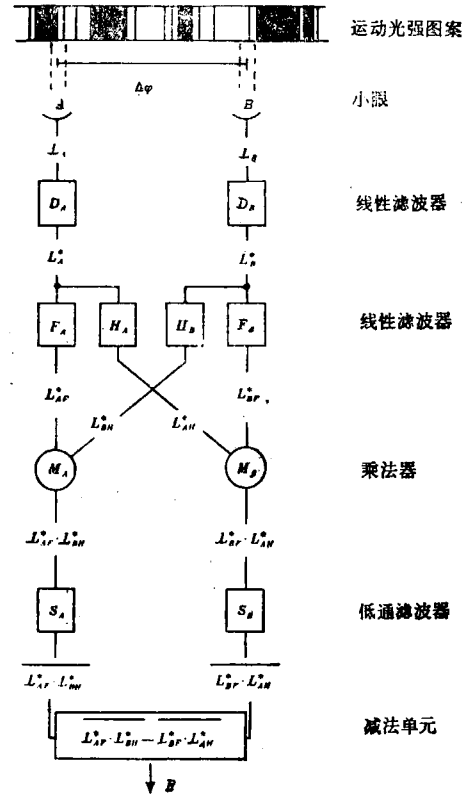


图 2 甲虫运动知觉的数学模型^[2]

A、B 为两个小眼； D_A 、 D_B 、 F_A 、 F_B 、 H_A 、 H_B 为线性滤波器； M_A 、 M_B 为乘法运算环节； S_A 、 S_B 为低通滤波器； S 为代数求和的运算环节。甲虫的视动行为反应的输出在时间域中可以表示成：

$$R = \int_0^{\infty} W_{DF}(\eta) \int_0^{\infty} W_{DH}(\xi) \Phi_{GG}(\eta - \xi - \Delta t) d\xi d\eta - \int_0^{\infty} W_{DH}(\xi) \int_0^{\infty} W_{DF}(\eta) \Phi_{GG}(\eta - \xi - \Delta t) d\xi d\eta \quad (1)$$

式中 Φ_{GG} 表示目标光流 $G(t)$ 的自相关函数， W_{DF} 表示垂直通道中的权函数， W_{DH} 表示交叉通道中的权函数。甲虫视动反应的输出在频率域中可以表示成：

$$R = \frac{1}{2} \int_{-\infty}^{+\infty} Y_D \cdot Y_D^* \cdot [Y_F \cdot Y_H^* - Y_F^* \cdot Y_H]$$

$$\cdot s(\omega) \cdot \exp(i\omega \Delta t) d\omega \quad (2)$$

式中 Y_D 、 Y_E 和 Y_H 是与下标相应的滤波器的传递函数； Y^* 表示 Y 的共轭； $s(\omega)$ 是 $G(t)$ 的功率谱密度； ω 为角频率，它与正弦刺激光图案的波长 λ 有关， $\omega = \left(\frac{2\pi}{\lambda}\right) \cdot W$ ， W 为角速度，由此式可以看出，反应 R 依赖于刺激图案的两个参数，即角速度 W 和反映图象结构特征的功率谱密度 $S(\omega)$ ，反应也依赖于系统滤波器 D 、 F 和 H 的传递特性。该数学模型对于给定刺激图案的输入，可以定量地预测甲虫视动反应的结果。

为了检验模型预测视动反应的能力，选择了由两个成分相迭加产生的刺激，如图 3 所示：

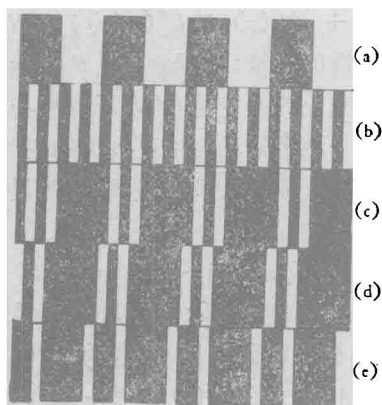


图 3 用于检验傅氏成分的位相对视动反应影响的周期条纹图案^[2]

其中一个周期为 90° 的黑白间隔条纹（图 3a），另一个是周期 22.5° 的条纹（图 3b），把图 3a 和图 3b 用两种不同的方法迭加在一起，第一种是把（a）的轮廓边缘与（b）的图案错动 11.25° ，然后迭加起来（图 3c）；第二种则是把（a）和（b）的条纹图案对齐，没有位相错动迭加起来（d）。这样（c）和（d）的位相就不一样，用这两种明显不同的刺激图案诱发视动反应表明，尽管它们组成成分的位相不同，但对反应没有影响，见图 4。

因此可以认为，在昆虫的视觉环境中，视动反应是对傅里叶成分的位相移动不变的。

模型的预测本领也用图 3e 的图案来进行检验。图 3e 是把图 3d 中每一个周期内的部分

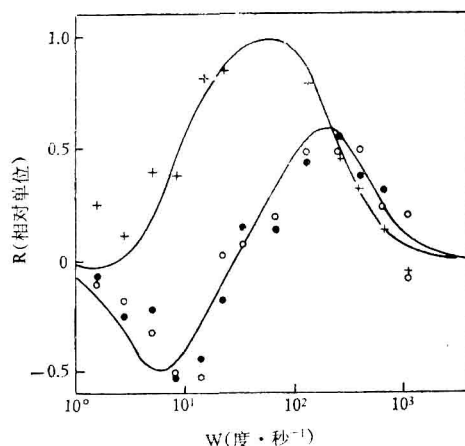


图 4 甲虫对于不同位相图案的视动反应^[2]

○是对 3c 图案的反应；●是对 3d 图案的反应；×是对 3e 图案的反应。两条曲线是相应刺激图案条件下相关模型理论预测结果。

黑白条纹对换而得出的，这样改变，明显使反应受到了影响。因为条纹的对换不仅仅改变了位相关系，而且也影响了傅里叶成分的振幅分布。因为图 3 中 c、d、e 图案的视动反应与数学模型所预测的曲线非常吻合，我们认为图 2 的模型，至少对周期的光刺激，可以有效地描述甲虫复眼的运动知觉。

2. 家蝇飞行定向行为的研究

在提出了相关模型之后，Reichardt 及其合作者又对蝇的飞行定向行为进行了研究。众所周知，家蝇能感知相对于环境的运动，从而稳定它们的飞行过程；能确定目标的位置并飞向目标；能跟踪运动的目标包括其他的蝇。这些事实表明蝇具有优良的视觉控制系统，那么，蝇的视觉神经系统是如何对复眼接到的光学信息进行加工、以及从外界的光流中抽提出目标运动和位置的信息，执行飞行导航运动的呢？

对于这样复杂的问题，Reichardt 等人采用了宏观和微观手段相结合的研究方法^[3,4]，即采用行为实验对生物系统的功能进行定量的分析；通过电生理对神经元和神经核团信息加工的原理进行研究；又借助于组织解剖学来阐明信息加工单元的结构及其相互之间的联系。然而首先是通过行为实验对神经系统的基本逻辑组织进行定量的分析。实验也是采用上述扭力

补偿器以及原理类似的装置。

蝇在均匀的照明环境下,是以随机的方式向四周环视,并以相同的概率向各个方向飞行的,这时记录到的扭力信号 $N(t)$ 是一个平稳的、期望为零的高斯随机分布,它的自相关函数为 $C_{NN}(\tau) = Ae^{-r|\tau|}$ 。实验还表明,当一对比目标(例如黑色的条纹)与蝇没有相对运动时,它不会影响蝇的扭力信号,就是说,稳定的网膜象,不会影响蝇的定向行为。

然而只要对比度图案与蝇的网膜有相对运动时,就可以观察到诱发的行为反应。在典型的定向行为实验中,在白色的背景下加一个黑色的条纹运动目标,扭力补偿器以闭环的方式工作,此时做为诱发反应蝇的瞬时扭力确定了目标相对于网膜运动的角位移,这样来模拟自由飞行的条件(实际上蝇固定在扭力补偿器的双线圈系统上作固定“飞行”)。实验结果表明,蝇能朝向并凝视和跟踪与它有相对运动的黑色条纹目标。通过对蝇的扭力分析表明,在正常的实验条件下,扭力反应是一个平滑的过程,视觉诱发反应以平滑的方式依赖于误差角的经历 $\phi(s)$,而扭力反应 R_t 可以用 $\phi(s)$ 的函数以及它的导数函数表达:

$$R_t\{\phi(s)\} = D(\phi) + r(\phi) \cdot \dot{\phi} \quad (3)$$

它的飞行动力学方程可以表示如下:

$$\Theta \ddot{\phi}(t) + K \dot{\phi}(t) = -D[\phi(t - \varepsilon)] - r(\phi) \dot{\phi}(t - \varepsilon) + N(t) + s(t) \quad (4)$$

式中 Θ 为蝇的惯性矩; K 为空气动力学系数; $D(\phi)$ 是反映目标瞬时位置的函数; $r(\phi) \dot{\phi}$ 是与蝇运动速度有关的项; $s(t)$ 反映了目标运动的轨迹; $N(t)$ 为一高斯随机过程;图5描述了 $D(\phi)$ 和 $r(\phi)$ 的情况:

这是一个随机过程的非线性方程,尽管此式的生理和解剖学的含意还有待于进一步阐明,但它描述了控制蝇定向飞行的平滑凝视和跟踪系统的基本结构。蝇的视觉系统执行了两项基本的运算,一个是抽提出目标位置的信息 $D(\phi)$,一个是计算目标运动的信息 $r(\phi) \cdot \dot{\phi}$ 。

同样也可以导出描述高度定向行为的动力

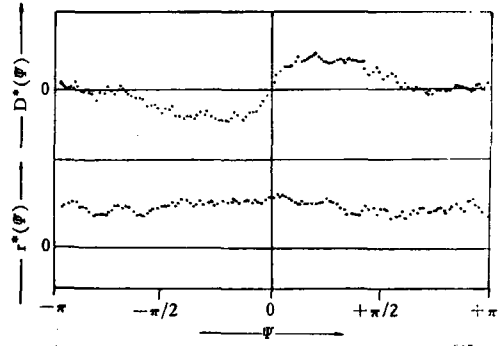


图5 蝇的扭力视动反应的位置分量和速度分量^[3]

$D^*(\phi)$ 是对方向不敏感的实测位置分量; $r^*(\phi) \cdot \dot{\phi}$ 是对方向敏感的实测速分量。实验中采用宽 5° , 长 22.5° , 角速度 $8^\circ/\text{秒}$ 的黑色条纹, 在开环条件下, 测量了家蝇的视动反应。图中每个数据点是五次实验的平均值, 每次实验六分钟。

学方程^[5]:

$$m\ddot{z} + K\dot{z} + r_\theta^* \dot{\theta}(z) + L^*(\theta(z)) = N_\theta(t) \quad (5)$$

式中 m 是蝇的质量; z 是高度; $\theta = \text{tg}^{-1}(z/d)$ 是高度方向上的误差角(d 表示目标与蝇的距离); K 是与这个运动自由度有关的空气动力学系数; $L^*(\theta)$ 是与目标高度瞬时位置有关的项。

从图5可知, 当 $-30^\circ \leq \phi \leq 30^\circ$ 时, $D(\phi)$ 与 ϕ 呈线性关系; 假设它的斜率为 β ; $N(t)$ 的自相关函数可以表达为: $C_{NN}(\tau) = Ae^{-r\tau}$ 。(4)式中的 $\phi(t)$ 也是一个高斯随机过程; 其解可以用渐近的概率分布表达:

$$P(\phi) = \sqrt{\left(\frac{1}{2\pi\sigma^2}\right)} \exp(-\phi^2/2\sigma^2) \quad (6)$$

它的标准离差 σ^2 为:

$$\sigma^2 = \frac{A}{\beta(K + r^*)} \cdot \frac{K + r^* + r\Theta}{\beta + (K + r^*)r + r^2\Theta} \quad (7)$$

当 $N(t)$ 为白噪声极限的情况, (7)式可以写成:

$$\sigma^2 = c/\beta(K + r^*) \quad (8)$$

式中 c 为白噪声的谱密度。从(7)式和(8)式可以知道, 当 β 和 r^* 增加时, 导出了一个更好的稳定的凝视(较小的 σ 值), 对于凝视的必要和充分条件是 $\beta > 0$ 。对模型预测本领也进行了检验, 见图6。

从(7)式可以很容易地解释该实验结果。在图6a中仅有条纹刺激无噪声图案, 实验结果

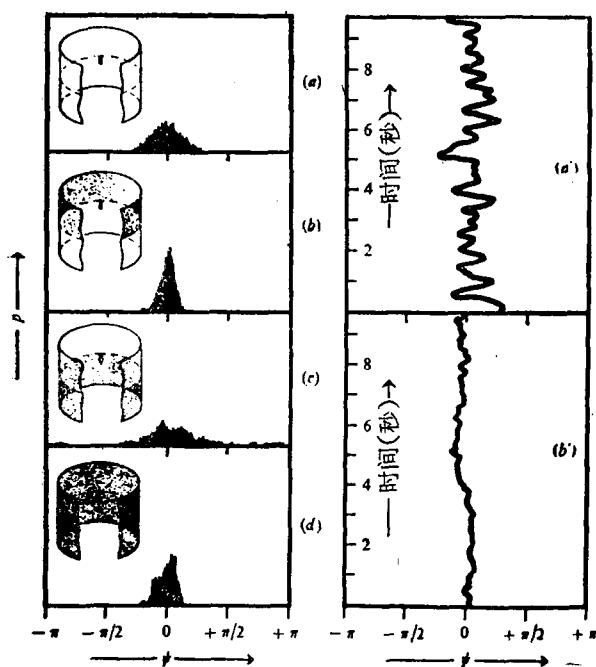


图6 蝇的凝视行为反应^[3]

左图 (a、b、c、d) 是蝇在不同刺激条件下凝视目标误差角的直方图；左边各图中左上角的图形表示实验条件，下侧直方图是相应的结果。右图是在 a' 和 b' 条件下的动态凝视过程，即误差角 ϕ 相对于时间的变化

在图的下方给出，其误差角 ϕ 的分布可用 $P(\phi)$ 来描述；在图 6b 中噪声图案在全景图的上半场中，此时虽然 β 与 6a 中的相同，但 r 值增加，因此 σ 减小；在图 6c 中噪声图案在全景图的下半场中，此时噪声图案的面积与 6b 相同，因此 r 亦与 6b 的相同，但由于噪声起到掩盖条纹的作用，因此 β 值减小， σ 值增加；在图 6d 中， β 值与 6c 中相同，但由于噪声图案面积与 6c 中增加一倍， r 值比 6c 中大一倍，因此 σ 值又减小了。不仅方程(4)可以预测 ϕ 的分布，而且凝视的动态过程也是依赖于该方程式解中的 r 和 β 值。图 6a' 为相应 6a 时的凝视动态过程，图 6b' 为相应 6b 时的凝视动态过程，在 6b' 中由于 $r\phi$ 增大，稳定了凝视的动态过程，因此理论结果可以很好地预测实验结果。

这项研究虽然取得了令人满意的结果，但所概括的现象学的理论是局限在运动的一个自由度，即围绕垂直轴旋转的自由度(方程 4) 或者升降运动自由度(方程 5)；还应把这个分析扩展到多个自由度的情况。在(4)式中 $N(t)$ 为一自发环视的扭力分量，它用一个随机过程来表示，随着人们对蝇的神经信息加工及行为的进一步了解，也可以对 $N(t)$ 进行确定性的处理。

这种研究途径中的一个中心问题是在蝇的运动视觉控制系统中具有模块的结构即对运动视觉控制系统总体的研究，可以简化到对功能上独立的子系统的研究。这个观点得到了系统发育学的支持，对果蝇和家蝇飞行行为观察表明，蝇的飞行行为至少依赖于两个不同的控制系统，其中之一是平滑系统，另一个是体颤动系统 (Body saccadic system)。对蝇的自由飞行轨迹分析，发现控制向前飞行的速度是依赖于目标距离的。

以上主要介绍了 Reichardt 对家蝇平滑凝视控制系统机制的分析。至于其他的运动视觉控制系统以及不同控制系统之间相互作用，不同行为事件的程序的转换，这些问题还有待于自由飞行行为实验和其他的行为实验来回答。

参 考 文 献

- [1] Reichardt, W.: In *Sensory Communication*, (W. A. Rosenblith ed.), 303—318, 1961.
- [2] Reichardt, W.: In *Procession of Optical Data by Organisms and Machines* (W. Reichardt ed.), London. New York, 465—493, 1969.
- [3] Reichardt, W. and Poggio, T.: *Quart. Rev. Biophys.*, 9, 311—375, 1976.
- [4] Poggio, T. and Reichardt, W.: *Quart. Rev. Biophys.*, 9, 377—438, 1976.
- [5] Wehrhahn, C. and Reichardt, W.: *Biol. Cybern.*, 20, 37—50, 1975.

[本文于1984年3月30日收到]