

关于侧抑制神经网络的研究

汪云九

(中国科学院生物物理研究所)

侧抑制神经网络是一种比较简单的神经网络。

侧抑制(lateral inhibition)现象已在人眼及许多动物(猫、蛙、蜚等)的视觉系统中得到证实(在其它感觉系统中,如听觉、皮肤触觉等,也存在这种现象);目前,人们对这类神经网络特别是蜚的复眼中侧抑制现象的研究,已比较深入。侧抑制神经网络的生理意义是很明确的,它可以使输入图形经加工后产生边框突出、轮廓增强的效果,类似于一种“空间微分”的作用;因此,得到光学信息加工、图像识别和仿生学研究等方面人们的重视。

本文就侧抑制网络的生物学研究、数学描述以及电子模拟工作,作一简要的介绍。

一、生物原型研究

侧抑制现象最初是由 Hartline 在蜚的侧眼上,用电生理方法直接观察到的。

蜚是一种节肢动物,又称马蹄蟹,生长于沿海浅滩上。成年蜚的侧眼长约2厘米、宽1厘米,是由大约1千个小眼组成的复眼。据生物进化史考察,蜚最盛于白侏罗纪,至今未绝种且变异不大,因而有“活化石”之称。它的视神经较粗大,甚至可用尖针拨离出单纤维进行电生理记录,因而是一种很好的实验材料。

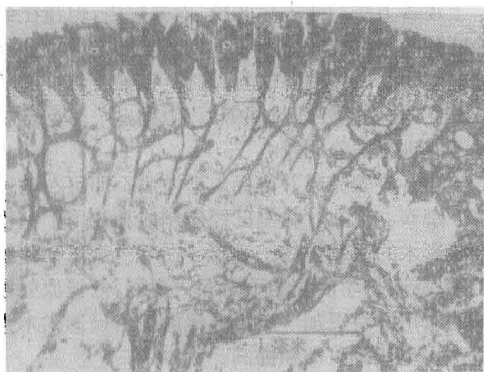


图1 蜚侧眼的切片(银染色)

上部的深色部分是小眼,从小眼延伸下来错综复杂的是神经纤维,下部显示出视束;图中未包括角膜和晶锥

如果垂直于蜚侧眼的角膜作一切面,可以看到复眼结构的图形:最上面一层是角膜,光线经过角膜、晶

锥最后作用于小眼;每一小眼下方延伸出一束神经纤维,构成一层交错复杂的神经网络从(图1)。如果把单个小眼再行放大,可以看到小眼的内部构造(图2):每个小眼是由十到十五个“视网膜细胞”像桔子瓣似的、围绕一个中心管道形成的一个整体,中心管道是偏心细胞的突起,而偏心细胞的近端伸展出一条比较粗大的轴突。每一个小眼一般只含有一个偏心细胞,只有从偏心细胞的神经纤维上才能记录到峰形神经脉

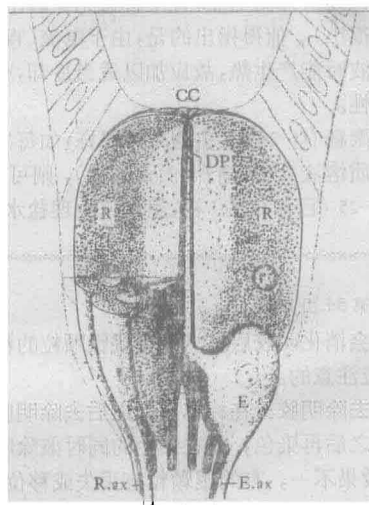


图2 单个小眼的模式图(纵断面和部分横切面)

CC——晶锥; R——视网膜细胞; DP——偏心细胞突起; E——偏心细胞; E.ax——偏心细胞轴突; R.ax——视网膜细胞轴突

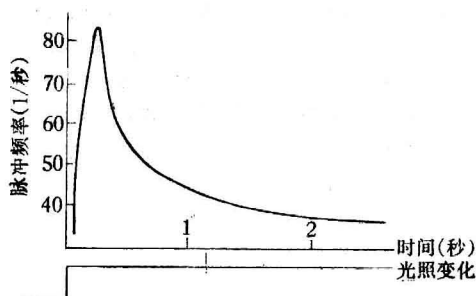


图3 单个小眼对单独光照的反应
(神经脉冲的瞬态变化)

冲,其电位可达 60 毫伏。

如果把光线集中到某个小眼(用适当办法使它与其他小眼进行光学上的隔离),并记录其电位变化,然后换算成瞬态频率,作图,就是单个小眼对单独光照的反应情况(图 3)。单个小眼在光照开始或光照突增时,脉冲发放十分密集或瞬态频率很高;大约经过一秒钟后很快衰减到一个稳态值,这种衰减是单调的,近似于指数下降,这就是感受器的适应现象。稳态值可维持一个相当长的时间。稳态值(脉冲频率)与光照强度有密切关系,在一定范围内脉冲频率与光强的对数成比例。

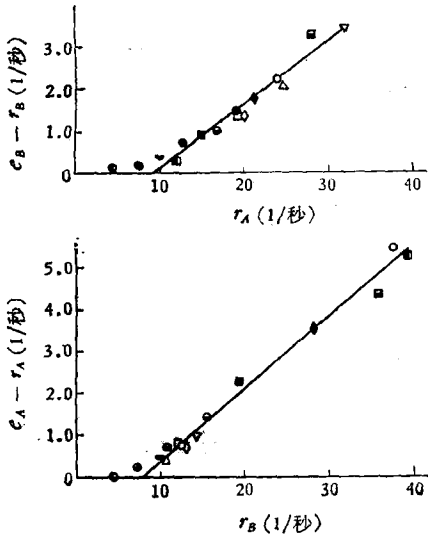


图 4 小眼 A 和 B 之间的抑制作用

如果一个小光点单独照 A 小眼时其稳态脉冲频率为 c_A ,单独照 B 小眼时其稳态脉冲频率为 c_B ,用二个光点同时照 A 和 B 小眼时的脉冲频率分别为 r_A 和 r_B ;又若以 A 及 B 在同时光照下比单独光照下脉冲频率的减少(即 $c_A - r_A$ 及 $c_B - r_B$)为纵坐标,另一小眼的脉冲频率(即 r_B 及 r_A)为横坐标,对实验结果作图(图 4),则可用一条直线近似的来表示,即可写成直线方程:

$$\begin{cases} c_A - r_A = K_{AB}(r_B - r_{AB}^0) & (1) \\ c_B - r_B = K_{BA}(r_A - r_{BA}^0) & (2) \end{cases}$$

式中, K_{BA} 和 K_{AB} 分别为图 4 中上、下两条直线的斜率,称为抑制系数, K_{AB} 即 B 小眼对 A 小眼的抑制系数, K_{BA} 是 A 对 B 的抑制系数; r_{AB}^0 是下面一条直线在横坐标上的截距,称为 B 对 A 的抑制阈值,同理 r_{BA}^0 为 A 对 B 的抑制阈值。实验结果表明,只有当 A 小眼的兴奋性大于某值时,才产生对 B 小眼的抑制作用;反之亦然。因此只有当 $r_B > r_{AB}^0$ 时式(1)才成立,如果 $r_B \leq r_{AB}^0$,则退化为 0,即 $c_A = r_A$;同样,只有当 $r_A > r_{BA}^0$ 时式

(2)才成立,反之退化为 0,即 $c_B = r_B$ 。将式(1)、(2)中各项移项,可写成下列形式:

$$\begin{cases} r_A = c_A - K_{AB}(r_B - r_{AB}^0) & (3) \\ r_B = c_B - K_{BA}(r_A - r_{BA}^0) & (4) \end{cases}$$

实验又证明,多个小眼对同一小眼的抑制作用,可以线性叠加。因此, n 个小眼构成的抑制网络,其中第 p 个小眼的输出 r_p 为:

$$r_p = c_p - \sum_{j=1}^n K_{pj}(r_j - r_{pj}^0) \quad (5)$$

$$p = 1, 2, \dots, n$$

$$j = 1, 2, \dots, n$$

$$p \neq j$$

式(5)是 Hartline 关于蜃侧眼中侧抑制作用的方程式。其中, K_{pj} 是第 j 个小眼对 p 的抑制系数,一般说来 K_{pj} 随距离增加而减少,其具体关系如图 5:沿腹背方向,大约相距三个小眼的抑制系数最大;沿头尾

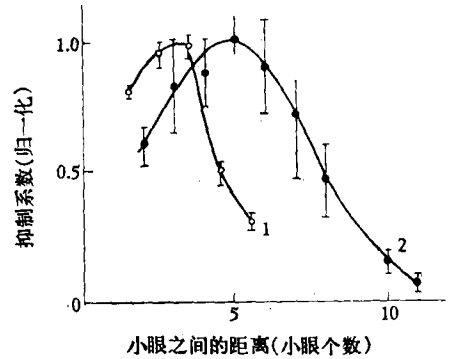


图 5 抑制系数与小眼之间距离的关系

1——腹背方向; 2——头尾方向

方向,大约相距五个小眼的抑制作用最大。 r_{pj}^0 是 j 小眼对 p 小眼的抑制阈值,一般说来 r_{pj}^0 随距离增加而增加。式(5)中的括号不能简单地去掉,其真正含义是:若 $r_j \geq r_{pj}^0$,括号取 $r_j - r_{pj}^0$;如果 $r_j < r_{pj}^0$,则括号取 0。因此,式(5)并不是一简单的线性方程组,而是一非线性方程组,求解 r_p (侧抑制网络的输出)比较麻烦。

蜃眼中发生的相互抑制作用,经实验证明是一种循环式的抑制过程。这种抑制作用的特点是:每个小眼对另一小眼的抑制作用取决于前者的活动水平(r_p),而不是简单地取决于光照值 c_p ;换言之,抑制作用取决于网络的输出而不是网络的输入。如果取决于网络的输入,则称为非循环式的抑制。这两者的区别是明显的,见图 6,注意循环抑制网络的信号流中有一反向的支流,而非循环抑制的信号流都是同向的。循环抑制作用相当于多步非循环抑制的效果之总和。在循环抑制网络中,每个小眼的影响不仅作用于邻近小眼,而且最终影响到所有其他小眼。

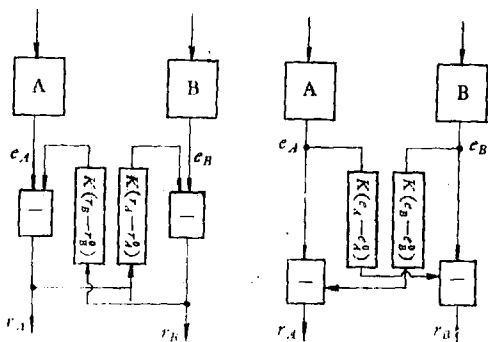


图6 循环抑制(左)与非循环抑制(右)

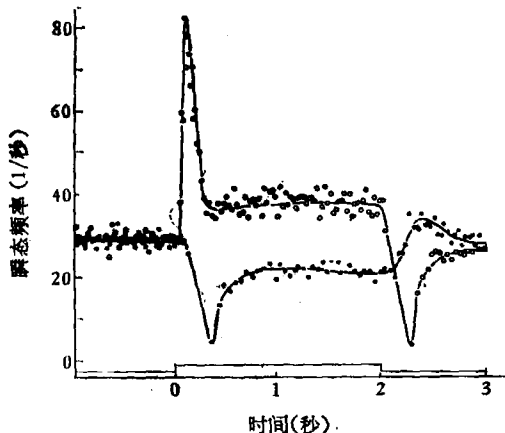


图7 两个小眼之间的相互抑制过程

- 为受恒定光照的小眼的反应
- 为受突变光照的小眼的反应

单个小眼受光照后, 约需1秒钟其反应才达到稳态值; 整个网络在接受光照图式以后, 其侧抑制过程是在动态过程中发生的, 因而研究侧抑制网络的瞬态反应引起人们的注意。实验上已记录两个小眼之间的相互抑制过程, 其中一个小眼给予恒定光照, 另一小眼的光照突然增加, 然后突然降低, 分别记录这两个小眼的动态输出, 结果如图7。

在作了一系列假定之后, Hartline 认为把式(5)略作修改就可表示网络的瞬态过程:

$$r_p(t) = e_p(t) - \sum_{j=1}^n K_{pj} \cdot \left\{ \frac{1}{T} \int_0^t \exp[(t-t')/T] r_j(t') dt' - r_{jp}^0 \right\} \quad (6)$$

式(6)中, T 是传递抑制性作用的某种物质的时间常数, 当然是假设性的。当 $t \rightarrow \infty$ 时, 式(6)变为稳态方程(5)。

1970年前后, 人们开展另一方面的工作, 即专门研究单个小眼的时间特性。这些实验把整个蜉眼近似地看作一个线性系统, 运用工程控制论中研究线性系统的方法, 以各种频率的光照变化刺激小眼, 记录其频

率响应, 然后求出传递函数。这类实验假设小眼内有几个部件(图8), 并对其中各个部件以及总体特性加以研究。通过这些实验发现有兴趣的是: 用2—5周/秒的光照射小眼时, 侧抑制系统比无抑制的幅频值更大; 换言之, 在一定频率范围内, 侧抑制系统有一定的放大作用。这种放大作用的原因是侧抑制作用有一定的时间延迟(约150毫秒), 因此人们称这种放大作用为“交流放大”。

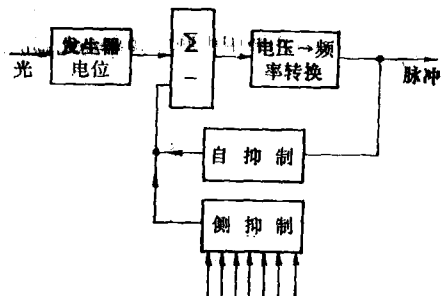


图8 蜉小眼功能的示意图

根据类似的观点, 考察侧抑制网络的“空间频率”特性, 无论从理论上还是从实用意义上考虑, 都是极有意义的, 但遗憾的是目前尚未取得很多实验结果。同样, 对于侧抑制网络时空特性的综合研究, 进行的工作也很少。

二、侧抑制网络的数学描述

侧抑制现象产生的视觉生理效果, 一百多年前由马赫(Mach)发现, 并用心理物理实验加以测定。在日常

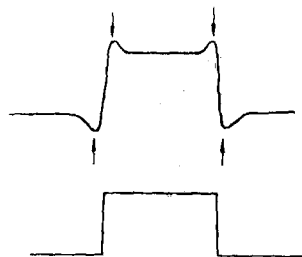


图9 马赫带的产生(箭头所指处)

- 上: 亮度的主观感觉;
- 下: 亮度的客观分布

生活中, 如果我们留心观察白纸上的黑纸条, 可以看到在黑白交界处亮度有明显变化, 靠近白纸的黑纸边界上似乎有一条更黑的带状区; 同样, 靠近黑纸的白纸边界上有一条更亮的带子, 这种更亮(或更暗)的带状区被称为马赫带(图9)。但若

用仪器来测量的话, 并不存在这个带状区。肉眼观察到的这种现象完全是人眼的神经结构产生的作用。Mach带存在的先决条件是亮度在空间上有所变化。马赫认为主观感觉到的亮度与实际测得的亮度之差, 其成因在视网膜中; 但限于当时条件, 还不能用直接的方法证明这一现象确实是神经网络的作用。马赫提出的侧抑制神经网络的二次微分模型, 当然只是宏观的、近似的定性的描述了侧抑制现象:

$$R = I - m \left(\frac{d^2 I}{dx^2} + \frac{d^2 I}{dy^2} \right) \quad (7)$$

式中, R 为感受曲线(即神经反应), $I = f(x, y)$ 是光照分布, m 是某一常数。这一数学模型虽然粗糙, 但比较简单, 因而在电子学上实现起来比较容易。

关于抑制网络的其它的一些数学模型, 列于表 1。

表 1 抑制网络的六种模型

	数 学 表 达 式	作 者
1	$r_p = I_p \frac{k I_p}{\sum_{j=1}^n K_{pj} I_j}$	Mach (1865)
2	$r_p = \log \frac{I_p}{1 + \sum_{j=1}^n K_{pj} I_j}$	Fry (1948)
3	$r_p = \sum_{j=1}^n K_{pj} I_j$	Huggins 等 (1951)
4	$r_p = c_p + \sum_{j=1}^n K_{pj} r_j$	Taylor (1956)
5	$r_p = c_p - \sum_{j=1}^n K_{pj} (r_j - r_{pj}^0)$	Hartline 等 (1958)
6	$r_p = \sum_{j=1}^n K_{pj} I_j$	Békésy (1960)

表 1 的各种模型中, 以 Hartline 的数学式最为重要, 因为它是经电生理方法得到验证的。

围绕 Hartline 式, 人们已经和正在进行一些工作。例如, 作为一个抑制性网络, 其抑制系数 K_{pj} 是很重要的, 特别是用电子学方法模拟时, 如果 K_{pj} 选择不适当, 则网络可能不稳定, 或者方程式没有唯一的解。对于 Hartline 式, 即式(5), Melzak, Z. A. (1962) 提出了解存在且唯一的条件。

式(5)中 $(r_j - r_{pj}^0)$ 项的生理意义是侧抑制的阈值特性; 从数学角度来看, 由于引入了这一非线性项, 给式(5)的数学讨论增加了极大的复杂性。带有这种非线性项的网络, 研究得还比较少。

近年来, 在光学系统的研究中, 由于引进电子学的关于时间滤波的概念, 用“空间滤波”概念来研究分析光学系统的特性以后, 类似的观点和方法也渗透到视觉生理学的研究中来了。这类研究工作的基本思路如下:

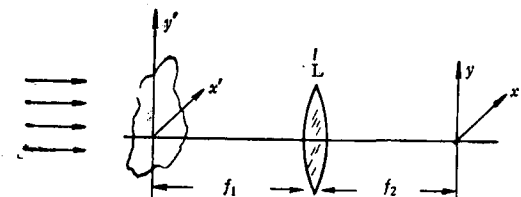


图 10 产生富氏变换的光学系统

参见图 10, 设有一透镜 L , 若在前焦面 (x', y') 上有一物体 $f(x', y')$, 则在后焦面 (x, y) 上成像 $g(x, y)$, 这就是物体的频谱, 或称 $f(x', y')$ 的富氏变换, 也就是透镜 L 对物像进行了一次富氏变换。研究一个光学系统的特性, 就是研究这个系统的“变换”特性。

如果在前焦面上有一点光源, 则在后焦面上成一像, 这就是点散布函数 $h(x, y)$ 。对于线性系统来说, 如果输入图形 $f(x, y)$, 则经过透镜后, 输出图形 $g(x, y)$ 是 $h(x, y)$ 与 $f(x, y)$ 的卷积:

$$g(x, y) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} f(x', y') h(x - x', y - y') dx' dy' \quad (8)$$

因此, 如果知道了一光学系统的点散布函数 $h(x, y)$, 则对于任何一个输入图形, 都可根据式(8)求得其输出。

若点散布函数 $h(x, y)$ 的富氏变换为 $W(\nu)$, 其中 ν 是空间频率, 输入图形 $f(x, y)$ 的富氏变换为 $F(\nu)$, 则输出图形的富氏变换为 $G(\nu)$:

$$G(\nu) = F(\nu) \cdot W(\nu) \quad (9)$$

任何一个实际透镜对于所有空间频率并不都是“平等”的, 有的频率传递较好, 有的频率衰减比较大, 因此, 可以把透镜看作是一种传递函数为 $W(\nu)$ 的“空间滤波器”。

近年来, 有一些研究工作运用上述观点来考察人和动物的视觉系统, 包括光学成像部分以及神经传递部分。例如, Ratliff (1965) 等认为, 人眼的光学部分是一种“低通滤波器”, 即对于图形的高频部分衰减较多, 因而使图形的轮廓(高频分量)变得模糊, 而侧抑制网络的作用则补偿了人眼光学部分的这一缺点, 使模糊的像又变得清晰起来。Harth 等(1972)认为, 侧抑制网络是一种理想散布函数, 即在多次重复之下可以保持信息不变。

国内有人在电子计算机上模拟了侧抑制网络, 认为经过这一网络的加工以后, 输出图形的平均照度降低, 但黑白反差却增强; 并认为小眼排列成六角形比排列成正方形的效果更佳。

三、侧抑制网络的电子模型

侧抑制神经网络的电子模型, 近二十年来陆续有所发表, 按其性质和用途可分成两类。第一类暂称实验模型, 建立这类模型的目的是想了解网络本身的特性, 或者验证生物学实验; 这类模型一般在实验室制作, 偏重于这一网络的理论研究。第二类暂称工程模型, 建立这类模型的目的在于应用, 或力图在工程上实现; 因为这类模型着重于应用, 所以比较简单, 与生物原型有一定差距。现分别举例如下。

属于第一类模型的, 较早的是杨嘉驷研制的一台专用模拟计算机, 用于配合生物学实验以验证三群小眼之间侧抑制作用的可加性。Taylor, W. K. (1956) 实现了 21×21 个单元的抑制性网络, 并观察了相互兴

奋性网络的一些行为。安田稔等人(1971)研制成 700 个光感受器的电子模型,可以模拟 Mach 现象。

也有若干属于第一类、但不研制专门的电子模型,而是利用已有的数字计算机进行模拟工作的。这类数学模拟无需专用设备,比较灵活,但每次实验需要的计算时间较长,特别是当网络的规模相当大的时候。我们曾在 1965 年利用数字电子计算机,对侧抑制网络的稳态输出、信息加工特点以及瞬态特性也进行了模拟。

由于侧抑制是视觉系统中普遍存在的一种生理现象,也是视觉系统信息加工的一个特点,因而在设计一些图像加工系统(例如电视系统)、图形识别系统时,或者可以利用这一特点,或者应当针对人眼的这一特点进行设计。目前,电视系统中的“勾边电路”,能使图像

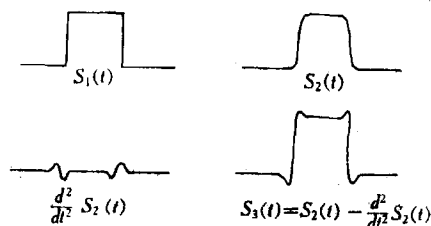


图 11 二次微分式“勾边电路”的波形原理图

的边缘突出、轮廓鲜明。最简单的一种“勾边电路”是二次微分式的,参见图 11,设原始信号为 $S_1(t)$,经过信道后因为失真而变成 $S_2(t)$,对 $S_2(t)$ 进行二次微分 $\left[\frac{d^2}{dt^2} S_2(t) \right]$,再倒相,然后加到 $S_2(t)$ 上去,得到:

$$S_3(t) = S_2(t) - \frac{d^2}{dt^2} S_2(t) \quad (10)$$

比较 $S_3(t)$ 与 $S_1(t)$,可见边缘部分得到加强,失真得到一定的补偿,从而使观众对图像的印象感有所改善。比较式(10)与式(7)可以看出,它们的运算基本上是一样的,而式(7)是侧抑制现象的原始模型,因此可以说,二次微分式“勾边电路”所起的作用,实际上与侧抑制网络所起的作用是一样的,或者说是等效的。

在彩色电视中,采用了一种更为复杂的轮廓增强技术,其基本原理与侧抑制网络是一致的,只不过大为简化罢了。由于孔阑效应等原因,图像信号在拍摄和

传送过程中质量变坏,使观众看起来比较模糊、轮廓不太清楚,这可用电子学线路得到水平校正(图 12)。为了在垂直方向上也得到校正,必须使用两根超声延时线,把依时间轴展开的电视图像,又部分地回复到依空间关系进行顺序加工,最后发送的是加工后的信号。这种轮廓增强技术取得的效果是比较明显的,使观众的印象感变佳;一般说来,清晰度可增加几十线甚至上百线之多。

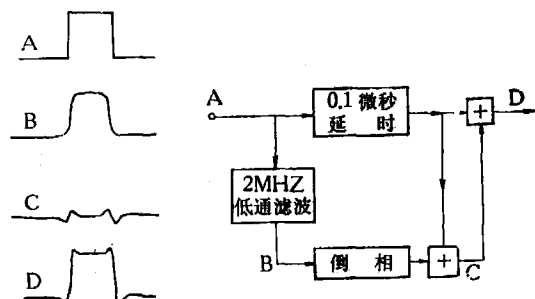


图 12 水平轮廓增强电路

但是这种轮廓加强技术与鱼的侧抑制网络相比,差距还是很大的。首先,电视系统对图像加工的方式是把图像依时间轴展开,即对图形进行扫描;而鱼眼是一种“多端网络”,进行的是“平行加工”。其次,电视系统中使用延时线,把依时间轴展开的图形部分地变成空间关系,但毕竟是顺序进行,与侧抑制网络的循环特性有一定差距;从数学逼近的观点来看,前者只是后者的一次近似。最后,电视系统中即使利用两根延时线,进行水平和垂直二个方向上的加工(十字花式的加工),也只能实现上下左右几个像素对其中间像素的加工作用,与鱼眼中“多方向多层次”式的相互抑制作用,差别也很大。

然而,尽管存在上述差距,在电视系统中采用类似于侧抑制的轮廓增强技术,或者针对人眼的特点进行轮廓增强,效果是毋庸置疑的。同样,侧抑制网络对于图像识别系统(文字识别、图片识别等)的预加工部分也有一定用处。

名词解释

同 功 酶 (isozymes)

同功酶是指一种酶的多种形式,它们在催化相同的反应时,对最佳反应条件如 pH 和底物浓度的要求方面有所区别,同功酶是由成对的多肽亚基构成的复杂蛋白质,例如,乳酸脱氢酶(LDH)是由 A 和 B 两种多肽亚基构成的四聚体,共有五个同功酶,可用符号 AAAA、AAAB、AABB、ABBB 和 BBBB 表示。同功酶往往具有不同的等电点,因此可用电泳法分离。