

- [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层次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

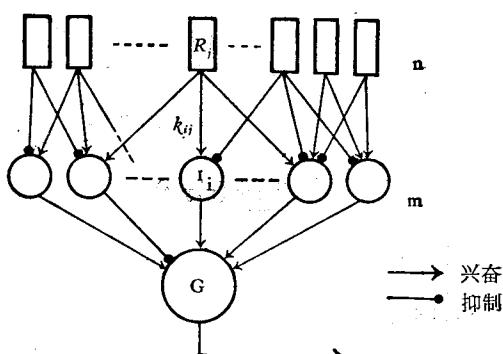


图 1 脊椎动物视网膜感受野数学模型方框图

经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， $\left[\quad \right]_\alpha$ 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方式，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：

$$K = \left\{ \begin{array}{c} K_{11} \ K_{12} \ \dots \ K_{1n} \\ K_{21} \ K_{22} \ \dots \ K_{2n} \\ \dots \\ K_{m1} \ K_{m2} \ \dots \ K_{mn} \end{array} \right\}.$$

* 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几个问题»；«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。

同样，中间细胞层与节细胞之间的联系可用一向量 \mathbf{W} 表示，

$$\mathbf{W} = (w_1, w_2, \dots, w_m).$$

设第 R_i 感受细胞所受的刺激为 a_i ，那么整个感受细胞层所受的输入为：

$$\mathbf{A} = (a_1, a_2, \dots, a_n).$$

设感受细胞的传递特性为 1。于是，某一节细胞在输入 \mathbf{A} 作用下的输出反应为：

$$g = [\mathbf{W} \cdot (\mathbf{K} \cdot \mathbf{A})_\alpha]_\beta$$

此处向量或矩阵的阈值运算定义为它的每一元素的阈值运算。上式又可写成：

$$g = \left[\sum_{i=1}^m w_i \left(\sum_{j=1}^n K_{ij} a_j \right)_\alpha \right]_\beta$$

其中 a_i 是这一模型的输入， g 是某一节细胞的输出， α 和 β 分别代表中间细胞和节细胞的阈值， K_{ij} ($i = 1, 2, \dots, m$; $j = 1, 2, \dots, n$) 和 w_i ($i = 1, 2, \dots, m$) 都是刻划这一网络的参数。

上述模型与小光点作用下的视网膜感受野（也包括部分皮层感受野）的电生理实验，在许多重要特性方面，定性地符合：

(1) 当 \mathbf{K} 取不同值时，可分别模拟开光中心感受野，撤光中心感受野以及开-撤感受野；

(2) 兴奋性在中央区最高，越离中心越低；

(3) 对于开光中心感受野来说，存在 on 中心区，on-off 区和 off 外周等三个不同反应区。对于撤光中心感受野有相反的安排。

(4) 在中央区和外周同时光照情况下，可表现出互相抑制的现象。

上述模型，后来进一步推广到连续形式^[1]：

$$g = \left[\iint_{-\infty}^{\infty} w(x, y) dx dy \left[\iint_{-\infty}^{\infty} k(x, y; \lambda, \theta) \right] \right]$$

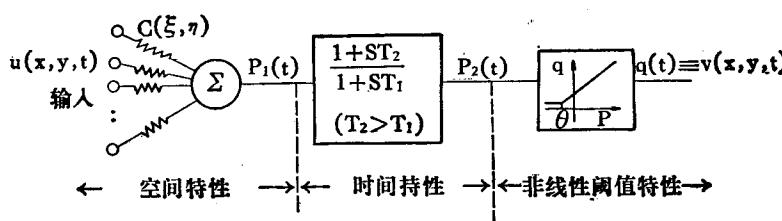


图 2 Rodieck 的模型

符号说明见正文

$$\times a(\lambda, \theta) d\lambda d\theta \Big]_\alpha \Big]_\beta.$$

在此基础上，对这一模型的空间频率特性作了一些讨论和研究^[2]。

在 1965 年 Rodieck 提出^[3]，视网膜内兴奋性突触分布和抑制性突触分布都呈正态分布形式，但各自的峰值和方差有一定关系时，可分别代表开光中心感受野和撤光中心感受野。这一假设和论点，现已为许多作者所采用，如 Legency 在计算感受野反应时就使用了上述假设，看来 Rodieck 的假设具有其合理性。

Rodieck 在研究猫的视网膜神经节细胞对于外界光刺激的反应时，使用的模型如图 2 所示。

这一模型表示在输入刺激 $u(x, y, t)$ 作用下，经过 $C(\xi, \eta)$ 的空间总和（其中 $C(\xi, \eta)$ 就是二个空间正态分布之差的形式），模型的第一级输出为

$$p_1(t) = \iint c(\xi, \eta) u(x + \xi, y + \eta, t) d\xi d\eta.$$

再经过一个传递函数为 $H(S) = \frac{1 + T_2 S}{1 + T_1 S}$ 的环节，以及一个非线性阈值元件，最后就是节细胞的输出。这一模型对于某些刺激图形作用下，猫的视网膜神经节细胞的反应，有良好的符合。

到了 70 年前后，以视系的信息预处理为对象，先后提出了十来个数学模型。如日本安田稔和樋渡提出一个能解释某些视网膜时空特性的模型^[4]：

$$y(x, t) = \int_0^t \left[\iint_{-\infty}^{\infty} W(x - \xi, t - \eta) v(\xi, \eta) d\xi \right] d\eta$$

$$z(x, t) = \Phi [y(x, t)]$$

其中 $v(\xi, \eta)$ 为输入， $y(x, t)$ 为节细胞的输出，而 $\Phi[\cdot]$ 为一非线性阈值运算，即

$$\Phi[y] = \begin{cases} y - \theta & \text{当 } y \geq \theta \\ 0 & \text{当 } y < \theta \end{cases}$$

而

$$W(x, t) = \begin{cases} W(x, t) & (t \geq 0) \\ 0 & (t < 0) \end{cases}$$

它是由感受细胞的传递函数 $R(x, s)$ 和其他细胞之传递函数 $U(x, s)$ 卷积而成，根据拉氏变换之卷积定理，可写成：

$$W(x, s) = R(x, s) * U(x, s).$$

其中

$$R(x, s) = \frac{\delta(x)}{s\theta + 1} \quad (\theta \text{ 是时间常数})$$

$$U(x, s) = F(x, s) - H(x, s)$$

上式中 $F(x, s)$ 是兴奋性作用， $H(x, s)$ 是抑制性作用，当 $F(x, s)$ 取 $K^+(x) e^{-s \cdot D - s \cdot a|x|}$ 或

$$K^+(x) \frac{1}{s(D + a|x|) + 1}, \quad H(x, s) \text{ 取 } K^-(x)$$

$$\cdot e^{-sT - s \cdot b|x|} \text{ 或 } K^-(x) \frac{1}{s(T + b|x|) + 1}, \quad \text{而}$$

$$K^+(x) = \frac{1}{2\nu} e^{-\frac{|x|}{\nu}} \quad (\text{或 } K^+(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\nu} e^{-\frac{x^2}{2\nu^2}}) \text{ 及}$$

$$K^-(x) = \frac{1}{2w} e^{-\frac{|x|}{w}} \quad (\text{或 } K^-(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}w} e^{-\frac{x^2}{2w^2}})$$

时，所计算的一些结果与生理学实验比较接近。作者认为该模型还能模拟一些心理现象，如 Mach 现象等。

Zorkoczy (1970) 提出一个比较详尽的猫视网膜的预加工模型^[5]，并在电子计算机上加以模拟，与生理学实验进行了比较。由于该模型使用了众多符号，故不在此赘述。

此外，Zacin (1970)，福岛 (1970)，Tate 和 Woolfson (1971)，Foster (1971)，Зозуля 等等都陆续提出模型。

福岛的模型不限于视网膜，还包括视皮层。其中感光细胞到节细胞层之间的函数关系是用下式刻划的：

$$\mu_1(x, y) = \varphi \left\{ \iint_s c(\xi, \eta) \mu_0(x + \xi, y + \eta) d\xi d\eta \right\}$$

其中 $c(\xi, \eta)$ 是这两层之间的联系函数， $\varphi \{ \}$ 是非线性阈值函数。整个模型包括五个层次，分别对图形中不同特征加以提取，该模型也在计算机上加以模拟。

综上所述，这些视网膜的数学模型，大都具备下列这些运算：

(1) 上层细胞对于来自下层细胞的输出进行空间总和，因此，一般都含有一个对 (x, y) 的积分运算 $\iint d \times dy$ 。在线性系统的假设之下，可用一卷积公式表示。

(2) 反映神经节细胞的阈值特性的一个非线性运算：

$$\Phi(y) = \begin{cases} y & \text{当 } y \geq \alpha \\ 0 & \text{当 } y < \alpha \end{cases}$$

(3) 在一些描述时间特性的模型中，还引进一个时间传递函数，有时是一个惯性环节。

(4) 这些模型大都是有层次的一个网络系统，有的是三层，有的是五层。

从图象信息预处理的角度看来，上述模型大都试图反映动物视觉系统的这样一些功能：

(1) 由于这些模型都具备空间总和的能力，以及阈值运算的作用，因此在一定空间范围内和时间范围内，对于输入讯号进行一定的积累，从而可抑制输入中的噪声。

(2) 由于这些模型中的联系密度函数(或称点扩散函数， δ 函数之输出或称脉冲响应)，多数采用二个正态分布之差的形式，或者中间是一个兴奋区两侧辅以抑制区的空间配置，这种方式保证了输入图形经过网络加工后，能进行边框突出，或从空间滤波器的语言来说，保证了图形中高频分量的通过，抑制了直流分量。或者从实践 (x, y) 上考虑，对图形进行了类似空间微分 ($d^2/dxdy$) 的运算。

(3) 这些模型虽然都是多输入多输出的网络，但是输入端(感受细胞)的个数都是大于输出端(节细胞)的个数，输入图形的信息在一定程度上进行了变换和压缩。

视网膜的电子模型

用电子学方法模拟研究视系中信息预处理的工作，比数学模型工作开始得要早些。

Herscher 和 Kelley 在美国空军资助下于 1963 年最早制成一个蛙视网膜的功能模型^[6]，这是基于 Lettvin 等人的工作而制成的电子模

型。这一模型由七个相继联结的加工层组成，分别提取图形中以下四种特性：(1)图形的边缘；(2)曲率检察；(3)运动方向检察；(4)变暗检察。输入图形经处理后按上述特性加以保存和显示，这一过程类似于蛙视系中进行的过程。该模型有 1,296 个输入感受器，648 个双极细胞，使用了 32,000 个电路元件，3,793 个光导管和 2,652 个氖灯，可进行 4,580 种逻辑运算。耗资 20 万美元。这一模型对于图形识别中的特征提取，以及图形处理中的平行加工方式，是一个较早的探索。据说这一模型在某些特殊场合（如空中交通管理等）有一定实用意义。

1965 年中国科学院生物物理所亦制成一个模拟蛙眼某些功能的电子模型（见前面脚注），这一模型由若干个光敏元件作为感受器，采用某些逻辑线路，可以区分二种形状的物体（一种瘦长，另一种横宽），以及认出一种运动方向。因而对于在一定距离上沿其一方向运动的某种形状的物体，作出反应。并有一个极简单的提前量计算装置。由于当时元件器件上的条件限制，这仅仅是一个示范性的模型。

美国道格拉斯航空公司从 1963 年开始到 1967 年 2 月，构造成功一个模拟鸽眼视网膜的电子模型^[7]。这一模型可分成三大部分，由光敏元件构成的接受器，信息加工部分和显示装置。其中共使用了 381 个 Harmon 式人工神经元，这种神经元具有空间总和；全或无律；阈值特性，不应期；时延等时间特性。该模型基本上反映了鸽眼中的六类检察器：亮度；边缘；曲率；运动方向；垂直边和水平边。模型的制作者对“运动方向”检察器特别感兴趣，并认为这一类模型对于设计特殊用途的雷达（如警戒雷达）有一定参考价值。

日本广播协会（NHK）的安田、福岛于 1971 年制成一电子模型，有 700 个光敏元件，输出也是 700 个，采用均匀阻抗网络技术，避免了元件之间大量的错综复杂的插接。这一模型可显示某些心理现象，如 Mach 现象等。

此外象柏林自由大学 Ekmiller 等也都制成视网膜的电子模型。

综上所述，这些电子模型大都具有一定的特征提取能力，并包括对图形的某种预处理功能，在技术上采用阵列式的感受元件，系统结构是分层、平行加工方式的。但是，由于当时元器件条件的限制，早期的电子模型基本上都是用电子管、半导体构成，体积庞大，例如第一个蛙眼模型体积达 1.8 立方米，限制了推广使用，以及一些复杂功能的实现。随着大规模集成电路等元器件的迅速发展，预计会出现新一代的电子模型。但早期模型在探索图像处理的新途径方面，是有它的历史功绩的。

讨 论

1. 视觉系统是一个有层次的组织结构，特别在高等动物的视觉系统犹为明显，它的功能也是层次越高越复杂。例如猫的视网膜只对局部光亮或暗进行提取，到了视皮层则区分出简单感受野，复杂感受野，超复杂感受野 I 和 II 型。功能越来越复杂和抽象。简单感受野只对一定朝向的图形特征敏感，而且对于图形的所有位置有严格要求，但超复杂感受野中有的细胞只对一定角度的图形感兴趣，而对于图形出现的具体位置并不苛求。

人的视网膜上的感受细胞大约 130×10^6 个（包括柱状细胞 125×10^6 个，锥状细胞 $4-7 \times 10^6$ 个），而神经节细胞（神经纤维数）只有 10^6 根，形成 130:1 的比例。当然这一比例在整个网膜上并非是均一的，在黄斑区大致上是一个锥细胞对一个节细胞，而外缘部分则形成 250 个柱细胞及若干锥细胞对一个节细胞。有人估计^[8]，视觉系统输入端（感受细胞）的容量至少有 10^8 比特/秒，而视神经纤维上的信息容量大约只有 10^6 比特/秒，而皮层的感知端每秒只有几十比特。至于其他动物也有类似的大量的信息压缩过程。

因此，有一种观点认为图象在视系中的加工处理是逐级增加的，上级对来自下级图象信息中的冗余进行去除，例如 Barlow 等认为：“动物感觉通道中的许多特性，诸如适应性、侧抑制、运动方向选择性，都可理解为减少输入信息

的冗余的手段。这一问题的中心思想是高级部分对于低级部分来的信息强调其奇异数和不连续性，而利用信号中的规律性来进行处理”^[9]。

那么图象信息是如何进行压缩的呢？有一种观点认为，动物对于环境中与它生存有关的图形特征进行抽提，Lettvin 等人就是持这一观点，他们用组织学和电生理方法研究青蛙视系，认为蛙网膜上存在五类检察器，其中“昆虫检察器”就是对昆虫状物体敏感，可引起它的捕食反应，而另一类检测器对于大的移动物敏感，这类检察器意味着它的天敌的逼近，引起逃避反应。Ewert 关于蟾蜍视系的电生理和行为实验也表明这一点，蟾蜍对于水平长条引起捕食反应；而对垂直长条引起逃避反应。另有人证明，猴的颞下皮层有些细胞具有高度特异性，例如有的专门对向上举着的猴手影子敏感，由于这些高度特化的细胞是由许多下层及更下层细胞向它提供信息，因此有人称那些高级特化细胞为“老祖母”细胞。诸如此类的工作还有很多。这些实验表明，图形中某些特征引起视系中某类细胞的活动，甚至导致某一行为方式的出现。这种观点虽有一定实验依据，但总有“目的论”的嫌疑。再则，用它来解释低等动物的反射性动作比较有效，至于高等动物的高级识别活动，就不那么显而易见的了。

在60年代下半期，视觉研究中盛行一种“滤波器”观点，认为视系中存在一些平行的空间频率通道，分别选择性地对某一频率敏感，在这些通道上各级细胞的级别越高选频越严，带通越窄。这一方面的工作只能说明：视系中的各级感受野可能是按图形中的“空间频率”成分进行编码的。至于图形识别活动是否是在频率域上进行的呢？似乎还没有下这个结论。

2. 视系是一种平行加工系统，对图形中的不同性质的信息成分由各专用通道进行平行传送和处理。早期的实验表明，网膜上的一些细胞对图形的空间反差敏感，而另一些细胞对于运动刺激敏感，而后来关于 x 型和 y 型细胞的研究表明，一类细胞对于瞬态刺激 (phasic 式，相当于一个时间微分器) 敏感，另一类对于持续

刺激 (Tonic 式的) 敏感。因此，现在一般倾向于认为，视系对于图形信息 $U(x, y, t)$ 中的时间特性和空间特性，分别编码，由专用通道传送，用于不同的目的。在人的视网膜上，中央凹的功能基本上是形状分辨、颜色感觉，向周缘部分主要管运动检察。

在颜色的感知上也存在平行通道。不仅在人的视网膜上存在三类不同吸收光谱的感受细胞，而且在某些动物身上用电生理方法找到几类对不同波长敏感的神经节细胞。如果我们用 R 和 G 分别代表红光和绿光，C 和 S 分别代表感受野的中心和外周，用 + 号和 - 号分别代表用某种颜色的光刺激感受野某一部位引起的是兴奋性反应或抑制性反应，在猴的侧膝体上常见这样四种类型的细胞：(RC+, GS-), (GC+, RS-), (RC-; GS+) 和 (GC-, RS+)。在金鱼的视网膜的节细胞普遍存在：(RC+, GS+, GC-, RS-) 和 (GC+, RS+, RC-, GS-) 型的反应，这些细胞分别对于绿背景上的红点和红背景上的绿点有最大的反应^[10]。

人的网膜上的感受细胞分成二类：柱状细胞和锥状细胞，分别用于暗视觉和颜色（昼）视觉，这也是二套分别适用于不同光强水平的工作系统。

在兔的视网膜上发现，运动方向感受野的敏感方向大致上呈直角坐标的方式，分别检测互相垂直的运动方向，分别控制眼球的二个方向的运动。

从以上这些事实看来，视系中存在多种平行通道，这种平行加工方式从视网膜就开始了，不仅对图形中的时间特性和空间特性进行平行提取和处理，而且对于其他参数，如光强、波长等等参数也采取平行处理的方式。到现在为止，也有一些研究工作是讨论和模拟视系处理信息的平行加工方式的^[11]。

3. 视觉系统的研究最终不可避免地要遇到学习和记忆的问题。反过来通过视系的研究也为解决生物学中最后难题之一（学习和记忆），提供资料和启发。六十年代以来对视系的发育过程十分感兴趣，发表许多工作，简单说来二种

观点，一种认为视觉系统的结构和功能是由遗传密码决定的，是先天的，另外一种认为是后天的，可以改变的。两种观点各有一定的实验依据。例如有人把小猫出生后刚睁开眼时把一只眼的上下眼睑缝起来，只能用另一只眼看东西，过几星期后记录它的视皮层上细胞的反应，发现几乎所有的细胞都仅对另一眼来的刺激有反应。如果几周后又把缝上的眼剪开，同时把另一只眼缝上，几周后再做实验，记录到的细胞又变成仅对先缝后打开的眼的刺激有反应。如果小猫生下来后放在特殊的环境中饲养，让它只能看到单一的视觉图形（如只能看到水平条纹），几周后对猫皮层单细胞研究，证明它只对水平条纹敏感。这些以及其他大量资料令人信服地证明，视觉系统，特别是个体发育的早期，具有很大的可塑性。这种可塑性是动物适应外界环境的神经基础，也是前述特征检察器的形成基础。

从神经生理的角度来看，可以把记忆（信息贮存）考虑为脑胚胎发育的能力在成年动物身上的继续延伸，是神经网络的部分修改，这种修改是按个体最常用的方式在某一点或某些方向进行的。幼年动物视系可塑性实验表明，神经网络的突触联系可在一定条件下改变和恢复。

学习过程就是接通新的神经联系的过程。这种突触选择机制在动物早期生活中起作用，在成年个体仍部分地保存，但在整个生命过程中这种能力越来越弱。总之，视觉过程的研究是脑功能研究的一部分。视觉图形识别的研究不与学习和记忆问题联系起来，是很难深入下去的。

参 考 文 献

- [1] 汪云九：生物化学与生物物理学报，1978年第10卷，第1期，第1页。
- [2] 汪云九：生物化学与生物物理学报，1979年第11卷，第1期，第1页。
- [3] Rodieck R. W.: *Vision Res.*, 5, 583, 1965.
- [4] 安田稔、樋渡清二：电子通信学会论文志, 53-c, 823, 1970.
- [5] Zorkoczy P. I.: *Computers in Biology and Medicine*, 1, 97, 1970.
- [6] Herscher M. B. et al.: *IEEE-MIL-7(2—3)*, 98, 1963.
- [7] Runge R. G. et al.: *IEEE-BME-15(3)*, 138, 1968.
- [8] Zeevi Y. Y. et al.: *Signal Analysis and Pattern Recognition in Biological Engineering*, p. 261, 1975.
- [9] Barlow H. B. et al.: *Science*, 177, 4049, p. 567, 1972.
- [10] Gross E. E.: *Methodologies of Pattern Recognition*, 1969.
- [11] Caianiello E. R.: *New Concepts and technologies in parallel information processing*, 1975.

〔本文于1978年11月20日收到〕

神经元和神经网络的模拟

金 贵 昌

（中国科学院生物物理研究所）

前 言

在科学的研究中，构造模型是解释自然现象和探索自然规律的一种间接但有效的方法。所谓模型是指与所模拟之物功能相似，但其结构和来源不同。神经模拟总是伴随着实验神经生理学的实验设计、测量、描述和解释而产生，对神经生理学家来说，神经模拟的目的是：一、对提出的假说作初步检验；二、把不同的生理资

料进行概括和统一；三、引导设计新的生理实验。随着对神经系统信息加工研究的日益重视，理论研究就增长了重要性。理论神经生理学家应用各种各样的工具和技术来研究膜，逼真地模拟单个神经细胞以及神经网络的作用。有些问题只用目前的实验技术是不能完全解决的，在这种情况下，模型成为生理实验的补充。从目前神经模拟所获得的进展可以预料，神经模拟在神经生理学研究中将日益增加其影响。