

昆虫视觉定量行为生物学研究进展

张少吾

(中国科学院生物物理研究所, 北京)

提 要

定量行为学的研究是在宏观水平研究感觉信息的输入与行为反应输出之间的相互关系。本文主要介绍了用定量行为学方法对昆虫运动知觉, 定向行为, 图形背景分辨以及自由飞行条件下跟踪、追逐行为研究进展的情况。

一、昆虫运动知觉模型的研究

五十年代末到六十年代初, 西德科学家通过视动反应来研究昆虫的运动知觉问题。昆虫视动反应是昆虫对运动的视觉刺激所产生的诱发行行为反应, 它反映了输入和输出之间的联系。

在早期的昆虫视动反应研究中, 采用了很轻的Y字形的灯草球来定量地记录昆虫的视动反应。为了便于分析, 视觉刺激采用绘有垂直朝向对比度条纹的旋转圆筒。

根据实验结果, 西德的 Reichardt 提出了基于自相关原理的方向运动检测模型^[1], 这个模型的基本思想是把二个接受器上先后接受到的同一时间序列信号进行相关比较, 由此可确定反映运动信息的、在二个接受器上信号的时间延迟。在建立模型时, 需把首先接受到的光流信号在该通道中保持足够长的时间, 使它能与第二个通道接受的光流信号进行比较。甲虫视动行为反应的输出在时间域中可以表示成:

$$R = \int_0^{\infty} W_{DF}(\eta) \int_0^{\infty} W_{DH}(\xi) \Phi_{GG}(\eta - \xi - \Delta t) d\xi d\eta - \int_0^{\infty} W_{DH}(\eta) \cdot \int_0^{\infty} W_{DF}(\xi) \Phi_{GG}(\eta - \xi - \Delta t) d\xi d\eta \quad (1)$$

式中 Φ_{GG} 表示目标光流 $G(t)$ 的自相关函数,

W_{DF} 表示垂直通道中的权函数, W_{DH} 表示交叉通道中的权函数。甲虫视动反应的输出在频率域中可以表示成:

$$R = \frac{1}{2} \int_{-\infty}^{\infty} Y_D \cdot Y_D^* \cdot [Y_F \cdot Y_H^* - Y_F^* \cdot Y_H] \cdot S(\omega) \cdot \exp(i\omega \cdot \Delta t) d\omega \quad (2)$$

式中 Y_D 、 Y_F 和 Y_H 是相同下标滤波器的传递函数; Y^* 表示 Y 的共轭; $S(\omega)$ 是 $G(t)$ 的功率谱密度; ω 为角频率, 它与刺激图案的空间波长 λ 有关, $\omega = \left(\frac{2\pi}{\lambda}\right) \cdot w$, w 为角速度。由此可以看出, 反应 R 依赖于刺激图案的二个参数, 即运动的角速度 w 以及表征图案空间结构特征的功率谱密度 $S(\omega)$, 反应也依赖于系统滤波器 D 、 F 、 H 的传递特征。该数学模型对于给定的输入视觉刺激图案, 可以预测甲虫的视动反应。这个模型是定量行为分析研究的早期成果, 该原理已应用到工程技术上。

关于运动检测的问题, 还有 Barlow 和 Levick 对兔视网膜神经节细胞研究提出的基于与非逻辑运算原理的方向运动检测模型^[2], Ullman 等提出的人和动物视觉运动检测模型^[4]。然而能实现方向运动检测的最小单元, 它们都是对二个感受器接受到的信号进行非线性的运算, 二个通道间的相互连接与相互作用是不对称的。

二、昆虫定向行为的研究

当一个仅占有局部视场大小的目标与昆虫之间有相对运动时,可以诱发定向的行为反应。这可以通过检测各个自由度运动,作为视动反应的输出来进行研究。在六十年代西德马克斯普朗克生物控制论研究所研制了一种扭力补偿装置,它能在开环或闭环的条件下测量视动反应的扭力^[2]。近年来还发展了多个自由度运动同时检测的装置,例如,意大利热那亚生物物理与生物控制论研究所发展了一种基于磁悬浮原理的可同时检测三个旋转自由度运动及三个位移自由度运动的装置,西德慕尼黑的行为生理研究所也发展了一种可同时检测多个自由度运动动力矩的装置。

利用这类装置西德的科学家对家蝇的定向行为进行了以下问题的研究:

1. 导致视觉定向行为且对方向敏感的运动扭力分量

根据牛顿定律,蝇的扭转运动的运动学方程可以表示为:

$$\Theta \cdot \ddot{\alpha}_f + K \cdot \dot{\alpha}_f = R \quad (3)$$

式中 Θ 为转动惯量, K 为空气动力学系数, α_f 、 $\dot{\alpha}_f$ 、 $\ddot{\alpha}_f$ 分别代表蝇长轴的水平角位置,角速度和角加速度, R 表示从零时刻后加在蝇上的恒定的旋转扭力。对于家蝇(*Musca domestica*)其转动惯量 Θ 值非常小,到20ms时基本上已达到了最后恒定值。因此如果不考虑角位置 α_f 的快变过程的话,因此可以忽略 Θ 不计,(3)式简化成为:

$$K \dot{\alpha}_f = R \quad (4)$$

此式表明瞬时角速度 $\dot{\alpha}_f$ 近似地正比于蝇所产生的瞬时扭力。

在测量蝇的由运动视觉刺激诱发的扭力分量时,视觉刺激采用低对比度的噪声般图案的圆筒,这种图案中没有吸引蝇的边缘轮廓。当圆筒以速度 $\dot{\alpha}_p$ 旋转时,蝇将跟随运动,其方向与圆筒运动方向相同,在闭环条件下其速度为:

$$\dot{\alpha}_f = G_p \cdot \dot{\alpha}_p \quad (5)$$

式中 G_p 为闭环条件下系统的增益。在实验中

实际的视觉刺激为在视网膜上光流的速度 $\dot{\phi}$:

$$\dot{\phi} = \dot{\alpha}_p - \dot{\alpha}_f \quad (6)$$

$\dot{\phi}$ 表示运动检测系统的误差信号。 $\dot{\phi}$ 的值可以很小,但对于运动控制系统它不会等于零,不然将不会诱发扭力。根据(4)式诱发的扭力可以表示成:

$$R_{ds} = K \cdot \dot{\alpha}_f \quad (7)$$

R_{ds} 表示对方向敏感的扭力成分,它取决于视觉刺激圆筒运动的方向。

在开环条件下,由于蝇被固定在某个位置上,因此 $\dot{\alpha}_f = 0$,视觉刺激圆筒转动的速度 $\dot{\alpha}_p$ 等于网膜上光流的速度 $\dot{\phi}$,此时方向敏感的扭力分量可表示为:

$$R_{ds} = r_p \cdot \dot{\phi} \quad (8)$$

利用(4)式我们可以建立系统输出和输入之间关系的表达式:

$$\dot{\alpha}_f = (r_p/K) \cdot \dot{\phi} \quad (9)$$

系数 r_p/K 表示开环系统的增益。

2. 导致视觉定向行为的位置扭力分量

在测量蝇由于视觉刺激的位置诱发的分量时,视觉刺激的图案采用在均匀的白色的圆筒上有一黑色的垂直条纹,这种视觉图案与前者不同,它具有明显的边缘轮廓。当圆筒以一定的速度 $\dot{\alpha}_p$ 旋转时,可以观察到 $\dot{\alpha}_f = \dot{\alpha}_p$ 的角速度扭转,此时网膜光流速度为零,即误差信号 $\dot{\phi}$ 为零,这与前面所说的运动控制系统不同,此时蝇使用了位置控制机制。蝇为了跟随这种刺激图案圆筒运动,蝇必定诱发了一种取决于视觉刺激位置的扭力分量,记作 R_{ps} 。应用(4)式可以得到:

$$R_{ps} = K \cdot \dot{\alpha}_f = K \cdot \dot{\alpha}_p \quad (10)$$

在实验中观察到位置诱发的扭力分量使误差信号 $\dot{\phi} = 0$,然而蝇的长轴方向 α_f 与刺激目标的位置 α_p 之间误差角 ϕ 是圆筒速度 $\dot{\alpha}_p$ 的函数,在一定的 $\dot{\alpha}_p$ 的范围内,两者之间呈现正比的关系^[3]:

$$\phi = \frac{K}{\beta_p} \cdot \dot{\alpha}_p \quad (11)$$

式中 β_p 是与视觉刺激图案特性有关的参数。由(10)式和(11)式,我们可以得到位置诱发的

扭力分量 R_{ps} 与误差角 ψ 之间的关系:

$$R_{ps} = \beta_p \cdot \psi \quad (12)$$

当目标刺激以非均匀的速度运动时,网膜上光流的速度 $\dot{\psi}$ 也不为零,因此由于目标诱发的扭力是由二个分量组成的。

3. 家蝇定向行为的唯象学方程

当无任何刺激的情况下,蝇也不是完全按照直线过程飞行,因此可以认为有一种还不很清楚的内部因素,由它产生的扭力成分记作 R_{INT} 。因此蝇的扭力可以由三个成分来描述:

$$R = R_{ds} + R_{ps} + R_{INT}$$

根据(8)、(10)及(12)式,可以得到以下的方程:

$$K\dot{\alpha}_t = \gamma_p \cdot \dot{\psi} + \beta_p \cdot \psi + R_{INT} \quad (13)$$

如果把转动惯量考虑在内,(3)式可以写成:

$$\Theta \cdot \ddot{\alpha}_t + K \cdot \dot{\alpha}_t = \gamma_p \cdot \dot{\psi} + \beta_p \cdot \psi + R_{INT} \quad (14)$$

用(13)或者(14)式可以从蝇视网膜上视觉目标的位置和速度的时间过程来预测蝇的角速度 $\dot{\alpha}_t$ 和加速度 $\ddot{\alpha}_t$ 的时间过程。

通过行为实验测量,当蝇在均匀的照明环境下,它是以随机的方式环视四周,并以相同的概率向各个方向飞行,这时记录到的扭力信号 $N(t)$ 是一个平稳的、期望为零的高斯分布。实验还表明当一对比度目标(例如黑色的条纹)与蝇没有相对运动时,它不会影响蝇的扭力信号,这说明稳定的网膜象不会诱发定向行为^[6]。

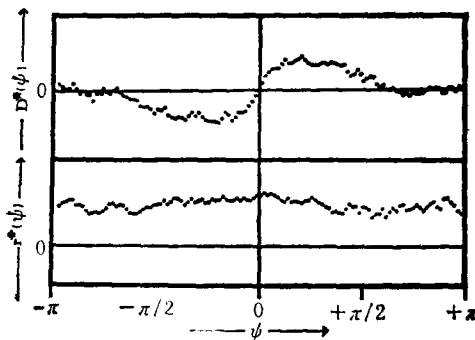


图1 扭力的位置分量及运动分量

$D^*(\psi)$ 是由实验测量得到的对方向不敏感的由位置诱发的扭力分量, $r^*(\psi) \cdot \dot{\psi}$ 是对方向敏感的由运动诱发的扭力分量

然而只要对比度图案与蝇的视网膜有相对

运动时,蝇就能朝向并凝视和跟踪黑色的条纹。通过行为实验测量,由于目标诱发的扭力分量与误差角之间仅在小误差角范围内呈现线性关系。在整个视场中与 ψ 呈现非线性的关系,记作 $D(\psi)$ 。与此相仿由运动诱发的扭力分量也只在误差角速度 $\dot{\psi}$ 较小时呈现线性的关系,在大误差角速度 $\dot{\psi}$ 亦呈现非线性关系,该函数用 $r(\psi, \dot{\psi})$ 表示。图1中给出了实验测量的 $D^*(\psi)$ 和 $r^*(\psi, \dot{\psi})$ ^[7,8]。

将 $D^*(\psi)$ 和 $r^*(\psi, \dot{\psi})$ 代入方程(14),我们可以得到描述蝇水平定向行为的唯象学方程^[9]。

$$\Theta \cdot \ddot{\psi} + K \cdot \dot{\psi} = S(t) - D^*(\psi) - r^*(\psi, \dot{\psi}) + N(t) \quad (15)$$

式中 $S(t) \equiv \Theta \cdot \ddot{\alpha}_p + K\dot{\alpha}_p$, 表达了目标的运动规律, $N(t)$ 为一高斯随机过程表达了 R_{INT} 的扭力成分。

这是一个随机过程的非线性方程,它描述了控制蝇定向飞行的平滑的凝视和跟踪系统的基本结构。蝇的视觉系统执行了两项基本运算,一是抽提目标位置的信息 $D(\psi)$, 另一个是计算目标运动的信息 $r(\psi, \dot{\psi})$ 。

同样也可以导出描述高度定向行为的唯象学方程^[10]:

$$m \cdot \ddot{Z} + K \cdot \dot{Z} + r_\theta \cdot \dot{\theta}(Z) + L(\theta(Z)) = N_\theta(t) \quad (16)$$

式中 m 是蝇的质量; Z 是高度; $\theta = \text{tg}^{-1}(z/d)$ 是俯仰误差角 (d 表示目标与蝇的距离); K 是与这个自由度运动有关的空气动力学系数; $L(\theta)$ 是与目标高度瞬时位置有关的函数; $r_\theta \cdot \dot{\theta}(z)$ 是与目标俯仰速度有关的项。

在已知 $N(t)$ 和 $D(\psi)$ 的函数表达形式后,从图1可知当 $-30^\circ \leq \psi \leq 30^\circ$ 时, $D(\psi)$ 与 ψ 呈线性关系,假设它的斜率为 β , 方程(15)的解可以用渐近的概率分布表达:

$$\rho(\psi) = \sqrt{\left(\frac{1}{2\pi\sigma^2}\right)} \cdot \exp(-\psi^2/2\sigma^2) \quad (17)$$

式中 σ^2 为:

$$\sigma^2 = \frac{A}{\beta(K + r^*)} \times \frac{K + r^* + \gamma \cdot \theta}{\beta + (K + r^*)\gamma + r^2\theta} \quad (18)$$

当 $N(\tau)$ 为白噪声极限的情况, $A = c\tau$, $\tau \rightarrow \infty$, 上式成为:

$$\sigma^2 = \frac{c}{\beta(K + \tau^*)} \quad (19)$$

式中 c 为白噪声的谱密度。从 (18) 与 (19) 式可以知道, 当 β 和 τ^* 增加时, 导出一个更好的稳定的凝视(较小的 σ 值), 对于凝视的必要和充分的条件是 $\beta > 0$ 。该理论模型可以很好的预测蝇在不同刺激条件下凝视目标的行为^[9]。

三、图形背景分辨问题的研究

从七十年代后期开始, 西德生物控制论研究所的科学家们进行了图形背景分辨问题的研究。在这种实验中, 蝇视网膜上的光流场包括图形和背景两部分, 更接近于既有场景又有运动目标的情况。实验装置还是采用扭力补偿装置, 然而视觉刺激模式由图形和背景两部分组成, 且两者都是采用 Julez 的随机纹理图案, 背景充满圆筒的 360° 视场, 图形放在背景的前

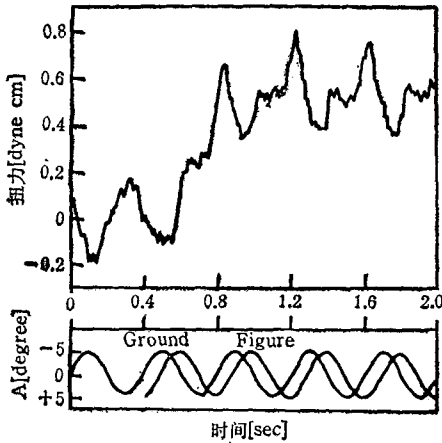


图2 在图形背景实验中测试蝇的典型反应^[13]

图形宽度 (12°) 为随机纹理状的图案, 在背景前方位于 $\psi = +30^\circ$ 的位置处, 背景由相同的随机纹理构成充满 360° 的视场。图形与背景按正弦规律振荡运动, 频率皆为 2.5Hz , 振幅为 $\pm 5^\circ$, 图形与背景振荡运动的时间过程画在图的下方, 在 0.4 秒时图形的位相比背景的位相滞后 90° 。图的上部是在这些条件下测得的典型扭力反应。

方仅占局部视场, 它是一个宽度为 5° 的垂直条, 图形与背景的运动规律可以单独设置。采用这种视觉刺激图案, 当背景和图形两者间无

相对运动时, 图形被淹没在背景中, 被测试的动物是无法从背景中分辨出图形来的。例如背景和图形都作正弦振荡运动且同步时, 蝇亦作正弦振荡运动, 但当图形振荡运动的位相与背景不同, 即有相对运动时, 就可以看到蝇的扭力反应是由运动的背景和图形两部分的贡献构成的(参看图 2)。由图 2 可见反应的周期与图形背景振荡周期相同为 2.5Hz , 整个平均扭力反应升高, 意味着蝇被右边的图形所吸引。通过对一个刺激周期的动态扭力反应进行付里叶分析可知, 尽管图形非常狭窄, 宽度仅为 5° , 而背景充满全视场, 但图形与背景对于动态扭力反应的贡献是相当的, 由此推测在神经网络中存在一种提高图形刺激的贡献, 抑制背景刺激贡献的机制。另外当图形的宽度改变时, 对于平均扭力反应并无影响, 由此推测在神经网络中有一种增益控制的机制, 以至于图形宽度变化时, 对平均扭力反应的输出并无影响。

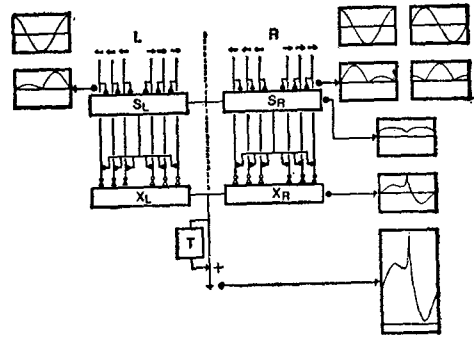


图3 图形背景相对运动分辨模型^[14]

L, R 表示左右眼, 每侧输入来自基本运动检测器, 它包括对向前运动选择性反应(记为 \rightarrow) 和向后运动选择性反应(记为 \leftarrow) 二种。 S_L, S_R 为一对大视野神经元(称作池细胞), 它总和运动检测器的输出 (\rightarrow 兴奋性连接), 同时接受从对侧池细胞来的输出。 X_L, X_R 为另外一对大视野的神经元, 池细胞 S_L (或者 S_R) 的输出在每个基本运动检测器与 X_L 细胞 (或者 X_R 细胞) 发生突触连接前产生分流抑制作用。 T 环节对来自 X_L, X_R 的输出执行滑动平均运算。

根据以上定量行为分析的实验结果, Reichardt 等已提出了一种图形背景相对运动分辨模型^[14] (见图 3)。这个模型的输出和输入的关系可用下式来表示:

$$R = \frac{\sum_{i=1}^N x_i^2}{\left(\beta + \sum_{i=1}^N |x_i|^q\right)^2} \quad (20)$$

这个模型可以预测图形和背景皆作正弦振荡运动,两者有不同的振荡振幅和位相时,蝇的动态扭力反应。

目前还在继续对图形背景分辨的问题进行研究。由于运动检测器的输出不仅依赖于视觉刺激图案运动的方向和速度,而且也依赖于与图案空间特性有关的功率谱密度(参看公式(2)),当图形背景具有不同的空间结构特性时,图形背景分辨是如何完成的正在进行研究。以往用定点分析的行为实验,绝大部分局限于单个自由度的运动,视觉刺激也采用单一的分量(例如仅仅围绕垂直轴转动的竖条纹)。采用包括多个分量复合运动视觉刺激的实验和分析也在进行中。目前提出的图形背景分辨模型能否预测蝇作直线运动的情况?在该模型中如何引入图形的位置信息,使该模型不仅能回答有无目标存在,而且还能回答目标在哪里以及是不是“有意义”的目标等问题还需进行深入的研究。另外从神经生理学和组织学的角度试图发现能执行模型中运算功能的神经核团以及能进行非线性运算的突触机制的研究也在进行中[12,13]。

四、自由飞行定向、跟踪行为的研究

从七十年代中期,英国科学家 Land 和 Collett 采用摄影的方法开始了在自由飞行条件下,对蝇的定向跟踪行为进行了研究^[14]。此后西德科学家及我们实验室用两个摄影机从不同的角度同步进行记录或者只用一个摄影机,在实验箱的一侧放置一个镜面,这样也可以从不同的角度同时记录蝇的瞬时空间位置。从记录的底片上经过透视校正后可以得到在三维空间中的飞行轨迹(见图4),然后再对轨迹进行分析,可以知道后面跟踪蝇的飞行方向、速度、加速度以及与前面带头蝇的瞬时相对位置和相对速度之间的相互依赖关系,这也可以表示成

在跟踪蝇的视网膜上带头蝇光流的运动矢量是如何影响跟踪蝇的飞行方向、飞行速度矢量及加速度矢量的。

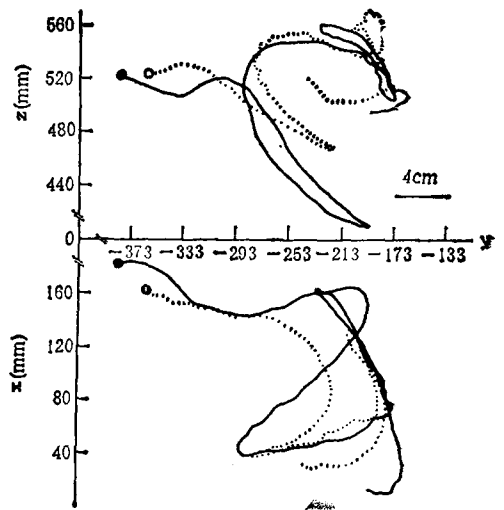


图4 追逐飞行的轨迹图

上半部给出了蝇在 $y-z$ 平面中追逐的轨迹; 下半部给出了蝇在 $x-y$ 平面中追逐的轨迹。虚线为带头蝇的轨迹; 实线为追逐蝇的轨迹; ○ 为带头蝇的起始位置, ● 为追逐蝇的起始位置。

1. 雄性家蝇的追逐行为及雌性家蝇的跟踪行为

西德科学家 Wehrhahn 通过自由飞行跟踪行为实验研究认为,无论是雌性家蝇还是雄性家蝇都能跟踪其它的蝇,通常把雄性家蝇跟踪雌性家蝇的行为称作追逐行为。实验结果表明雄蝇的追逐飞行控制系统的性能要远比雌蝇跟踪飞行控制系统的性能好^[15]。

在雌性家蝇跟踪行为中,雌蝇把它的体轴指向前面带头蝇的瞬时位置带头蝇的水平位置和俯仰位置确定了跟踪蝇的偏转角速度,输入变量与输出反应之间的延迟时间约为 30ms,另外雌蝇往往把目标捕获在腹区的小眼中。然而雄性家蝇的追逐行为与此不同,雄蝇追逐雌蝇的时间要比雌蝇的跟踪时间长得多,在追逐飞行轨迹中往往包含着若干次迅速改变飞行方向的片段。追逐的偏转角速度与带头蝇的瞬时位置亦存在依赖关系,但与雌蝇相比较,它以更大的偏转角速度及更短的延迟时间(仅为 12.5ms)

校正自己的飞行方向,在目标的误差角与雄蝇偏转角速度两者线性关系的增益系数比跟踪雌蝇要高,因此大大改进了跟踪的性能。在雄蝇追逐雌蝇时,雄蝇还利用了目标误差角变化率(即目标相对角速度 $\dot{\phi}$ 、 $\dot{\theta}$)及两蝇间的距离来控制它的飞行。除此之外在追逐行为中雄蝇是利用背前区的小眼来凝视追逐目标的,这也是与雌蝇的跟踪行为不同的。

美国加州理工学院的Wagner博士最近改进了记录技术,可以分辨出飞行蝇的瞬间位置及长轴方向^[16-19]。他确认当蝇在静止或运动的环境中追逐一个小的目标时,雄性或雌性家蝇的水平扭转和俯仰偏转运动是受视觉控制的,目标的水平误差角、俯仰误差角以及网膜上水平和垂直的目标速度都影响扭转行为,然而至少对于雄蝇来说,有一些至今还不知道的因素涉及在旋转运动控制中。在视觉制导追踪一个小目标的过程中,蝇围绕垂直轴的扭转运动是不均匀的,其长轴是由一连串间隙的扭转运动组成的,在这些扭转运动之间完全没有或者几乎没有扭转运动,输入输出之间连续性相关可以作为一阶近似来描述控制系统的特性。另外Wagner分析了垂直于体轴的横向运动,结果表明横向的位移运动是由于蝇的滚动和惯性所致,在跟踪和追逐行为中可以忽略。Wagner还研究了在有背景刺激条件下的自由飞行追逐行为,结果表明尽管背景在蝇的视网膜上也产生运动的光流场,但并不影响追逐行为。

2. 雄蝇追逐飞行的加速度矢量分析

最近我们实验室用高速摄影(200张/秒)分析了追逐飞行中雄蝇的加速度矢量与带头蝇的相对位置矢量和相对速度矢量之间的关系,实验结果表明,雄蝇利用了带头蝇相对的水平位置、俯仰位置和距离的信息,还利用了相对水平速度、俯仰速度和距离变化的信息。我们还阐明了当带头雌蝇位于追逐雄蝇视场中不同区域时对雄蝇加速度矢量的影响是不同的^[19,20]。

通过家蝇追逐与跟踪行为的研究,发现了两种性别家蝇行为的差别,从而开展了蝇的性特化光感受器及视觉系统比较生理与组织学的

研究。现已证实雄蝇复眼的背前区在进化过程中已经特化,它与复眼的其它区域不同,也和雌蝇相应的区域不同^[21]。这些结构特征是与雄蝇用背前区的小眼来追逐雌蝇是有关的,这些结构特征也可以作为一个线索来阐明雄蝇追逐飞行控制系统性能为何优于雌蝇跟踪飞行控制系统的性能。从雄蝇追逐行为研究中我们知道,从视觉输入到作出反应的时间是非常短暂的,作为视觉目标的参数是如何在视觉神经系统中经过信息加工、如此之快地被抽提出来并迅速作出反应的。从复眼视觉系统组织学研究的结果已经清楚,复眼的视网膜、薄板神经节、髓部神经节和视小叶神经节都呈现网膜般的规则排列的结构,相应单元之间有纵向的联系,各神经节之间亦有横向的联系,是一种平行加工的结构体系,对此进行研究无疑既具有理论的意义,又具有实际意义。

自由飞行条件下视觉制导行为的研究,昆虫所处的条件更接近自然条件下的情况,这种研究可把自然条件下的行为观察与非自然条件下的行为实验联系起来。自由飞行行为研究可对基于机理研究所建立的模型进行检验,也可提出进一步研究的问题,在视觉制导行为研究中这是一种有力的手段。

参 考 文 献

- [1] Reichardt, W.: *Sensory Communication*, Rosenblith, W. A. ed., 1961, 303.
- [2] 张少吾等:《生物化学与生物物理进展》, 1985, (2), 27.
- [3] Barlow, H. B. et al.: *J. Physiol.*, 1965, 178, 477.
- [4] Vllman, S.: *Computer*, 1981, 14, 57.
- [5] Virsik, R. et al.: *Biol. Cybern.*, 1970, 23, 83.
- [6] Poggio, T. et al.: *Kybernetik*, 1973, 13, 223.
- [7] Reichardt, W. et al.: *Naturwissenschaften*, 1973, 60, 122.
- [8] Reichardt, W. et al.: *Biol. Cybern.*, 1975, 18, 69.
- [9] Reichardt, W. et al.: *Quarterly Review of Biophysics*, 1976, 9(3), 311.
- [10] Wehrhahn, C. et al.: *Biol. Cybern.*, 1975, 20, 37.
- [11] Reichardt, W. et al.: *Biol. Cybern.*, 1983, 46(suppl.), 1.
- [12] Egelhaaf, M.: *Biol. Cybern.*, 1985, 52, 123.
- [13] Poggio, T. et al.: *MIT, A. I. Memo. No. 650*, 1981.
- [14] Collett, T. S. et al.: *J. Comp. Physiol.*, 1975, 99, 1.

(下转第140页)

8.2时,既能适应 SOD 表现较大活性又能控制 O_2^- 的稳态浓度,且获得较好的灵敏度和误差较小的光密度读数范围。在此条件下,于不同的水浴(37°C)时间和室温放置时间进行试验,见图 3。表明也具有较好的稳定性。

2. 插入性干扰试验 将牛血清白蛋白(BSA), 肝素和 $(NH_4)_2SO_4$ 分别加到不同量 SOD 粗提液中,进行插入性干扰试验,绘制干扰抑制曲线,见图 4。表明这些氨基化合物都具有一定的还原性,同测定体系中的 O_2^- 自由

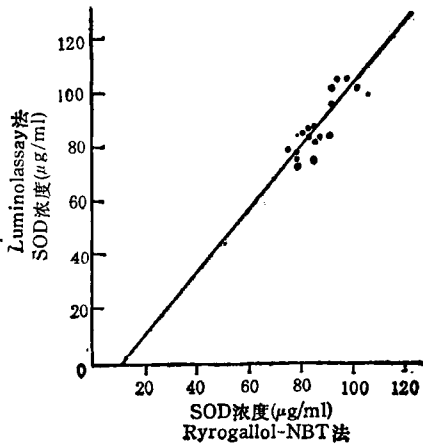


图 5 Pyrogallol-NBT 和化学发光法的回归曲线

$$N = 17 \quad r = 0.823 \quad \hat{y} = -7.92 + 1.11x \\ y - \text{Mean} = 16.3 \quad X - \text{Mean} = 15.6$$

基发生作用,干扰了测定体系中 O_2^- 的稳态浓度。试验测得每 1mg 蛋白质的干扰抑制率相当于 2.17 μg 标准 SOD 的抑制率。因此,为了保持 O_2^- 自由基在测定体系中的稳定浓度,除控制一定的 pH 值外,应尽可能避免还原性物质的掺入或将其控制在无干扰的范围内,而且在计算 SOD 含量时,应减掉共存蛋白的干扰量,

以获得比较真实的 SOD 活性含量。

3. 测定结果的比较和分析 取 17 份健康人外周血 SOD 粗提液,用 Pyrogallol-NBT 法和化学发光法进行比较测定,按照各自的计算方法进行含量计算,结果前者在减除共存蛋白干扰量后,得均数为 $85.7 \pm 7.5 (\mu\text{g}/\text{ml}$ 全血),后者得均数为 $87.8 \pm 10.8 (\mu\text{g}/\text{ml}$ 全血)。二者在统计学上非常相近。同时,对两法测得的各个对应值进行相关和回归分析,相关系数 r 为 0.823 ($P < 0.01$),见图 5。表明 Pyrogallol-NBT 比色法完全可以达到同化学发光法一致的结果,二者有较高的拟合度。

参 考 文 献

- [1] Fridovich, I.: *Science* (Washington D. C.), 1978, 201, 875.
- [2] Hassan, H. M. & Fridovich, I. J.: *J. Bacteriol.* 1979, 132, 505.
- [3] Larry W. Oberley et al.: *Methods in Enzymology*, 1986, 105, 457.
- [4] Larry W. O. et al.: *Cancer Res.*, 1979, 39(4), 1111.
- [5] Isabel, B. B. et al.: *Cancer Res.*, 1980, 40(10), 3636.
- [6] G. de Rosa, C. L. Keen, et al.: *J. Nutri.*, 1980, 111, 795.
- [7] D. M. Williams et al.: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 1975, 149, 543.
- [8] McCord, J. M. & Fridovich, I.: *J. Biol. Chem.*, 1969, 257, 2713.
- [9] Oyanagui, Y.: *Biochem. Pharmacol.*, 1978, 27, 777
- [10] Nishikimi, N.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 1975, 63, 463.
- [11] Minami, M. et al.: *Clin. Chem. Acta*, 1979, 92, 337.
- [12] Mcphail, L. C. et al.: *J. Clin. Invest.*, 1979, 63, 648.
- [13] Yoshihiko Oyanagui: *Anal. Biochem.*, 1984, 142, 290.
- [14] 李益新:《生物化学与生物物理进展》, 1983(2), 59.

[本文于 1987 年 4 月 18 日收到]

(上接第 100 页)

- [15] Wehrhahn, C. et al.: *Biol. Cybern.*, 1982, 45, 123.
- [16] Wagner, H.: *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 1986, 312, 527.
- [17] Wagner, H.: *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 1986, 312, 553.
- [18] Wagner, H.: *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 1986,

312, 581.

- [19] 张少吾等:《生物物理学报》, 1986, 1(4), 264.
- [20] 张少吾等:《第五届全国生物物理学学术会议论文摘要集》, 1986, 第 109 页.
- [21] 吴卫国等:《解剖学报》, 1986, 17, 96.

[本文于 1987 年 4 月 27 日收到]