

# 感受野动态特性的一种修正模型\*

陈育志\*\* 汪云九 齐翔林\*\*\*

(中国科学院生物物理研究所 视觉信息加工实验室, 北京 100101)

**摘要** 在视觉系统感受野的广义 Gabor 函数数学模型基础上, 把其中与时间有关部分换成  $\Gamma$  函数的二阶核函数, 称为感受野的修正模型(MGM). 提出了一组修正模型, 它的时间特性更符合实验所观测到的感受野的电生理特性, 包括对小光点的瞬态反应, 感受野的动态特性等. MGM 模型在时空两方面是描述视觉系统各层次上感受野特性的一个更良好的数学模型.

**关键词** 感受野 动态性质 数学模型

80 年代后期, 由于计算机设备和数学方法(白噪声和相关性分析)的使用, 可以随机地在刺激平面上显示光点或棒, 然后连续记录视觉系统单细胞的发放过程, 从而算出感受野(receptive field, RF)的动态反应过程, 可以从实验记录上看到兴奋区和抑制区在 RF 内随时间变化的过程, 得到 RF 的完整描述. 在猫、猴等动物的视觉系统各部位(视网膜、侧膝体和视皮层)都有动态感受野的报道.

1985 年有 3 个模型与感受野的动态特性有关<sup>[1-4]</sup>. 汪云九等人提出的广义 Gabor 函数(EG)模型, 是最早刻画 RF 时空特性的模型<sup>[1,2]</sup>. 同年, Watson 等人提出人视觉运动感知的模型<sup>[3]</sup>, 但只与心理物理资料比较, 而未与电生理资料进行核对. 该模型以 Hilbert 时空滤波器作为基础. 同时, Adelson 等人提出一个运动感知的时空能量模型<sup>[4]</sup>. 1987 年, Heeger 提出一个与汪云九等人完全相同的运动感知模型<sup>[5]</sup>. Grzywacz 等人于 1990 年在 Heeger 模型基础上, 解释运动速度的检测问题<sup>[6]</sup>. Kawakami 等人于 1996 年利用 Haugh 变换对视觉系统的大细胞子系统中 5 类不同细胞提出模型<sup>[7]</sup>, 解释图像运动的感知现象. 1996 年 Wang 用广义 Gabor 函数模拟了 RF 的动态特性<sup>[8]</sup>. 本文对 EG 模型进行了修正, 并提出了一个修正的 Gabor 函数模型(MGM), 所谓修正的 Gabor 函数模型, 就是 RF 的空间性质仍用二维 Gabor 函数表达, 而 RF 的时间性质用  $\Gamma$  函数的核函数和余弦函数的乘积来表达, 称之为修正的 Gabor 函数模型.

## 1 模型的描述

我们在 1985 年提出一组 Gabor 函数用于描述视觉系统不同层次上的 RF 时空特性, 特别

1999-04-19 收稿, 1999-07-16 收修改稿

\* 国家自然科学基金重大项目、重点项目和面上基金资助项目(批准号: 39893340-06, 69835002 和 39670186)

\*\* 现在地址: Ctr. Neurobiology & Behavior, Columbia University, 722 W. 168th St. RM A733, New York, NY 10032, USA

\*\*\* 联系人

是空间特性.

在本文提出的修正模型中,空间变量部分仍采用 Gabor 函数,时间部分采用  $\Gamma$  函数的积分核  $t^{-1}e^{-t}$  在  $z=2$  的情况,即  $te^{-t}$ ,则得修正 Gabor 函数(MG)模型.

### 1.1 极坐标下各向同性 MG 模型

$$MG_1(r, \varphi, t) = K \cos(\omega_r r + \theta_r) \exp(-r^2/\sigma_r^2) \cos(\omega_t t + \theta_t) \cdot \frac{t}{T_1} \exp(-(t - \tau)/T_2) = G(r, t) \frac{t}{T_1} \exp(-(t - \tau)/T_2), \quad (1)$$

其中  $G(r, t) = K \cos(\omega_r r + \theta_r) \exp(-r^2/\sigma_r^2) \cos(\omega_t t + \theta_t)$ ,  $r$  和  $\varphi$  为空间极坐标,  $\omega_r$ ,  $\omega_t$  分别为空间频率与时间频率,  $\sigma_r$  为空间方差,  $\theta_r$ ,  $\theta_t$  分别为空间相位与时间相位,  $T_1$ ,  $T_2$ ,  $\tau$  和  $K$  为常数.

### 1.2 直角坐标下各向异性的 MG 模型

#### 1.2.1 时空可分情况

$$MG_{21}(x, y, t) = K \cos(\omega_x x + \omega_y y + \theta_{xy}) \exp(-x^2/\sigma_x^2 - y^2/\sigma_y^2) \cos(\omega_t t + \theta_t) \cdot \frac{t}{T_1} \exp(-(t - \tau)/T_2) = G(x, y, t) \cdot \frac{t}{T_1} \exp(-(t - \tau)/T_2), \quad (2)$$

其中  $G(x, y, t) = K \cos(\omega_x x + \omega_y y + \theta_{xy}) \exp(-x^2/\sigma_x^2 - y^2/\sigma_y^2) \cos(\omega_t t + \theta_t)$ .

#### 1.2.2 时空不可分情况

$$MG_{22}(x, y, t) = K \cos(\omega_x x + \omega_y y + \omega_t t + \theta_{xyt}) \exp(-x^2/\sigma_x^2 - y^2/\sigma_y^2) \cdot \frac{t}{T_1} \exp(-(t - \tau)/T_2) = G(x, y, t) \cdot \frac{1}{T_1} \exp(-(t - \tau)/T_2), \quad (3)$$

其中  $G(x, y, t) = K \cos(\omega_x x + \omega_y y + \omega_t t + \theta_{xyt}) \exp(-x^2/\sigma_x^2 - y^2/\sigma_y^2)$ ,  $x$ ,  $y$  为空间直角坐标,  $\omega_x$ ,  $\omega_y$  和  $\omega_t$  分别为下标所示的频率,  $\sigma_x$  和  $\sigma_y$  为下标所示的空间方差,  $\theta_{xy}$ ,  $\theta_t$  和  $\theta_{xyt}$  分别为空间相位差、时间相位差和时空相位差,其他符号同(1)式.

## 2 模型与电生理实验比较

### 2.1 RF 瞬态反应

DeAngelis 于 1995 年报告了两个典型的初级视皮层的简单细胞的瞬态反应的实验结果,一个是时空不可分细胞的瞬态反应<sup>[9]</sup>(图 1(a)). 另一个是时空可分细胞的反应(图 1(b)).

图 1(a), (b) 左边两个小图是 RF 对  $x-t$  图, 纵坐标表示位置 ( $x$ ), 横坐标表示时间 ( $t$ ), 虚的等高线代表不同强度的抑制区分布, 实的等高线代表不同强度兴奋区的分布. 图 1(a) 左图中的兴奋区和抑制区分界线与横坐标有一个倾斜角, 表示这个 RF 对时空刺激是不可分的, 图 1(b) 左图中的兴奋区的抑制区分界线平行于横坐标, 表示 RF 对时空刺激是可分的. 图 1(a), (b) 中右边两图表示小光点刺激下不同部位(用数字表示在图 1(a) 右图中)的反应, 部位 1, 3 刺激时可引发 ON 反应, 部位 2 可引发 OFF 反应. 图 1(b) 右图中在部位 1 可引发 ON 反应, 部位 2 可引发 OFF 反应. 实际上, 图 1(a), (b) 中的右图可以从左图中推断出来.

用我们的 MG 模型可以方便地模拟这些实验结果. 图 1(c), (d) 是当参数取特定值(见图

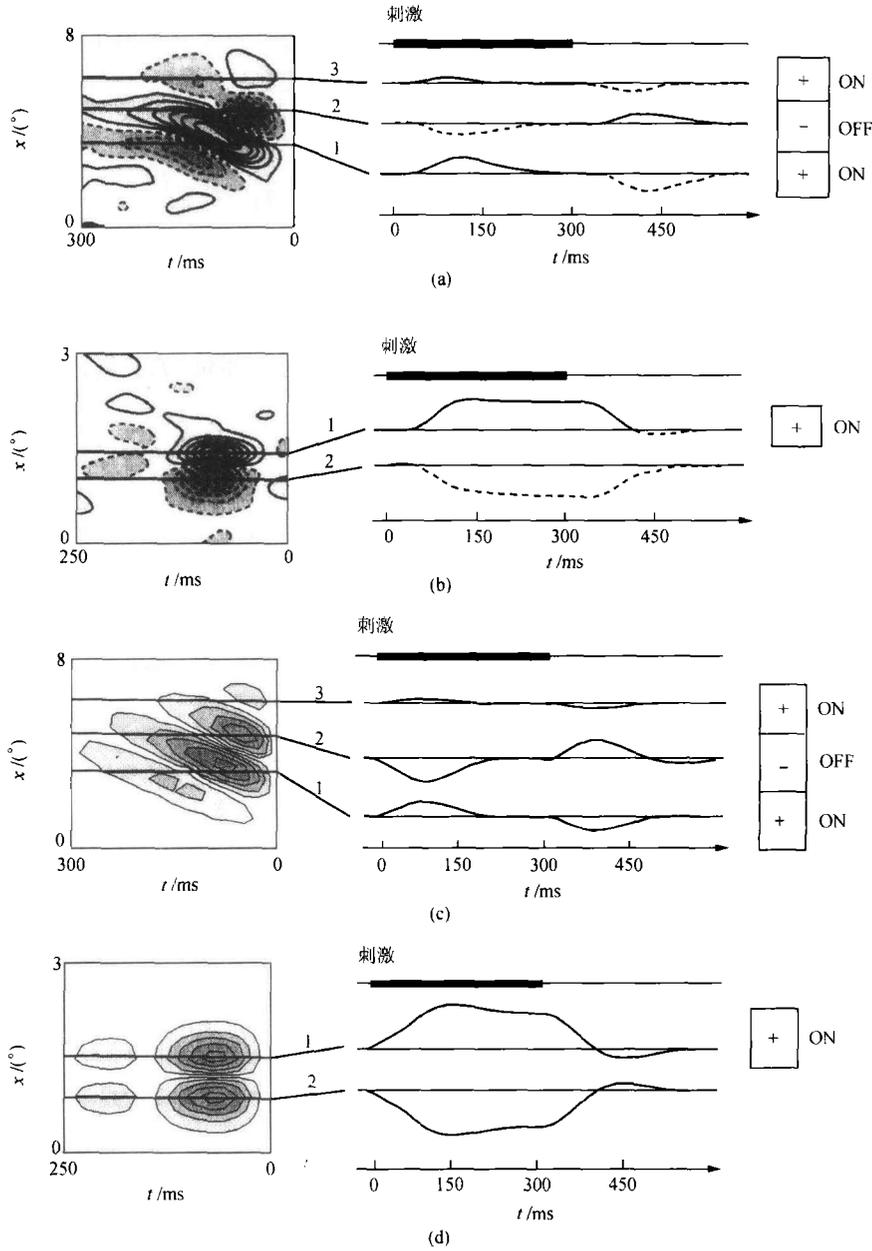


图 1 两种不同类型的简单细胞对于光棒刺激的反应

(a),(b)中左侧两幅图是感受野的时空等高线图。实线表示兴奋区,虚线表示抑制区。右侧两幅图是刺激所示位置的感受野的瞬态反应<sup>[9]</sup>。(c),(d)是用本文提出的感受野修正模型(MGM)模拟的时空不可分型和时空可分型感受野的瞬态反应。左侧两幅图是感受野时空坐标上的等高线图,右侧两幅图是刺激所在位置的感受野的瞬态反应。图(c)是用  $MG_{22}$ 公式模拟的结果,参数取值为  $\omega_x = 0.5\pi/(^\circ)$ ,  $\sigma_x = 2(^\circ)$ ,  $\omega_t = -\pi/150$  ms,  $\tau = 60$  ms,  $\theta_{\text{int}} = -1.2\pi$ 。图(d)是用  $MG_{21}$ 公式模拟,参数取值为  $\omega_x = 0.5\pi/(^\circ)$ ,  $\sigma_x = 0.5^\circ$ ,  $\omega_t = \pi/150$  ms,  $\tau = 50$  ms,  $\theta_{xy} = 0.5\pi$ ,  $\theta_t = 0.5\pi$

下所示)时的模拟结果,图 1(c)用的是  $MG_{22}$ 模型,图 1(d)用的是  $MG_{21}$ 模型,当参数取特定值时的模拟结果. 在图 1(c)左图中也可看到兴奋区(黑区)和抑制区(白区)与图 1(a)左图有类似的倾斜的瓣状分布. 而图 1(d)左图中可看到兴奋区和抑制区有明显的分界线. 此分界线平行于横坐标轴. 这两个图中的兴奋区和抑制区时空分布与实验结果(图 1(a),(b)左图)有着定性的符合,只是显得比实验结果更规正而已. 图 1(c)右图的部位 1,3 引发 ON 反应,部位 2 可引发 OFF 反应,图 1(d)右图中在部位 1 可引发 ON 反应,部位 2 可引发 OFF 反应. 所以,MG 模型中时空可分和不可分模型可以定性符合视皮层简单细胞对小光点刺激的瞬态反应特性.

## 2.2 视皮层简单细胞动态特性的模拟

80 年代末和 90 年代初,电生理实验中使用白噪声和相关技术,可记录到 RF 中兴奋区和抑制区随时间变化的一系列“快照图”. 图 2(a),(b)就是典型的结果<sup>[9]</sup>,其中每幅小图表示某一时刻兴奋区(实线表示)、抑制区(虚线表示)的空间分布. 该时刻标在小图的右上方,每张小图的下方是兴奋性的  $y$  方向上的叠加,相当于该 RF 的剖线图. 兴奋区在空间方向上有一个非均匀分布,这一系列图形表示 RF 中兴奋区随时间变化的过程. 图 2(a)中可看出兴奋性随时间而增大,然后衰减下去,抑制区也有类似的变化,但是兴奋区(抑制区)都是原地增大或减少. 而图 2(b)中兴奋区也有一个随时间的变化过程,不过,兴奋区有一个沿  $x$  方向的移动过程. 我们用本模型中的时空可分  $MG_{21}$ 和时空不可分  $MG_{22}$ 模型,在参数适当取值时(见图下所示),模拟了这些实验结果(图 2(c),(d)). 在图 2(c)中可看出,兴奋性随时间增高,随后衰减,也可看出兴奋性的增衰都在 RF 原地发生. 在图 2(d)中可以看出兴奋区随时间而增大然后衰减,也可看到兴奋区向右边移动的过程. 这些基本特性都是与电生理实验相符合的.

## 3 讨论

第 1 类修正模型可描述视网膜和侧膝体上同心圆感受野的时空性质,第 2 类修正模型可描述视皮层上非对称性感受野的时空特性.  $MG_{21}$ 模型对应于时空可分感受野的特性, $MG_{22}$ 对应于时空不可分感受野的性质. 如果时间频率  $\omega_t$  为零,则第 2 类修正模型可刻画视觉系统中小细胞(Parvo-subsystem)的感受野的空间性质,如果时间参数  $\omega_t$  适当取值,第 2 类修正模型可刻画视觉系统中大细胞(Magno-subsystem)上感受野的时空性质. 本模型与视觉系统两个主要通路上各不同层次和感受野之间的关系,见表 1 所示.

表 1 视觉系统各层次上时空性质及相应的刻画模型

感受野所在位置	空间性质 Parvo 系统	时间性质 Magno 系统
视网膜 侧膝体	$MG_1(r)$	$MG_1(r, t)$
		$MG_{21}(x, y, t)$ 时空可分型
视皮层	$MG_2(x, y)$	$MG_{22}(x, y, t)$ 时空不可分型

在 MG 模型中用  $t$  与  $e^{-t}$  的相乘来描述时间过程比较合理,在刺激初始时,感受野反应等于 0,然后逐渐增大. 而且可表现出感受野反应过程中的两相过程(先兴奋后抑制,或先抑制后兴奋)和三相过程(兴奋-抑制-兴奋,或抑制-兴奋-抑制).

动态感受野的生理功能引起研究者的广泛兴趣,现在神经科学界一般认为动态感受野的

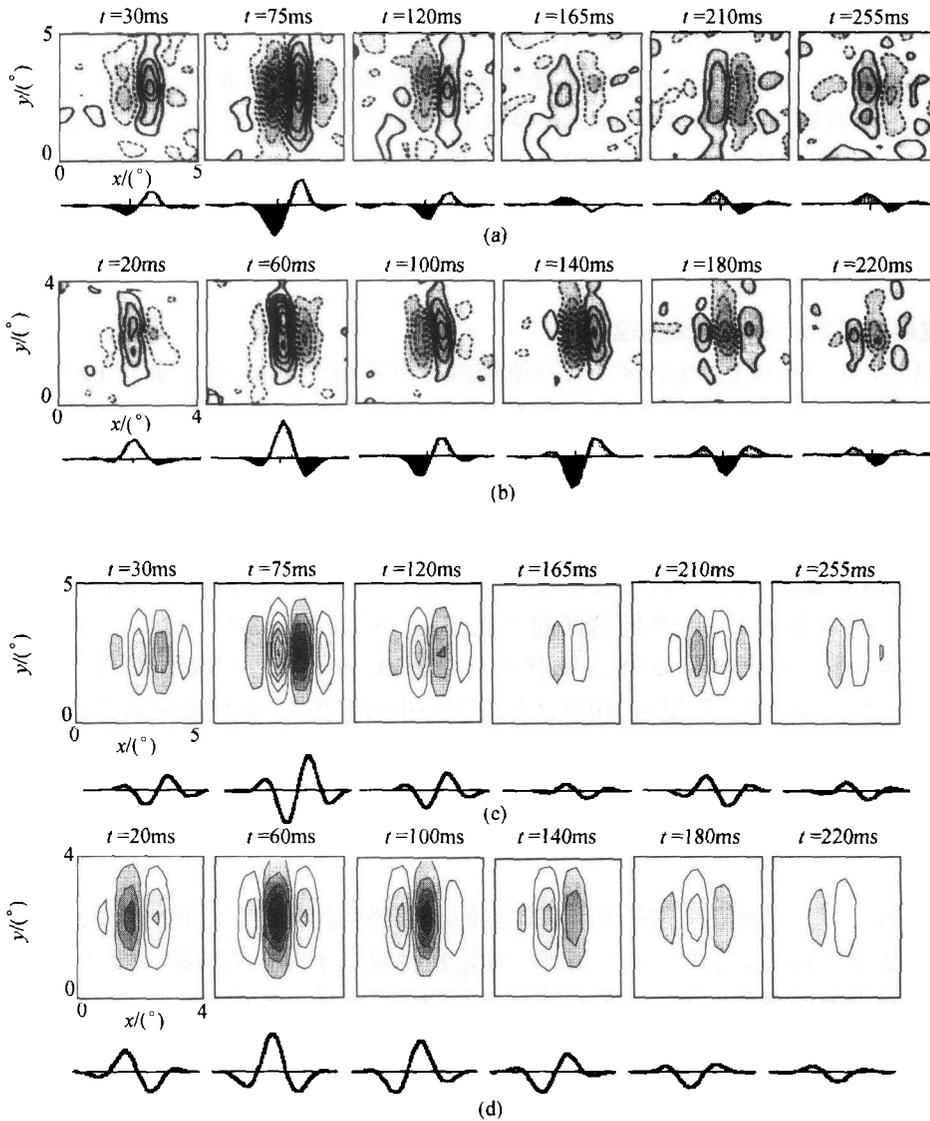


图 2 猫视皮层简单细胞感受野的动态结构

(a)和(b)分别代表时空可分型和时空不可分型感受野的动态特性<sup>[9]</sup>。(c)和(d)用本文提出的修正模型(MGM)模拟视皮层简单细胞动态特性,(c)是时空可分型的感受野,用  $MG_{21}$ 公式模拟的结果,参数取值为  $\omega_x = \pi/(\circ)$ ,  $\omega_y = 0/(\circ)$ ,  $\sigma_x = 1.3^\circ$ ,  $\sigma_y = 1.3^\circ$ ,  $\omega_t = \pi/150 \text{ ms}$ ,  $\tau = 75 \text{ ms}$ ,  $\theta_{xy} = -0.45 \pi$ ,  $\theta_t = -0.5 \pi$ 。(d)是时空不可分型的感受野,用  $MG_{22}$ 公式模拟的结果,参数取值为:  $\omega_x = \pi/(\circ)$ ,  $\omega_y = 0 \pi/(\circ)$ ,  $\sigma_x = 1^\circ$ ,  $\sigma_y = 1.2^\circ$ ,  $\omega_t = -\pi/120 \text{ ms}$ ,  $\tau = 60 \text{ ms}$ ,  $\theta_{xyt} = 0.6 \pi$

功能在于检测图像运动的速度和方向<sup>[10,11]</sup>。从本模型的模拟结果(图 2(c),(d))也可看出,兴奋性区随时间从左向右移动。如果刺激图像的运动方向、速度和空间频率与动态 RF 的特性相符合,该感受野的反应就是最大。文献和我们的工作都表明,时空不可分型细胞的感受野以及相应的模型是检测运动方向的关键因素。但是,整体运动的检测,以及遮挡运动、孔阑效应

等等运动视觉的高层次功能的解释,不仅需要低层次动态 RF 的保证,更需要高层次神经机制的引入<sup>[12,13]</sup>。

### 参 考 文 献

- 1 汪云九,齐翔林,潘卓华. 视觉系统初级信息加工的一种数学模型(I)模型的空间性质. 生物物理学报,1985,1(2):123 ~ 134
- 2 潘卓华,齐翔林,汪云九. 视觉系统初级信息加工的一种数学模型(II)模型的时间性质. 生物物理学报,1985,1(3):189 ~ 197
- 3 Watson A B, Ahumada A J. Model of human visual-motion sensing. JOSA, A2, 1985, 2(2): 322 ~ 341
- 4 Adelson E H, Bergen J R. Spatiotemporal energy models for the perception of motion. JOSA, A2, 1985, 2(2):284 ~ 299
- 5 Heeger D J. Model for the extraction of image flow. JOSA, A4, 1987, 4(8): 1 455 ~ 1 471
- 6 Grzywacz N M, Yuille A L. A model for the estimate of local image velocity by cells in the visual cortex. Proc R Soc Lond B, 1990, 239: 129 ~ 161
- 7 Kawakami S, Okamoto H. A cell model for the detection of local image motion on the magnocellular pathway of the visual cortex. Vision Res, 1995, 36(1): 117 ~ 147
- 8 Wang R. A network model for the optic flow computation of the MST neurons. Neural Network, 1996, 9(3): 411 ~ 426
- 9 DeAngelis G C, Ohzawa I, Freeman R D. Receptive-field dynamics in the central visual pathways. TINS, 1995, 18: 451 ~ 458
- 10 Raab M J, Palmer L A. Contribution of linear mechanisms to the specification of local motion by simple cells in areas 17 and 18 of the cat. Visual Neuroscience, 1994, 22: 271 ~ 294
- 11 Thompson K G, Zhou Y F, Leventhal A G. Direction-sensitive X and Y cells within the laminae of the cat's LGNd. Visual Neuroscience, 1994, 11: 927 ~ 938
- 12 Nowlan S J, Sejnowski T J. A selection model for motion processing in area MT of primates. The Journal of Neuroscience, 1995, 15 (2): 1 195 ~ 1 214
- 13 Wang Y J, Qi X L, Chen Y Z. Simulations of receptive-field dynamics. TINS, 1996, 19(9): 385 ~ 386