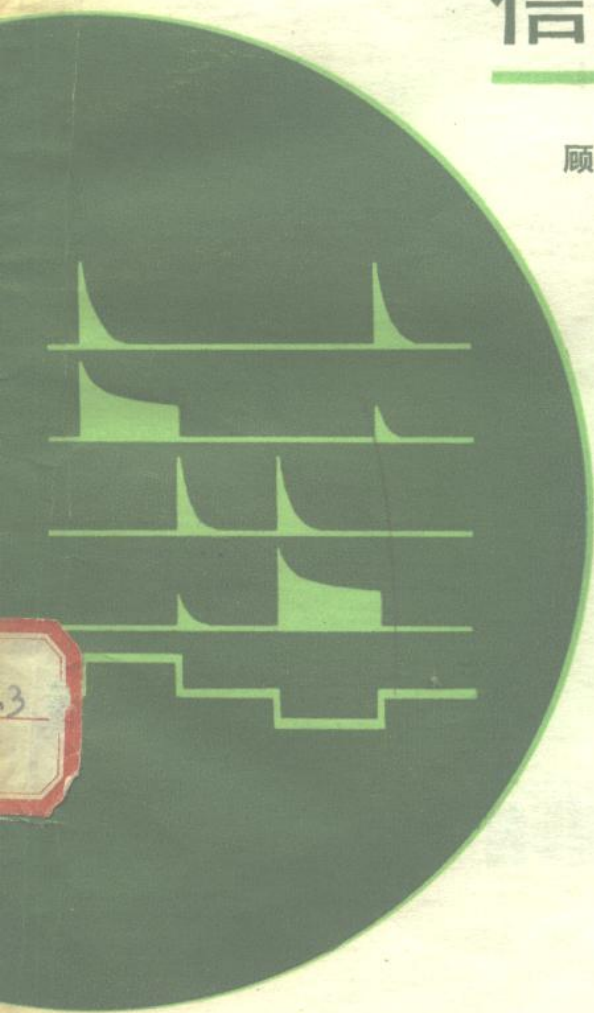


侧抑制网络中的 信息处理

顾凡及 汪云九 等 编译



科学出版社

侧抑制网络中的信息处理

顾凡及 汪云九 等 编译

科 学 出 版 社

1983

内 容 简 介

侧抑制是神经系统信息处理的基本原则之一。通过 Hartline 及其同事们近四十年来对螳螂所做的电生理实验, 这一基本原则已经基本上弄清楚了, 因而成功地从神经生理的角度解释了视觉心理中的马赫带等现象。

由于侧抑制在神经系统信息处理中起着重要的作用, 所以除了生物原型研究之外, 许多生物控制论工作者以及一些研究图象处理的工程技术人员也在生物原型研究的基础上, 从理论研究、计算机模拟和硬件模拟上进行了大量的工作, 并得到了一些实际的应用。另一方面在生物原型的研究中也越来越多地采用现代工程技术的理论与方法。因此侧抑制网络的研究是生物科学与工程科学相结合、相互渗透的一个很好的例子。

本书以介绍 Hartline 实验室的工作为主, 收集了有关侧抑制网络的生物原型、数学模型、理论研究及模拟的一些代表性文章。并在编后记中对正文中没有涉及到的工作加以综述以使读者对这个问题的全貌有所了解。

本书可供神经生理学工作者、生物物理学工作者、心理学工作者、生物控制论工作者以及研究图象处理的工程技术人员参考, 也可供大专院校有关专业的师生参考。

侧抑制网络中的信息处理

顾凡及、汪云九等 编译

责任编辑 王爱琳

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

长春新华印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1983年3月第一版	开本: 787×1092 1/32
1983年3月第一次印刷	印张: 8
印数: 0001—2,340	字数: 181,000

统一书号: 13031·2179

本社书号: 2982·13—10

定价: 1.25 元

编译者序

侧抑制是神经系统信息处理的基本原则之一。现在已经知道从鲎这样原始的节肢动物直到人，从外周神经系统直至中枢的各级水平，从触觉到视觉的各种感觉系统中都存在着侧抑制作用。这一作用的基本原则经过Hartline及其同事们近四十年对鲎的电生理实验，已经基本上弄清楚了，从而成功地从神经生理的角度解释了视觉心理学中的马赫带现象。Hartline 本人也由于在视觉生理学中引入了侧抑制和感受野这两个重要概念，而获得了1967年度的诺贝尔医学与生理学奖金。

由于侧抑制在神经系统的信息处理中起着重要的作用，因此，凡是与人的感觉器官打交道的科学技术（电视、广播、图象处理等），以及模仿人的智力活动的研究领域（如模式识别等），都要考虑到并利用这一原理。所以除了神经生理学工作者和实验心理学工作者的生物原型研究之外，许多生物控制论工作者以及一些研究图象处理的工程技术人员也在生物原型研究的基础上，从理论研究、计算机模拟和硬件模拟上都进行了大量的工作，并得到了一些实际应用。另一方面，现代工程技术的理论与方法也越来越深入到生物原型的研究中去，为进一步探索生命的奥秘开辟了新的道路。从Hartline实验室近十几年来工作中就可以清楚地看到这一点。因此，侧抑制网络的研究是生物科学与工程科学相互结合、相互渗透的一个很好的例子。这种不同学科的渗透和结合是近代科学发展的一种趋势。

本书以介绍 Hartline 实验室的工作为主，收集了有关侧抑制网络的生物原型、数学模型、理论研究及模拟的一些

代表性文章。首先介绍了Hartline在诺贝尔奖金授奖仪式上的讲演以及他在为祝贺他七十寿辰所出版的他的实验室四十年来研究工作论文汇编上所写的前言，对Hartline实验室近四十年来的工作和学术思想作一个总的回顾。然后介绍了Hartline和Ratliff关于鲎眼侧抑制网络生物原型研究的两篇详细的综述，系统地介绍了鲎眼侧抑制网络的电生理研究以及和侧抑制有关的视觉心理学问题。接着介绍了近年来Ratliff等人有关鲎眼侧抑制网络动态过程的傅里叶分析及其动态模拟的论文两篇，以补前两篇综述之不足。再下面介绍了Ratliff等人关于侧抑制网络的理论研究工作三篇，详细讨论了侧抑制网络的空间滤波作用及其调谐与放大作用，侧抑制网络对屈光系统不完善性所起的补偿作用以及侧抑制网络方程的解的存在性、唯一性和稳定性问题。最后介绍了另一位诺贝尔奖金得奖者G.v.Békésy有关视觉与触觉侧抑制的论文一篇，以广思路。

为了使读者能对侧抑制研究的现状有一个比较全面的了解，编者将未能收入本书的有关论文分类加以综述，兼代编后记。

如果本书对于对信息处理感兴趣的生物科学工作者和工程科学人员的相互渗透能有所帮助的话，编译者将感到最大的满足。

中国科学院生物物理研究所郑竺英、刁云程同志曾阅读了部分译稿并提出了宝贵的意见，生理研究所孙复川同志提供了他们研究结果的珍贵照片。编译者在此向他们致以深切谢意。

目 录

编译者序	(i)
关于视网膜中兴奋与抑制的研究	H.K.Hartline(1)
视觉感受器和视网膜中的相互作用	
.....	H.K.Hartline(12)
鲨视网膜中的抑制性相互作用	
.....	H.K.Hartline和F.Ratliff(33)
视网膜的逻辑	 F.Ratliff(115)
对鲨眼中兴奋与抑制的动力学的傅里叶分析: 幅值、	
相位和距离(摘译)	F.Ratliff等(140)
视网膜的动态模型	B.W.Knight(163)
论侧抑制的调谐与放大作用	F.Ratliff等(170)
鲨眼中的水平耦合	S.A.Talbot和U.Gessner(180)
侧抑制的理论研究	K.P.Hadeler(190)
眼睛和皮肤的神经抑制单元	
——反差现象的定量研究	G.v.BéKésy(202)
侧抑制网络的理论研究与电子模型	
——代编译后记	(226)

关于视网膜中兴奋与抑制的研究*

H.K.Hartline

每个科学家都必定觉得，他开始其科学生涯的时期是一个特别令人兴奋的时期。就我而言，二十年代的后期对神经生理学来说依旧显得是特别令人兴奋的。这也许不完全是我个人的偏见，当时电子管放大器刚刚成为研究神经系统的工具，而它确实使这个领域发生了革命性的变化。尤其是在 Adrian 的实验室中，有了放大器就得以首次对单位神经活动进行研究（Adrian 和 Zottermann；Adrian 和 Bronk），而今天单元分析已在神经生理学中占据了一个中心的位置。

很幸运，我正是在这个时期开始我的研究生涯的。还当我在约翰·霍普金斯作为医学院学生的那些年里，我就已经对视网膜的电生理学（采用 C. D. Snyder 教授的弦线电流计）取得了某些经验。我首次记录了受试者的视网膜动作电位的波形，描述了其中的快分量和慢分量这两个分量。我对节肢动物特别是昆虫的视网膜动作电位很感兴趣。在定量研

* 本文是 Hartline 为 Ratliff 主编的《关于视网膜中兴奋与抑制的研究》一书所写的前言，该书是 Ratliff 为了庆贺 Hartline 七十寿辰（1973 年）所编辑的 Hartline 实验室近半世纪来的论文集，Hartline 在前言中对他的科学道路作了历史的回顾，原文的标题“前言”改译为今名。

H.K.Hartline 是美国洛克菲勒大学教授。他由于在视觉研究中发现了侧抑制和感受野这两个重要概念，而与 Granit 及 Wald 分享了 1967 年度的诺贝尔医学与生理学奖金。近半个世纪以来，他一直从事于视觉和视网膜的研究。他在这个领域中的研究是多方面的，并且对眼睛比较完善的三个动物门——节肢动物门、脊椎动物门和软体动物门中的各种代表动物的视网膜都进行了研究。这些比较研究阐明了视网膜生理学中的许多基本原则，这些原则为这些年来在视觉神经生理学中的许多进展奠定了基础。——译者

究中必须忠实的记录下快的瞬态过程，因而使我认识到利用高输入阻抗的灵敏放大器带动快速示波器所带来的好处。我在非常活跃的约翰逊基金会（当时还刚刚在 Detlev W. Bronk 的鼓舞人心的指导之下成立不久）中制作了一台放大器，观看它的专家们都大吃一惊（John Hervey 喊道：“耶稣呀！”），但是它却是可以工作的。仿照 E. L. Chaffee 的办法，而且也是为了同样的理由——既需要记录视网膜动作电位中比较慢而持续时间比较长的分量，也需要记录对“给光”和“撤光”的快速瞬态反应——这个放大器是直接耦合的。

在我所研究过的各种各样节肢动物中，我自幼一直对鲎感兴趣。我的父亲是一位生物学教师，虽然他知道鲎并不是一种真正的蟹，他却把它叫做“蟹王”。它的圆帽形的背壳好象一只马蹄，因此俗称为“马脚”和“马蹄‘蟹’”。它的象剑一样的尾巴（据说印第安人用它来作为鱼矛）使它从动物分类的目上来讲叫做剑尾动物。鲎用它的侧眼斜视着，这些眼睛在背壳上微微突起，它们是复眼，其小眼面大到可以不用放大镜就能看到。在经常蜕壳的幼鲎和深海中抓起来的成体中角膜是很清沏的。视神经很长——它几乎要经过背壳的半宽才到达脑的视叶，而成体“蟹”的宽度有时要超过半米。鲎在背壳的中线附近有一对靠得很近的小眼，但这和鲎种的名字“*Polyphemus*”连一点关系都没有*——鲎并不是一种独眼巨人。

我用鲎做的第一件工作是重复 Northrup 和 Loeb 所做过的有趣的把戏，这是把幼鲎（4—6厘米宽）的尾巴拴在饲养池的一个角落里，并透过饲养池角落的两壁用成直角的两束光去照明它。当然啰，所拴动物（选择有避光性的动物）

* 鲎的学名为 *Limulus polyphemus*, *polyphemus* 是希腊神话中独眼巨人的名字。——译者

试图躲离光束所取的角度是随着这两个光束的强度而改变的。但是我很高兴地发现这个角度大致上说和绝对强度无关，而只和它们之间的比值有关（Weber定律）。不久之后，我又从小的完整动物中也记录到了鲎侧眼的视网膜动作电位——当给光时是一种很简单的单相瞬态反应，而在稳定光照期间则只有微微的隆起。变化的方向是使角膜相对于放在动物体上的无关电极更负一些：这一点和在另一些无脊椎动物（昆虫、蛞蝓、头足纲动物）中的发现是一致的，它们都具有“直接”的视网膜，在这些视网膜中视网膜感受器的自由端是朝向角膜的。对于早期的视网膜电生理学家来说，感官表面的负电位表明光感受器的去极化，并有其流向正好可以兴奋视神经纤维的局部电流，这种观点是走在当时时代的前面的，并且和我们今天所了解的无脊椎动物的特征相去不远。我当时确实理解到这一点并试着去记录鲎视神经的电活动，而且在动作缓慢的 Einthoven 电流计所许可的范围里取得了成功，这种电流计利用一根游离的弦线而造得比较灵敏（Walter Garrey 教授虽然不大放心，还是允许我使用他在伍兹霍尔（Woods Hole）的电流计来做这件工作，我当时是一个急躁的学生，但在更换断弦方面却是一个能手，所以他是大可不必担心的）。光照幼鲎的眼睛，其视神经就使电流计产生一个虽小然而相当确定的偏转，这个偏转太小了而没有多大用处，然而却是完全看得清楚的。

正是在此背景之下，我制作了我的放大器，决心对视神经进一步做些工作，并研究视神经活动和网膜动作电位之间的关系。Clarence Graham 和我在1931年夏到了伍兹霍尔。这样我们在有了放大器去驱动一台 Matthews 示波器之后，要记录小鲎视神经上脉冲的成群成群的发放就不再有什么困难了。我们观察到在给光时有一阵强烈的瞬态发放，在稳定光照期

间则活动水平也是稳定的，并且没有“撤光”反应——这种活动图式比起 Adrian 和 Matthews 不久之前刚从鳗的视神经令人兴奋地记录到的成群活动要简单得多。幸运的是我们对视网膜动作电位的兴趣逐渐减少了，我们的兴趣转到了想分离和记录单根纤维的电活动上去了，而 Adrian 和 Bronk 则转而研究兔的膈神经了。我们相当容易地就可以使鲎的视神经散开，但是从幼体分离得到的最细的纤维束上得到的也是一大堆大大小小的脉冲，只是偶而才能勉强分辨出单个单元的活动。当我们在伍兹霍尔作暑假逗留的最后第二天，我们用完了我们的水箱中的所有幼鲎，只剩下了两个成体，这是一些体大壳坚眼睛呆滞并受到擦伤的家伙，它们较之那些生气勃勃、眼睛清沏而又美丽的幼体（它们的视神经也很清楚）来说只是一些不中意的标本。但是这些成体的视神经很易分离，并且立刻可以记录到在一根光滑的基线之上的非常规则的大脉冲序列。我们终于得到了单个视神经纤维活动的第一批记录。我们选择鲎作为材料真是一大幸事。

对单个光感受器活动的研究每步都有收获。单个感受器的许多性质原来就是经典的视觉生理学所熟知的；有许多性质可以和人的心理物理相比较。其中的一条性质就是在光刺激强度和感受器反应（以视神经纤维上的脉冲发放频率来量度）之间大致上近似于对数关系。另一个性质是感受器对突然给光（甚或即使只稍有增加）开始时有一个强烈的瞬态反应，然后有一个明显的感觉适应。闪光强度和持续时间之间的互逆性在光生物学的广大领域中是为人所熟知的，在鲎的单个感受器中也可精确地研究这种互逆性。Graham 和我利用我们的技术来获得单个视觉感受器单元的“动作谱”。我们的资料很好的经受了时间的考验，几十年之后 Hubbard 和 Wald 发现我们的数据点子和他们从鲎侧眼中抽提出来的视

紫质的吸收光谱曲线符合得非常令人满意。我和 Robb McDonald 一起研究了单个单元的光适应和暗适应，并且非常惊奇的发现，我们的曲线看起来是多么的熟悉啊，它们就是和 Lorrin Riggs 一起对闪光所作的初步研究的同样的曲线。更广泛些说，鲎光感受器的性质和当时其他的实验室的研究者正在热心地加以研究的别的感受器的性质之间的异同，使人们对这些早期研究产生很大的兴趣。

尽管在研究鲎光感受器单元的性质方面取得了令人满意的结果，研究脊椎动物的视网膜依然具有很大的吸引力。但是脊椎动物的视神经所碰到的技术问题和别的神经很不相同。打开新鲜的蛙眼视神经的鞘就可发现内部象面糊似的，这就使得想把纤维束放到电极上，成为不可能的了。但是在眼睛的内部网膜在玻璃体表面上薄薄的分布着一层视神经纤维，这层纤维天然就是分离着的。耐心些可以把细的纤维束挂到棉芯上，并用细针和剪子剥离到只剩下一根还有活性的为止。这样做极少成功，但是在 Granit 及其同事们想出用微电极来进行视网膜记录之前，这种方法在当时却是受到欢迎的。结果是十分令人惊奇的。作为脊椎动物视“神经”的脑外束中的纤维表现出极其多样的反应方式——这种多样性甚至到今天还未完全研究清楚。我把各种各样的反应模式归结为三大类——“给光”、“给光-撤光”和“撤光”，虽然我要强调指出还存在着中间类型。现在很清楚还有着许多类型是我在那些最初的探索性研究中所没有看到过的。在那时就已开始进行的视网膜神经节细胞生理学的定量研究只是到了现在才达到了它所应有的程度。我主要是研究蛙的视网膜。对别的冷血的脊椎动物所作的粗略的概观表明有类似的反应模式。但是当然啰，一个周密的比较研究所可能发现的各种机制还没有触及，甚至到今天也还大部分被忽视，只有对鱼的视网膜

的许多研究产生了丰富的成果。对鸟类和灵长类的视网膜不能采用我的剥离技术。

只对照明的减少起反应的视网膜神经节细胞——“撤光”元件——引起我很大的兴趣（我就是现在也还是对它们很感兴趣！）。这使我想起了早期对许多无脊椎动物“阴影反应”的兴趣。说真的，我也曾对扇贝的阴影反应作过一些初步的研究，其目的是补充 Hecht 关于海螂属 (*Mya*) 的对光反应的研究，Hecht 的研究对于我对视觉机制的兴趣有很大的影响。在扇贝的美丽的象宝石一样的蓝眼睛中，大家所熟知的双重视网膜原来是由近侧网膜中的“给光”感受器和远侧网膜中的“撤光”感受器构成的。这种“给光”感受器对光的反应很象鲎的视觉感受器的反应；而“撤光”感受器的性质则几乎和蛙的（或者举另一个例子，譬如象鳄鱼的视网膜）“撤光”元件没有多大区别。

找出一种对光的减弱起反应的原初的视觉感受器，其结果是出人意料的。它也产生了一个谜，因为照我看来，脊椎动物的“撤光”反应是由视网膜中的神经机制产生的，而非由原初的感受器产生的。就如 Wilska 和我在项简短的研究中所表明的那样（近来又为 Snodderly 所证实与推广），在鲎的视神经节中神经机制确实是能产生“撤光”反应的，但在视神经上对那个神经节的输入却是普通类型的感觉“给光”活动。Tomita 的实验室新近发现鲤鱼视网膜中的视锥和视杆对光照的反应是超极化，这个发现又重新引起了对扇贝眼睛中的“阴影感受器”的兴趣，而事实上 Toyoda 和 Shapley 也曾证明过这种感受器对光的反应也是超极化。

有两方面的发展使得研究者对鲎眼一直保持着浓厚的兴趣。其一是有关分析感受器机制方面的。用刀片垂直于角膜对眼睛作一剖面就暴露出感受结构来；单个小眼可以用解剖

的方法孤立出来。但是更为重要的一点是可以用玻璃微电极插到它们里面去。Gerard 及其同事们所发展的这些电极是神经生理学技术中的一个重要的进展。Henry Wagner、E. F. MacNichol 和我以及我们实验室中的其它人不久就完全投入到对鲎小眼的细胞内记录中去了。另一些人利用了标本，最著名的是 Tomita 及其合作者和 Fuortes 及其合作者。

鲎的小眼并不象我起初想象的那样简单。小眼中有十个以上的小网膜细胞 (retinula)，在这些细胞中含有光敏的感杆束(rhabdom)，并且它们围绕在“偏心细胞”(这大概是一个第二级的神经元)树状突起的周围。正是偏心细胞的轴突传送神经脉冲序列，这些脉冲是由于感受结构电的去极化产生的。虽然有关这两类细胞究竟起什么作用的问题还有一些不太清楚的地方，细胞内记录还是有助于我们了解光的原初作用和视神经中脉冲序列产生之间的过程。近些年来特别令人感兴趣的是微小的“量子碰撞”(quantum bumps)

(这是 Steve Yeandle 发现的，而且在稍后为 Alan Adolph 所研究)，这些量子碰撞作用看来可以迭加起来而产生发生器电位。

在我们关于鲎眼研究中的第二项发展使我的注意力不再放在感受器机制上了。事情是从本世纪三十年代末的一项偶然的观察引起的，室内周围的照明常常减弱了正要加以研究的视神经纤维中的活动。我记不起我有多久不经意地观察到过这种现象，而没有把握到它的反常性质。一旦意识到这一点，我就容易证明用遮住联结着我分离出来的神经纤维的感受器在眼睛上的邻近区域的办法就可以恢复它的活动。鲎侧眼中的诸小眼相互抑制。我理应注意到在早期 Grenacher 关于小眼层之后神经纤维丛的描述，这是他用亚甲基蓝染色的

标本发现的。鲎的这个视网膜是由小网膜细胞和偏心细胞轴突的分枝构成的。它比起脊椎动物的网膜或是高等节肢动物的视神经节要简单得多。它没有神经节细胞，但是有着如W. H. Miller 在 数年以前指出的那样富于突触区域的许许多多神经丛 (neuropile)——Purple的实验室在最近的研究中漂亮地证实和推广了这个发现。

一个比较简单的视网膜，且表现出纯粹的抑制性的相互作用，从而为实验提供了一个不容忽视的机会，我近二十年来一直从事于研究这个幸运的标本。当 Floyd Ratliff 1950 年开始和我一起工作时，他的兴趣是集中在蛙的视网膜上的，但立刻就被鲎吸引住了。我们实验室的许多人和别的实验室的许多人都研究起这个原始的视网膜的相互作用来了，这个视网膜刚刚复杂到足以引起人们的兴趣，然而看起来又简单到足以使人们相信最终是可以把它搞清楚的。

我们试图对鲎视网膜中抑制性相互作用作定量的分析，起初产生了一些使人不解并且看起来似乎是互相矛盾的结果。只是在我们理解到侧抑制是相互作用的，并且还是采取一种“循环”的方式之后，这些困难才得以解决。这就是说，任何小眼对其邻近小眼所施加的抑制作用取决于它的净活动，很可能这个活动又正好被那些它所抑制的邻近单元施加的抑制所减弱。要描写一群相互作用的感受器单元的反应，就必须写出一组联立方程，每个方程都表示该方程所代表的小眼所受到的兴奋性影响减去了表示由其邻近小眼的反应所引起的联合抑制性影响的那些项。这些方程虽然总的说来是非常非线性的，但总算运气的是在相当好的近似之下是逐段线性的。我们实验室花了许多年来研究这些定量关系，并探索抑制性相互作用在亮度反差，特别是在视网膜影象中突出边框、周界，并使强度梯度变陡中所起的作用。

仔细分析细胞机制使能深入到单元事件中去，这对于了解视网膜的相互作用是事关紧要的。Fuortes的实验、Rushton的分析以及后来 Richard Purple 和 Fred Dodge 的工作确定了在鲎小眼中发生器电位和光兴奋感受器所引起的膜传导性变化之间的关系。Purple和Dodge又分析了侧抑制突触电位以及和它们相关的传导性改变。有关这一点他们又进一步说明了一种和感受器自身的每个神经脉冲发放有关的抑制过程。“自抑制”在开始的时候是作为对稳态相互作用进行形式分析时在理论上的一种可能性引入的：为了在理论上圆满起见可假定在抑制系数矩阵的对角线上也包括有非零项，我们就用这个矩阵来表示一组感受器单元之间的相互作用。Charles Stevens 分析了用人为地向鲎偏心细胞注入电流的办法所引起的脉冲序列的瞬态过程，由之得到了确实存在自抑制过程的令人信服的证据——从而缓和了我自己关于正常神经元不会抑制它自己的看法。以后Dodge和Purple的实验又对这个过程的细胞基础提供了极好的直接证据，这一点在感受器活动和网膜的相互作用的动态过程中是起着实质性作用的。

这些单元的细胞过程是鲎视网膜中兴奋与抑制相互作用的基础，这些过程本身就是很有意义的，而且对于理解来讲也是基本的，但是也还必须把它们和有组织的动力学相互关系联系起来加以考虑。把系统作为整体来直接研究其作用对于进一步理解是有指导意义的。近年来在我们实验室中线性系统分析取得了很大成效，其中所用的强有力的傅里叶方法由于计算机技术而变得实际可行了。鲎视网膜特别适合于作这类分析，因为鲎眼中线性的适用范围要远比人们所敢希望的大得多。Dodge 和 Bruce Knight (Jun-ichi Toyoda 也有两年时间和他们在一起) 采用围绕着某一平均值的正弦

调制光，又用了注入偏心细胞的正弦调制电流以及有类似调制重复率的逆行排放序列（Tomita 技术）以激发侧抑制机制的办法分析了兴奋与抑制过程。根据这样得到的认识，综合起来就可得到关于感受器及其相互作用的动态过程的实质性的了解。关于这一点还必须提到 Ratliff、Knight 和 Norma Graham 根据 Robert Barlow 的工作所做的有关空间传递函数的最新研究，Barlow 不辞辛劳地逐个单元逐个单元地测出了围绕一小群感受器的抑制性影响场。这样鲶眼中视网膜整合作用的时空两个方面就都可以进行了研究。

我们有理由相信，在把鲶视网膜理解为一种对视网膜影象的原始资料进行处理的整合系统这样一个目标方面，已经取得了良好的进展，这些原始资料作为有用的视觉信息是准备传送到动物脑的高级中枢中去的。我们也有理由相信我们现在的工作虽然是专门对于一种古老的动物的眼睛所做的研究，但却得出了有关视觉生理学以及实际上关于神经整合功能的某种一般的原则。

如果说现在再重新出版一本一直可追溯到四十年之前的文章的论文集还有什么价值的话，那么其价值就在于它列出了一系列工作中的一小段来，这部分工作现在已经织进了视觉科学这一织品中去而几乎已不易从中再辨认出来了。这股线又是由许多根细线纺成的，其来源很容易追溯到近代科学的初期——开卜勒的光学，伽伐尼的动物电。当然啰，海姆尔霍兹和马赫的影响也是清楚的。Adrian 的影响对这整个研究都是基本的，Adrian 和 Bronk 的技术以及他们的鼓励和榜样都对它有促进。谢灵顿的概念基本上渗透到后一阶段的各个方面，而且还受到 Granit 的解释的鼓励。早期的视网膜电生理学家殊多贡献，但是很难一一讲出他们的特别的影响来。这几乎象要想从互相交流着思想的同时代人中把这些人

的想法逐一辨认出来同样地困难。这些想法的来源很快就变得难以分清了，这正如在这些论文中所阐发的许多想法也不可避免地要变得弄不清出处了，这是当理解的织物上产生新的花样时各个研究工作者的大多数贡献都要遭到的命运。

(顾凡及译自 Hartline: "Foreword",
载 Ratliff 主编: "Studies on Excitation and
Inhibition in the Retina", N. Y., the Rockefeller University Press, pp. xiii—xx, 1974.)