

脊椎动物视觉系统中的信息预处理问题

I. 神经结构功能基础

刁云程 汪云九

(中国科学院生物物理研究所五室)

一、引言

视觉系统是人和动物摄取外界信息的重要感觉系统。外界的信息有百分之五十以上是通过眼输入的。视觉系统在长期进化过程中逐渐完善，在结构和功能上表现了由低级向高级的巨大发展和极其复杂的多样性。

视觉问题是生理学期研究的重要问题之一。现在，各种专业的研究工作者正在从不同的观点、不同的角度，用不同的技术研究各种视觉问题，在理论和实际应用上都取得了不少成果。一切视觉现象和视觉行为，不管多么复杂，都是由一定的神经结构及其活动决定的。从根本上来说，要解决视觉的本质问题离不开对视觉系统的神经结构和功能进行深入的研究。

脊椎动物视觉系统的结构非常复杂。图 1(a) 示一条最主要的中枢通路，即视网膜—外侧膝状体—视皮层通路。在网膜水平，信息接受层为光感受细胞层，输出层叫神经节细胞层，所有神经节细胞的轴突汇聚在一起，穿出眼后壁形成视神经。视神经纤维大部在视交叉处交叉到对侧，只有很小一部分起源于视网膜颞侧的纤维不交叉（猫这部分不交叉纤维约占颞侧发出纤维的 25%，灵长类这个百分数要大一些）。交叉的和不交叉的纤维一起形成视束，它们分别终止在外侧膝状体的不同层里。外膝体细胞的轴突构成视放射的主要部分，轴突的末梢终止在大脑皮层枕区的第四层。生理上和结构上都已证明两个眼睛的输入只是在到大脑皮层之后才会聚到一起的。

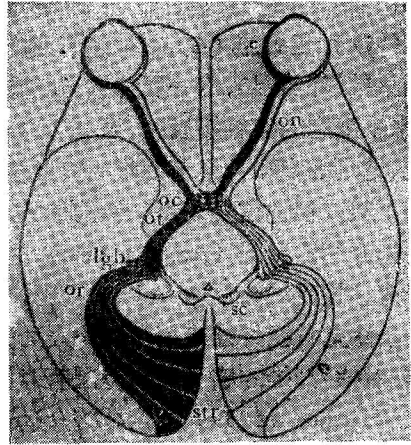


图 1(a) 网膜—外膝体—皮层视觉通路示意图

e—视网膜； oc—视交叉； on—视神经； ot—视束； lgb—外膝体； or—视放射； str—纹状皮层； sc—上丘

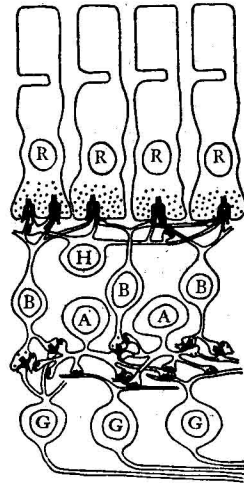


图 1(b) 网膜神经联系示意图

G—神经节细胞； B—双极细胞； A—无足细胞； H—水平细胞； R—感光细胞（引自 Rodieck, 1973）

上述只是一条最主要的视觉通路。有人提出至少还有三条通往皮层的视觉通路^[1],即

1. 视网膜—上丘—丘脑后结节—皮层;
2. 视网膜—顶盖前区—丘脑后结节—皮层;
3. 视网膜—外膝体内侧层间核—皮层(只在猫才有)。

视网膜本身的结构也很复杂。如图1(b)所示,典型的视网膜由10层构成,包括三个细胞层和两个突触联系层,它们是①光感受细胞层,②中间联系细胞层,包括双极细胞(B),水平细胞(H),无足细胞(A),③神经节细胞层,④外神经丛层(外丛层),这一层为感光细胞、双极细胞、水平细胞的突触接触区,⑤内丛层,即双极细胞、无足细胞和神经节细胞的突触接触区。

为了叙述视觉信号在每一级的处理过程,有必要先介绍感受野(receptive field)的概念。感受野或称接受域最早由 Adrain 提出(1928),他把一条感觉神经纤维末梢在皮肤表面的分布区称作该神经纤维的感受野。美国著名神经生理学家 Hartline (1939)把这个概念运用到视网膜神经节细胞,这时感受野指适当的光刺激能引起视神经节细胞反应的网膜区。后来这一概念被推广到其它视觉细胞,如感光细胞、双极细胞、无足细胞及中枢内各种视细胞。感受野并不是绝对不变的,它们的大小、结构随刺激条件和动物的状态而变化,大脑的感受野还在很大程度上受动物个体发育的影响。一般实际测出的只是在该特定条件下细胞的反应野或最小反应野,但为了方便,一般仍称它们为感受野。

一个细胞对外界刺激的反应特性可以通过对其感受野结构的时、空性质的研究来了解。也可以说视觉信息是通过各种形式的感受野来编码的。

二、视觉信号在光感受器水平的传递

我们对外界视觉环境的感知首先受三个因素的限制,即光谱、空间因素和时间因素的限制。屈光系统本身就是一个滤色片,对不同波

长有不同的吸收;某些较低等动物的感光细胞中含有带色的油滴,也起着滤色片的作用。光感受器的光敏色素对不同波长的光的吸收也不同。屈光系统也能减少视觉信号的空间信息,光学畸变和衍射在一定程度上限制了网膜像的清晰度。用黑白光栅测量分辨率时,只有低空间频率(宽条纹)才能在没有对比度损失的情况下通过,用高空间频率的光栅,对比度有很大的损失。光感受器的颗粒对空间信号也起低通滤波作用。光强作二维连续变化形成的网膜像,经过感受器层之后,就变为离散的二维的光感受器信号阵列了。阵列颗粒越细,即光感受器直径越小,它们能对之编码的空间频率就愈高。

人屈光系统在视网膜中央凹的分辨率大约相当于锥细胞的间隔。在这里,光学质量对视敏度的限制和感受器颗粒的限制差不多。图2(a)^[2]为视敏度随网膜位置离心度变化的曲线。图中实线为把条纹直接以干涉方法投射在网膜上测出的条纹视敏度,这样就避免了屈光系统的影响。虚线是用通常的方法测得的视敏度。由图可见,在离中央凹 5° 以内的网膜区,分辨率受屈光系统的限制。图2(b)表示排除光学因素之后离中央凹 2° 以内的网膜区域上视敏度由锥细胞的间隔决定。 2° 以外,虽然视锥细胞的间隔仍然很小,但视敏度下降。 5° 以外视敏度既不由光学系统决定,也不由锥细胞间隔决定,而主要是由神经节细胞感受野大小决定。

光感受器也是视觉信号时间上的低通滤波器。心理学研究证明,锥细胞能通过60赫的信号,视杆只能通过16赫的信号。

光感受器的输出信号为慢的电位变化。用细胞内微电极记录的光感受器对光刺激的反应,给光时为超极化的慢电位变化,撤光时为去极化。

归纳起来,光感受器层的输出为一些平行的信号阵列,每一类感受器对应一个阵列。每一单个细胞的信号形式为慢电位变化,其幅度反映刺激光的强度的大小。这个信号阵列空间上主要受感受器颗粒度限制,时间上受时间频率特性限制。

三、视觉信号在中间细胞层的传递

感受细胞的输出信号主要通过双极细胞传递到下一级神经节细胞层。但信号并非只被简单地传递,水平细胞、无足细胞和双极细胞分别在外丛层和内丛层形成复杂的广泛的联系,影响和改变着被传递信号的时间和空间性质。一般认为,有两种双极细胞与视锥有突触联系,一种叫侏儒双极细胞,仅与一个视锥形成突触接触,它的树突末梢和水平细胞突起末端一起陷入视锥的弓形末端内,形成所谓的三合体[图1b]。另一种称为扁平双极细胞,它与几个视锥形成突触,但只是简单地表面接触。双极细胞对光刺激的反应也是分级变化的慢电位,与感光细胞不同之处在于对给光刺激的反应有的为超极化,有的为去极化。其感受野是同心拮抗型的(图3)。

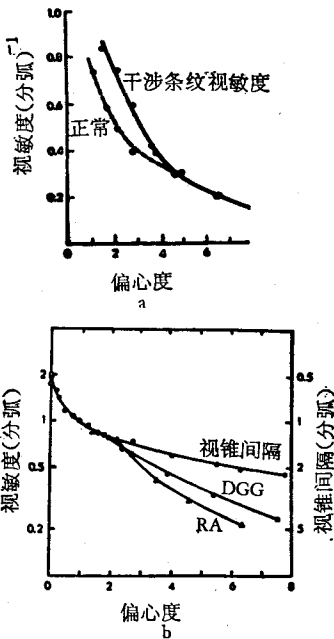


图2 人视敏度随在网膜上的位置的变化

- a. 正常方法测得值和消除光学系统影响后测得值的比较
- b. 视敏度变化与锥细胞间隔变化比较
DGG, RA 分别为两个受试者
(引自 Rodieck 1973)

水平细胞具有水平方向上的长突起,虽然水平细胞也不能产生动作电位,但是仍有可能

对双极细胞的兴奋状态发生影响。一般认为这种影响可能通过两种方式: 1. 由于感受细胞、双极细胞和水平细胞形成特殊的三合体式突触,水平细胞可能影响由感受器细胞向双极细胞的信号传递。2. 可以通过与双极细胞直接的突触接触施加影响。Werblin和 Dowling(1969)^[3]提出双极细胞的感受野中心是由于光感受器的直接作用,而拮抗的外周则是通过水平细胞联系得到的。

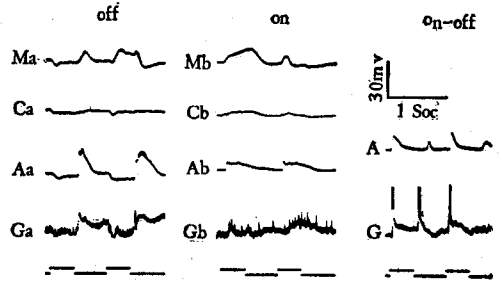


图3 网膜各种细胞电反应胞内记录

Ma.b.——双极细胞; Ca.b.——小双极细胞; Aa.b.——无足细胞; Ga.b.——神经节细胞; A, G 有 on-off 型反应的无足细胞和节细胞 (引自 Famiglietti Jr., 1977)

无足细胞形态特点是没有长突起,由突触关系来看它们接受来自双极细胞和其它无足细胞的输入。它们输出到神经节细胞,也有到双极细胞的反馈(Boycott and Dowling 1969^[4]),它们的反应也是慢电位,但是有一定的位相成份(图3)网膜信息会聚到神经节细胞就是通过这类细胞实现的。

中央凹双极细胞的数目为感受细胞的三倍,所以双极细胞的颗粒并不构成限制分辨率的因素。并且在这里双极细胞与感光细胞及神经节细胞都形成一对一的联系,保证了高的空间分辨率。

四、神经节细胞层对视觉信号的传递

神经节细胞是网膜的输出端,对这一层的形态结构,细胞反应性质都研究得比较深入。前面已经提到中央凹以外的网膜区,视敏度并不受眼光学质量和感受器间隔的限制,这里的

视敏度是由神经节细胞的密度及感受野大小决定的。但神经节细胞的密度也不能完全反映视敏度的高低。现已测出多种动物网膜神经节细胞的分布图在中央凹或相当于中央凹的网膜区每平方米细胞数：猴为 70,000, 猫 6,000, 田鼠 5,000, 青蛙 15,000, 可见高分辨本领和节细胞的密度有一定的对应关系, 但并不是绝对的, 青蛙的分辨本领最差, 甚至它们能否看见静止物体这类问题还在研究中, 可是网膜神经节细胞的密度却比猫等高得多, 但是比较中央区细胞密度和外周网膜细胞密度的比值, 结果分别是: 猴 35, 猫 32, 田鼠 5, 青蛙 1.6, 可见视网膜的结构联系与视敏度关系相当大。当然中枢对视敏度影响也很大。

神经节细胞对光刺激的反应形式是全或无式的脉冲活动(图 3) 慢的分级电位只能影响神经节细胞的兴奋状态, 但是并不能传到下一级去。

Kuffler (1953)^[2] 第一次用小光点研究了猫神经节细胞感受野的组成。他发现每一感受野都有一圆形中心区, 光照该区细胞产生 on 或 off 反应 (即给光反应和撤光反应)。中心区外为感受野的外周区, 这里产生的反应与中心区的相反, 即如果中心区给光时反应则外周对撤光起反应。这种关系并不因任何刺激参数的改变而变化。所以把这两种反应区分别叫做 on 区和 off 区, 在 on 区和 off 区之间过渡处可以产生 on 反应、off 反应和 on-off 三种类型的反应(图 4)。Kuffler 的研究是后来对感受野广泛深入研究的基础。

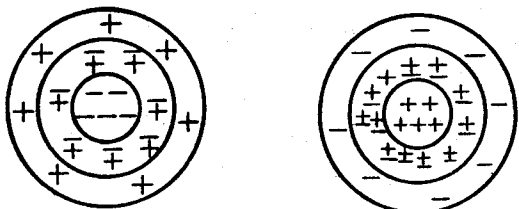


图 4 网膜同心对称型感受野结构示意图

“+”代表给光反应区域; “-”代表撤光反应区域;
“±”代表给撤光反应区

概括起来, 网膜神经节细胞中心-外周型感

受野的特征为:

1. 两种感受野 (on 中心和 off 中心) 数目大致相等。
2. 感受野大小随离开视网膜中央区的距离的增加而逐渐增加, 猫最小感受野大约为 0.5° 。
3. 邻近的感受野互相重叠。
4. 敏感性的分布大多数都是中心对称型, 在几何中心敏感性最高, 离中心越远, 敏感性愈低。
5. 一般对运动的小光点或暗点特别敏感。
6. 反应的阈值随中心区闪光点面积增加而降低。如果面积继续增大, 照射到外周区, 阈值又上升。
7. 在暗适应状态时, 某些外周区的作用变弱并消失, 中心区则稍稍变大。
8. 不同反应区之间的相互拮抗作用, 这种拮抗是一种形式的侧抑制。

Rodieck 和 Stone (1965) 曾提出, 中心-外周型感受野是两种不同机制重叠的结果, 每种机制产生一种反应^[2]。图 5 表示一个给中心神经节细胞感受野两种机制的反应分布曲线。一条是负的宽曲线, 代表外周机制。另一条是正的窄曲线, 代表中心机制。在中心, 中心机制占优势, 所以产生中心型反应; 再向外, 能找到一点, 此处中心机制和外周机制强度相等, 因此可能有两种情况; 如果两个成分发生的时间相同, 它

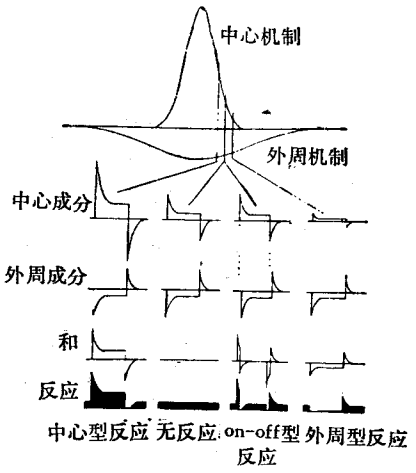


图 5 on 中心感受野两个重叠机制示意图

(引自 Rodieck 1973)

们的形状也相同,则互相抵消,就检测不到反应。如果两个成分发生的时间不同,或者形状不同,就可能产生图中的 on-off 型反应。

两种机制的假说得到某些组织学和生理学资料的支持。早在 1963 年就有人证明金鱼神经节细胞感受野有中心-外周结构,它们分别起源于不同类型的视锥细胞。外周机制不是环形的,它延伸到整个感受野。Enroth-Cugell 等(1970、1972)用选择性地对中心适应的办法,把两种机制分离开来,证明两个分离的反应可以相加。后来又证明对中心区任何部分进行适应都能引起整个中心区阈值上升,说明中心机制有连通器式的适应性质。同样外周机制也是适应连通器。Levine 等(1975)测定中心区和外周区反应及自发活动的相关性,结果也支持中心和外周是独立的两种过程的意见^[6]。

Famiglietti Jr. 等(1976)证明猫神经节细胞树突分支范围和感受野中心区的大小有一定的对应关系,树突分别在神经丛的上层或下层或同时在上下两层分枝,在 a 层(上层)分枝的树突传达 off 中心型感受野的性质, b 层(下层)传达 on 中心型感受野的性质。进而他们用细胞内记录和荧光染色方法(1977)证明鲤鱼的双极细胞、无足细胞和神经节细胞都可分成两种类型,一种在神经丛 a 层分枝,另一种在 b 层分枝(图 6)。那些反应为去极化(on 型)的细胞,突起分枝都在 b 层。那些反应为超极化(off 型)的细胞突起都在 a 层分枝。那些 on-off 型神经节细胞的树突既在 a 层有分枝,也在 b 层有分枝^[7]。这大概就构成同心

拮抗型感受野的神经基础。

Enroth Cugell 和 Robson (1966)把神经节细胞按反应性质分为两类,一类叫 X 型细胞,另一类叫 Y 型细胞。在 X 型细胞的感受野内当改变刺激光栅的相位时,可以找到这样一个位置,只要刺激的有效亮度不变,不论什么刺激,细胞都没有反应。如图 7 所示,以边缘作为刺激,在感受野中心给或撤刺激时边界一侧增加的亮度将等于另一侧减少的亮度,所以没有反应(b)。这个位置称为 O 位置,它和平均亮度变化或边缘对比变化无关。Y 型细胞就没有这种性质,无论边界在什么地方都能引起反应。后来又发现这两类细胞在其它方面也有明显的不同,归纳起来有^[8]:

1. X 型细胞对持续存在的亮度对比有持续性的反应,时程可达 1 分钟。Y 型细胞则不然,刺激开始后有暂短的反应,而后尽管刺激依然存在,细胞放电却很快恢复到原来的水平,时程约为 1 秒(图 8),这种区别非常明显,所以也把

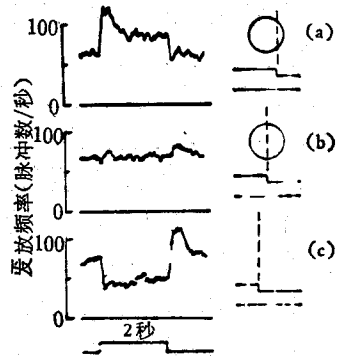


图 7 猫 X 型细胞反应与边界位置的关系 (引自 Rodieck, 1973)

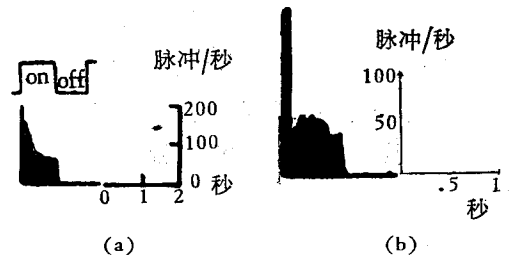


图 8 X 型细胞 (a) 和 Y 型细胞 (b) 反应时程比较示意图 每一反应为密度-时间直方图

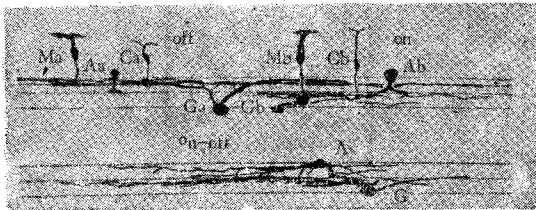


图 6 鲤鱼网膜双极细胞、无足细胞和神经节细胞在内神经丛的末梢分枝

MaMb——大双极细胞; CaCb——小双极细胞; AaAb——无足细胞; GaGb——神经节细胞; A 和 G 分别为有 on-off 型反应的无足细胞和神经节细胞(引自 Famiglietti, 1977)

上述两种细胞分别称为持续性细胞和瞬时性细胞。

2. 猫 X 型细胞轴突的传导速度约为 20 米/秒, 比 Y 型慢, Y 型细胞轴突较粗, 传导速度约为 40 米/秒。

3. X 型对较慢的刺激运动反应好($10^\circ/\text{秒}$), Y 型能对快速运动起反应($170^\circ/\text{秒}$)。

4. X 型感受野小, 其大小随离中央区的距离增加而增加, Y 型的比较大, 随位置变化不明显。

5. X 型细胞体小, 树突分布面积小, Y 型较大。

6. 向中枢的投射, X 型全部投射到外膝体。Y 型细胞既投射到上丘, 也到外膝体。

另外还有一种 W 型细胞, 它们的反应似乎很迟钝, 传导速度更慢, 对慢运动反应较好, 细胞体虽小, 但分支范围较大, 向中枢主要投至上丘^[8]。在形态学上按照细胞体大小, 树突分支范围和模式也可以把神经节细胞大致分为三类。

上述神经节细胞感受野的共同特点是空间结构上为对称的同心圆形式, 他们只要求刺激图形和背景之间有一小的亮度差别就能起反应。只要是阈上刺激, 不管什么形状都能引起反应, 例如它能对任何长度任何朝向的边缘或线段起反应, 能对任何方向的运动起反应, 猫、猴视网膜神经节细胞的绝大多数感受野都是这种类型, 因为它们几乎对刺激没有特殊的选择性, 所以又叫非选择性感受野^[9]。和这种感受野相对的是选择性感受野, 多存在于比较低等的动物中, 它们对图形的某些时空特性有相当大的选择性, 满足这个条件反应最大。能引起最佳反应的刺激属性叫作触发特征或关键刺激。例如 Lettvin 等(1961)用各种形式刺激研究蛙神经节细胞反应特点, 证明有五类特征检测器。他们认为其中四种能对视像进行复杂分析^[10]。

1. 持续边缘检测器, 最有力的刺激是对比鲜明的运动边缘, 如果刺激停在感受野内, 细胞持续放电。

2. 凸边检测器: 对于比背景暗的边缘鲜明的小运动物体有强烈暴发式反应, 感受野大小约为 $2^\circ-5^\circ$ 。对长边不起反应[图 9(1)]。他们认为物体大小不是最重要的因素, 重要的是物体的曲率, 所以又叫曲率检测器。

3. 变对比检测器: 相当于 on-off 型反应, 对运动着的亮-暗对比特别敏感。

4. 变暗检测器, 相当 off 型反应细胞, 环境照明关掉后有维持时间很长的放电。

5. 暗度检测器, 它们的活动与照明光强成反比, 在光全黑暗环境中放电率最高。感受野大, 很难确定其范围。

鸽视网膜有一些类似的选择性感野, 特别是“水平度”检测器, “垂直度”检测器及运动方向检测器。兔视网膜有运动方向检测器 [图 9(2)]。对向一定方向的运动反应最大。

选择性感受野的优点是显而易见的。减少冗繁的视觉信息是任何信息处理的一个原则。以选择性感受野传递信息可以大大地减少那些

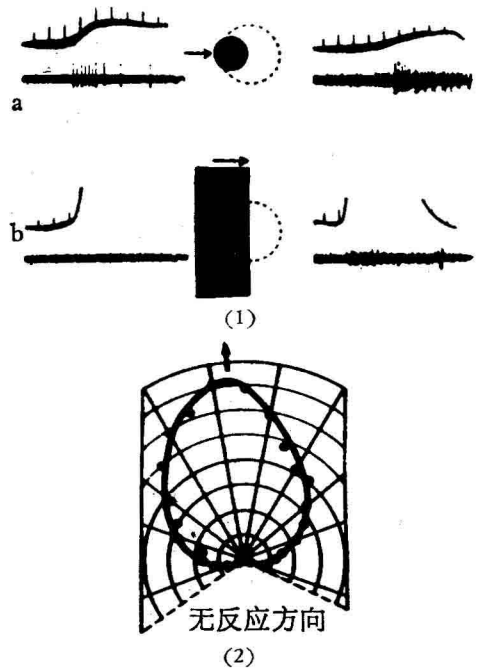


图 9 有方向选择性感受野的神经节细胞

(1) 蛙凸边检测器 a——对 2° 小光点的反应; b——对直边的反应; 上线为光电管记录的刺激运动和时标; 下线为反应

(2) 兔方向选择细胞对各种方向上的运动刺激反应的比较 极坐标各点示所在方向运动引起的反应大小

不必要的信息。但这种看来有效的编码形式并不和较高的图形检测能力联系在一起。只是那些比较低等的脊椎动物网膜才有选择性感受野。高等动物如猫、猴等一直到皮层才有大量选择性感受野。

综上所述，视觉信号在网膜阶段已经历了很大的变化。先是像的离散化，再之是对空间和时间上的高频成份的带通滤波。感受野的中心-外周结构是因为有侧抑制存在，具有突出边框的作用（关于侧抑制作用参阅汪云九，1975^[11]）较低等的哺乳类、鸟类和两栖类的网膜的复杂的内部联系及其神经节细胞感受野复杂的时空特性都说明这些动物的网膜对视觉信号的处理绝不限于对比度检测或边框突出，而是已对视像作了一定程度的分解和特征抽提，可能分别编在不同的通道里送到中枢，高等动物中 X、Y、W 型细胞的发现，低等动物选择感受野的存在就是推测这种复杂处理过程的线索。

五、视觉信号在中枢的传递

信息向中枢的传递既保持网膜与外界的位置对应关系，同时又保持不同通道间的独立性，把各种不同性质的信息分别传到中枢的不同部位。例如已证明外膝体也有 X 型和 Y 型细胞，分别接受网膜 X 型 Y 型细胞的直接输入，这种所谓 X 通道，Y 通道保持分离状态一直到视皮层。而 W 型神经节细胞的轴突则投射到中脑上丘（图 10）。细节的分辨主要在皮层进行，而上

丘则与发现目标、定向和视觉追踪有关^[12]。与此相应，上丘对应的视野比皮层对应的视野大，在感受野性质方面二者也有很多差别^[13]。

外膝状体细胞的感受野性质很多方面都与神经节细胞类似，主要不同点在于外膝体的外周抑制作用更强，在刺激中心区同时也给外周区刺激，则中心区的反应就受到抑制，另外即使在暗适应状态，抑制性的外周仍然存在。外膝体的作用，一般认为只是信息的转换站。李朝义等提出（1976）外膝体的 X 细胞又可以分为亮度检测器和暗度检测器，前者为光兴奋性细胞，在黑暗中放电频率很低，感受野亮度增强时，放电频率随着增加；后者为光抑制性细胞，在黑暗中持续放电频率最高，随着感受野亮度增加，放电频率相应减少。

外膝体纤维直接投射到视皮层。Hubel 和 Wiesel 工作证明猫视皮层有三种类型的感受野，它们以越来越复杂的形式对视觉信息编码^[14]，后来人们在猫、猴、兔、鼠等皮层的研究大大丰富了这方面的资料^[8,9,11]，现把三种感受野主要特点归纳如下。

简单型感受野

1. 用静止的闪光点刺激可以把感受野分为明显的两个并列区，on 区和 off 区 [图 11 (b)]，两区之间有简单的空间总和作用。

2. 对一定朝向的亮的或暗的线条形刺激向一定方向的运动反应最强烈，这个条形刺激的朝向与感受野 on 区和 off 区的界线的朝向一致，偏离这个朝向，反应变小。这就是朝向选择性（图 12）。

3. 对静止的刺激和运动的刺激都有反应，对慢运动反应较好（2°/秒）。

4. 感受野比其它类型的要小。

5. 没有或很少有自发活动。

6. 主要位于皮层第 17 区的第 IV 层，可能从 X 型外膝体细胞接受输入。

复杂型感受野：

1. 对静止的闪光刺激不起反

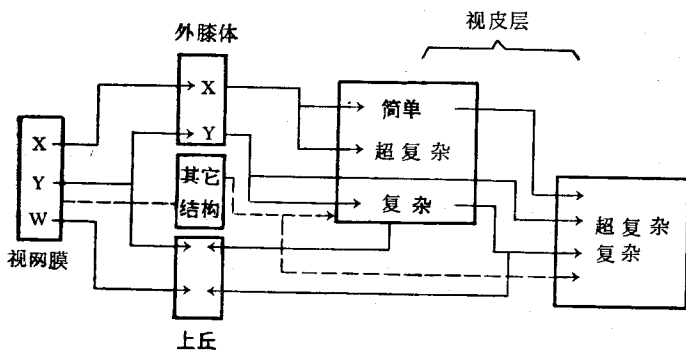


图 10 视系内可能的 X、Y、W 通道示意图

有问号者尚待证实，虚线代表只有组织学资料

S——简单细胞；C——复杂细胞；H——超复杂细胞

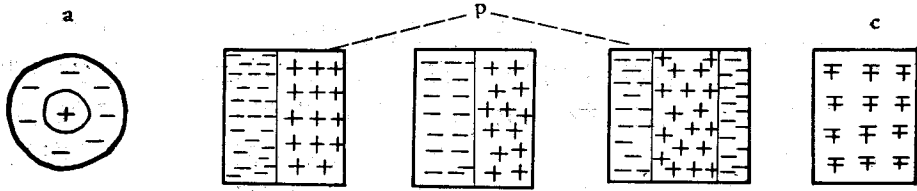


图 11 外膝体和视皮层感受野示意图

a——外膝体； p——简单型感受野； c——复杂型感受野

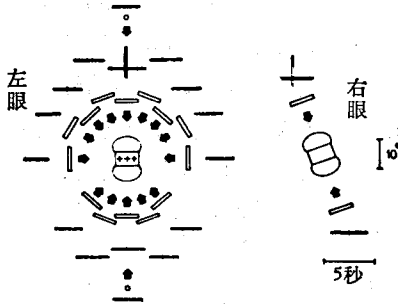


图 12 简单感受野朝向选择性

箭头示线条形刺激运动方向,由每次运动引起反应的脉冲数可见水平朝向由上向下运动引起最大反应

应,或反应很弱。如果有反应,则在感受野内每一点都有 on-off 型反应[图 11(c)],因此分不出 on-区和 off-区。

2. 对刺激宽度有所选择,要求的线条形刺激宽度比感受野的宽度小很多。
3. 有朝向选择性,有活跃的自发活动。
4. 感受野比较大,对快速运动反应较强。
5. 大概主要接受 Y 型外膝体细胞的输入,位于 17、18 的表层和深层,但第 IV 层内较少。

超复杂型感受野

这种感受野的很多特点与复杂型感受野相似。不同之处是对刺激长度有所选择:有的在一端有抑制区,有的在两端都有抑制区,当刺激长度达到抑制区时,反应减少或消失。有的超复杂感受野不只有一个最优刺激朝向,而是有两个最优朝向,并互相垂直。

按照 Hubel 和 Wiesel 的观点,简单感受野是由外膝体细胞感受野以直线形式排列构成的,若干简单感受野构成一个复杂形感受野进而由复杂感受野构成超复杂感受野。这就是所谓的分级结构观点。这种结构有利于使某一种

刺激特征越来越突出,而另外一些方面的特征则变得不重要。例如简单细胞,只有当刺激精确地位于适当位置上的时候才有最大的反应,而复杂型细胞对位置的要求就不那样严格,但是对刺激条形的宽度有一定的要求。

前面已谈到视觉系统中存在着 X, Y, W 三条互相分离的通道。很可能视觉通路是由很多平行的分级结构构成,每一通道只提取刺激的某一方面特征的精确信息。这些通道的功能意义目前还在探索中。

近年对视皮层的功能结构的工作也取得不少进展,特别是 Hubel 和 Wiesel 关于皮层功能柱的工作为视皮层功能结构提供一个概括模型^[5]。但是很显然,要搞清视觉信息的预处理问题,还需要大量的工作,而离解决视觉知觉问题,则还有相当远的距离。

主要参考文献

- [1] J. M. Sprague et al.: *J. Comp. Neurol.*, **172**, 441, 1977.
- [2] R. W. Rodieck: *The Vertebrate Retina*, 1973.
- [3] Werbling and Dowling: *J. Neurophysiol.*, **32**, 339, 1969.
- [4] Boycott et al.: *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* **255**, 109, 1969.
- [5] Kuffler: *J. Neurophysiol.*, **16**, 37, 1953.
- [6] M. W. Levine et al.: *Science*, **190**, 1215, 1975.
- [7] E. V. Famiglietti Jr. et al.: *Science*, **198**, 193, 1976; *ibid.*, **198**, 1267, 1977.
- [8] C. Blakemore: *Handbook of Psychobiology*, 241, 1975.
- [9] J. Stone et al.: *Handbok of Sensory Physiology*, Vol. 7, 3, part A. 154, 1973.
- [10] Maturana et al.: *J. Gen. Physiol.* **43**, Suppl. 2, 129, 1960.
- [11] 汪云九:《生物化学与生物物理进展》1975年,第4期,第60页。
- [12] Schneider, G. E.: *Science*, **163**, 895, 1969; *Brain, Behav. and Evol.*, **8**, 73, 1973.

[13] Tiao, Y.-C et al.: *J. Comp. Neurol.*, 168, 459, 1976; *ibid.*, 168, 483, 1976.
 [14] Hubel and Wiesel: *J. Physiol.*, Lond., 160, 106,

1962.
 [15] Hubel and Wiesel: *Proc. Roy. Soc. (L)* B. 198, 1977.

[本文于1978年11月20日收到]

脊椎动物视觉系统中的信息预处理问题

II. 数学模型、电子模型及讨论

汪云九 刁云程

(中国科学院生物物理研究所五室)

有关的数学模型

从系统理论的角度看来, 上文介绍的生理学和组织学实验, 为构造视网膜的数学模型和电子模型提供了资料。如果把视网膜看作一个多输入多输出的信息处理网络, 那么在构造这一网络的模型时, 必须了解和收集下面一些资料:

- (1) 网膜内各类细胞的时空特性, 即网络内元件的性质;
 - (2) 各类细胞之间相互作用的方式;
 - (3) 网络内部结构的层次、回路等情况。
- 而视网膜神经节细胞或皮层视区的感受野的电生理资料, 应当是检验模型优劣的标准。

由于实验条件上的困难, 上述构造模型的若干条件, 看来并不完全具备。模型的作者常常按情况作一定的假设, 正因为这一点, 现在已

构成的模型是很多的。现按构成模型的时间先后, 把视网膜数学模型, 择要介绍如下。

我国早在1965年初就已提出一个视网膜感受野的数学模型*, 这模型是由三层细胞构成(图1): 第一层为感受细胞层 $R(R_1, R_2, \dots, R_n)$; 第二层为中间联系细胞层 $I(I_1, \dots, I_m)$; 最后是神经节细胞 G 。各类细胞之间有二种联系方式: 兴奋性联系(用+1表示); 抑制性联系(用-1表示), 中间细胞和节细胞具有空间总和特性以及阈值性质:

$$y = \left[\sum_i x_i \right]_{\alpha} = \begin{cases} \sum_i x_i - \alpha & \text{若 } \sum_i x_i > \alpha \\ 0 & \text{若 } \sum_i x_i \leq \alpha \end{cases}$$

其中 x_i 表示输入, y 为输出, $[\]_{\alpha}$ 表示以 α 为阈值的非线性运算。设 K_{ij} 表示第 j 个感受细胞与第 i 个中间细胞之间的联系, 那么第一层细胞与第二层细胞之间的联系可用一个矩阵 K 来表示:

$$K = \begin{Bmatrix} K_{11} & K_{12} & \dots & K_{1n} \\ K_{21} & K_{22} & \dots & K_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ K_{m1} & K_{m2} & \dots & K_{mn} \end{Bmatrix}$$

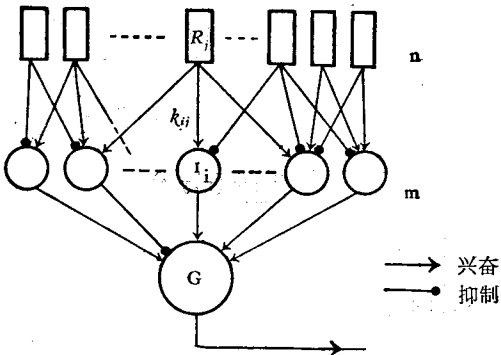


图1 脊椎动物视网膜感受野数学模型方框图

* 该项工作的文字总结存中国科学院生物物理研究所资料室, 总结成论文的题目为: «视网膜感受野的数学模型»; «关于视网膜感受野数学模型的一般形式的一个问题»; «目的物的大小、运动方向及角速度检测的电子模型»。内部资料, 未发表。