



蝇视觉运动信息的神经计算原理(续)

郭爱克 杨先一

(中国科学院生物物理研究所,北京 100080)

3. 蝇眼视觉运动计算模型的神经基础

在细胞水平上,蝇眼初级运动检测器得到了电生理记录实验的支持。同时,行为实验分析证实了存在两个平行的不同时空整合特性的控制系统——SF 和 LF 系统。神经生理学的研究为这两个系统找到了神经基础^[11,19]。

神经生理学的研究表明,蝇每个复眼都负责扫描视环境中的半个球面。从网膜到脑的投射,要通过三个依次相连的网格状的神经节^[25]。视觉信息沿着这个通路进行传递。对于视空间——对应的表征,在第三视神经节(小叶板)的后部中断。在小叶板,视觉运动信息由大约 50 多个大的中间神经元进行空间整合,每个中间神经元扫描整个视场或视场的特殊部分。某些中间神经元与对侧小叶板相联结,另外一些则与下行神经元相联结^[26]。这后者与其它感觉输出一一起,直接地投射到位于脑神经节的运动控制中枢^[27]。

在扭转力矩反应中,小叶板的两种类型的输出细胞——水平细胞^[28]和图形检测细胞^[19]起决定作用。它们对模式的水平运动敏感,并可能分别对应于 LF 和 SF 系统的输出细胞。

水平系统(HS)有三个神经元,分别负责同侧视区的背部、中部和腹部,相应地被称为北水平细胞、赤道水平细胞和南水平细胞(HSN, HSE, HSS)。这些细胞投射到脑的同侧,并与下行神经元进行突触联结。这三个细胞在其感受野范围内,被由前向后的正向运动所兴奋。由于存在从对侧小叶板来的大视场细胞的突触联结,北水平细胞和赤道水平细胞同样地对对

侧视场的由后向前的运动敏感^[28]。这使得这些细胞尤其对绕动物垂直轴的转动敏感。

图形检测(FD)细胞是指在解剖学上不同源的四种以上的小叶板输出细胞^[19]。如FD₁细胞,是FD细胞的一种类型,它扫描大部分同侧视场。并通过中脑投射到对侧视中心,也可能与下行神经元联结。FD₁细胞专门对由前向后的运动反应。其它类型的FD细胞则对由后向前的运动反应^[19]。

通过测量HS和FD细胞的空间整合性质,证实了这两种细胞之间的特征差别^[19,28]。HSE细胞的反应幅度随刺激图形的尺寸的增加而达到它的最大值。换言之,HS和FD细胞分别对应于大视场和小视场的运动。

从FD和HS细胞的反应特性可以得出这样的结论^[2]:HS和FD细胞分别对应于LF和SF系统。HS和FD细胞可以分别看作LF和SF系统的单元。HS细胞负责当动物绕其垂直轴自旋运动时而造成的整体网膜运动场的计算。这些细胞的输出用于校正飞行力矩,纠正飞行路线。另一方面,FD细胞抽提小目标相对于背景的运动信息,其功能意义在于目标定向与跟踪。

通过将两类细胞的动态性质和行为反应相比较,可以这样设想:在小叶板和最终运动输出之间的某些部位,HS细胞输出信号的高频调制,受到大幅度衰减。因此,在高振动频率条件下,HS系统对扭转力矩没有什么贡献,而FD细胞还保持有效。这样,每种神经元对最终输出的相对贡献是根据运动刺激的力学性质

来确定的。

三、模型与算法

1. 初级运动检测器的一般算法描述

相关型初级运动检测器的简化模型如图 6 所示。它由空间间隔为小量 $\Delta\sigma$ 的两个输入通道以及两个镜对称的亚单元组成。单个运动检测器的输出为两个相邻输入端信号与对侧经过滤波器 M 后的信号之乘积的差值。假定亚单元为一线性滤波器，它对所通过的信号有一个小量 ε 的延迟。如果输入运动图形的亮度函数用 $F = F[x + s(t)]$ 描述， x 为笛卡尔坐标， $s(t)$ 表示 X 方向随时间变化的位移。则输出可表示为

$$D(x, t) = F[x + s(t)] \cdot F[x + \Delta\sigma + s(t - \varepsilon)] - F[x + \Delta\sigma + s(t)] \cdot F[x + s(t - \varepsilon)] \quad (1)$$

在一阶近似下作 Taylor 展开，化简后得到

$$dD(x, t) = -\varepsilon \cdot \frac{ds(t)}{dt} \cdot s(x, t) dx \quad (2)$$

其中

$$s(x, t) = \left\{ \frac{\partial F[x + s(t)]}{\partial x} \right\}^2 - F[x + s(t)] \cdot \frac{\partial^2 F[x + s(t)]}{\partial x^2}$$

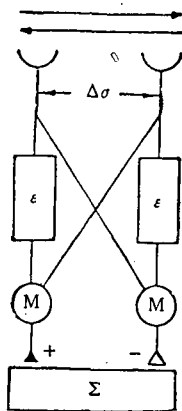


图 6 单个运动检测器的算法示意图

$\Delta\sigma$ 表示两个输入端之间的空间距离； ε 表示时间延迟；M 表示相乘环节； Σ 表示积分环节

$ds(t)/dt$ 为图形的瞬时速度。(2) 式可以简化为

$$\frac{dD}{dx} = -\varepsilon \frac{ds}{dt} (F_x^2 - FF_{xx}) \quad (3)$$

其中，

$$F_x \equiv \frac{\partial F[x + s(t)]}{\partial x}, \quad F_{xx} \equiv \frac{\partial^2 F[x + s(t)]}{\partial x^2}$$

分别为函数 $F[x + s(t)]$ 对 x 的一阶和二阶偏导数。

2. 二维运动检测器阵列及其算法描述

图 7 给出了运动检测器二维正交阵列的结构示意图。在每一个二维空间网膜位置，都有一个朝 X 方向和一个朝 Y 方向的检测器。这样就可以同时得到 X 和 Y 两个方向的信息。而任何一个运动速度矢量，都可以在 X 和 Y 方向的两个分量来描述。用二维运动检测器阵列，就能抽提运动的二维运动信息。

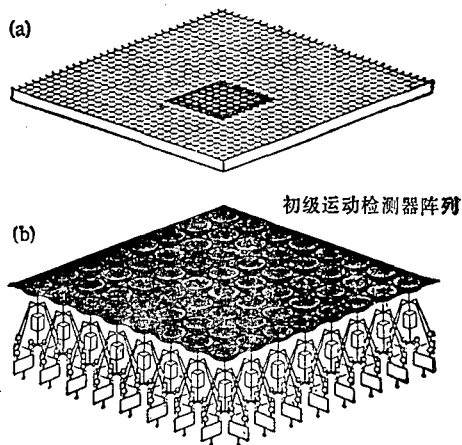


图 7 二维运动检测器阵列示意图

(a) 用以接收刺激模式输入的由 961 初级运动检测器对组成的方阵；(b) 原阵列的加深部分的放大示意图

设二维运动图形的亮度函数为 $F(x, y, t)$ ， F_x 、 F_y 、 F_{xx} 、 F_{yy} 和 F_{xy} 均为它对空间坐标 x 和 y 的偏微分， \vec{v}_x 和 \vec{v}_y 为图形的速度在 X 和 Y 方向上的分量。延迟时间为 ε 。则检测器阵列的输出矢量可表示为

$$\begin{bmatrix} \vec{v}_x(x, y, t) \\ \vec{v}_y(x, y, t) \end{bmatrix} = -\varepsilon \cdot \begin{bmatrix} F_x^2 - FF_{xx} & F_x F_y - FF_{xy} \\ F_y F_x - FF_{yx} & F_y^2 - FF_{yy} \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} \vec{V}_x(t) \\ \vec{V}_y(t) \end{bmatrix} \quad (4)$$

可以简写为

$$\vec{V} = -\epsilon T \vec{V} \quad (5)$$

这样，EMDs 对的输出矢量与图形运动矢量联系起来。

4. 图形-背景系统及其算法描述

二维运动检测器阵列输出的信号，需进行更进一步的处理。它平行地进入大场景系统和小场景系统，完成不用的运算功能。

图 8 给出了大场景系统的结构示意图。池细胞对运动检测器正负两个通路的输出信号都起兴奋作用，其输出在运动检测器接近输出终端处有一个突触前分流抑制。在输出细胞水平上，检测器的正负信号分别起兴奋和抑制作用。输出细胞的信号经过一个直接通道和一个低通滤波器后，去控制运动输出。于是得到输出为：

$$K(t) = \sum_{i=1}^N \frac{[V_i^+(t)]^n - |V_i^-(t)|^n}{\left\{ \beta + \left[\sum_{i=1}^N [v_i^+(t) + |v_i^-(t)|] \right]^q \right\}^n} \quad (6)$$

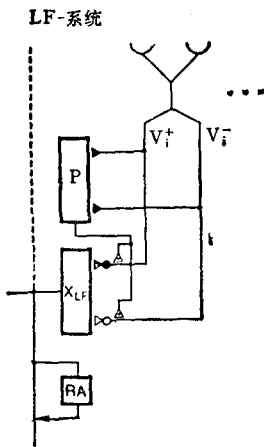


图 8 LF 系统的模型图(仅画了右眼部分)

P 表示池细胞 X_{LF} 表示大场景输出细胞 RA 为滚动积分环节

其中 $V_i^+(t)$ 和 $V_i^-(t)$ 代表第 i 个运动检测器正向和负向反应的分量。 β 表示分流抑制系数， N 为运动检测器通道数目。参数 n 和 q 分别表示输出细胞的运动检测器突触非线性传递特性和池细胞的饱和非线性。根据行为实验

结果，取 $n = 1.25$, $q = 0.5$ 。

小场景系统(图 9)的结构和大场景系统基本相同。其本质不同处在于：它的双眼的“池细胞”具有方向选择性。两种类型的“池细胞”分别接收从运动检测器传来的正和负信号，这样它们分别对顺时针或逆时针方向的水平运动会优先兴奋。对侧贡献的权重因子为 $0 < k < 1$ 。相应的抑制输入通道对“池细胞”的贡献的权重因子为 $0 < T < 1$ 。这些方向选择的池细胞的影响因子为 $0 < k^* < 1$ 。于是，其算法表达式可以描述如下：

两个池细胞的反应为

$$P^+(t) = \sum_{i=1}^N [v_i^+(t) + T \cdot v_i^-(t)]$$

$$P^-(t) = - \sum_{i=1}^N [v_i^-(t) + T \cdot v_i^+(t)]$$

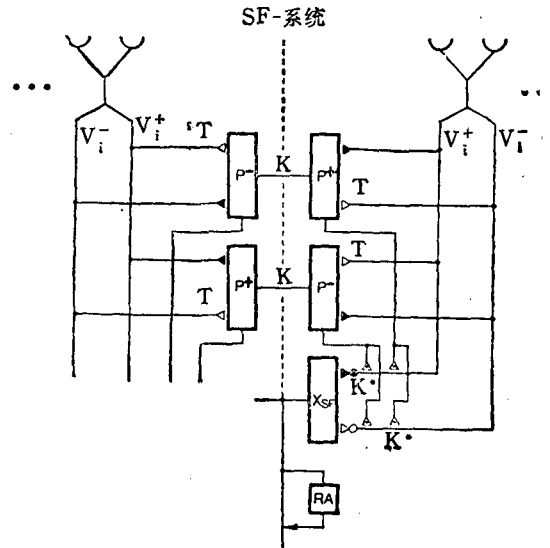


图 9 SF 系统的模型图

P 代表池细胞； X_{SF} 表示小视场输出细胞；RA 为滚动积分环节

脑两侧的池细胞对单个运动检测器通道进行分流抑制。图形顺(反)时针刺激时，右眼池细胞的反应为

$$P_{right}^{cw}(t) = P_{right}^+(t) + k \cdot P_{left}^-(t)$$

$$P_{right}^{ccw}(t) = P_{right}^-(t) + k \cdot P_{left}^+(t)$$

取输出的饱和因子 $q = 0.5$ 。分流抑制作用后的检测器通道反应的正负信号分别为

$$y_i^+(t) = \frac{v_i^+(t)}{\beta + [P_{right}^{cw}(t) + k^* \cdot P_{right}^{cw}(t)]^q}$$

$$y_i^-(t) = \frac{v_i^-(t)}{\beta + [P_{right}^{cw}(t) + k^* \cdot P_{right}^{cw}(t)]^q}$$

取突触传递的非线性传递特性系数 $n=3$ 。于是,右眼输出细胞的反应为

$$R(t) = \sum_{i=1}^N \{[y_i^+(t)]^n - |y_i^-(t)|^n\}$$

四、讨 论

在蝇视觉系统模型中,最关键的参数是 n , q , β , k 和 $T \cdot n$: 描述运动检测器与运动输出神经元之间的突触联结的非线性特性。 q 值描述“池细胞”的饱和效应。 β 为池细胞对每一个运动检测器通道的分流抑制系数。 k 为双眼 FD 系统的池细胞的耦合系数, $0 < k < 1$ 。 T 为每一个运动检测器通道对 FD 方向选择性池细胞的反方向通道的权, $0 < T < 1$ 。计算机模拟实验表明 n , q 和 k , T 对于蝇眼局部运动矢量的空间整合起关键作用。

在认知神经科学研究领域中,有五个基本的神经原理:竞争、合作、分流抑制、自适应反馈和共振。在蝇的视觉运动计算中至少体现了合作与分流抑制两个原理。

如何估算大视场的协同运动,小目标的运动以及图形-背景之间的相对运动是视觉信息加工所面临的带普遍性的问题。如果在蝇视觉系统证实了的基本加工步骤也在其它种类的节肢动物、哺乳动物,甚至人的视觉系统中得到某种体现,这将并不是偶然的或者奇怪的。生物在进化中形成的一些成功的原理,还可能在不同进化水平上再现。

蝇视觉系统的运动信息的神经计算研究体现了神经生物学实验与计算模型研究的动态相互作用。计算模型与神经生物学的联姻将成为九十年代神经科学的主流趋势。计算模型对神经系统如何完成它的任务,作出了有力的预测,这些不是靠直觉可以认识的。同时,神经生物

学的实验数据又用来改进和完善计算模型,因为模型本身要受到物理学、生物学、遗传学乃至生物进化的约束。认识这些约束的过程也就是认识脑的过程。

参 考 文 献

- 1 Reichardt W, Poggio T. *Quarterly Review of Biophysics*, 1976; 9: 311
- 2 Egelhaaf M, Hausen K, Reichardt W *et al.* *TINS*, 1988; 11: 351
- 3 Borst A, Egelhaaf M. *TINS*, 1989; 12: 297
- 4 Welch L. *Nature*, 1989; 337: 23
- 5 Sejnowski T J, Koch C, Churchland P S. *Science*, 1988; 241: 1299
- 6 Hassenstein B, Reichardt W. *Z Naturforsch*, 1956; 116: 513
- 7 van Doorn A J, Koenderink J J. *Exp Brain Res*, 1982; 45: 179
- 8 Poggio T, Reichardt W. *Kybernetik*, 1973; 13: 223
- 9 Reichardt W, Guo A. *Biol Cybern*, 1986; 53: 285
- 10 Egelhaaf M, Reichardt W. *Biol Cybern*, 1987; 56: 69
- 11 Reichardt W, Egelhaaf M. *Biol Cybern*, 1988; 58: 287
- 12 Reichardt W, Schloegl R W. *Biol Cybern*, 1988; 60: 23
- 13 Guo A. *Vision: Structure and function*. Singapore: World Scientific Publishing Co Pte Ltd, 1988, 499
- 14 Guo A, Reichardt W. *Naturwissenschaften*, 1987; 74: 91
- 15 Adelson E H, Movshon J A. *Nature*, 1982; 300: 523
- 16 Reichardt W, Egelhaaf M, Schloegl R W. *Naturwissenschaften*, 1988; 75: 313
- 17 Reichardt W, Poggio T, Hausen K. *Biol Cybern*, 1983; 46(suppl): 1
- 18 Egelhaaf M. *Biol Cybern*, 1985; 52: 123
- 19 Egelhaaf M. *Biol Cybern*, 1985; 52: 195
- 20 Egelhaaf M. *Biol Cybern*, 1989; 61: 327
- 21 Reichardt W, Egelhaaf M, Guo A. *Biol Cybern*, 1989; 61: 327
- 22 Egelhaaf M. *J Comp Physiol A*, 1987; 161: 777
- 23 Hausen K, Wehrhahn C. *Proc R Soc London B*, 1983; 219: 211
- 24 Wagner H. *Phil Trans R Soc Lond B*, 1986; 312: 581
- 25 Strausfeld N. J. *Atlas of an insect brain*. Berlin: Springer-Verlag, 1976: 35
- 26 Hausen K. *Photoreception and vision in invertebrates*. New York: Plenum Press, 1984: 523
- 27 Strausfeld N J, Bassemir U, Singh R N *et al.* *J Insect Physiol*, 1984; 30: 73
- 28 Hausen K. *Biol Cybern*, 1982; 46: 67

(续完)

【本文于1990年6月7日收到,10月4日修回】