

〔日〕福島邦彦 著

视觉生理与仿生学

科学出版社



视觉生理与仿生学

〔日〕福岛邦彦 著

马万禄 蔡浩然 张少吾 译

科学出版社

1980

内 容 简 介

本书是视觉生理与仿生学的一本入门书。它对视细胞、视网膜、外侧膝状体及大脑内的视觉信息处理过程的一些基本知识和最新研究成果,作了简明扼要的介绍。同时又引入了各种视觉信息处理模型,既为深入探讨视觉神经系统信息处理的机理提供了有力的手段,又为把视觉神经系统的优越功能用于信息处理装置的设计提供了某些途径。

本书可供仿生学、生理学、心理学、数学、自动化、电子学及医学等方面的专业人员参考。

福島邦彦 著

・ 視覚の生理とバイオニクス

社団法人 電子通信学会

视觉生理与仿生学

〔日〕福島邦彦 著

马万禄 蔡浩然 张少吾 译

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1980年1月第一版 开本: 787×1092 1/32

1980年1月第一次印刷 印张: 8

印数: 0001—9,030 字数: 179,000

统一书号: 13031·1174

本社书号: 1642·13—10

定价: 1.00 元

前 言

对于视觉神经系统,到目前为止,已从生理学和心理学两方面进行了大量的研究。如果从信息处理的角度来看,可以很清楚地知道,视觉神经系统所具有的各种优越性能,是目前所有信息处理装置所不具备的。提到神经系统,对于工程领域里的研究者来说,也许会感到有些难于入手。但是,如果把神经回路看成是一个由神经元这种元件所构成的信息处理装置的话,那也就不难接近了。因此,对于要设计文字或图形识别装置及图象处理装置的工程技术人员来说,视觉神经系统是富有启发和具有巨大吸引力的系统。所以,从仿生学的角度从事视觉研究的工程技术人员的人数,近年来逐渐增多了。

本书介绍了有关视觉系统生理学和仿生学的最新研究概况,它不仅对生理学研究者,而且对工程技术、数学和心理等领域内的研究者们,都力图作到浅显易懂。另外,它又是一本学习视觉系统的入门书,因此,对于一些特殊的专业术语,在初次使用时都作了必要的解释。

视觉神经系统的研究,正在日新月异地发展。在写作本书的过程中,又陆续有不少新的材料发表,甚至在写后半部分时,又不得不对前半部分的稿子作某些修改。今后随着新的研究成果的报道,本书也要不断地修改。现在只能将已知的新材料尽可能不遗漏地补进去,但愿它对于正在从事视觉研究的工作者们有所裨益。

著 者

1976年6月

目 录

第一章 概述	1
第二章 神经元	4
2.1 神经元的结构和机能	4
2.1.1 神经元的结构	4
2.1.2 突触	6
2.1.3 脉冲的产生	12
2.1.4 脉冲在轴突上的传递	15
2.2 神经元模型	17
2.2.1 不计时间特性的模型	18
2.2.2 同时考虑时间特性的模型	22
参考文献.....	25
第三章 视觉系统的概要	28
3.1 眼球的光学系统	28
3.2 视觉信息的传递通路	29
参考文献.....	36
第四章 视细胞和感光	38
4.1 视细胞的结构	38
4.2 视色素和感光反应	40
4.2.1 视色素的漂白和再合成	41
4.2.2 动作电位的发生	43
4.2.3 考虑了时间特性的视细胞模型	45
4.3 反应的输出和适应特性	47
4.4 对色光的反应	52

参考文献	56
第五章 在视网膜和外侧膝状体的信息加工	58
5.1 侧抑制	58
5.2 神经节细胞和同心圆状的感受野	63
5.2.1 感受野	63
5.2.2 on 中心型和 off 中心型的感受野	63
5.3 宏观的视网膜模型	65
5.3.1 减法型抑制机制的模型	65
5.3.2 具有分流型抑制机制的模型	78
5.3.3 由于适应水平不同而引起的感受野的变化	82
5.4 神经节细胞的感受野	84
5.4.1 X 细胞和 Y 细胞	84
5.4.2 W 细胞	90
5.4.3 不同种类动物的差异	92
5.5 视网膜内的突触联系	95
5.5.1 视网膜内突触联系的概要	95
5.5.2 视细胞和水平细胞	97
5.5.3 双极细胞	100
5.5.4 无足细胞	103
5.5.5 神经节细胞	105
5.6 适应与灵敏度调节	107
5.7 视网膜的神经回路模型	110
5.7.1 同心圆状的感受野模型	110
5.7.2 适应机制的模型	113
5.7.3 各向异性感受野的模型	115
5.8 外侧膝状体	119
5.9 色感受野	124
5.9.1 视网膜的神经节细胞和外侧膝状体	124
5.9.2 在视网膜内颜色的信息处理	133

参考文献	137
第六章 大脑视区	149
6.1 Hubel 和 Wiesel 对感受野的分类	149
6.1.1 简单型细胞	149
6.1.2 复杂型细胞	153
6.1.3 超复杂型细胞	155
6.2 特征抽提机制的模型	159
6.3 视区神经元的各种性质	167
6.3.1 无方位性细胞	167
6.3.2 简单型细胞 (Bishop 等人的研究)	168
6.3.3 感受野的进一步分类	170
6.3.4 感受野的方位选择性曲线	173
6.3.5 空间频率反应	176
6.3.6 从其他感觉系统来的输入	178
6.4 视区的神经通路	179
6.4.1 皮层的层状结构和柱状结构	179
6.4.2 神经回路模型	182
6.4.3 突触联系的形成	188
6.5 双眼视觉的机理及其模型	191
6.5.1 双眼性细胞	191
6.5.2 视差抽提机制的模型	196
6.6 颜色信息的处理	201
参考文献	203
第七章 视区以外部位的视觉信息处理	211
7.1 大脑的高级中枢	211
7.1.1 视前区	211
7.1.2 颞下叶	214
7.2 上丘	217
7.3 脑对图形的认识	220

7.3.1 分散型记忆	220
7.3.2 突触形成的假说	222
参考文献.....	227
第八章 眼球运动	231
8.1 视轴的控制	231
8.2 注视点的分布	236
8.3 眼球运动和视觉	238
8.3.1 静止视网膜象	238
8.3.2 眼球运动与外界不动性	242
参考文献.....	244

第一章 概 述

如果把生物的神经系统作为一个信息处理的系统来考虑的话,在以电子计算机为首的全部现代信息处理的装置中,已知多数都不具备神经系统所具有的那种优越的性能。例如,对于手写文字的阅读等,就是一个很好的例子。现在,能够自由阅读手写文字的文字读取装置还没有实现,但阅读手写文字对我们人来说是没有困难的。神经系统所具有的这种信息处理的能力,到底起因于什么机制呢?这不仅是生理学工作者关心的事情,而且正在成为工程技术人员非常关心的事。这本书打算对生物的视觉神经系统,特别是从信息处理的观点出发,进行探讨。

作为说明视觉神经系统内信息处理机制的生理学,其研究的主要方法是电生理学方法。即,在猫或者猴等实验动物的大脑中,插入直径为 $1\mu\text{m}$ 以下的微电极,观察单个神经元(神经细胞)对各种视觉刺激所产生的种种电反应。可是在人的大脑内,有 100 亿个以上的神经元,由于它们的反应所受到的影响是很复杂的,故只观察其中一个神经元的反应,是难于推测出整个神经系统的结构和功能的。

因此,将神经系统的功能组成简单的或者抽象的模型,并以此模型为基础来对神经系统的功能进行研究。即,首先要提出假说,然后根据假说建立模型,并把这个模型对各种刺激的反应与生理实验结果进行比较,来考察这个模型是否适当。如果模型的反应与实际神经系统的反应不符,就认为该模型有某些缺陷,就要对模型作某些修改。这种操作要反复地进

行,同时也要不断地改善模型,使之与实际的神经系统逐渐接近。这样建立起来的模型,如果很完善,那末神经系统对某种刺激究竟产生什么样的反应,即使不用生理实验进行一一的测定,也可通过研究这个模型对那种刺激的反应而预测出来。如能很好地利用这样的模型,对于阐明神经系统的机制,将是一个很有力的手段。

模型有很多种,有用数学式子描述神经系统反应状态的数学模型,有用电子计算机模拟模型反应的电子计算机模型,有用电子线路(如计算机硬件)组成的电子线路模型,还注意到某种化学反应显示出与神经通路反应具有类似性质的化学模型,等等。

通常在建立模型时,并不是把神经系统的全部性质都原原本本地模仿出来,而只是注意模仿神经系统的某种特定机能。对于这种机能,也只是提取其最本质的性质,进行抽象化,然后引进模型。例如,在制作同样的网膜模型时,由于考虑的本质不同,就可以制成各种不同的模型。不能说在所有方面都忠实于神经系统的模型是最好的,根据使用目的的不同,宁可去掉一些枝节而使其本质机能突出出来,也应该是建立模型的一个重要任务。

因此,模型的引入,不仅对于更好地理解神经系统的功能有益处,而且对于工程技术人员把神经系统的优越性引入信息处理装置的设计上,其作用也是不小的。

这本书讨论了视觉神经系统,它一方面引入了各种模型,另一方面又对最近的生理学研究结果作了解释,并从信息处理的观点探讨了它们的机制。虽然视觉神经系统的机制,目前在生理学上还不完全清楚,靠近末梢部分的机制,也是处在逐渐地一点一点搞清楚的阶段。但是,本书为了尽可能介绍一些最新的成果,因此在书中所谈的内容,有的还没有完全

定论、仅是一种假说,有的是相互矛盾的各种假说还在争论的问题。在本书中所介绍的一些生理实验结果,主要是用猫和猴等哺乳动物做的,也有不少是用鱼、蛙和蝶螈等低等脊椎动物做的,此外还介绍了一些其它有关动物的实验结果。

第二章 神 经 元

2.1 神经元的结构和机能^[1,2]

视觉系统的信息处理，是由庞大数目的神经元所组成的神经网络(neural network)进行的。那末，先让我们看一下神经网络的组成单位——神经元的机能。

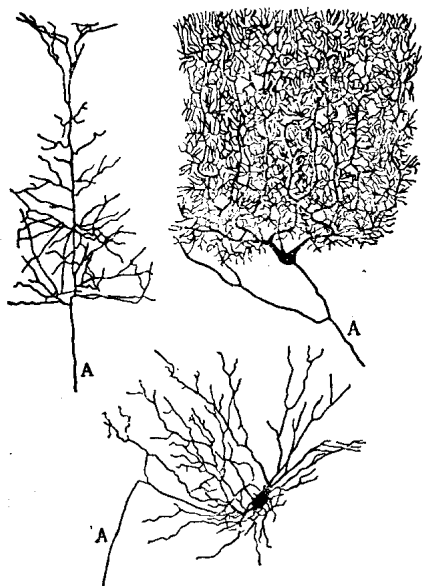


图 2.1 神经细胞的形态 (Rall^[3])

左上: 大脑皮质的锥体细胞 (pyramidal cell)

右上: 小脑的浦氏细胞 (purkinje cell)

下: 脊髓的运动神经细胞

A: 轴突(表示在中途切断了)

2.1.1 神经元的结构

神经元有各种各样的形状，如图 2.1 所示。在大脑和小脑中，每立方毫米内约有数万个神经元。神经元的形状和大小虽各不同，但基本上都如图 2.2 所示，有一个细胞体和从细胞体上发出很多突起。细胞体的大小，由于动物种类的不同而不同，即使是同一动物不同种类神经元的大小也不同，其直径约为数微米至一百微米。从细胞体发出的

突起，有一根细长的称为轴突或神经纤维，其它多数比较粗短

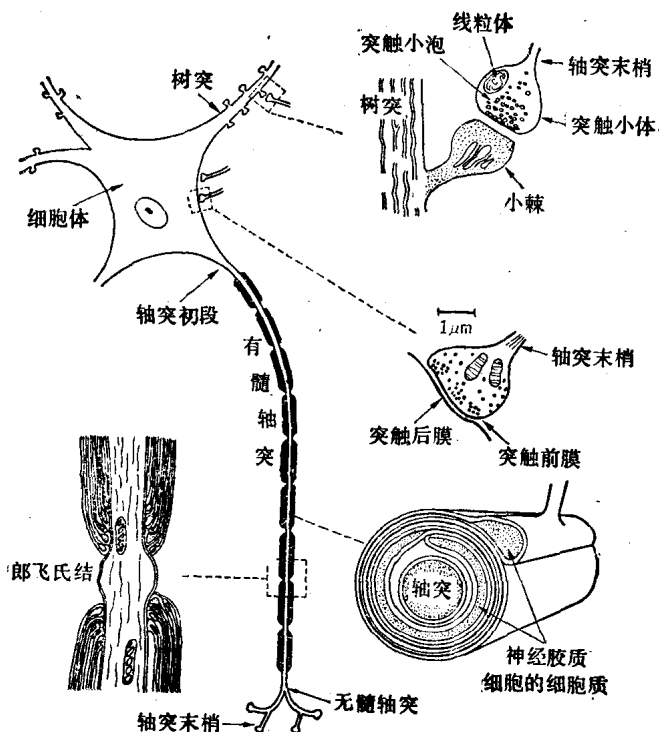


图 2.2 神经元的结构(对伊藤^[1]和 Peters^[4] 的图作了修改)

的突起称为树突。轴突是把细胞体的兴奋传送给其它神经元的通路，它的前部有分枝，而末梢部与其它神经元的树突或细胞体相接触，这个接触点被称为突触。神经元之间的信息传递都要通过这个突触来进行，一般信息传递的方向是单向的。

神经元包以细胞膜，通常细胞膜内保持一个比细胞膜外负 70mV 的静息电位 (resting potential, 又称为静息膜电位)。但是，当细胞兴奋时就放出振幅为 100mV、持续时间不到 1 毫秒的脉冲电位(生理学上又称为峰电位)，然后又恢复到

原来的静息电位。在神经元内插入微电极能够直接观察到这个电位。轴突是传送信号的通路,在细胞体产生的脉冲电位,沿着轴突仍然以脉冲的形式传送。

当给神经元以强的刺激时,产生脉冲的频率就增加,而脉冲的形状和振幅,不管刺激的强度如何,大体上是恒定的。总之,在神经系统内(至少是在视觉系统比较靠近末梢的部分)信息是以改变脉冲密度的方式进行传送的。

神经元轴突的一部分,由一层厚约 $2\mu\text{m}$ 的片层结构的外皮包裹着,这层外皮被称为髓鞘。髓鞘呈周期性的中断,这个中断的部分叫做郎飞氏结。有髓鞘的轴突称为有髓神经纤维,而无髓鞘的轴突称为无髓神经纤维。从传送脉冲的速度来看,有髓神经纤维比无髓神经纤维要快,前者适于把脉冲传送到较远的地方。

2.1.2 突触

突触是轴突的末梢与另外神经元的细胞体或树突相接触的地方,两者之间有 $15-50\text{nm}$ 的间隙(突触间隙),因此在电学上把二者断开。当脉冲到达轴突的末梢即突触前时,就向突触间隙释放乙酰胆碱一类的化学递质(transmitter),由于这种化学物质的作用,突触后(接受信息的一侧)细胞膜的离子通透性就发生变化,因此在突触后就产生了正的或负的电位。这种在突触后产生的电位,称为突触后电位(postsynaptic potential, 简称 PSP)。

如上所述,由于在静止时细胞体内对应于外部有一个 70 毫伏的负电位,那末正的或负的电位的产生,是分别对应于负的静息电位的绝对值的减少或者增加。因此在生理学上,产生正电位称为去极化(depolarization)、产生负电位称为超极化(hyperpolarization)。

那末在突触后是产生正的 PSP、还是产生负的正 PSP 呢?这要根据突触的种类而定。PSP 在正的方向上增大到一定值时,神经元就发放产生脉冲,这将在 2.1.3 节谈到。把能产生正 PSP 的突触称为兴奋性突触,把这种突触产生的正的正 PSP 称为兴奋性突触后电位(excitatory PSP,简称 EPSP);与此相反,把能产生负的正 PSP 的突触称为抑制性突触,这种突触产生的 PSP 称为抑制性突触后电位 (inhibitory PSP,简称 IPSP)。

当一个脉冲到达一个兴奋性突触上时,突触后的细胞内就产生 EPSP,如图 2.3(a)所示,EPSP 的上升比较迅速,而后

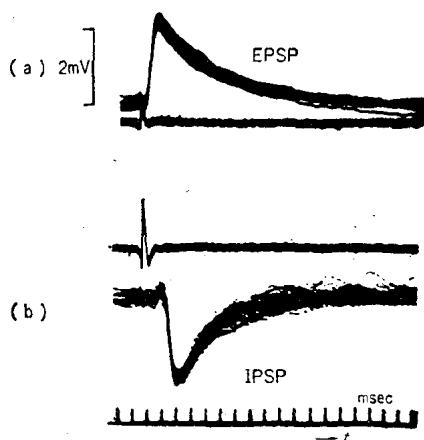


图 2.3 EPSP 和 IPSP 的波形 (Eccles^[21])
同一运动神经元内产生的 EPSP 和 IPSP,
分别是约 40 次重复叠加的记录

缓慢下降,大致成指数函数衰减。上升的时间由于动物种类的不同而不同,例如哺乳类的运动神经元约为 1.2 毫秒,衰减的时间常数为 5 毫秒左右。抑制性的突触产生的 IPSP 如图 2.3(b)所示,与 EPSP 相反其极性是负的。

从脉冲的到达达到 EPSP 或 IPSP 的产生,有 0.2—1 毫秒的

时间延搁，这一突触延搁 (synaptic delay) 是从化学递质的分泌、扩散到突触间隙，到达突触后膜直到在此发生作用的时间总和。

因为 EPSP 和 IPSP 的极性是相反的，所以当从兴奋性突触和抑制性突触同时接受输入时，IPSP 就有抵消 EPSP 的作用。图 2.4 表示 EPSP 和 IPSP 相互干扰的情形，该图 (a) 是运动神经元产生的 IPSP 的波形，(l) 是同一神经元产生的 EPSP 的波形。从 (b) 至 (k) 是表示给与时间上逐个错开一点的两

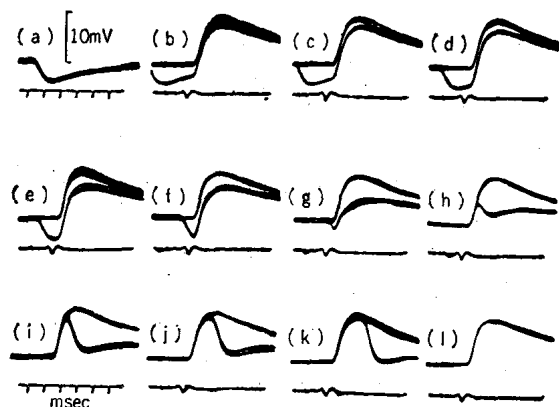


图 2.4 IPSP 和 EPSP 的相互干扰 (Curtis 和 Eccles^[2,6])

(a) 表示运动神经元产生的 IPSP

(l) 表示同一神经元产生的 EPSP

(b) — (k) 表示给与时间上逐个错开一点的两个刺激时细胞内电位的记录和 EPSP 记录的重叠

个刺激时记录到的细胞内电位和 EPSP 波形的重叠。可以很清楚地看出 IPSP 对 EPSP 起抵消作用的情形。

Eccles^[2,6] 对 EPSP 和 IPSP 产生的过程用图 2.5 的等效电路来表示。电池 E_m 、电阻 R_m 和电容 C_m 分别用来表示静态细胞膜的状态，电池 E_s 、电阻 R_s 和开关的串联电路用来表示 EPSP 的产生，并且认为只有在输入脉冲的持续期间开关是闭

合的。同样,电池 E_i 、电阻 R_i 和开关的串联电路是表示 IPSP 的产生。

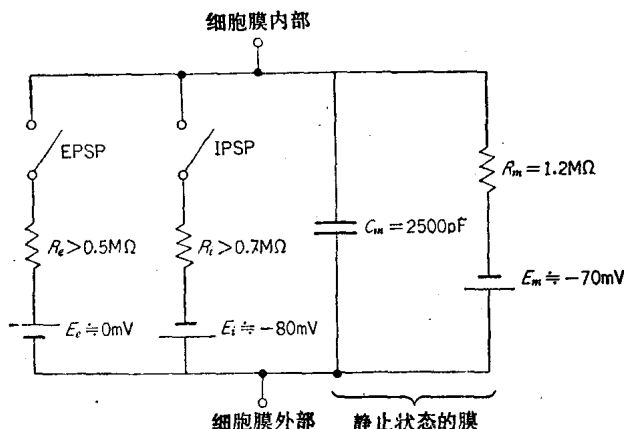


图 2.5 EPSP 和 IPSP 产生过程的等效电路各参数
值是表示哺乳动物运动神经元的一例^[2]

从化学角度来看,这种细胞内电位的变化,是由于化学递质的作用,使突触后膜的离子通透性发生变化所致。总之,细胞膜对各种离子具有选择通透的性质,在静止状态下,细胞内的 K^+ 浓度比细胞外高,而 Na^+ 和 Cl^- 的浓度比细胞外低。可是当兴奋性的化学递质传送到突触后膜时,由于膜对 Na^+ 和 K^+ 的通透性都增加了,使 Na^+ 流入细胞内而使 K^+ 流出细胞外。细胞内电位的变化,由于 Na^+ 的流入比 K^+ 的流出要大,结果产生 EPSP。同样,IPSP 的产生是由于膜对 K^+ 和 Cl^- 的通透性增加所致。

向突触间隙释放某种化学物质而传递兴奋或抑制信息的这种类型的突触,称为化学突触。一般的突触几乎都是这种类型的。此外,蝌蚪的运动神经等,还存在有由电传导兴奋的电突触,这种特殊的突触,在这里就不详细介绍了。