

# 蛙视觉及其电子模拟(下)

王书荣

(中国科学院生物物理研究所)

## 三、蛙的视觉指导行为实验

蛙在生活环境中的运动,捕食和避敌反应主要受视觉的指导。要研究蛙的视觉功能,揭示蛙的图象识别本领,就必须研究蛙的视觉行为,并把行为与细胞水平上电生理学研究资料相互比较。比较指出,蛙的行为和视网膜检测器的反应有下述差别:

(1) 蛙的2类神经元是“昆虫检测器”,对 $3-5^{\circ}$ 的黑物体产生最大反应;刺激面积再增大,就会盖上感受域的抑制性外周,神经元的放电频率就下降。但野外试验指出, $8-10^{\circ}$ 的假苍蝇引起最大的跳起捕食反应。显然,最大的行为反应迥异于2类神经元的最大电活动。因此,人们假定,单个2类神经元的最大反应不是触发捕食反应的重要因素;要触发最大的捕食反应,必须要有许多2类神经元的反应,才能使脑中的捕食机构达到最大的触发。当然,蛙的捕食行为不可能只由2类神经元的输入所决定。

(2) 蛙的朝向反应显示“大小恒定性”,似乎能估计到距离的作用。刺激距蛙7.5厘米时,0.45厘米大的刺激对应 $3.6^{\circ}$ ,0.15厘米的刺激对应 $1.2^{\circ}$ ;而当刺激距蛙22.5厘米时,0.45厘米对应 $1.2^{\circ}$ ,1.35厘米对应 $3.6^{\circ}$ 。在试验时,要使所有刺激的角速度相等。用7只蛙做的试验结果表明,蛙优先对0.45厘米大小的黑刺激发生反应(表1)。用蟾蜍做的行为试验也指出,蟾蜍优先选择0.5—1.0厘米的目标;改变动物和刺激之间的距离,蟾蜍仍然朝向这样大小的目标。这说明蟾蜍也是按目标的绝对尺寸,而

不是目标的视角大小进行识别的。

表1 蛙优先选择0.45厘米的刺激

| 蛙 编 号 | 距 离 7.5 厘 米                  |                              | 距 离 22.5 厘 米                 |                              |
|-------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
|       | 0.15 厘米<br>( $1.2^{\circ}$ ) | 0.45 厘米<br>( $3.6^{\circ}$ ) | 0.45 厘米<br>( $1.2^{\circ}$ ) | 1.35 厘米<br>( $3.6^{\circ}$ ) |
| 1     | 5                            | 9                            | 9                            | 8                            |
| 2     | 6                            | 10                           | 10                           | 3                            |
| 3     | 2                            | 8                            | 8                            | 4                            |
| 4     | 6                            | 10                           | 10                           | 4                            |
| 5     | 4                            | 9                            | 10                           | 2                            |
| 6     | 0                            | 9                            | 10                           | 2                            |
| 7     | 6                            | 10                           | 8                            | 1                            |
| 全组    | 41%                          | 93%                          | 93%                          | 34%                          |

显然,蛙的这一行为也与它的2类神经元的最大电活动不符。在0.45厘米大小的刺激距蛙22.5厘米时,其视角只有 $1-2^{\circ}$ ,只是2类神经元最佳刺激视角的50%左右。若假定蛙在看远处物体时,能缩小2类神经元的感受域,这个矛盾就好解释了。D. Ingle (1968) 提出,从脑走向视网膜的离中神经纤维升高ERF外周的抑制水平,从而使2类神经元的感受域变小(图4)。所以,当刺激远离蛙时,逐渐缩小的视角仍能使2类神经元同样发放脉冲。无轴突

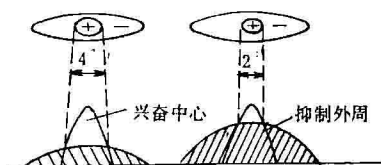


图4 解释蛙捕食反应“大小恒定性”的示意图

细胞可能参与了这种抑制作用。无轴突细胞介于双极细胞和神经节细胞之间,且在水平方向上伸展很长的距离。有人观察到,在感受域外的刺激可以减小神经元对通过 ERF 的虫子样刺激的反应,在此过程中起作用的可能就是无轴突细胞。此外,也有人报道,离中的神经纤维直接终止在无轴突细胞上。所以,“大小恒定性”模型是与一些解剖学和电生理学资料相一致的。

(3) 与 2 类神经元的反应相反,蛙对刺激边缘的撤出反应强烈。在试验箱壁上刻出  $1.2 \times 0.3$  厘米的矩形孔,使黑纸板在孔后运动,蛙表现出优先朝向撤走的黑边,无论矩形孔是垂直的或是水平的。如果使整个矩形的背景是黑的,使白色纸板在矩形孔后运动,蛙则优先朝向撤出的白边。

为了解释蛙的行为反应,Ingle 观察了蟾蜍对在黑地板上爬行的淡黄色面粉虫的反应。用快速摄影和单镜头分析技术发现,蟾蜍总是转而朝向面粉虫的头部。看来,蟾蜍朝向在黑背景上爬行的虫子头部,和优先朝向撤走的黑边是有同一意义的。同时也发现,蟾蜍在捕食虫子时,几乎总是舌击虫体中部:蟾蜍先朝向虫头,在 30 毫秒内迅速摆回头部,弹舌命中虫体当中(图 5, A)。这说明蟾蜍在朝向虫头时,也观察到虫尾的运动。如果用两小块肉同时运动,蟾蜍将攻击它们距离的当中。蛙也容易被愚弄,用两支铅笔做同步运动,蛙也向其间的“空当”击舌。蛙和蟾蜍只注意两头,中间是不管的,需要接收和加工的视觉信息就更少了。

蛙和蟾蜍对反差的感受是可变的。用蟾蜍做的行为实验表明,夏天,在黑背景上运动的白色目标,比白背景的黑目标,更有效地引起朝向反应;冬天,情况正好相反。视网膜的 2 类神经

元的活动也有黑白的优先变化。夏天,其感受域在上半视野的神经元主要被黑刺激兴奋,下半视野对应的神经元则更多地受白刺激作用;冬天,情况也正好相反。神经节对反差反应特性的逆转,可能最终导致两栖类冬天停止捕食。

## 四、蛙脑是行为的决策中心

视网膜把经过预加工的信息输送到视顶盖和丘脑,在蛙脑受到进一步处理,从而实现目标的识别、定位和反应机构的触发。蛙的捕食行为由下列运动构成:朝向运动,双眼注视,突然跳起,弹舌猛捕,吞咽和清咀。蛙在决定捕食前,要双眼注视目标一段时间,似乎在进行食物“评价”。这可能是因为运动前指令纤维需要其他神经元的许多脉冲才能触发。蛙一旦决定捕食某个目标,从跳起到吞咽就不再需要看猎物了。用蟾蜍做的实验更有趣:当蟾蜍双眼注视猎物时,瞬间把目标拿开,正常的捕食行为仍然进行——猛捕,吞食,清咀,虽然什么也没有吃着。它们的捕食动作是一成不变的。看来,对于蛙的每个本能动作,蛙脑里都有一个预先编好程序的“印刷”神经元线路,若其一旦被天然刺激或人为的电刺激所触发,先天的动作就自动进行。

但是,行为的触发动作也受其他刺激的影响。例如,蛙对小的运动目标感兴趣,并趋近之;对大的运动物体则躲避;如果背景是蓝光,蛙就接近大的物体。如果使蛙听 1,500 赫的声音,它就不接近小的运动物体了。这些结果指出,蛙动作的确定,还涉及到其他感觉,是各种感觉信息在脑里进行整合的结果,当然起主要作用的是视觉信息。

蛙的视觉特征检测神经元分四层终止在视顶盖表面层,它们的轴突末梢与视顶盖神经元的树突相连。现已在蛙和蟾蜍视顶盖中发现 6 类神经元,可按刺激在视野内的位置及运动刺激的特性加以区别 ( $T_1-T_6$ ):

$T_1$  神经元定位在视顶盖前部较深的区域,感受域在双眼视野里。其中一些对单眼刺激有

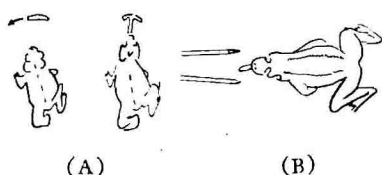


图 5 蟾蜍 (A) 和蛙 (B) 的二等分反应

**反应：**一些对双眼刺激有反应（双眼与门神经元）。T<sub>1</sub>神经元的 ERF 约 15—30°。

T<sub>2</sub> 神经元感受域很大，几乎占了一只眼的整个视野，对 2—15° 的运动目标发生反应。刺激越近 ERF 鼻侧，反应越强烈。它们当中有些具有方向检测神经元的性质。

T<sub>3</sub> 神经元的 ERF 在鼻前部分的视野里，20—30° 大小。神经元活性取决于目标接近动物的速度。

T<sub>4</sub> 神经元 ERF 类似 T<sub>2</sub> 的大小，对所有大于 1—2° 运动目标有反应。这些神经元能被触觉、声刺激和动物的轻微振动发生反应。

T<sub>5</sub> 神经元的感受域为 5—15°，ERF 和 IRF 分层出现。因此，当反差刺激通过其感受域时，时有反应，时无反应，反应也有“层次”。

T<sub>6</sub> 神经元的感受域在蛙的上半视野里，在两侧伸展 40—60°，对大于 8° 的运动物体发生反应，且有迅速的神经元适应。

视顶盖神经元除能对触、声、振动发生反应外，某些神经元还能接收前庭刺激。视觉输入和这些刺激一起，可能在视顶盖下脑区进行整合。同时，丘脑除直接由视网膜获得信息外，也由视顶盖获得输入。用蟾蜍做的实验指出，视顶盖里的神经触发线路引起对食物的朝向反应，而丘脑顶盖前区的触发主要是躲避反应。视顶盖兴奋丘脑的顶盖前区，这个丘脑区对视顶盖则起抑制作用（图 6）。这可以用外科手术来证明：切除视顶盖，朝向反应和躲避反应同时丧失；若切除丘脑的顶盖前区，而又不损伤视顶盖，躲避反应丧失，朝向反应则解除了抑制，甚至当存在敌害时也发生朝向反应。

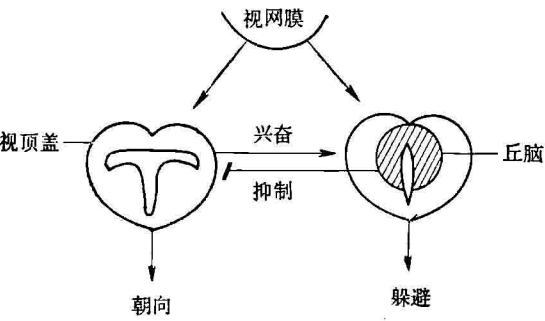


图 6 视顶盖与丘脑之间的联系

因此，蛙的图象识别能力研究不能停留在视网膜一级，在这方面，Lettvin 和 Grüsser 等人做了很好的工作；图象识别过程主要是发生在蛙脑中，特别是视顶盖和丘脑——蛙的视觉中枢。这两个结构在区域上是分离的，但在视觉功能上是密切联系在一起的。在进化的历程中，对应于图像识别在生存中的重要性，哺乳动物发展出了新的视觉信息加工结构——视觉皮层。人的视顶盖在视觉过程中的作用是次要的，大部分视神经纤维经过丘脑的膝状核，投射到视觉皮层区。在这方面，生物的个体发育反映了系统发育。例如，新生大鼠的视顶盖和丘脑的皮层下联系涉及到图像识别，但在成年动物图象识别就发生在皮层里。因此，蛙的图象识别过程的阐明，对揭示高等脊椎动物的视觉信息加工颇有参考价值。

五、蛙眼识别功能的电子模拟

动物视觉功能的电子模拟有助于我们对神经系统运算的了解；也能提供些实际有用的模型。特别是，这样的装置可在遥远的星球或有害的水下环境代替人进行操作。

在探讨发往火星的装置怎样用压缩信息的方法，发回更多的电视图时，Mc Culloch 指出，我们应从模拟蛙眼开始。蛙视网膜能识别昆虫，并把这个信息报告给脑子。

人们根据 Lettvin 等人的研究，对蛙眼进行了模拟，首先研制了粗糙的“昆虫检测器”模型

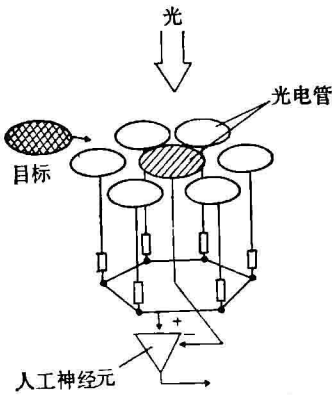


图 7 昆虫检测器模型

(图 7)。这个模型应用了 7 个光电管和 1 个 Harmon 人工神经元。其中外周 6 个光电管的信号为人工神经元的兴奋输入，而中央光电管的信号为抑制输入，它使所有光电管被均匀照亮时人工神经元的输出为零。如果运动目标产生的阴影遮住了外周光电管中的一个，输出信号为负；若目标只遮住中央元件，人工神经元兴奋最大。这样的原理可用在对中心线路中，只有当中心对准了，输出才最大。

复杂的蛙眼电子模型有两种。一种是 E. Loebner 提出，后经 M. Herscher 和 T. P. Kelley 改进的蛙视网膜模型，再现了蛙视网膜的四种图像特征抽取过程；另种是 L. L. Sutro 用光导摄影管和移位寄存器模拟的蛙视网膜系统，包括光感受器层，双极细胞和水平细胞层及神经节细胞层。

第一种电子模型共分七层，前面六层对输入视觉信息进行平行加工，第七层是模型的输出指示器。七层的顺序是：感受器——双极细胞，边缘检测器，凸边检测器，无轴突细胞，运动边（反差变化）检测器，变暗检测器和指示器。在模型中，边缘检测神经元（1 类神经元）从

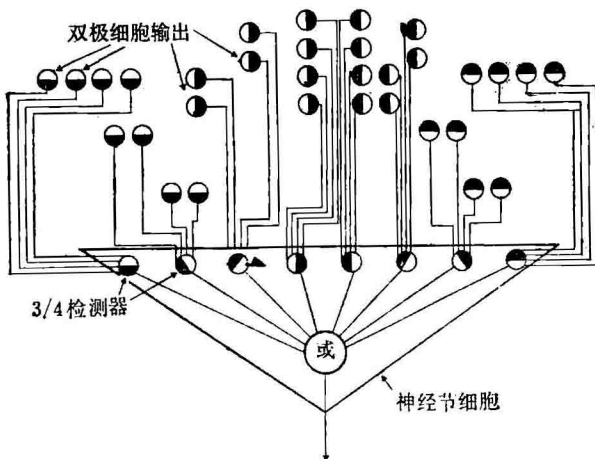


图 8 边缘检测器神经节细胞（1类）

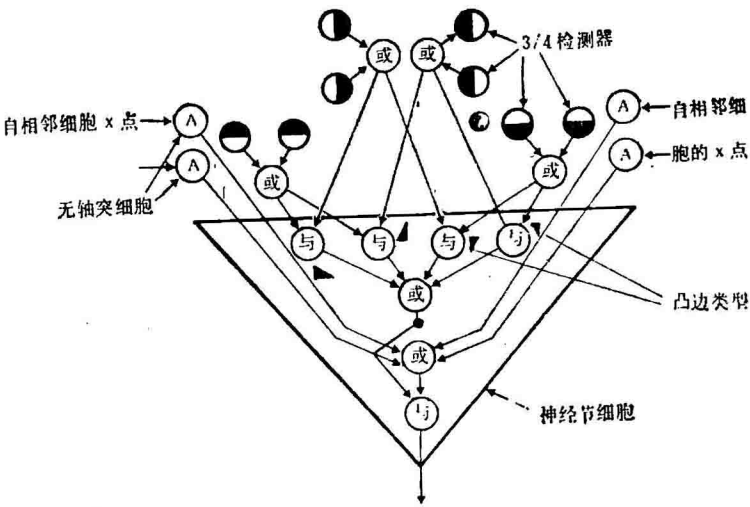


图 9 凸边检测神经节细胞（2类）

入图像中抽取边缘。边缘的反差由双极神经元来判定。双极神经元由平衡电桥构成，每个电桥包括 2 个氖灯和 2 个光电管（感受器）。当在成双的感受器之间存在边缘时，一只氖灯燃亮作为双极细胞的输出。当指示相同方向反差存在的四个相邻双极细胞输出在一个“四分之三检测器”加和时，就指示边缘的存在（图 8）。当对相似方向上的某些不相邻的双极神经元输出加和时，也能抽取斜边。双极神经元输出（两水平，两垂直）的 8 种连接，在“或”门加和，便得到 1 类神经元的输出。

凸边检测神经元抽取一定方向上运动着的暗凸边。它的输入来自 1 类细胞的 3/4 检测器，两个反差方向相同的 3/4 检测器连接到一个“或”开关。两群有不同方向反差的 3/4 检测器连接到“与”开关就能检测一种暗凸边。四种可能的暗凸边构成“或”开关，便可检测 2 类神经元视野里出现的任一暗凸边（图 9）。在模型中，无轴突细胞的功能是对 2 类神经元感受域内存在暗凸边提供短期记忆，是跟踪侧向运动的神经机构。

运动边（反差变化）检测器发现其感受域里比较大的暗物体的反差变化。它的输入从边缘检测神经元（1 类）得到，把输入

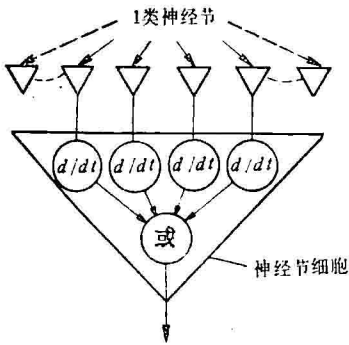


图 10 反差变化神经节细胞 (3 类)

电压微分后馈给“或”开关。3 类神经节的输出是模拟信号，可作为输入图像大小和边缘运动速度的量度(图 10)。

变暗检测神经元抽取其感受域中的暗度变化。这种神经元的信息由定位在第一层感受器——双极神经元群当中的 4 类感受器提供。许多 4 类感受器的电压加和，微分，通过产生撤光反应的逻辑线路，即可检测出视野里的变暗(图 11)。

这个模型前四层之间的联系，是借助排列在前层后面的氖灯，和安装在后层前面的光电管实现的。也就是说，模型神经元之间的大多数“突触”是借助光通量完成的。第 5 层的输入信号从第 2 层得到，第 6 层是利用第 1 层板面上的专门感受器获得所需要的信息。电子蛙眼很复杂，工作时共完成 4,580 次运算，需要 32,000 个电路元件，其中包括 3,793 个光电管和 2,652 个氖灯。2,000 多对氖灯-光电管提供了各信息加工层之间的“光联接”。为了实验方便，模型

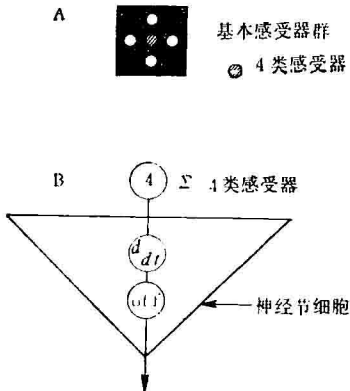


图 11 4 类感受器的位置 (A) 和 4 类神经节细胞 (B)

做得很大，约有 1.8 立方米。实际上，也可以把它的体积大大缩小，做得像青蛙那么大。

这样的电子蛙眼已用在机场上，它能监视起飞和降落的飞机，若发现飞机将要发生碰撞时能及时发出警报。在这个模型的基础上，人们又研制成功一种人造卫星自反差跟踪系统，并投入实用。

一种能表示蛙视网膜上百万个感受器，体积小而轻的装置是摄像管。摄像管表面的光栅是矩形，共有 510 行，每行包括 510 个位置。这样，一个摄像管表面可代表  $510 \times 510$  (26 万) 个感光细胞，其中满足计算和设计方便条件的有 25 万个左右。在这种蛙眼电子模型中，应用了数字和模拟计算技术。模型中四类检测器的感受域 (RF) 大小，和在 RF 直径上的感受器数列表于表 2。

表 2 蛙视网膜及其模型的 RF 性质

| 神经节细胞型 | 蛙 视 网 膜 |             |              | 电 子 模 型 |             |
|--------|---------|-------------|--------------|---------|-------------|
|        | RF      | RF 直径上的感受器数 | RF 面积内的感受器数  | 假定的 RF  | RF 直径上的感受器数 |
| 1      | 1—3°    | 12—36       | 114—1,020    | 3°      | 36          |
| 2      | 3—5°    | 36—60       | 1,020—2,840  | 3°      | 36          |
| 3      | 7—12°   | 84—144      | 5,550—16,400 | 9°      | 108         |
| 4      | 15°     | 180         | 25,000       | 9°      | 108         |

这种蛙眼电子模型见图 12。摄像管表面每个细胞的输出，转变为数字化的对数，以四位二进制数字表示，馈给双极和水平细胞所在的移位寄存器。 $L_p$  表示现时照度， $L_h$  表示一段时间内照度积分的数字化对数。这些数据在移位寄存器里从左向右移动，其速率与电子束在两个光导摄像管里扫描的速率相同。数据到达上面一列的右端，就转入下列的左端。当摄像管里电子束扫过三条光栅时，移位寄存器被充满。电子束再扫描新的细胞时，一个数字词就被送到表示双极细胞的圆柱体内进行计算。移位寄存器前面圆圈内的七个数字词被计算时，圆柱体前部把中心词与外周 6 个词比较，以确定其间是否存在反差(边缘)；圆柱体后部完成的计算，是把这个区域内的  $L_p$  与  $L_h$  进行比较，

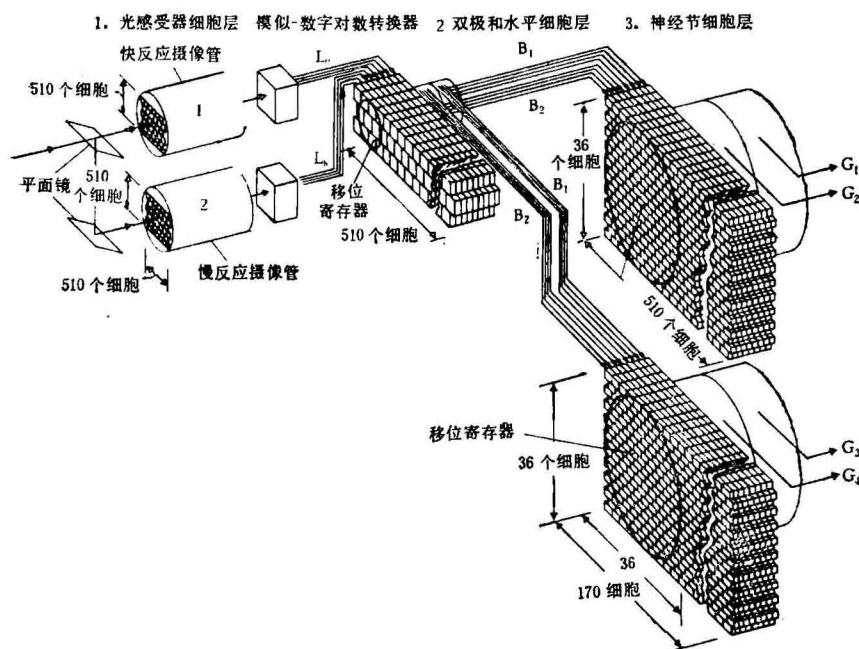


图 12 Sestro 设计的蛙眼电子模型

根据 Lerman 系统的测量, 决定如何绕过岩石。

蛙眼及与其联接的视觉系统, 特别适于发现苍蝇大小的运动目标, 因为这样的目标是蛙的主要食物。显然, 蛙要使自己捕食成功, 首先要把飞行的昆虫与其他东西, 特别是稳定的背景区别开来。此外, 蛙要了解昆虫在某个时刻的位置, 运动方向和速度大小。它也要能估计这一时刻,

以确定是否有变亮或变暗的情况。

这两个双极细胞模型的计算结果都是六位二进制数字构成的词 ( $B_1$  和  $B_2$ )。这两个词输到两箱移位寄存器, 一个表示 1 类和 2 类神经节细胞 ( $G_1$  和  $G_2$ ), 另一个代表 3 类和 4 类神经节细胞 ( $G_3$  和  $G_4$ )。根据表 2 的假定, 1 和 2 类神经节细胞的 RF 是直径上有 36 个细胞的圆形区域, 要求的移位寄存器有 36 列, 背面的模拟计算机完成 1 和 2 类神经节细胞的运算。在模型里, 3 和 4 类神经节细胞 RF 直径上也是 36 个细胞, 但由于其感受域是前两类的 3 倍, 就要求每列移位寄存器代表 3 条光栅, 移位寄存器的每个位置就必须代表光栅上的 3 个位置。因此, 每列移位寄存器的位置数只有 170。它们后面的模拟计算机完成蛙视网膜 3 和 4 类检测器的运算。这样的蛙眼模型有可能像真实的蛙眼那样反应迅速。

从 1966 年开始, 人们根据脊椎动物 (包括蛙) 视觉和神经系统的信息加工方式, 提出神经系统中几种“计算机”的关系, 并进而探索工程模拟实现的途径。T. Lerman 提出的在模糊图像中检测深度的计算系统, 与 Sestro 的蛙眼模型有某些相似处。装有这种系统的机器人应能

即此时昆虫足够近, 只要弹出舌头就能捕获。从这里可以看出, 蛙识别目标遇到的问题, 和雷达手遇到的问题相似。因此, 要研制雷达屏上目标判读机, 认识蛙视觉图像的识别机制和神经元性质是有益的。人们已设计出这样的机器, 并从理论上证明它能满意地判断出雷达屏的信号。但是, 目前要把上百万个部件装在很小的装置尚不能实现; 虽然微电子学的发展不久可达到这一点, 仍缺乏所需要的有特殊功能的部件。因此, 这类雷达目标判读机还有待今后科学技术的发展。

## 参 考 文 献

- [1] John Alcock: Animal Behavior: An Evolutionary Approach, 1975.
- [2] W. R. A. Muntz: *Sci. Amer.*, 210, No. 3, 1964.
- [3] B. Pomeranz et al.: *Science*, 170, No. 3961, 1970.
- [4] O. T. Grüsser et al.: *Pflügers Archiv*, 293, 1967.
- [5] Ed. by R. Tung: Handbook of Sensory Physiology V. VII/3: Central Processing of Visual Information, part A, 1973.
- [6] Ed. by K. V. Fite: The Amphibian Visual System: A Multidisciplinary Approach, 1976.
- [7] A. П. Бызов: От Нейрона к Искусственному Мозгу, 1971.
- [8] A. Коур: Проблемы Бионики, 1965.

[本文于 1977 年 10 月 29 日收到]