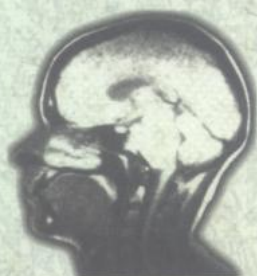


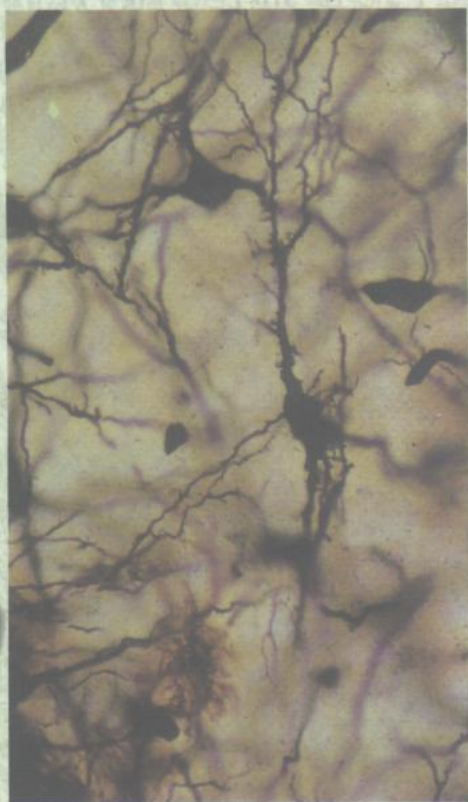
视觉信息处理的 脑机制

寿天德 著



脑 科 学 丛 书

Brain
Mechanisms
of Visual
Information
Processing



上海科技教育出版社

内 容 提 要

视觉研究是脑科学或神经科学发展中一个比较系统、成熟的分支,特别是对视觉大脑皮层的研究方面。本书以较短的篇幅介绍了视觉信息处理脑机制方面的基本理论和近30年来所取得的进展。全书共分七章,分别介绍了视觉系统基本功能和形态学、视网膜信息处理机制、外膝体在对视觉信息流的调控和形成平行处理过程中的作用、视皮层细胞的感受野性质及其功能构筑、既平行又分级串行的视觉信息处理机制,以及当前视觉信息处理研究的一些重要方面。本书力图通过对视觉信息处理的脑机制的介绍,使读者能够对蓬勃发展的脑科学或神经科学有一个相当深度的了解。

本书可作为从事神经生物学、生理学、医学、心理学以及相关学科的研究人员,高等院校的教师,理、工、医科研究生和高年级本科生的专业参考书,对于眼科、神经内科和外科医生也有重要参考价值。

责任编辑:濮紫兰 王福康

封面设计:桑吉芳

脑科学丛书

视觉信息处理的脑机制

寿天德 著

上海科技教育出版社出版发行

(上海冠生园路393号 邮政编码200233)

各地新华书店经销 上海市印刷六厂印刷

开本 850×1168 1/32 印张 8.5 字数 228000

1997年12月第1版 1997年12月第1次印刷

印数 1 1500

ISBN 7-5428-1592-X/R·95

定价:21.00元

脑科学丛书编委会

顾问:张香桐

主编:杨雄里

副主编:吴智仁

编委:(按姓氏笔划为序)

刁云程

万选才

王福康

甘思德

印其章

池志强

吕国蔚

朱培阁

乔健天

孙复川

寿天德

杜雨苍

李继硕

吴希如

吴建屏

何瑞荣

余启祥

陈宜张

杨雄里

金国章

周长福

周绍慈

赵志奇

胡国渊

郭爱克

曹小定

徐科

梁之安

梅镇彤

韩济生

舒斯云

鞠躬

濮紫兰

序

人类被誉为“万物之灵”，这是因为人类具有高度发达的大脑。我们为什么能看到千姿百态、色彩缤纷的世界？为什么能听到悦耳动听的鸟的啼转和动人心弦的音乐旋律？为什么有智力、能思维？为什么有喜怒哀乐？这些既是普通人十分关心的自然之谜，又是科学家们殚思极虑研究着的重大问题。探索和揭示脑的奥秘是当代自然科学面临的最重大的挑战之一。

人类对脑的探索已经有了漫长的历史，而在近三十年来取得了突飞猛进的进步。新发现、新成果接踵出现，使人目不暇接。脑科学在人类社会进步中正在起着越来越重要的作用，受到越来越广泛的支持。自本世纪90年代被命名为“脑的十年”以来，脑科学的面貌更是日新月异，已经成为一门自分子水平扩展至行为水平的统一的学科。而在脑科学发展的巨大洪流中，中国科学家们也作出了重要的贡献，在若干领域已经取得了具有国际先进水平的研究成果。

与脑科学这种飞速发展的情况相应，在国际上已有大量的论著问世。在我国，近年来脑科学研究已从各方面得到了有力的支持，1992年《脑功能及其细胞和分子基础》项目列入国家科委组织的“攀登计划”是一个重要标

志。但是,反映国内脑科学研究成果的学术专著却寥若晨星。本世纪80年代中期,中国的脑科学家曾有组织出版脑研究专著的设想,但最终因经济原因而中途夭折。上海科技教育出版社怀着支持、推进我国脑科学研究的满腔热情,在1995年卓有远见地主动提出在“九五”期间出版一套《脑科学丛书》,从而实现了大家的夙愿。

我衔命担任了这套丛书的主编,深感责任重大。我国著名脑科学家、中国科学院院士张香桐教授不顾耄耋之年高兴地应邀担任了《脑科学丛书》的顾问,对《脑科学丛书》的编纂提出了许多指导性意见。1995年10月在上海召开了第一次由我国许多脑科学专家参加的编委会会议,对《脑科学丛书》的出版宗旨、选题、读者对象等问题进行了深入的讨论,取得了共识。

《脑科学丛书》出版的主要目的是充分反映中国脑科学各个领域的研究成果,推进我国脑科学研究;其读者对象是生命科学领域的学生、教师、科研人员,以及临床医生。按照这一宗旨,我们已经请《脑科学丛书》的作者们对其所论述的主题提供必需的背景知识,在概述该领域的总体及最新进展的前提下,自然地把自己所领导的研究集体的研究成果融入其中,而避免过细地、繁琐地描述某人的研究工作。我们的意图是向读者展示脑科学的若干领域的“一片森林”,以及林中由我们自己培植的奇葩异草。

在《脑科学丛书》的选题上,我们既考虑到在脑科学中的重要性,也注意到该领域在中国的总体水平,内容涉及脑科学的许多重要领域,包括脑科学的总体进展,视觉、听觉、痛觉的神经机制,神经递质与脑功能的关系,针刺镇痛原理,脑功能的形态学基础,学习记忆的神经基

础,脑发育异常和损伤以及计算神经科学等。对于某些重要领域,由于某些专家工作过于繁忙,不克在近期内为《脑科学丛书》撰稿,不免有遗珠之憾。

《脑科学丛书》将在近期陆续出版,撰稿者均是相应领域的专家,他们中既有在脑科学领域中耕耘多年的资深专家,也有在国际上已崭露头角的青年学者。他们精心撰写,在繁忙的工作日程中如期完稿,上海科技教育出版社的王福康先生及有关编辑高质量地进行编辑加工,使书稿在短时间内及时付梓。他们的工作热情和效率令人感奋。此外,李葆明教授、陆丽芳小姐、林新小姐先后协助编委会在处理书稿方面做了大量卓有成效的工作,在此一并致谢。

现在,我们把这一集体劳动的结晶奉献给社会和读者,并热切期待着来自各方面的指正和评论。

杨雄里

于中国科学院上海生理研究所

1997年国庆

前 言

20 世纪下半叶是自然科学突飞猛进的发展时期,以分子生物学的出现为特点的现代生物学的发展尤其引人注目,正如很多科学家和科学史家认为的那样,生命科学可能成为 21 世纪自然科学的主导学科。作为研究生命活动最基本活动的分子生物学几乎渗透到生命科学的每个领域,全面地推动了生命科学的发展,并奠定了新兴产业——生物工程的基础。与此同时,在分子生物学和计算机科学发展的推动下,对生物体中最复杂的系统——神经系统的研究,在近 30 年中也取得惊人的发展,以致于分子生物学的奠基人之一、DNA 双螺旋结构的发现者、诺贝尔奖获得者沃森宣称,“20 世纪是基因的世纪,21 世纪将是脑的世纪”。

人脑是宇宙中已知的最复杂物质。神经系统特别是脑的发达程度,是区别动物(包括人类)进化程度的主要标志。人类正因为有了无与伦比的、发达的大脑,才成为主宰世界的万物之灵。大脑的奥秘始终是自然科学中最具挑战性的问题之一。视觉系统以其在动物和人类生命活动的极端重要性以及被广大视觉神经科学家最为透彻全面的研究,因而在神经科学或脑科学研究中的地位十分突出,迄今已经发展成为一门相对独立的视觉神经科学。

对生动多彩的外界世界怎样成为我们的视知觉的过程,科学家们从视网膜到大脑皮层作了大量出色的研究,视觉系统所阐明

的问题可能比任何其他系统都要多。本书的目的就是希望通过对视觉信息处理的脑机制的介绍,管中窥豹,让读者得以对神经科学进展的“全豹”有一定深度的了解。关于研究视觉系统的神经科学研究涉及面极广,从分子生物学、细胞生物学,到神经解剖、神经生理、神经药理、神经化学、神经免疫、神经发育、神经遗传等,本书既无必要也无可能在有限篇幅中对每个方面都作介绍,现仅以视觉信息处理的神经机制为主线,介绍从视网膜到视觉大脑皮层已有的和最新的成果。鉴于本人水平有限,本书不妥和错误之处在所难免,敬请读者和专家们批评指正。

寿天德

于合肥中国科学技术大学

1997 年

目 录

第 1 章 视觉系统的形态学	1
§ 1.1 从视网膜到视皮层的两条视觉通路	1
§ 1.2 眼睛	3
§ 1.3 视网膜——外周脑的结构	5
§ 1.4 外膝体.....	10
§ 1.5 视皮层.....	15
§ 1.6 视网膜—外膝体—视皮层通路的定量方面.....	18
第 2 章 视网膜内的信息处理	25
§ 2.1 基本的视觉信息.....	25
§ 2.2 视网膜内的信息处理——感受野的研究.....	33
§ 2.3 视网膜神经节细胞的功能.....	40
第 3 章 外膝体在视觉信息处理中的作用	57
§ 3.1 外膝体神经元回路和受体.....	57
§ 3.2 外膝体神经元的感受野性质.....	60
§ 3.3 外膝体神经元对视觉信息流的调节作用.....	66
§ 3.4 在形成平行的视觉信息处理中的作用.....	70
第 4 章 视皮层细胞感受野的特性和分类	75
§ 4.1 简单细胞的感受野及其特点.....	75
§ 4.2 复杂细胞的感受野及其特点.....	77

§ 4.3	超复杂细胞·····	78
§ 4.4	视皮层细胞的双眼会聚和立体视觉·····	80
§ 4.5	视皮层细胞的空间频率调谐·····	86
§ 4.6	视皮层和皮层下细胞的图形适应·····	90
§ 4.7	视觉方位和方向敏感性的皮层下机制·····	93
第5章	视皮层细胞的功能构筑·····	107
§ 5.1	视皮层细胞感受野组织的等级假说·····	107
§ 5.2	方位柱·····	109
§ 5.3	眼优势柱·····	112
§ 5.4	空间频率柱·····	117
§ 5.5	视皮层的基本单位——超柱·····	118
§ 5.6	方向柱·····	119
§ 5.7	颜色柱·····	121
§ 5.8	视皮层功能柱内连接的作用·····	128
§ 5.9	视皮层的水平连接·····	133
第6章	视觉系统中既平行又分级串行的信息处理机制·····	139
§ 6.1	皮层17区(V1)、18区(V2)内的形状、颜色、运动和深度视觉的平行处理(斑点/条带系统)·····	139
§ 6.2	更高级的视皮层区域·····	144
§ 6.3	视觉皮层间的反馈和整合作用·····	152
§ 6.4	视皮层细胞的同步化整合机制·····	159
第7章	视觉信息处理研究的一些重要方面·····	171
§ 7.1	视觉系统的可塑性·····	171
§ 7.2	关于视皮层细胞方位选择性形成的机制问题·····	188
§ 7.3	经典感受野以外的去抑制区和整合野·····	197
§ 7.4	中枢视通路中感受野的动态变化·····	203
§ 7.5	视皮层功能光学成象研究·····	209
§ 7.6	脑功能的无创伤成象研究·····	214

结语.....	223
参考文献.....	227
主题索引	249

第 1 章 视觉系统的形态学

§ 1.1 从视网膜到视皮层的两条视觉通路

视通路示于图 1-1。视网膜(retina)神经节细胞的轴突形成视神经,经过视交叉部分地交换神经纤维后,再形成视束,传到中枢的许多部位,其中包括丘脑的外膝体或外膝核(lateral geniculate nucleus, LGN)、四叠体上丘(superior colliculus)、顶盖前区(area preectalis)和视皮层(visual cortex)等。上丘与眼动等视反射有关,顶盖前区与调节反射、瞳孔反射有关,外膝体和视皮层都直接与视觉知觉有关。神经节细胞轴突在外膝体换神经元后,由外膝体神经元直接经视放射到视皮层,这是视束的大部分纤维的去向,称为视觉的第一视通路。视束的小部分纤维走向内方,经上丘臂,到达上丘和顶盖前区。上丘浅层神经元再投射到丘脑枕(pulvinar thalamus)换元后再投射到视皮层;上丘还有纤维直接投射到视皮层。由于这条通路不经过外膝体,故称膝体外通路或第二视通路。

值得注意的是,某些视网膜向心纤维在视交叉水平即已离开视觉通路,进入丘脑下部前区,终止于视上核(位于视交叉上方),参与多种行为节律的调节。

本书着重介绍与高等哺乳类动物视觉信息处理直接有关的第

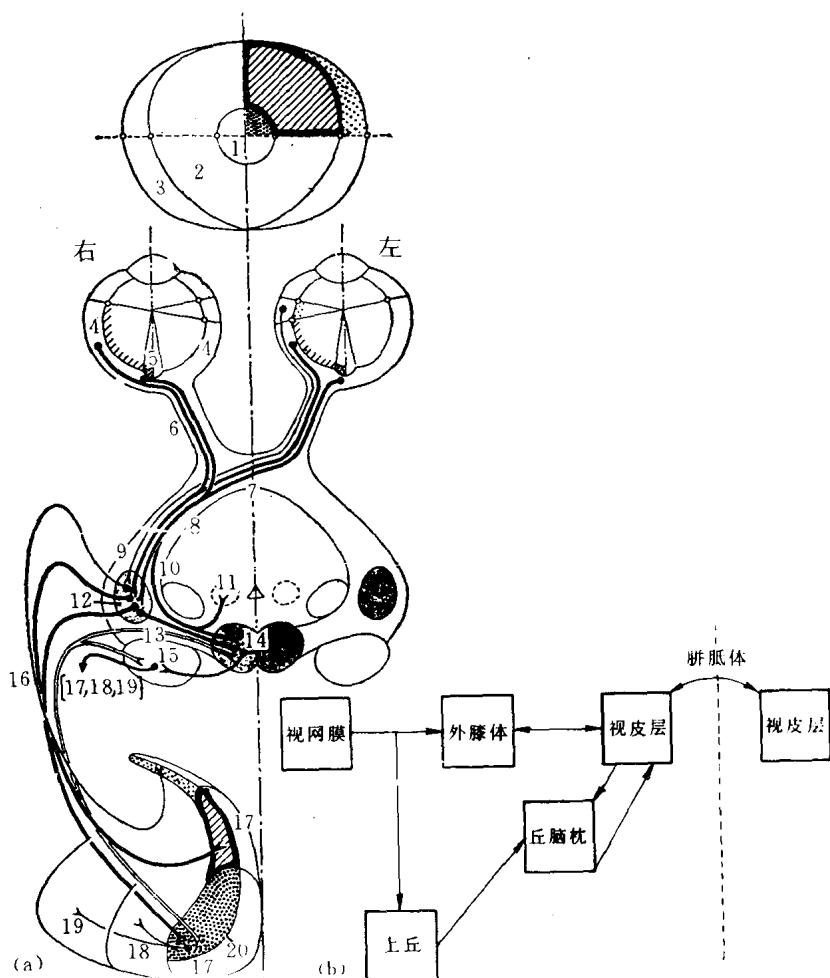


图 1-1 人类视觉通路示意图

(a) 视野与视网膜-外膝体-视皮层的神经元联系。注意视野的不同部位在视皮层的投射区的不同。1. 中央部；2. 双眼部；3. 单眼部；4. 视网膜；5. 黄斑；6. 视神经；7. 视交叉；8. 视束；9. 视束外侧根；10. 视束内侧根；11. 顶盖前主核；12. 外膝体；13. 上丘臂；14. 上丘；15. 丘脑枕；16. 视放射；17. 17 区；18. 18 区；19. 19 区；20. 距状裂。(b) 哺乳类动物视觉系统的主要部分。(从 Nieuwenhuys 等, 1979^[1])

一通路神经机制。

§ 1.2 眼 睛

眼睛结构的概貌示于图 1-2。眼睛的具体结构在生理学课本中已有详细描述,在此就不重复。这里要说明的只是,眼睛有两个功能,其一是经眼的光学系统在眼底形成外界物体的物象,其二是视网膜又将物象的光能转换并加工成神经冲动,经由视神经将冲动传入视觉中枢,从而产生视觉。所以单纯地将眼睛比作照相机是不确切的,将眼睛比作能够进行图象处理的智能电

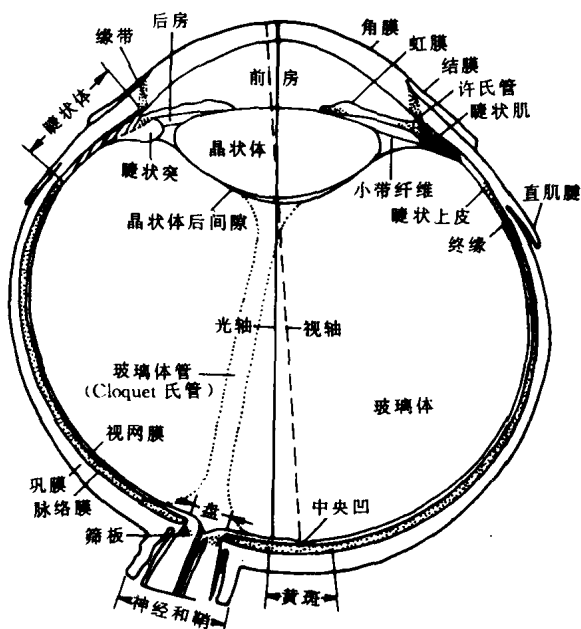


图 1-2 眼球水平切面(右眼)

(从 Walls, 1942^[2])

视摄象机则比较合适。

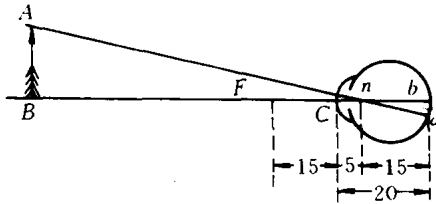


图 1-3 简约眼图解

AB , 物体; ab , 视网膜象; n , 节点; F , 前主焦点; C , 角膜表面。

眼睛的光学系统见图 1-3。严格意义上的眼的几何光学是很复杂的, 因为外界物体要经过角膜、房水、晶状体和玻璃体等多种折射率不同的光学介质, 而且这些介质往往是不均匀的结构(如角膜、晶状体), 其内部折射率都是不同的, 并且由不同曲面分隔着的。然

而用简化方法, 即简约眼(reduced eye), 可以足够准确地求得通过眼的光线的路径。假定全部屈光是发生在空气和眼内容物之间的一个简单界面, 在这里假定眼内容物是均匀的, 并且具有像水一样的折射率 1.333。简约眼的“角膜”表面曲率半径为 5mm, 其曲度中心为这个光学系统的节点 n (图 1-3)。视网膜位于节点后 15mm, 距角膜 20mm。 ab 为 AB 在视网膜上所成的象, 其大小为:

$$ab = bn \times AB / Bn$$

故若 2km 远处一棵 40m 高的树, 其视网膜象的大小为 $0.015 \times 40 / 2000 = 0.0003\text{m}$, 即 0.3mm。

从图 1-1(a)可见, 两眼的视网膜神经节细胞对丘脑外膝体的投射是交叉进行的。鼻侧的视网膜神经节细胞均交叉投射到对侧外膝体, 而颞侧的视网膜神经节细胞则投射到同侧外膝体。因此, 单侧外膝体只接收同侧眼颞侧网膜和对侧眼鼻侧网膜的输入, 再根据眼睛的光学原理, 单侧外膝体只能得到双眼输入的对侧视野内的视觉信息。

§ 1.3 视网膜——外周脑的结构

1.3.1 视网膜内的细胞类型和分布

视系统中,与感光机制与视觉信号处理机制关系最密切的是视网膜。由于胚胎发育中视网膜与脑同样起源于外胚层,其形态结构上与脑相似地形成多层细胞和突触连接,功能上亦能处理复杂的视觉信息,因而科学家们将其当作外周脑而进行研究。视网膜内感光细胞为视杆细胞和视锥细胞。视网膜在组织学上可分为 10 层结构(图 1-4)。注意光线入射方向与视网膜信息处理传递方向是相反的,即光线是最终到达感受细胞层的,这是一种称为倒转视网膜(inverse retina)的结构,像脊椎动物这样进行高度的光学信息处理的动物几乎都是倒转视网膜。

一般来说,人视网膜可分为以视轴为中心直径约 5~6mm 的中央区和周边区。中央区又分为中央凹(fovea)、旁中央凹和远中央凹;周边区也分为近周边区、中周边区和远周边区。

简而言之,视网膜由三层细胞所组成。从最外到最内为感受器细胞(receptor cell, RC)层、双极细胞(bipolar cell, BC)层和神经节细胞(ganglion cell, GC)层,GC 的轴突形成视神经。这三个层的每一层,均包含不止一类细胞;各层之间以及一层之内的细胞形成广泛的联系,这就是信息加工的形态学基础。图 1-5 是脊椎动物视网膜的一个一般模式图。感受细胞细胞核的上部分外段(outer segment, OS)和内段(inner segment, IS)中间为一个细的连接颈连接。OS 的形状有的呈杆状,有的呈锥状;RC 即根据 OS 的形状分为杆细胞(rod, R)和锥细胞(cone, C)两类,视色素(visual pigment, VP)就包含在 OS 内,它是感光物质,光触发生物电反应就发生在这里。

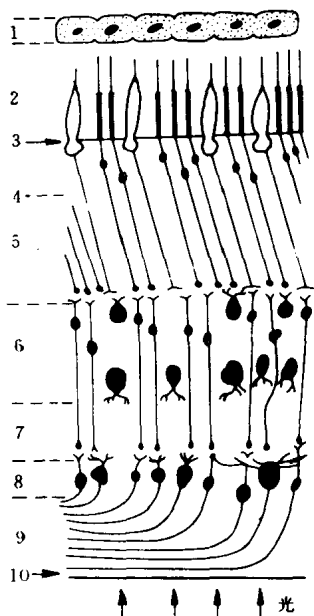


图 1-4 视网膜各层结构示意图

1. 第一层:色素上皮层。2. 第二层:感受器细胞层,由细胞的外段和内段构成。3. 第三层:外界膜。4. 第四层:外核层,由感受器细胞核构成。5. 第五层:外网状层,由感受器细胞、双极细胞、水平细胞形成突触。6. 第六层:内核层,由双极细胞、水平细胞和无足细胞核构成。7. 第七层:内网状层,由双极细胞、无足细胞和节细胞形成突触。8. 第八层:神经节细胞层,由神经节细胞核构成。9. 第九层:视神经纤维层,由神经节细胞轴突构成。10. 第十层:内界膜。(转引自阮迪云和寿天德,1992^[3])

内核层实际上包含四类细胞,除 BC 外,还有水平细胞(horizontal cell, HC)和无足细胞(amacrine cell, AC)以及网间细胞(interplexiform cell, IC)。其实这三种细胞的每一种都不止一个类型。RC—BC 和 HC 层形成突触的地方为外丛层或外网状层(outer plexiform layer, OPL);BC-AC 和 GC 形成突触的地方称为内丛层或内网状层(inner plexiform layer, IPL)。这两个层是信息传递和加工的重要地方,而 IC 则沟通了内网状层与外网状层间的联系。

在视网膜的不同区域内各种细胞的分布情况不同。人和猴网膜后端有一个直径约 1.5mm (折合 6°视角)呈黄色区域,称为黄斑,这是由于存在一类非光敏色素——叶黄素(xanthophyll)的缘故。黄斑中央约 1.5°区域(人视网膜每度视张角相当 300μm),与 RC 相联系的 BC 和 GC 细胞体在此被挤到这个区域的周围,因此这处区域特别薄,形成所谓中央凹(fovea)。人中央凹处没有