

生 理 光 学

眼的光学与视觉

〔日〕应用物理学会 编辑
光学讨论会

科 学 出 版 社

1 9 8 0

内 容 简 介

视觉研究是一门重要的边缘学科,近年来获得了迅速的发展,本书对其中几个重要研究领域的进展作了介绍和评述。先概述了视系统的基本结构和功能,继而转入对眼光学系统和调节机理的分析,之后分别就无脊椎动物的视系统以及脊椎动物视系统各级神经细胞对视觉信息的处理、分析,视系统神经网络模型,立体视觉等几个方面作了较详细的论述,最后介绍了色觉的心理物理研究及色觉理论。本书注意到视觉研究近年发展的特点,着重从生物物理和应用物理的角度进行阐述,引证了相当广泛的文献。

可供生理学、生物物理学、仿生学等有关学科科研人员和研究生,高等院校有关专业教师和高年级学生阅读。对生物电子学、光学工程技术人员也有参考价值。

应用物理学会 編集
光学懇話会

生理光学

——眼の光学と視覚——

朝倉書店,東京,1975,初版

生 理 光 学

眼的光学与视觉

[日] 应用物理学会 編輯
光学讨论会

杨雄里 译

刘育民 校

*

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11月第一版 开本:787×1092 1/32

1980年11月第一次印刷 印张:10 5/8 插页:1

印数:0001—3,430 字数:234,000

统一书号:13031·1359

本社书号:1883·13—10

定价: 1.70 元

译 校 者 序

视系统是动物体最重要的感觉通路。近年来视觉研究获得了迅速的发展,形成了生理科学中一个突出的重要分支——视觉科学(Visual Science)。

视觉研究经历了漫长的发展历史。早在公元初, Galen 就对动物眼球作过观察,之后许多著名科学家如 Leonardo da Vinci, Kepler, Descartes, Newton 都曾有过一些重要的贡献。但是在 19 世纪之前,由于实验手段的局限,除了个别研究领域(如色觉)外,基本上停留于视觉现象的观察,描述多于分析,推测远胜于实证,严格地说还不能说是视觉的研究。19 世纪下半叶,随着心理物理学、物理学的发展,视觉研究逐渐活跃起来,视网膜电图、视色素的发现, Helmholtz, Gullstrand 等对眼睛光学的研究,以及色觉理论的进展标志着视觉研究进入了一个新时代。

但是,由于技术水平的限制,这些工作对于视觉机制的认识都是非常初步的。20 世纪 20—30 年代,在电子技术和化学的成就的推动下,近代视觉研究开始了新的起点。Hartline 对蛙视神经放电和感受野的研究, Granit 对 ERG 和视网膜神经节细胞电活动的一系列重要工作, Wald 对视色素的研究, Hecht 对视阈、适应的著名的分析是这一时期工作的杰出代表。这些先驱性工作开辟了视觉研究几个重要的研究方向,为日后的大发展奠定了基础。

50 年代后,视觉研究出现了一次重要的转折,进入了它全部历史中最重要的发展时期。这一时期的进展无论就其广

度或是就其深度而言都是前无先例的,这主要是由于各学科、各研究领域的相互渗透,由于新技术的发展和运用。视觉研究固有的重要性以及它在理论和实验上取得的巨大进展吸引着愈来愈多的科学家的注意,成为一门包含着多种学科的重要的边缘科学。

以下,我们将试图以几个有代表性的研究领域为例,对20多年来视觉研究的发展特点和现状作一概括的介绍。

目前视觉研究有两个显著的特点,其一是多学科、多领域的相互渗透;其二是围绕着某一种视觉机制,在视系统各级水平用不同方法从不同侧面协力进行研究,这和以前单一水平、单一方法的研究形成鲜明的对照。

色觉机制的研究是一个十分典型的例子。Young-Helmholtz 三色说和 Hering 颞颞说的论争在生理学历史中是十分著名的,但是在50年代之前,由于局限于心理物理学研究,这两种理论的争论多半还是表面的、非实质性的。从50年代开始,不同学科、领域互相渗透、有力配合,在视系统各水平进行了大量实验研究,开拓了色觉研究的新局面。在视色素研究方面,Rushton 率先用眼底反射术鉴别了中央凹中包含的两种视色素(红敏色素和绿敏色素),并且证明甲、乙型色盲分别因缺乏其中某一种色素而致。他的工作把物理学技术和心理物理、生理实验结合起来,达到了十分完美的程度。稍后,Marks, Liebman, Brown 等分别用显微分光光度术成功地测定了金鱼、灵长类单个锥细胞视色素,证明了有三种不同光谱敏感性的锥细胞,并且和 Rushton 的结果吻合得极好。在应用电生理方法研究视网膜色分辨机制方面,进展也非常显著。Tomita 在1965年成功地对鲤鱼单个锥细胞电活动进行细胞

内记录,鉴别了三种具有不同光谱敏感性的锥细胞,与显微分光光度法的结果惊人地相符。这些工作与 S-电位、视网膜其它细胞,特别是神经节细胞色颧颧反应的研究结合起来使人们对视网膜色分辨机制的认识深化了。此外,对视中枢色分辨特性的电生理研究也有不少成果,其中既有单细胞电活动的分析,也有细胞群体电活动(视诱发电位)的工作。与此同时心理物理学研究也在前进,其中 Hurvich 和 Jameson 的工作比较突出,他们通过精巧的心理物理实验,运用深刻的分析力为 Hering 颧颧说奠定了定量的基础。这多学科的大量实验工作大大推动了色觉理论的发展,现在有充分的证据表明:视网膜中确实有三种锥细胞,分别包含有三种不同光谱敏感性的视色素,但是颜色信息在神经通路中的传递却是编码为颧颧成对的形式。Hartline 曾对此作过一个很好的总结,他说:“在 Helmholtz 和 Hering 之间的长达一个世纪的争论现在似乎是解决了:两者都是正确的。”

与色觉、适应等许多问题密切相关的视色素研究,从另一侧面表现了多学科协同工作的特点。以前,这方面的研究限于化学抽提法,应用这种方法, Wald, Dartnall 等对阐明视色素分子结构、光照后的光化学变化作出了重要的贡献,但是由于破坏了视细胞固有的结构不能不有相当的局限性。从 50 年代以后,人们开始探索在保持视网膜正常活动的情况下对视色素进行研究,其中的一个方面是 Rushton, Weale 用眼底反射术对活体人眼视色素的光谱反应和漂白、复生过程进行的分析;另一条途径是用灌流法使离体视网膜存活,从而更精细地研究在位视色素的光分解过程和漂白、复生的动力学,其中以 Baumann, Donner 等的工作比较著名。这些方法从不同侧面把视色素的研究与正常的视功能联系起来,取得了显著的成功。

视觉感受野的研究又是一个突出的例子。这方面的研究始于 Hartline, 之后沉寂多年, 50 年代初 Kuffler, Barlow 开展了对猫感受野的研究后, 这一领域迅速活跃起来。起初主要是对神经节细胞的工作, 其中 Lettvin 等对蛙视网膜特征检测器的研究和 Rodieck 对感受野空间构型的分析都有相当的成就。之后, 工作又扩展到视系统的远端, 即比神经节细胞更前的水平——水平细胞、双极细胞、无足细胞以及感受细胞本身的感受野。另一方面, Hubel, Wiesel 等又把感受野的研究推向中枢, 他们把电生理学和形态学紧密结合起来, 对视皮层各种细胞(简单细胞、复杂细胞、超复杂细胞)感受野, 以及彼此间的联系进行了长时期卓有成效的研究。此外也有不少工作开始把电生理工作和视知觉的研究结合起来。正是由于在各个水平进行的大量分析性研究, 显著地改变了某些陈旧的概念, 使对图像辨认机制的认识出现了飞跃。

二

电生理研究的广泛开展是视觉研究的另一个重要特征, 它包括从感受细胞到皮层各级水平神经细胞电活动的分析, 既有用微电极技术对单细胞电活动的细胞内或细胞外记录, 也有综合电位(如视网膜电图, 视觉诱发电位)的研究, 其中视网膜神经细胞电活动的研究所取得的进展特别引人注目。视网膜从胚胎发育来看与大脑有相同的源起, 素有“周边脑”之称, 但结构相对比较简单, 细胞层次清楚, 它的功能的研究不仅是视觉生理中必不可少的一个环节, 而且作为中枢神经系统的一个模型, 对于大脑突触传递机制的阐明也有重要的意义。迄今为止, 分析神经细胞电活动仍然是研究神经系统功能的主要方法, 这样, 随着技术的发展, 视网膜电生理研究极其蓬勃地开展是必然的; 这方面的工作转而又推进了电生理

技术的发展。

目前,对视网膜所有细胞都已成功地进行了细胞内记录。这些工作大致可以分为两类,一类可以 Hodgkin 和 Baylor 等的工作为例,他们用精细的电生理技术系统地研究了某些细胞的功能特性,对于所获得的大量资料圆熟地运用数学工具进行分析,他们的工作与 Hartline, Ratliff 等对鲎眼侧抑制的著名分析异曲同工,都是相当成功的,把视信息在视网膜的传递和分析的研究推进到了一个新水平;此外, Hagens 对视细胞暗电流的分析也堪称范例。另一类可以 Dowling, Werblin; Tomita, Toyoda, Kaneko 等的工作为例,他们分别把形态学、组织化学和电生理工作密切结合起来,对于细胞反应发生的离子机制、突触传递机制和反应的相互作用取得了许多重要的成果。这些工作如果没有电子技术和计算技术的发展是无法进行的,没有其它领域(形态、组织化学、光学)工作的配合,显然也不可能达到这么高的水平。多学科相互渗透的重要性由此也可见一斑。

三

视觉研究的进展固然借助于多学科的渗透,但是另一方面,它所取得的重大进展也使其它领域的科学家为之瞩目,近年来出现的许多视系统的数学模型和电子学模型就是一个证据。对视系统的模拟主要集中在三方面:(1) 鲎眼侧抑制;(2) 各级感受野和特征检测器;(3) 瞳孔反应及眼调节机制。这些模型在生理学研究的基础上借鉴某些机制,在不同程度上取得了成功,实际上已经成了视觉研究的一个方面,这在本书中有详细的介绍。当然这还只是开端,如何把模型的研究和生理学工作更好地结合起来,仍然有待进一步探索。

试图在一篇短短的前言中把视觉研究所有重要的领域一

览无遗显然是不可能的,另一些领域,如视兴奋、眼调节机制、立体视觉机制等目前也正处于蓬勃发展之中,就其重要性而言也许并不逊于前述者,但是以上所引述的确实是几个突出的分支,在一定意义上可以说是近年来视觉研究的一个缩影。管中窥豹,能见一斑,从所勾划的这一轮廓,可以想见视觉研究的规模和深度以及它所达到的水平。这门科学在它自己的发展历史上已经登上了一个前所未有的高峰,可以预料,它将以更大的势头向前发展,前景是十分广阔的。

* * *

对本书作一点说明。本书源自不久前在日本召开的一次题为“眼睛的光学和视觉”的夏季讨论会(应用物理学会举办),那次讨论会后,在各专题报告的基础上又充实最新的内容,然后编纂成书(见原序)。本书先提纲挈领地概述了视系统的基本结构和功能,便于读者把握整个领域的梗概(第1章),继而转入对眼睛光学系统及调节系统特性的分析(第2、3、5章),之后就视系统各级水平神经细胞对视觉信息的处理和分析及空间视觉等几个方面作了较系统的论述,讨论了各种神经网络模型(第4、6、7章),最后介绍了色觉机制和色度学(第8、9章)。各章之间互有关联,但又有相对的独立性,读者可酌情选读。

视觉研究在我国的基础非常薄弱,十年来又痛心地倍遭“四人帮”破坏。在国内,据我们所知除了一些零星的综述和论文外,没有任何专著,这和这门科学的重要性的发展现状极不相称。在我们决定向国内广大读者介绍这一重要的研究领域时,在我们面前有很多可供选择的书籍,最有代表性的如“感觉生理学手册”(Handbook of Sensory Physiology)第7卷(共8分册),Davson主编的“眼睛”(The Eye)(6卷),Rodieck的“脊椎动物视网膜”(The Vertebrate Retina)等都比较详细

地全面论述了视觉研究的进展，但篇幅过于浩瀚，专业性太强，内容过于艰深。考虑到我国的情况和可能，我们认为有一本比较概括的，内容略浅显的书也许更加合适，最后决定试译此书。这本书综述了视觉研究这门边缘学科几个重要领域的新进展，引证了相当广泛的文献，叙述比较清楚，相对也浅显些，不需要太多的专业知识背景，而且在各章中都还有一些基础专业知识的介绍，因此能自成系统。但是必须说明的是，本书介绍的只是视觉研究的几个侧面，还有不少重要的方面论述得过于简单，有的甚至还没有提到，这种情况对于以不大的篇幅来描述一门发展得如此迅速、内容如此庞杂的科学也许是很难避免的。其次，本书主要是从物理学家的角度来写的，在一定程度上反映了视觉研究作为一门典型的边缘学科的特点，但生理学资料在某些章节似嫌不足。鉴于这两个原因，我们在正文后附录中列了近年来主要的专著和综述题名可资参考，以后在适当的时候，我们将从另一些侧面作更深入的介绍。此外，由于本书各章节是由不同作者分别撰写的，虽然在编纂时作过整理，但系统性还不够，繁简不尽一致，这是本书的缺点。

在译校过程中，我们尽可能尊重原文的叙述方式，但并不拘泥于个别文字，考虑到许多专业名词并无统一的译名，因此在第一次出现时注上英文供参考。在内容上除了个别错字已改正外，凡我们觉得原书叙述不妥处，均参照原文献作了订正，并在译注中加以说明。此外，为了帮助读者理解，我们又增添了一些解释也列入译注中。原书的注释仍保留。

尽管我们对译稿进行了反复的校订，但限于水平，错误可能是难免的，我们期待着读者的指正。

译校者

1978年9月

目 录

译校者序

原序

第一章 概论(江森康文)	1
1.1 视觉过程	2
1.2 视网膜的结构	4
1.3 视细胞的形态及其联系	6
1.4 视网膜的感光机制	10
1.4.1 视杆细胞视色素	10
1.4.2 锥细胞视色素	11
1.5 视网膜的电生理	20
1.5.1 视细胞	20
1.5.2 水平细胞	21
1.5.3 双极细胞	22
1.5.4 神经节细胞	23
1.6 大脑的生理	27
1.7 外侧膝状体	28
1.8 大脑皮层	34
第二章 眼球的光学(大头仁)	40
2.1 几何光学特性	42
2.1.1 眼的结构和光学常数	42
2.1.2 模型眼	54
2.1.3 眼屈光	58
2.1.4 视网膜像	62
2.2 空间频率特性	66

2.2.1	视力与空间频率特性 (MTF).....	66
2.2.2	视系统总体的 MTF.....	69
2.2.3	眼球光学系统的 MTF.....	75
2.2.4	视网膜的光学 MTF.....	78
第三章	眼镜镜片(一色真幸)	82
3.1	关于眼的知识	82
3.2	眼镜的历史	85
3.3	眼镜镜片的曲度设计	86
3.3.1	顶点屈光力与面屈光力	86
3.3.2	眼镜镜片的设计	88
3.3.3	Tscherning 理论	88
3.4	散光用眼镜镜片	91
3.5	A. O. 镜片	92
3.6	非球面眼镜镜片	96
3.6.1	白内障用镜片	96
3.6.2	渐变屈光力镜片	97
第四章	无脊椎动物的视系统(清水嘉重郎)	102
4.1	眼虫的视系统	103
4.2	鲨的视系统	104
4.3	蝇的视系统	106
4.4	蜂的视系统	113
4.5	甲壳类的视系统	117
4.6	蜘蛛的视系统	121
4.7	海扇的视系统	123
第五章	眼的焦点调节机制(笠井健)	128
5.1	调焦时的信息处理	128
5.2	测定方法	130
5.3	调节的稳态误差	133
5.4	光晕的处理机制	135

5.5	维持对焦的算法	138
5.6	调节机制的动态特性	141
5.6.1	步进反应	141
5.6.2	脉冲反应	142
5.6.3	正弦波反应	143
5.7	调节控制机制	145
5.7.1	肌肉-晶状体系统	145
5.7.2	调节控制机制的模型	146
第六章	视觉神经系统的机制(福岛邦彦)	152
6.1	神经细胞	153
6.1.1	神经细胞的生理作用	153
6.1.2	神经细胞的模型	155
6.2	视觉神经系统概要	159
6.3	视网膜和外侧膝状体的信息处理	161
6.3.1	视网膜神经节细胞的感受野	161
6.3.2	宏观视网膜模型	164
6.3.3	视网膜的结构和微观视网膜模型	174
6.3.4	外侧膝状体的感受野及其模型	182
6.3.5	低等动物的视网膜和各向异性感受野	185
6.4	大脑的信息处理	188
6.4.1	视皮层神经细胞的感受野	188
6.4.2	特征抽提机制的模型	198
6.4.3	视皮层的神经联系及其模型	204
6.4.4	双眼视觉的机制及其模型	208
第七章	立体视觉和三维显示(畑田豊彦)	219
7.1	立体视觉机制	219
7.1.1	与立体视觉有关的视觉机制	220
7.1.2	立体视觉的形成过程	230
7.2	视觉信息与立体知觉	239
7.2.1	实际空间与视觉空间的关系	239

7.2.2	立体知觉的线索	245
7.3	三维显示的方式	253
7.3.1	深度图像显示	254
7.3.2	立体图像显示	257
7.3.3	三维图像显示	263
7.3.4	三维显示的未来	270
第八章	色觉机制(池田光男)	276
8.1	Young-Helmholtz 理论	277
8.1.1	基本的心理物理现象	277
8.1.2	理论内容	278
8.1.3	小结	279
8.2	Hering 理论	280
8.2.1	基本的心理物理现象	280
8.2.2	理论的内容	281
8.2.3	小结	282
8.3	Müller 理论	284
8.3.1	基本的心理物理现象	284
8.3.2	理论的内容	284
8.3.3	小结	285
8.4	Land 理论	287
8.4.1	基本的心理物理现象	287
8.4.2	理论的内容	288
8.4.3	小结.....	288
第九章	物理量与感觉量(森礼於)	295
9.1	与光有关的物理量和感觉量	295
9.2	颜色感觉的叠加性	296
9.3	光谱亮度函数	297
9.4	光度量	298
9.5	明亮度的主观量标	299

9.6	三色表色系	300
9.7	CIE 1931 分布系数	303
9.8	在 CIE 1931 XYZ 表色系表示颜色	306
9.9	CIE 1964 $X_{10}Y_{10}Z_{10}$ 表色系	307
9.10	UCS 色度图	308
9.11	CIE- $U^*V^*W^*$ 表色系	309
9.12	颜色感觉的定量化	311
附录	315
索引	316

第一章 概 论

对人的视觉的研究从本质上来说是一个边缘学科的问题,但长期以来被认为主要是属于心理物理学研究领域。近年来,这个问题不仅是眼科学、生理学、解剖学、生物化学的研究对象,进而或作为解决复杂技术问题的手段、或作为新的研究课题,也已开始引起工程技术人员和物理学家的注意。初从事视觉研究时,人们往往对区分什么是至今已确定的实验结果及其理论基础,什么是目前正处于争论之中的假说感到十分困惑。另一方面,因为视觉研究工作极多,为了研究自己所关心的问题,要选择适当的文献也是相当困难的。其结果或者是过多地、不必要地阅读大量文献,或者是对问题的复杂性估计不足,先入为主,对于一开始阅读的文献评价过高。因此,在本章中先概略地介绍自视网膜至大脑中枢的整个视觉过程,对各过程中的主要功能加以说明,第二章之后将是各论的入门。

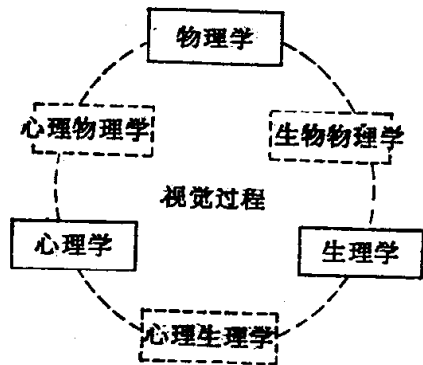


图 1.1 与视觉研究有关的学科

视觉问题有几个(物理学、心理学、生理学)相互关联的不同侧面,自感光细胞(即视细胞)感光的物理、化学机制起,直至最基本的主观色是什么颜色这样一个心理学问题,内容极其繁多。图 1.1 表示与视觉研究有关的已成系统、有代表性

的学科和较新的边缘学科(虚线)。因此,在对某一领域深入研究的同时,常常需要十分注意与其他领域的关系。此外,由于目前发表的很多视觉理论都是由某一专门领域的实验推导而出,显然也有必要一边进行研究,一边对理论及其应用范围作出评价。

这里举例谈谈视觉的生理学与心理物理学两个侧面的不同点。当然,为了对人的色觉有一个基本的了解,必须阐明真正的生理学功能。但是,在心理物理学中,如果设计的一个模型可以解释人的日常的视觉功能,那就不错了。尽管这一模型在实际中很有用,但据此却不能对生理学功能有本质的了解。因此,心理物理学的模型只是一定条件下人的视系统实际活动的记述而已,与生理学功能可以是无关的。如果在设计心理物理学模型时也考虑到生理学的功能,那就比较理想了。

1.1 视觉过程

图 1.2 和 1.3 以图解形式说明人看鸟并感知它的存在时所发生的视觉过程。从鸟反射的电磁波,通过眼的光学系统在视网膜上成像。在适当的条件下,由于一串神经脉冲自视网膜传至更高级的大脑,从而感知到鸟的形状和颜色。这一过程可分为以下几个阶段。

第一过程 从鸟反射的光的光谱特性及通过眼球光学系统(直至射入感光细胞为止)的调制过程。

第二过程 入射光的一部分为视网膜的感光细胞所吸收,由此视网膜的神经过程开始活动,神经脉冲通过视神经传至大脑。

第三过程 在视交叉,双眼的视神经纤维汇合在一起,右

