

视觉系统的发育及神经可塑性

刁 云 程

(中国科学院生物物理研究所)

人和动物的视觉环境是异常复杂的,千变万化的。但是这种复杂的外界环境并不是都能同等地反映在每种动物的头脑中的。昆虫的眼能接受紫外光。人的眼就不能,因为人眼的光学结构把紫外光成分滤掉了。在视网膜水平可能对视觉信息的输入有一些限制,例如人、猴、金鱼等都有色觉,而猫、狗就没有色觉。这是因为猫、狗的视网膜锥状细胞仅有一种视觉色素的关系。但是对视觉能力更大的限制还是来自视觉的中枢通路和脑的结构、功能。低等脊椎动物(如青蛙眼的构造)虽然基本上和高等的灵长类眼构造相似,但青蛙只有少数几种特征检测细胞,只能对空间大小,运动方向,对比度和刺激在空间的位置等少数视觉刺激参数起反应。而灵长类在几乎每种视觉功能方面都要比青蛙不知高多少倍。这是由于大脑皮层中的各种不同功能的神经细胞的数量极大增加,神经系统的适应性极大地增强的缘故。

原则上有机体都具有适应能力,简单的例子如单个神经细胞对重复刺激的适应现象,复杂的如学习和记忆。学习和记忆是动物进化到一定水平才具有的生理功能,它大大地增加了动物对外界环境的适应能力。视觉神经系统在发育过程中具有适应性的可塑性。视觉系统是在遗传性状的基础上适应于视觉环境而发育成熟的。对视觉系统发育过程及神经系统适应性的可塑性的研究可能在如下几个方面对我们有所启发。

第一、有助于我们搞清视觉信息加工的机理。现在已知每种动物视觉通路的各级水平上都有有一些特殊的检测细胞,每种细胞对刺激有

特定的要求。只有这些要求得到满足,才有最大的反应。例如青蛙视网膜的“昆虫”检测器只对那些昆虫大小的运动目标起反应。变暗检测器对落在眼睛上的大的阴影起反应。兔网膜神经节细胞有些只对水平指向的边界起反应,有些只对垂直指向的边界起反应,有些只对特定方向的运动刺激起反应。可以想象,这些刺激特征在动物的生活环境中是经常存在的,对动物的生活是有重要意义的。也就是说,动物视觉系统的结构和功能与其视觉环境是相适应的。很可能在长期的自然选择和进化的基础上,个体的视觉环境在建立特征检测细胞方面起着重要的作用。

第二、有些人把电子计算机比作电脑,也有人把脑比作电子计算机。但脑与计算机比较起来有巨大的优越性,例如虽然结构和功能高度复杂,但是体积小而可靠性高;神经元或神经网络之间的联系可因外界环境不同而起适应性的变化;能够学习记忆;人脑对世界更具有无限的认识能力。如果工程技术上能模仿脑的哪怕是部分极简单的功能,就会大大提高计算机的工作能力和应用范围。

第三、会有一定的临床医学意义。根据视觉系统发育过程的特点采取适当的措施可以纠正某些视觉缺陷。对婴儿的护理和对儿童的教育也具有一定的参考价值,大概那种单调的无变化的视觉环境对婴儿视觉系统发育是很不利的。

第四、会给我们提供新的科学根据批判唯心论和形而上学,对我们学习马克思主义的认识论和对立统一规律会有所帮助。

一、出生后视觉系统的发育

视觉系统并不是一生下来就很完善的。很多事实说明,出生后需要很长一段时间它们才发育成熟。例如反映视觉系统对空间上分离的两个刺激的分辨本领的视觉锐敏度(视锐度),在人类婴儿期视锐度很差,一直到眼的光学结构已经发育成熟很长时间之后,视锐度才达到成年人的水平。小猫的视锐度发育也很慢,一直到生下4—5周的时间才达到其最高峰。

最近有人以诱发电位方法测出一个年仅六个月的儿童的对比敏感性。在低空间频率和中等空间频率时,对比敏感性和成年人一样,而对高空间频率的敏感性则比成年人为低。说明决定低空间频率对比敏感性的神经机制已经成熟,但是决定高空间频率对比敏感性的神经机制还没有成熟。这些结果与以行为实验方法得到的结果符合。

视觉系统的组织学和生理学工作证明,视觉通路上单细胞感受野是在出生后逐渐发育成熟的。例如小兔视皮层细胞感受野发育过程在眼睁开时(生后第10天)还没有完成。图1为兔视皮层神经元感受野的正常发育时程。横轴代表年龄。纵轴为各种类型细胞所占百分数。由图1可见,对视觉刺激有反应的细胞数,对一个边界刺激的指向有特殊要求的细胞数,即指向选择细胞数以及非指向选择细胞数都随年龄的增长而增加,而那些反应性质很难确定的细胞数目却逐渐减少。各种细胞在睁开后大约两周的时间内达到成兔的水平。在小猫的上丘用电生理方法记录单个细胞对视觉刺激的反应证明,出生后第五天上丘深层细胞对声音刺激起反应,但是一直到第七天,也就是小猫睁开眼睛的前一天才有对视觉刺激的反应。开始只对施加于对侧眼的强闪光起反应,在第十天,能记录到对双眼刺激的反应,此后同侧眼的影响逐渐增加。第十天以后才发现对运动方向敏感的神经细胞。由细胞反应性质来判断,小猫年龄为七周时,上丘才算成熟。对视层大量的工作证明,皮层厚度,胶质细胞的数目,皮层细胞的

生化活性及细胞核的大小,锥体细胞和星形细胞的分支,轴突髓鞘量、树突棘和突触数目等等在出生后的一段时间内都继续增加。小猫生后七到十日树突棘出现,第八天到第三十六天突触数量骤增,最后达到成猫的水平。其皮层诱发电位的形式也经历很大的变化,一直到第六周才稳定下来。关于猫视皮层神经元感受野的发育成熟情况我们留在后面关于“经验”的影响部分中介绍。

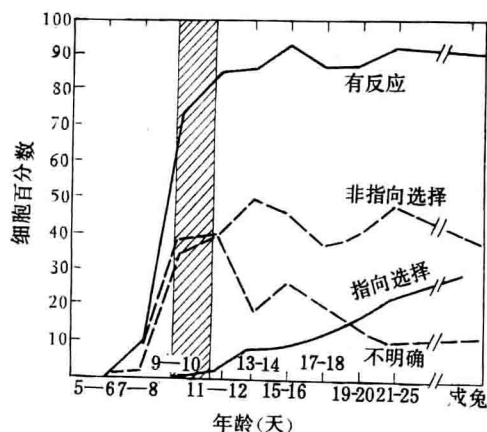


图 1

看来视觉系统在出生后仍在继续发育成熟这一点是很明显的了。那么这种发育过程是由什么决定的呢?视觉系统的功能结构是否可以改变?如果能够改变,那么在多大程度上可以被改变呢?

二、视觉神经系统的可塑性

很早以前人们就知道低等脊椎动物的神经有再生能力。如把蝾螈的视神经切断,经过一定的时间之后,由于神经的再生,蝾螈的视觉功能得到恢复。这种再生的神经可能通过如下两种可能的连接方式之一使功能恢复。第一是再生的神经纤维找到了原来它们与脑连接的确切位置,因此原来的视神经与脑之间建立的有序联系并没有改变。第二,再生的纤维在空间上是杂乱无章地分布的,因此只有经过某种调整过程才能使错误地连接起来的通道有正确的功能。实际上究竟是哪一种情况呢? R. W. Sperry 1943 年做了如下实验,解决了这个问题。他以

外科手术方法，把蟾蜍一只眼睛旋转 180 度，当视神经再生之后，动物通过旋转过的眼对视觉刺激的运动反应总是和正常眼的运动方向相反。图 2 示蟾蜍两眼都旋转 180 度后追踪一个目标时，头部运动总是朝着错误的方向。由此得出结论，眼旋转后，其视神经纤维仍旧找回至原来的投射点。由网膜到脑的点点对投射图形得到完好的重建。正因为如此，外界视野的投影与正常时比较恰好反转 180 度。这样的动物永远学不会矫正它的不适当的动视反应。Sperry 认为，某种由遗传特性决定的神经特异性是这种现象的基础，这是不能改变的。这个实验结果为后来的实验肯定，但是有更多的工作证明，神经系统的结构和功能在不同程度上是可以通过人为的方法改变的。



图 2

Gaze 和 Sharma (1970) 用电生理方法测绘出成年金鱼视网膜到视顶盖的投影图。然后在切断视神经的同时把对侧视顶盖的后半部切除。过一段时间后，当神经已经再生，再测视神经纤维在顶盖的投射分布。结果证明，在剩下那部分顶盖上形成了一个完整的投射图。就是说全部视神经纤维都被压缩投射在剩下的半个顶盖上了。以后又有人证明，切除金鱼半个视网膜同时切断视神经，则剩下的半个视网膜上发出的视神经纤维再生后分布在整个半边视顶盖上，这就是所谓的扩张现象。这些结果如图 3 所示。

有意思的是图 3(b)。这是 Sperry 1963 年切除金鱼半个视网膜和整个视神经，当视神经再生后用组织学方法观察到的结果。这与 (d) 所示结果有矛盾。按 Gaze 的意见，这是由于在 Sperry 的实验中，手术和分析时间间隔太短之故。

图 4(a) 为两栖类网膜到其主要的视觉中枢顶盖投射的模式图。全部视神经都交叉投射到对侧顶盖，鼻侧网膜视神经纤维投射到顶盖

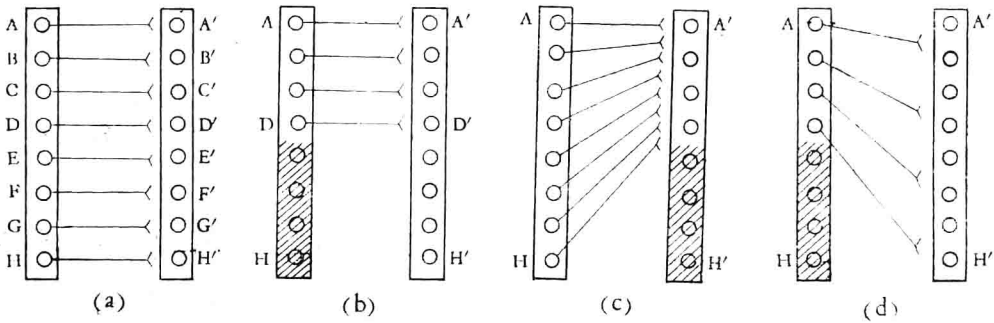


图 3 再生后的视神经在顶盖上的分布

- (a) 金鱼视网膜到顶盖的正常投射图
- (b) 切断同侧视神经同时切除半个视网膜
- (c) 切断视神经同时切除对侧半个顶盖
- (d) 手术同 (b)，但手术后让动物活的时间更长

的后部，颞侧网膜投射到顶盖的前部。除了这一条通路联系网膜和顶盖之外，还有另一条间接的联系通路，即由一侧网膜投射到对侧顶盖，再经顶盖的中间神经元投射到同侧顶盖去。电生理方法绘出这两种投射图结果证明，当两眼的视轴在正常位置时，在每一侧顶盖上同侧和对侧的网膜投射是一致的。也就是说，动物前方的一个物体通过两眼投影到每一

侧顶盖的同一位置上。如果把蟾蜍一只眼以手术方法旋转 180°，那么由 Sperry 的实验可以预料，因从旋转的眼到对侧顶盖的投射关系不变，即突触联系关系不变，所以视野在对侧顶盖的投影与未旋转眼时差 180°，用电生理方法绘出的投影图与此推测一致 [见图 4 (b)]。按照这样的推测，视野通过旋转眼在同侧顶盖上的投影也应该是反的，但实际测绘的结果却说明是

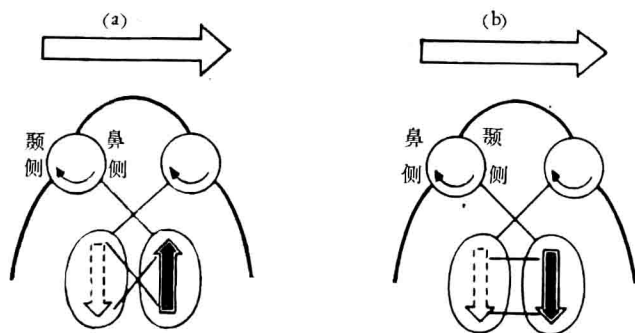


图 4

(a) 正常蟾蜍视野中一物体在两侧顶盖的投影

(b) 左眼旋转 180° 后的投影

正常的，没有反。这说明两个顶盖之间的突触联系必然发生了变化，顶盖间联系纤维经过重排。因此虽然旋转眼在对侧的投影图发生了变化，但仍能通过改变顶盖之间的联系而使同侧投影图不变。很明显，这一条联系通路具有可塑性。

在哺乳类视觉系统中，神经系统的适应性的可塑性例子也是很多的。G.E.Schneider(1973)破坏新生仓鼠两侧上丘的表层（视神经纤维终止于此）则引起视神经纤维的异常投射。他在本来只接受从上丘来的纤维的一些脑区，例如丘脑外侧后核，外膝体腹核，发现有视神经末梢，可能视神经越过受到破坏的上丘直接投射到丘脑核去了。另外，如果只破坏其一侧上丘，则由对侧眼来的视神经纤维不但终止于此受破坏的上丘的其余部分，并且有一些纤维反常地又交叉到另一侧完整的上丘去。如果在出生后，毁坏一侧上丘，同时把同侧的眼去掉，既摘

除了同侧眼，就应该没有到对侧顶盖的网膜输入纤维，但由完整眼经视交叉到切除侧顶盖来的视神经纤维重又回到另一侧完整顶盖去，这种反交叉的数量因摘除了同侧眼而增加。它们分布到完整一侧的整个上丘去。这意味着有竞争突触联结的现象。上述结果是神经系统可塑性的一个有力证明，可在图 5 中模式表示。

上面仅用几个通过外科手术的方法诱导出视觉神经系统结构和功能变化的例子，说明神经系统的可塑性。在正常条件下，视觉环境对视觉系统的发育有什么作用呢？实验证明，视觉环境，特别是早期视觉环境对视觉系统的发育是极为重要的，不同的视觉环境在一定程度上能影响视觉系统的结构和功能的形成和发展，这方面大量资料也是视觉神经系统具有适应性的可塑性的有力证据。

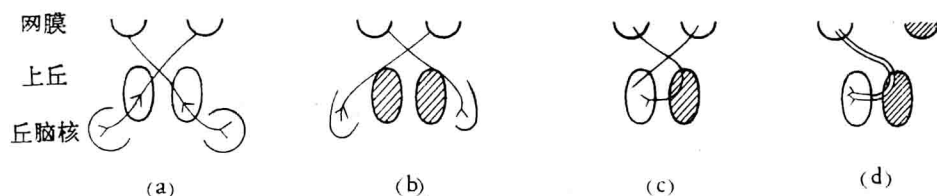


图 5

(a) 仓鼠网膜纤维正常的中枢投射 (b) 破坏两侧上丘后的纤维投射 (c) 破坏一侧上丘

(d) 切除同侧网膜及上丘

三、视觉环境对视觉系统发育的影响

眼科临床上一种熟知的病例是如果一个眼

睛因某种原因长期不用，那就会造成这一个眼的弱视，甚至完全失去视觉功能。这种生理功能上的缺欠至少是在其早期阶段可用适当的方法来纠正。

以动物实验方法来证明视觉环境对视觉系统发育的影响,一个重要的方法就是剥夺动物的双眼或单眼视觉,就是在出生后一段时间内不让动物看任何东西,或只允许以单眼视物,然后在正常条件下观察其视觉行为的变化,或是用电生理的方法研究视觉神经细胞性质的变化,或以组织学的方法研究视觉系统结构变化。

成年猫初级视皮层(17区)的细胞只对具有一定特征的视觉刺激起反应或有最大反应。这些特征可能是:(1)刺激在视野中的位置,皮层视细胞一般只对视野中一定空间上出现的刺激有反应;(2)刺激物比背景亮还是比背景暗,不同的细胞可能有不同的要求;(3)刺激的运动方向,对此有一定要求的细胞又称方向选择细胞;(4)刺激的空间大小。如果刺激是一个明-暗边界或一长条形,则不同的细胞对边的指向有不同的选择,这称为细胞的指向选择性;(5)对一个双眼驱动细胞,对同时给两眼以适当刺激引起的反应比分别刺激两眼引起的反应大。这样的细胞对物象在两个视网膜上的相对位置有精确的选择,称为视差选择细胞。

Wiesel 和 Hubel 在 1963 年以后的一系列工作证明:在猫的早期生活的一段时间内,把小猫的一只眼遮住,只让它使用另一只眼,结果在初级视皮层上接受两眼视觉输入的细胞就大大减少,几乎所有的细胞都和一直在沿用的那只眼联接。双眼视觉剥夺对皮层神经元的影响较小。他们认为,在小猫的眼睛睁开之前,皮层的视觉细胞就已经和两眼建立了联系。对刚睁开眼(生后第八天)的小猫视皮层电生理研究证明,已经有大量指向选择的神经元了。成年猫视皮层细胞具有的其他性质在这样的小猫身上也具备了(虽然此时皮层突触数量只有成猫的 1.5%)。在双眼视觉剥夺几个月后,皮层细胞反应迟钝,27%的细胞虽有自发活动,但对视觉刺激没有反应,32%虽对视觉刺激有反应,但不具指向选择性,仅 41%细胞是正常的。按照他们的意见,正常视觉系统的功能结构是通过遗传上决定了的发育过程形成的,这种发育过程只能为不正常的视觉干扰而改变(例如单眼或

双眼视觉剥夺)。正常的视觉“经验”虽对维持已建立的联系是必不可少的,但是对于功能联系的建立并无建设性作用。

在另一方面 Barlow 和 Pettigrew (1971) 提出,完全没有视觉“经验”的小猫视皮层没有一个真正的指向选择神经元。其它方面的选择性也都不是很特异的。虽然后来工作证明,在双眼剥夺的猫皮层确实有典型的指向选择细胞,但是它们所占的比例和成猫比较要少得多。Hubel 和 Wiesel 也承认,尽管双眼剥夺的猫视皮层有对指向高度选择的细胞,很多细胞的性质与成猫还是有很大不同的。现在对如下一点似乎已经取得了一致的意见:除了对双眼视差的选择以外,17区神经元的所有选择性在没有视觉经验时就已经出现了,但它们并不像成年猫那样具有高度的选择性。那么这些细胞的特异化是由什么决定的呢?这和后来的视觉“经验”有什么关系呢?

Blakemore 和 Cooper (1970) 把小猫从生下那天起就养在黑暗的屋子里,只是每天让它们在一个人工的视觉环境中呆几小时,这个视觉环境实际是一个内表面涂成垂直(或水平)的黑白相间条纹的圆筒,在小猫的脖子上套上一块黑纸板以防止动物能看见自己的身体。这样,小猫就只有水平或垂直条纹的视觉“经验”。几个月后,在正常条件下观察小猫的视觉行为。开始几小时,它们似乎完全是瞎的,过几小时之后,小猫开始能用眼睛追踪运动的目标了。但是在垂直条纹环境中长大的小猫,似乎看不见一个水平指向的边界。如果拿一个木棒来逗引它,只有当木棒的指向和小猫生活过的环境条纹指向一致时,它才去玩那条木棒。用微电极记录皮层 17 区神经元对视觉刺激的反应,发现这些细胞与正常猫的很不一样。在正常猫身上,记录大量神经元,它们所选择的边界指向,在一个极坐标上沿各方向随机分布,也就是说记录到的各种指向选择神经元的机率相等。但是在水平条纹环境中生活过的小猫,缺少对垂直边界刺激选择的神经元,而在垂直条纹环境中生活过的小猫则缺少水平指向选择的神经元

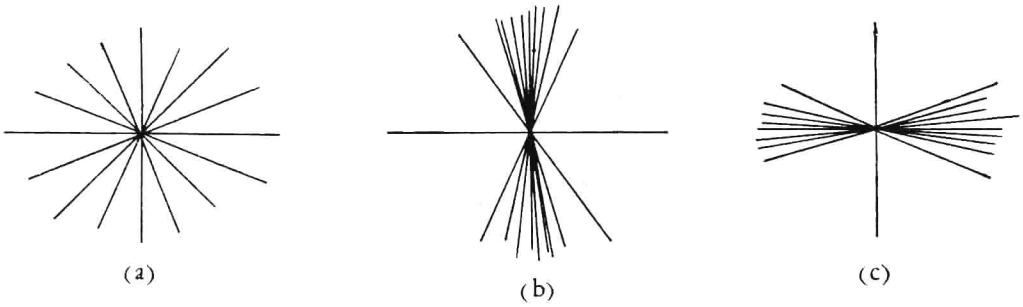


图6 在特殊环境中生活过的小猫皮层神经元所选择的边界刺激的指向的分布

(a) 为正常猫,所选择的指向在各方位上随机分布; (b) 在只有垂直条纹的环境中生活的小猫,选择的指向与其生活环境的条纹一致; (c) 在只有水平条纹环境中生活的小猫

(图6)。这说明视觉“经验”对皮层特征选择神经元的正常功能是不可缺少的。

Hirsch 和 Spinelli (1971) 让小猫一只眼看水平条纹,另一只眼看垂直条纹,因此两眼从未同时看过具同样指向的边界。经过一定时期以后,再研究其皮层神经元的性质,结果发现,全部具指向选择性的神经元都是只能由一个眼驱动的。而且选择的指向都是和相应眼看过的条纹指向一致。没有一个神经元选择的指向是斜的。

Blakemore (1976) 也讨论了维持皮层神经元和两眼联系的条件,指出双眼驱动神经元和指向选择性神经元的功能是受视觉“经验”影响的,不是由遗传因素完全决定了的。

特殊的视觉环境不但能改变神经元的性质,并且能产生一些神经元具有正常猫神经元不具备的性质。在正常情况下,几乎所有的神经元都对横过其感受野的边界的指向有选择,并且对正确指向的边反应总是比对点子反应要好。V. S. Richard 和 C. Blakemore (1973) 把小猫养在只有一定大小的点子的图案构成的环境中,结果记录到的有反应神经元大部分对小猫曾看过的那样大小的运动的点子图形反应好,反应强度可以和对一个边的反应相比。

通常单眼视觉剥夺实验,是在小猫睁眼之前,把一只眼上下眼皮缝在一起,而只允许动物用另一只眼看物,如果说缝一单眼引起行为和皮层视觉细胞的功能性质发生变化,是由于不正常的手术和视觉行为引起的,那么“反缝”的实验则可以令人信服地说明视觉“经验”的建设

性作用。所谓“反缝”就是把原来缝上的眼打开,而把另一只眼缝上,如果这种反缝手术在所谓的敏感期之前进行的,那么由眼优势直方图¹⁾(图7)可见,本来那些与先缝上的眼已经失去联系的神经元,因为有视觉环境的作用,又重新建立起了联系,而且缝后仅仅一周的时间,就可使那些失去与剥夺眼联系的神经元重新建立联系。

能够为双眼驱动的视觉细胞在两网膜上的感受野与各自中央凹之间的相对位置差,称为视差。一般认为这样的细胞与深度感觉有关。双眼细胞对视差的选择性,随年龄和视觉“经验”的增加而增加,在没有双眼视觉“经验”的小猫皮层中,没有对视差选择非常特异的细胞。在正常成猫这种视差选择细胞在两网膜上的感受野选择相似的指向,如果小猫从来没有同时用双眼看过东西,那么双眼驱动细胞在两眼选择的指向可相差 70° 。

前述旋转两栖类单眼改变了两侧顶盖之间联系的实验,只有当手术后让动物生活在正常的条件下才行。如果手术后把动物养在黑暗的环境中,那么两顶盖之间的联系就得不到修改。

关于“经验”对视觉系统的影响,也有一些负结果的实验。Strykre 和 Sherk 用同样的方法重复 Blakemore 等 1970 年的实验。他们报道

1) 眼优势直方图: 视皮层神经元的相当一部分,能对两眼输入的视觉刺激都起反应。但是两眼的影响并不一样,按单独刺激每眼的反应大小,可以把神经元分为七类。只有刺激对侧眼才有反应的为第一类;两眼能同样兴奋的为第四类;而只有刺激同侧眼才有反应的为第七类。这样做出的频数图即眼优势直方图。

说,在一种限制饲养条件下生活的小猫,皮层细胞并没有指向选择改变的现象。认为指向选择性是遗传因素决定的,不能改变的。Grobstein 和 Chew 认为兔和猫的视觉经验虽然能影响视觉系统的发育,但至少是某些不正常的视觉“经验”只能把发育过程推迟,使发育仍维持在原始状态,个体经验并不影响发育的最终状态。

视觉系统的适应性的可塑性在出生后的一

定时期内最明显。小猫生后第 4、5 周最容易为特殊的视觉环境或视觉剥夺影响。以后这种敏感性逐渐降低,一直到 2—3 个月的年龄。但是也有实验证明,即使对成年猫,仍能诱导出其皮层神经元性质的某些变化。大概这种可改变性质可持续一生,不过可改变的程度越来越小罢了。在两栖类视觉系统也具有类似情况,视觉系统连结改变的能力在敏感期之后逐渐丧失。

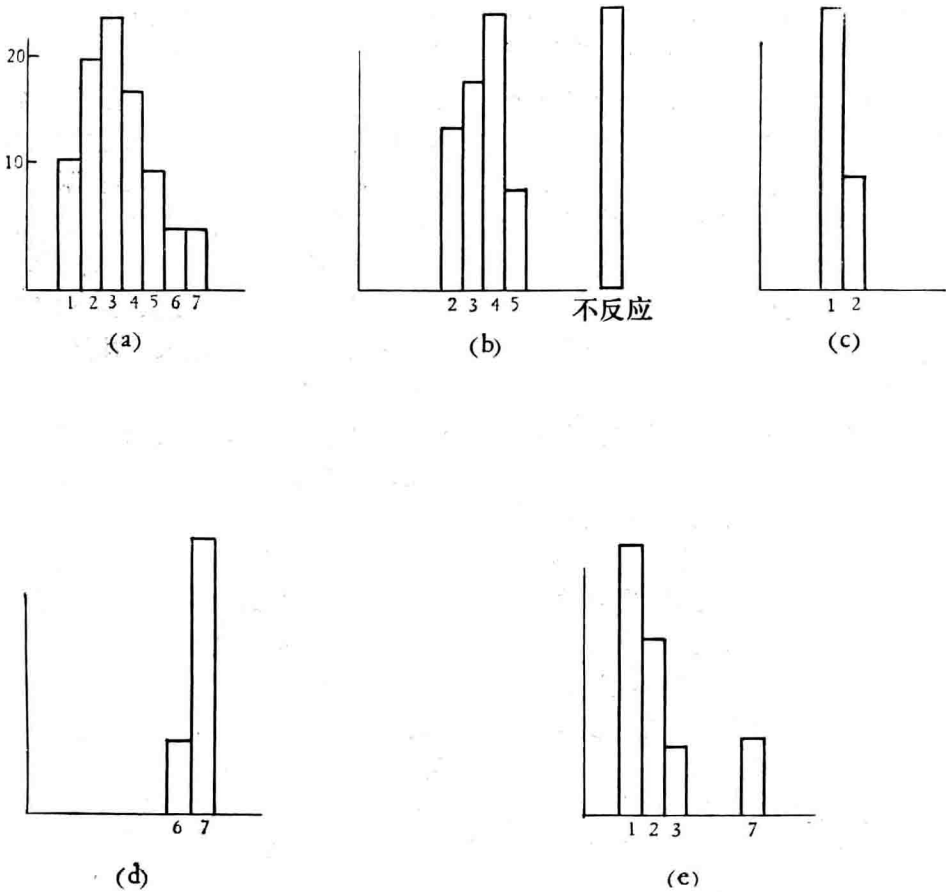


图 7 小猫双眼视觉剥夺,单眼视觉剥夺,及反缝对皮层神经元双眼联系的影响

(a) 正常猫皮层神经元眼优势直方图 (b) 双眼视觉剥夺使无视觉反应细胞大大增加 (c) 单眼视觉剥夺仅有对侧眼输入 (d) 单眼视觉剥夺 4 周,然后反缝,再过 9 周记录。原来与同侧眼失去的联系又重新建立起来。(e) 单眼视觉剥夺 10 周再反缝,则原来失去的联系不易重新建立

值得一提的是有的实验证明,在所谓敏感期内,只要短暂的有选择地视觉“经验”就能改变视觉细胞的某些性质,例如对小猫几小时甚至一小时的单眼视觉剥夺,就可以改变视皮层细胞与两眼的连结关系和对指向的选择性。在解剖学上也找到了一些证据,说明短暂的选择的视觉“经验”能改变突触泡的密度。

由上述资料可以得出结论:视觉系统,至少是其某些重要的功能结构联系不是生来就有的,而是后天形成的。并且它们是可以改变的,是受视觉环境,特别是早期生活中视觉环境影响的。它们是在使用过程中成熟和完善起来的。

拉马克曾提出,在动物长期进化过程中存

(下转第 45 页)

反应 R_{AB} 总小于 A 光点和 B 光点单独引起反应的代数和

$$R_{AB} = \frac{A+B}{1+K_i(A+B)} \text{ 脉冲/秒}$$

K_i 与两个刺激之间的距离有关。对 *Rana esculenta* 的 2 类神经元,在两刺激相距 0.7° 时, K_i 达到最小值。

第二种方法是把刺激面积一直增加到 *Rana esculenta* 2 和 3 类神经元 ERF 的 2—3 倍,测量它们引起的平均脉冲频率。在刺激物为圆形,且其中心通过 ERF 中心的情况下,

$$R_{2,3} = k_{2,3} \log \frac{A}{A^*} \text{ 脉冲/秒}$$

式中 A 是刺激面积, A^* 是阈面积,与刺激的反差和运动速度有关。2 类神经元的 $A^* = 0.2^\circ$ 当刺激面积达到 ERF 的 70—100%,引起最大的反应。

5. 刺激之间的时间与检测器反应的关系

蛙视网膜 2 和 3 类神经元的反应,也与同一刺激沿同一途径通过 ERF 的时间间隔有关。如果第一次刺激过后 2 秒,刺激再次通过 ERF,它引起的反应 R_t 可能只有第一次通过时引起反应 R_0 的 50%。刺激间隔时间 t 与反应之间的关系,一般可写作:

$$R_t = R_0 (1 - k^* e^{-t/\tau}) \text{ 脉冲/秒}$$

(上接第 14 页)

在着“用进废退”现象,我们似乎可以说在个体发育过程中,“用进废退”在一定意义上也是存在的。使用是促进视觉系统发育的必要条件,如果长期不用,已经建立起来的神经联系还会再度退化而失去联系。

神经可塑性与学习和记忆有一定关系。有人把学习和记忆看作是生物学中最后一个顽固的堡垒。学习和记忆是神经系统的高级机能,牵涉到分子水平,细胞水平和整体水平的一系列活动。这样一种极为复杂的生命物质运动形式需要在不同水平上,以不同的手段,从不同的角度去研究。对于神经可塑性的研究有可能在这方面提供有益的线索。但是神经系统为什么

时间常数 τ 和 k^* 取决于蛙的代谢条件。对于健康的蛙,2 和 3 类神经元的 $\tau = 1.5 - 5$ 秒, $k^* \geq 1$; 蛙的代谢条件越好, k^* 值越小。

反复施加刺激时,第三次刺激的反应又会小于第二次刺激引起的反应,等等。这种现象叫做神经元适应,完全适应的时间约为 30—40 秒。因此,在定量实验中,刺激每次通过 ERF 后要停顿 75 秒,以使神经元的适应或疲劳得到补偿。

6. 从刺激参量计算反应的近似公式

从上述各方程式可知,除 A^* 外,各常数都与其他参量有关。如果每次刺激后休息 60—75 秒,神经元的适应就被排除,即 $R_t = R_0$ 。在刺激面积小于 ERF,角速度在 $0.05 - 25^\circ/\text{秒}$ 范围内,蛙 *Rana esculenta* 的 2 类神经元的反应可用近似公式来表达:

$$R_2 = k_2 v^{0.7} C^{0.6} \log \frac{A}{A^*} \text{ 脉冲/秒};$$

3 类神经元也有类似的计算公式:

$$R_3 = k_3 v^{0.95} C^{1.2} \log \frac{A}{A^*} \text{ 脉冲/秒}$$

此时 k_2 和 k_3 取决于刺激通过 ERF 的途径。因此,如果我们知道了刺激参量,就能近似地计算出刺激所引起的平均反应。 (待续)

[本文于 1977 年 10 月 29 日收到]

会有可塑性? 视觉系统的某些功能结构是如何在“经验”的作用下形成的? 这个问题和学习记忆一样,虽然人们企图从各种角度去解释它,但至今仍没有满意的最终答案。

本文虽然着重说明了环境对视觉系统发育的作用。但是环境毕竟是外界条件。“唯物辩证法认为外因是变化的条件,内因是变化的根据,外因通过内因而起作用。”强调环境的作用决不否定内因这个变化的基础。可否说,对于视觉系统,内因、外因作用的结果引起功能结构上的某些变化,就构成了“经验”。只有从内因、外因的关系上去研究才有可能搞清神经可塑性的本质。

[本文于 1977 年 10 月 28 日收到]