

蛙视觉及其电子模拟(上)

王 书 荣

(中国科学院生物物理研究所)

眼睛是动物身上最精巧的感觉器官。一般说来,动物主要依靠视觉发现环境的变化,从而及时对刺激做出适当的反应。脊椎动物眼的基本功能是图象识别,这一功能的研究和模拟无疑会有助于图象识别技术的发展;另一方面,视网膜又是从脑分化而来,在结构上有类似脑的神经网络,是“推向外周的脑”。因此,研究视觉功能也是探索脑之奥秘的初阶。

视觉对蛙来说是性命攸关的,捕食或避敌都要靠那双凸眼提供的信息。蛙眼不象人眼那样,通过跳动或平稳运动进行视觉跟踪,只能做些必要的补偿运动。它的视网膜均匀,没有中央凹,与脑子的联系也较简单。因此,人们早就开始用蛙进行视觉研究。随着仿生学的产生和发展,对所揭示的蛙视觉过程也进行了电子模拟,电子蛙眼已构成技术系统的一部分。本文拟就蛙视觉研究及其电子模拟作一简述。

一、蛙眼视网膜是滤波器

蛙眼视网膜在构造上类似其他脊椎动物,在光感受器(视杆和视锥细胞)与神经节细胞之间有大量联系神经元——双极细胞,水平细胞和无轴突细胞(图1)。每只蛙眼的视网膜有1百万个光感受器,2.5—3.5百万个联系神经元和50万个神经节细胞。神经节细胞的轴突构成视神经。大部分视神经纤维进入对侧视顶盖,一小部分进入丘脑。

蛙眼告诉蛙脑的是什?

1938年, H. K. Hartline 从离体蛙视网膜内表面剥离出单根视神经纤维,其下置以电极,当用小光点刺激视网膜时,用示波器观察产生的神经脉冲。他在蛙视网膜上发现三类纤维:只对给光有反应的神经纤维叫 on 纤维,只对撤光有反应的叫 off 纤维,对给光和撤光都产生反应的叫 on-off 纤维。与视神经纤维产生反应相对应的那块视网膜区域叫该神经纤维的感受域(RF)。换言之,在蛙视网膜上有三种感受域: on, off 和 on-off。1940年, Hartline 又发现蛙视网膜 on-off 神经节细胞感受域有抑制性外围。他发现,当刺激视网膜的光点面积增

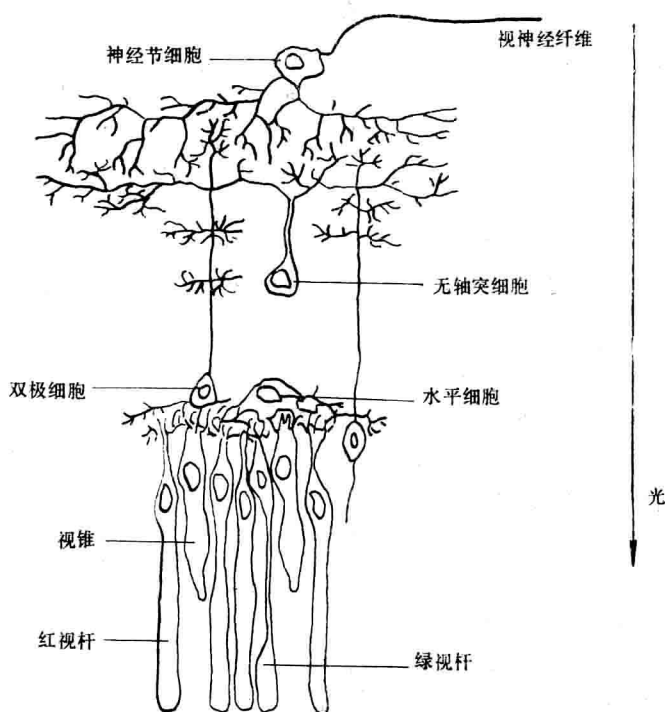


图1 蛙视网膜结构示意图

加, on-off 纤维的脉冲频率也增加;如果刺激面积增加到 0.1 平方毫米,神经元的活动就降低。现在,感受域存在抑制性外周已为许多实验所证实。

Hartline 的结果假定,神经节细胞只是简单地传递一群感受器接收的刺激,向脑发出的信息是:“这点亮”,“这点暗”或“这点有光强度变化”。于是,视网膜完成照相底片的作用,光感受器好象照相乳胶里的银盐颗粒。视网膜传给脑的图像如同电视象的光暗点镶嵌图。

1959 年,麻省理工学院的 J. Y. Lettvin 小组重新检验了蛙的视觉系统。他们的做法与 Hartline 不同:在活蛙眼前置一铝半球(半径 36 厘米,内表面镀银呈暗灰色),二者同中心。手动铝球外表面的磁铁,可使各种自然物,例如苍蝇、草茎等图象在花草照片背景上往复运动。把铂或银丝微电极插入视顶盖或丘脑,通过记录到的神经电信号来分析脑子得到的视觉信息。Lettvin 等人发现,蛙眼告诉蛙脑的是刺激图象的某些特征,这些特征是通过不同神经元来抽取的。他们一共区分出 5 种神经节细胞,其中 4 种终止于视顶盖,1 种终止在丘脑:

第一类神经节细胞叫稳定边检测器,感受域约为 $1-3^{\circ}$ 。这类细胞对总照度的变化无反应,但当其感受域中有一小的反差边缘运动,或停止在里面,便发生强烈反应(神经脉冲频率高)。

第二类神经节细胞叫凸边检测器,感受域为 $3-5^{\circ}$ 。它也不对总照度的变化发生反应,而有弯曲边的小的黑目标突然进入其感受域,会引起迅速的反应;但大的弯曲物体以平稳运动的方式进入感受域,反应弱得多。

这两类神经节细胞的轴突都没有髓鞘,难于剥离出来,所以 Hartline 未能发现它们。

第三类神经节细胞叫运动边检测器,又叫反差变化检测器,感受域为 $7-12^{\circ}$ 。这类神经元对任何边缘,无论是白背景上的黑边或相反,也不管是进入或撤出感受域,都发生反应,而且边缘的运动速度有明显影响。由于它对给光和撤光都有反应,故是 Hartline 的 on-off 纤维。

第四类神经节细胞叫变暗检测器,感受域最大为 15° 。对它最有效的刺激是大的黑物体,或迅速进入其感受域的影子。感受域照明的停止便引起反应,故是 Hartline 的 off 纤维。

这两类视神经纤维是有髓鞘的,脉冲传导速度较快。运动检测器的传导速度约 2 米/秒,变暗检测器的传导速度最高,约为 10 米/秒。

上述四种视神经纤维终止于对侧视顶盖表面层。虽然它们离开视网膜后,在视神经里排列很乱,在通往脑子的整个长度上从没有两根纤维总是相邻的,但一到视顶盖就井然有序了。最表面的神经末梢是 1 类神经细胞的,传导兴奋的速度最慢。它与下面的 2 类神经元分层不明显。再深一些,有明显界限的纤维末梢层是 3 类神经元。最深一层是 4 类神经元末梢终止处。在每一层里面,视神经纤维末梢都与顶盖神经元的树突连接。因此,视网膜在视顶盖表面层有四层代表区,每一层得到的视觉信息代表蛙所见物体的一种特征。此外,视神经纤维末梢在视顶盖的排列深度与其传导兴奋的速度有直接关系,最深层的纤维有最快的传导速度。

由此可见,Letvvin 等人对蛙视觉的观点与 Hartline 有根本区别。Lettvin 等人的实验结果指出,蛙视网膜不是照相底片,而是一种滤波器。这种滤波器把周围环境里的无关或次要的信息滤掉,只向脑子报告重要的消息,也就是说视网膜能对视觉信息进行初步的处理。这样,大的稳定的物体,例如石头、树木等,都不能引起蛙的“兴趣”,甚至是视而不见。但运动的物体却不会被忽略,因为前面三类神经节细胞都对运动物体有反应。这就是钓青蛙需要抖动诱饵的原因。特别要指出的是 2 类神经节细胞。这种凸边检测器对急速进入其感受域的小的黑色圆物体有强烈反应,而具有这个特点的刺激物正好是蛙的食物——虫子。所以,2 类神经节细胞又被称为昆虫检测器。正因为这样,即使青蛙周围堆满死苍蝇,它也会饿而待毙。同时,运动也是敌害的一个特征。1 类、3 类和 4 类神经节细胞都可用来发现敌害。前两者检测运动,变暗检测器能发现敌害造成的阴影。在

这方面,或许 1 类检测器最有用。要知道,鸛、苍鹭等鸟在觅食时常走走停停,而 1 类神经节细胞对刺激的这个特点反应最强烈。这样,稳定边检测器就能使蛙及时发现潜在的危险,及早采取防卫措施。

因此,蛙的视觉系统是极端节俭的。视网膜只是把有关食物和敌害的信息传给脑子,这不但充分利用了有限的视神经,而且使脑免遭大量无关或次要信息的干扰,使蛙迅速作出抉择:捕食或逃跑。如若不然,几毫秒的耽搁就可能使苍蝇从咀边溜掉,或使自己丧生于敌害之口。

Lettvin 等人把解剖学与生理学研究结合起来,以找到更多的证据说明蛙视网膜存在四类特征检测器。他们发现蛙视网膜神经节细胞的树突有四种主要类型:紧缩型树突,E 形树突,H 形树突和宽广型树突。Lettvin 等人比较了蛙视网膜的生理学和解剖学资料,认为有三点是相互配合的:(1)生理学上有四类检测器,解剖学上有四种树突;(2)每种神经节细胞的脉冲传导速度与每种神经元大小相配合;(3)每类神经节细胞感受域的大小与每种细胞的树突伸展程度相配合。据此,他们认为具有紧缩型树突的神经节细胞是稳定边检测器,其他三种树突分别对应凸边检测器,运动边检测器和变暗检测器(图 2, A)。但由于不能研究蛙视网膜同一个神经节细胞的生理反应和解剖结构,根据上述三点把生理和解剖建立起关系理由还不十分

充分。

B. Pomeranz 和 S. C. Chung (1970)研究了蝌蚪的视网膜生理学和解剖学,发现四类视觉图象检测器的发育和四种神经节细胞树突的生长是相配合的。把蝌蚪放在试验水箱内,使它们观看 25 厘米外的刺激屏,他们用铂丝微电极记录了 1854 根视神经纤维,发现其反应类似成体蛙的 2 类、3 类和 4 类纤维。蝌蚪与成体蛙视网膜的主要区分是:(1)蝌蚪没有 1 类视神经纤维;(2)蝌蚪的 2 类视神经纤维只存在于视网膜的赤道部分,而成体蛙的整个视网膜都有 2 类反应。用 Golgi 银染色法制备的蝌蚪视网膜切片上,没有发现紧缩型树突神经节细胞,E 型树突细胞只在视网膜赤道部分有发现,视网膜外周没有发现这种细胞。H 形和宽广型树突细胞则分布在整个视网膜上(图 2, B)。因此,可以认为神经节细胞的树突形状反映了图象特征的视觉信息编码。

投射到背侧丘脑的视神经纤维,就是 Harline 的 on-纤维。W. R. A. Muntz 发现所有到丘脑的视神经纤维不仅对给光敏感——光检测器,而且对光的颜色也敏感,即是波长鉴别器。这些细胞对蓝色特别敏感,一照蓝光它们就产生迅速的脉冲发放,而且能维持几秒钟之久;但当照射绿、黄或红光时,它们只发放几个脉冲。行为实验也显示蛙趋近蓝色。把蛙放在有两个窗户的黑箱子里,蛙能通过这两窗户跳出去。窗后有两个屏,可用不同的色光照明,记

A. 成体蛙		B. 蝌蚪	
生理	解剖	生理	解剖
1. 稳定边检测器	 紧缩型	1. 无	无
2. 凸边检测器	 E 形	2. 凸边检测器*	 E 形*
3. 运动边检测器	 H 形	3. 运动边检测器	 H 形
4. 变暗检测器	 宽广型 100 微米	4. 变暗检测器	 宽广型

图 2 蛙和蝌蚪视神经纤维的反应和神经节细胞的树突结构

* 2 类反应和 E 型树突只存在于视网膜赤道部分

录蛙选择一定颜色而跳出窗子的次数。实验指出,蛙优先选择蓝色,例如跳向蓝色屏的次数占96%,而对灰色反应只占4%。蛙的行为反应曲线很类似光检测器的电生理反应曲线。蛙视网膜有两种视杆:绿视杆和红视杆。绿视杆含的色素对波长440毫微米的光最敏感,因此假定这种细胞与蓝色视觉有关。这已得到下述实验的证实:蝾螈和鲵是两种与蛙关系较近的两栖类,蝾螈有绿视杆,它与蛙有类似行为:选择蓝色;鲵没有绿视杆,它的行为与蛙很不相同,游离光亮和颜色,对蓝色不是最敏感的。

蛙的色觉系统的功能是什么?蛙之所以对蓝色特别敏感,可能与它发现水的方面有关。在正常情况下,蛙生活在水边草丛或树下,周围主要是绿色;但在水的方向上,有较少的植物,有较多的来自天空的蓝色。这样,蛙一旦发现敌害,就会马上跳入水里躲起来。

二、蛙视网膜检测器的定量分析

为了研究两栖类动物视网膜检测器的定量性质,从1965年开始,西德柏林自由大学 O. J. Grüsser 小组深入研究了蛙、蟾蜍、鲵等的检测器反应和刺激性质间的定量关系。他们用的仪器是视野计型的刺激仪,在其灰色半球背面切出23°宽的方窗,由电动机带动刺激物以各种速度在窗后沿切线运动。如果刺激的角速度要大于24°/秒,则改用手控。

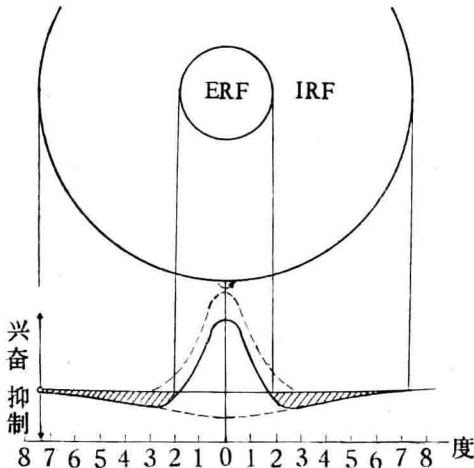


图3 蛙视网膜2类神经元的兴奋和抑制分布

1. 刺激在感受域里的位置与检测器反应的关系

蛙视网膜中三类对运动敏感的神经元的兴奋性感域(ERF)外围都有抑制性感域(IRF)。当刺激通过 ERF 中心时,神经元的反应最强。刺激远离 ERF 中心,反应也随之减弱。整个 ERF 内的兴奋性分布近似高斯分布。抑制也随着远离感受域中心而减弱,类似另一个高斯分布(图3)。实际的兴奋和抑制分布,是两者整合的结果,因而在 ERF 和 IRF 的边缘上抑制最强。

2. 刺激运动的角速度与检测器反应的关系

当刺激面积小于检测神经元的 ERF 时,刺激通过 ERF 的角速度 v 和神经元的平均脉冲频率 $\bar{R}$ 的关系是幂函数。

$$\bar{R} = kv^c \text{ 脉冲/秒}$$

对于欧洲蛙 (*Rana esculenta*) 的 1、2、3 和 4 类神经元, c 值分别为 0.5, 0.7, 0.95, 1.0。 k 是常数,与反差、刺激面积、形状及其在 ERF 里的位置有关。在角速度为 0.05—10°/秒范围内,刺激为 1.2° 的黑点,反差为 1:34 时,2 类神经元的 $k = 20$ 个脉冲/度。2 类神经元 ERF 外周 2/3 区和中央 1/3 区的 $\bar{R}$ 函数相似,不同仅在于 k 值。这说明 ERF 各部分兴奋性不同,但却完成同样的运算。

3. 刺激的反差与检测器反应的关系

若背景的照度为 I_b , 刺激的照度为 I_s , 则反差 $C = (I_b - I_s)/I_b$ 。对于 *Rana esculenta* 的 2 类神经元,当 $0.1 \leq C \leq 0.97$ 时,

$$\bar{R}_2 = k_2 C^{0.6} \text{ 脉冲/秒}$$

其中 k_2 与角速度,刺激面积和它在感受域里的位置有关。如果刺激比背景亮, $\bar{R}_2$ 函数中的指数不是 0.6,而是 0.3。对 3 类神经元,当 $0.3 \leq C \leq 0.97$ 时,

$$\bar{R}_3 = k_3 C^{1.2} \text{ 脉冲/秒}$$

4. 刺激面积与检测器反应的关系

用两种方法研究了增加刺激面积对神经元反应的影响。第一种方法是用两个小光点平行地同时通过 ERF 的不同区域,比较单个光点和双光点引起的反应。实验发现,双光点引起的

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]