



人类的 视觉

荆其诚 焦书兰 纪桂萍 著

科学出版社

内 容 简 介

本书介绍人类视觉的基础知识,概述国内外有关视觉研究的成果与新进展。全书共八章,分别论述视觉系统的结构、视觉的基本功能、颜色视觉、图形知觉、图象识别、空间知觉、身体姿势对空间知觉的影响,以及视觉的理论问题等,内容丰富、文字深入浅出,并附有彩色、黑白插图二百余幅,便于阅读和理解。

本书适合与视觉研究有关的心理学、生理学、医学、物理学及人工智能的科研人员,以及其他对视觉研究感兴趣的人员阅读,也可以作为大专院校有关学科的教学参考书。

人 类 的 视 觉

荆其诚 焦书兰 纪桂萍 著
责任编辑 张国金

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

*

1987年5月第 一 版	开本: 787×1092 1/16
1987年5月第一次印刷	印张: 11 1/2
印数: 精 1—1,400	插页: 精 4 平 2
平 1—9,000	字数: 264,000

统一书号: 13031·3484

本社书号: 4733·13—11

定价: 布脊精装 4.65 元
平 装 3.15 元

序 言

人类的周围世界是一个丰富多彩、纷繁复杂和永远变化着的世界——光线明暗交织，物体形状各异，景物绚丽多彩，各种声音在环境中回响，食物散发着各种气味、具有不同的味道，物体还有软硬、轻重、冷热等特征。人在这个世界上生存、劳动，创造物质和精神文明，首先就要通过感觉反映这些特征。而人类认识外在世界的信息 80% 是通过视觉提供的。视觉信息是人的主要感觉来源。人通过视觉感知周围环境的变化，获得关于外界自然和社会环境的知识。视觉器官——眼睛——接受外界的刺激信息，并由大脑对这些信息进行解释，形成外界事物的知觉形象，产生对外界事物的认识。

视觉研究已有悠久的历史。在所有的感觉通道中，视觉是研究得最透彻的一种感觉。然而对许多视觉现象，从简单的信息加工过程到空间知觉的产生，以及与其有关的哲学认识论问题，仍然存在着大量尚无圆满答案的谜团。

视觉研究是近年来进展较快的一门知识领域。随着电生理学研究方法的改进，对视觉生理机制的研究有了一定的突破。今天，人们已开始了解大脑视觉皮层神经细胞的活动与某些基础视觉现象的关系，对视觉的基本机能也有了一定的了解，如图形后效、视觉现象的时间空间关系、视觉过程的相互作用、颜色视觉的信息加工等都有新的发现。随着认知科学的发展，在图形知觉和图象识别方面也积累了更多的材料，对视觉的研究也已开始接触到人的更高级的认知活动。

现代的工业生产和技术也给视觉研究提出了新的课题，照明工程的要求、人机系统的设计、特殊条件下的视觉辨认，计算机图象识别的视觉模拟等，都要求对人类视功能有更深的了解。这一切都推动着视觉研究的进展。

人类视觉的研究是一门多学科、跨学科的知识领域，它涉及到物理光学、神经生理学、感觉心理物理学、知觉心理学，乃至一些信息技术领域。从事这一知识领域的研究工作，困难就在于它涉及到极为广阔的知识面，对它的深入探讨，远不是某一专业学者所能胜任的，只有各有关方面的专家通力合作才能有所成就。可以预见，在不久的将来，随着视觉各方面研究的进展和科学资料的积累，将会形成一门“视觉科学”的新的科学分支。

本书是一本关于人类视觉的基础知识的书籍，它概括地介绍了这一学科领域的主要进展和成就。希望这本书能够启发读者对某些问题的思考，以作更深一步的探讨。关于视觉的理论问题，书中主要介绍了一些有影响的研究者的主要观点，有时作者也提出自己的一些看法，但这不是本书的主要目的。本书内容可分为四个主要部分，第一章和第二章是视觉系统的生理和机能方面的基础知识；第三章是颜色视觉；第四、五、六章是关于空间知觉方面的基本事实；第七章和第八章是关于空间知觉的一些特殊问题的讨论和看法。

在本书的写作过程中，得到了中国科学院生物物理研究所副研究员刁云程、中国科学院心理研究所副研究员彭瑞祥的帮助，科学出版社张国金同志也给予了大力的支持，在此

特致谢意。由于视觉研究涉及的知识面特别广阔，作者不可能对其各个方面都处理得恰当，错误和不妥之处在所难免，诚恳地希望读者给予指正。

作者

1984 年 10 月

目 录

序言	
第一章 视觉系统概述	1
第一节 视觉系统的构造	1
第二节 视觉的电生理学	4
第三节 感受野	11
第四节 大脑皮层细胞的感受野	14
第二章 视觉的基本功能	22
第一节 视觉的感受性	22
第二节 空间辨别	28
第三节 时间辨别	37
第四节 眼睛的运动	39
第三章 颜色视觉	45
第一节 颜色现象	45
第二节 颜色系统	49
第三节 颜色理论和色盲	56
第四章 图形知觉	65
第一节 图形的形成	65
第二节 图形的组织和发展	69
第三节 图形后效	73
第四节 空间频率	79
第五节 图形知觉的认知作用	86
第五章 图象识别	91
第一节 人类图象识别的特点	91
第二节 模板匹配理论	97
第三节 泛魔识别模型	108
第六章 空间知觉	114
第一节 生态光学	114
第二节 双眼视觉	119
第三节 双眼视差	127
第四节 知觉恒常性	134
第五节 视错觉	139
第七章 身体姿势对空间知觉的影响	145
第一节 身体姿势对方位知觉的影响	145
第二节 身体姿势对距离、大小知觉的影响	150
第八章 视知觉的理论问题	158

第一节 视知觉的发生与发展	158
第二节 现代的知觉理论	165
参考文献	172

第一章 视觉系统概述

第一节 视觉系统的构造

一、眼 睛

人的眼睛是一个直径大约 23 mm(毫米)的球状体,眼球的正前方有一层透明组织,叫角膜。光线从角膜进入眼内,视觉的屈光能力主要是靠角膜的弯曲形状形成的。眼球外层的其余部分是不透明的巩膜。眼睛的解剖见图 1-1。

虹膜在角膜的后面,与睫状体相连接。虹膜中央有一圆孔,叫瞳孔。瞳孔借虹膜的扩瞳肌和缩瞳肌的作用能够扩大和缩小。瞳孔后面是晶体。睫状肌控制晶体的薄厚变化,以改变其屈光力,这叫做调节机能。它能使远近不同的对象在视网膜上形成清楚的视象。看远距离的物体时,调节处于放松状态,水晶体成扁平形;看近距离物体时,调节处于紧张状态,晶体的厚度增加,表面的弧度加大。它起透镜的作用,保证视象聚焦在视网膜上,以造成清晰的映象。

视网膜位于眼球后部的内层,是眼睛的感光部分,有视觉感光细胞——锥体细胞与杆体细胞。视网膜中央密集着大量的锥体细胞,呈黄色,叫黄斑。黄斑中央有一小凹,叫中央窝,它具有最敏锐的视觉。

视网膜可以分为三个层次。最外层是锥体细胞和杆体细胞。锥体细胞短粗,呈锥状;杆体细胞细长,呈杆状。图 1-2 中的 D、E、F、G 是锥体细胞系统, A、B、C 是杆体细胞系统, H 是锥体与杆体细胞混合系统。由于锥体细胞 (b) 和杆体细胞 (a) 在视网膜的最外层,光线进入眼球先通过视网膜的其他层次,最后才到达锥体细胞和杆体细胞。第二层是双极细胞 (d、ef、h) 和其他细胞。锥体细胞和杆体细胞与双极细胞连接。通常

一个锥体细胞连接一个双极细胞,而几个杆体细胞才连接一个双极细胞。第三层是神经节细胞 (m,s), 它与双极细胞连接。在这三层细胞体之间是两个突触层,负责传递神经冲动。神经节细胞的轴突形成视神经纤维,汇集于视神经乳头处,成为视神经。视神经乳头

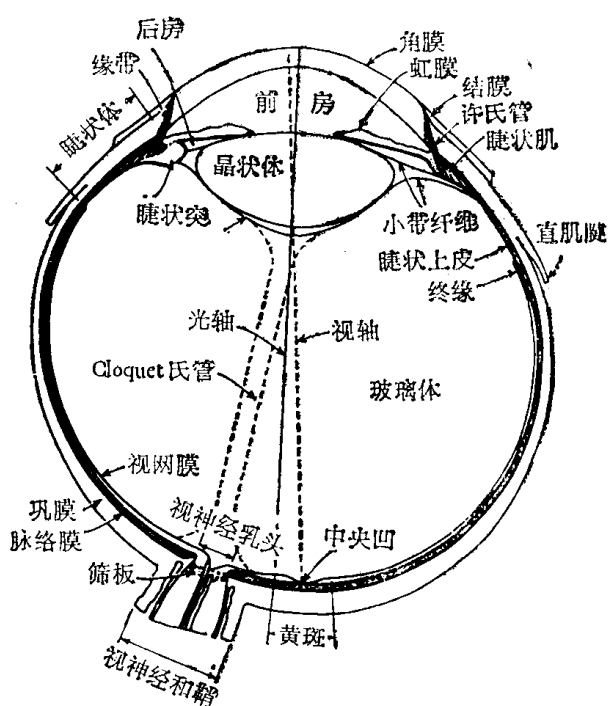


图 1-1 眼睛解剖图

没有感光能力,也叫做盲点。

如图 1-3 所示,在视网膜中央窝大约 3° 视角范围内只有锥体细胞,几乎没有杆体细胞。在黄斑以外杆体细胞数量增多,而锥体细胞大量减少。人眼视网膜大约有 650 万锥体细胞和 1 亿杆体细胞。视网膜的中央窝每平方毫米有 140,000—160,000 个锥体细胞。视网膜中央锥体细胞的数量决定着视觉的敏锐程度,正如照相底板成象的精细程度与底板的“颗粒”密度有关一样。视网膜边缘的杆体细胞主要在黑暗条件下起作用,同时还负责察觉物体的运动。

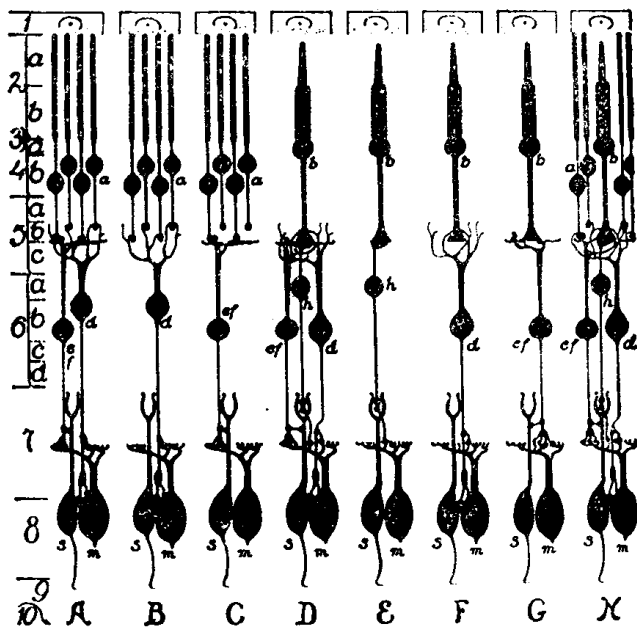


图1-2 灵长类的视网膜结构

来自物体的光线通过角膜、瞳孔、晶体,聚焦在视网膜的中央窝。视网膜的锥体细胞及杆体细胞接受光刺激,转换为神经冲动,经由视神经传导到各视觉中枢,其中主要是丘脑的外侧膝状体,直到大脑枕叶的纹区视觉皮层。

二、视神经通路的大脑

视觉信息从每只眼睛的视网膜沿视神经向上传导。在视交叉的地方大约半数的神经纤维进入对侧的大脑;另一半仍留在原来的一侧(图 1-4)。在视交叉处,两个视网膜鼻侧一半的神经纤维相互交叉,与对

侧眼睛的颞侧视网膜的神经纤维汇合。黄斑区的纤维有一半也在此处进行交叉。因此,

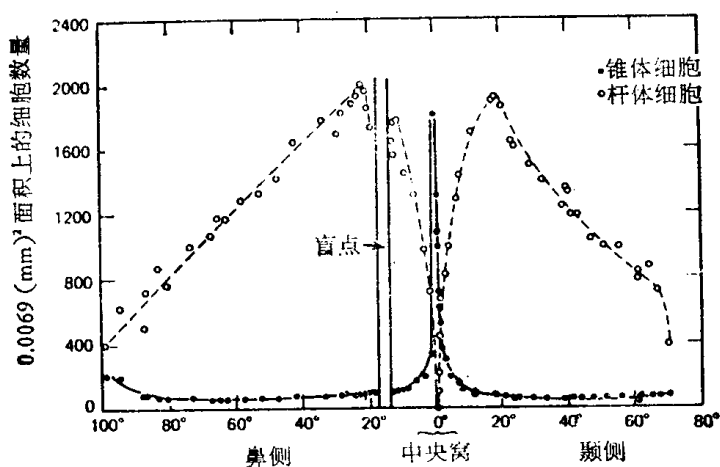


图1-3 锥体细胞与杆体细胞的分布

在视交叉后面的右视束包括来自两个视网膜的右半的所有神经纤维,进入右侧大脑;在视交叉后面的左视束包括来自两个视网膜左半的所有神经纤维,进入左侧大脑。每个大脑半球接受本侧视网膜外侧及对侧视网膜内侧的神经纤维。由于视神经的这种交叉方式,

刺激两个视网膜相应点所引起的神经冲动,通过同一神经通路传到同侧半球;而来自两个视网膜对侧的神经冲动不能传至同一神经通路,所以进入两个不同的半球。从视交叉有些神经纤维通到前顶盖区 (pretectal region) 和上丘 (superior colliculus)。这后一部分神经纤维与瞳孔反射和眼动有关。外侧膝状体接受来自视网膜的神经纤维,并发出神经纤维到大脑两半球,继续传送冲动到大脑皮层枕叶的视区。

人的大脑皮层的结构极其复杂,有大量的神经细胞组成许多层次。这些细胞如果铺平的话,可以有 0.25cm (厘米)厚, 0.14m²(平方米)的面积。在人的大脑皮层,所有的视神经纤维终止于枕叶皮层的纹区,即视觉皮层。纹区也叫做 Brodman 17 区。视觉皮层包括大脑每一半球内侧面的距状裂 (calcarine fissure) 周围的区域,有时向后扩展绕过枕极延伸到枕叶的外侧面。从外侧膝状体传入的数万神经纤维与视觉皮层细胞相连接。大多数皮层细胞之间的连接方向与皮层表面是垂直的,水平方向的连接一般都较短。达到大脑皮层一定区域的信息,通过各种连接方式被传送到视觉皮层各处的细胞。许多细胞的神经纤维投射到皮层下的脑深部中枢,或附近的皮层区域,使其对视觉信

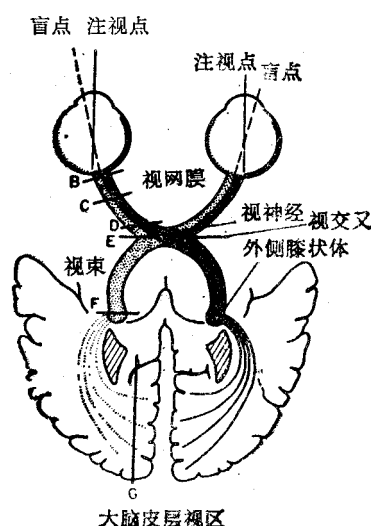


图1-4 视交叉

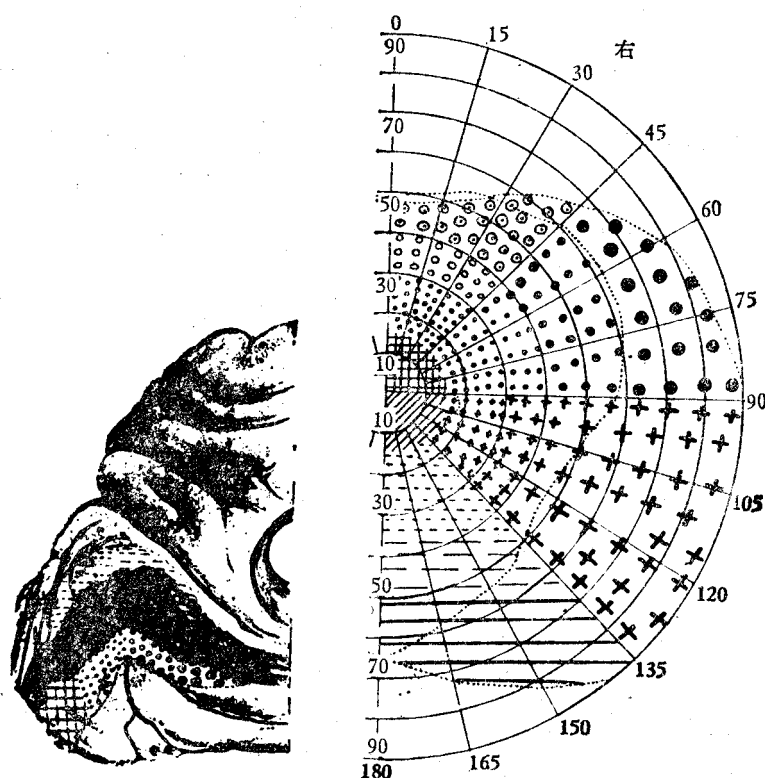


图 1-5 视网膜的视觉皮层代表区

息作进一步的加工。

总的说来,从视网膜到皮层的整个传导通路保持着解剖上的点对点的传导关系。视网膜是以一种拓扑方式(topological manner)投射到视觉皮层的。这也就是说,一个特定的皮层区是由一个限定的视网膜区得到输入的,它只受一个限定的视网膜区的影响。最近还发现,一个特定的视网膜区与某一个皮层细胞发生联系,这个视网膜区就是该皮层细胞的感受野。根据皮层局部损伤对视野的影响,以及根据视网膜局部刺激对皮层细胞动作电位的影响,可以确定视网膜与皮层之间的相互关系。图 1-5 是视网膜视野的不同部位在视觉皮层的代表区,同样的符号表示有联系的部位。皮层相当大的区域都与中央视觉有关,视网膜中央窝黄斑区的皮层代表区的比例远远大于其他代表区,而且在这一区域里有广泛的联系。当脑外伤使枕叶失去作用时,整个视野受到阻碍,而黄斑区有时却仍保留着少量视觉。根据 Marshall 和 Talbot (1942) 的计算,猿猴视网膜中央窝的每一个锥体细胞大约与 100 个皮层细胞发生关系。

第二节 视觉的电生理学

神经细胞或神经纤维以神经冲动的方式传递信息,神经冲动沿着神经细胞的外膜,特别是轴突的膜壁传导。神经纤维传导神经冲动时,其内部发生化学的和物理的复杂变化,例如消耗氧、产生二氧化碳,释放少量的热量,发出微弱的电流等等,因而神经冲动的传导可以用电的变化作为指标反映出来。用精细的微电极置于神经细胞体或纤维附近,经过放大,就能记录单个神经细胞的电活动。神经冲动以每秒 0.5—100 m 的速度传导,在一条神经纤维上,所有的神经冲动的振幅大致相同,刺激强度的变化表现为神经脉冲的频率变化。

电记录的基本技术是将一个活动电极放到所要记录的神经纤维上面,将另一个中性电极放在一个无关的区域。当神经冲动经过时,两电极之间便产生电位差,这种微小的电位变化即动作电位(action potential)。动作电位经过放大被记录下来。在动物身上,如果将电极放在眼球的前部和后部,便能记录出视网膜复杂的电变化,这就是视网膜电图(electroretinogram: ERG)。如果将电极放到视神经束的各个部位,就可记录到视神经的总合活动。如果将活动电极插入大脑枕叶皮层的神经细胞内或其附近,就可记录皮层细胞的视觉电反应。

一、视网膜电图

我们可以把视网膜本身看作一个神经中枢,它有复杂的电活动。将电极放在动物眼球的前端和后端,可以记录视网膜的电现象,得到视网膜电图。通过对视网膜电图的研究,可以对视觉现象有一定的了解。Granit (1947) 对视网膜电图进行了比较详细的分析。图 1-6 是脊椎动物的典型视网膜电图。上图是对强光的视网膜电图;下图是对弱光的视网膜电图。图中的实线是记录到的波形,在光刺激作用下,起始的反应是一个很小的负波,叫做 A 波。接着立即出现一个突然上升的 B 波,然后是更慢的 C 波。最后是终止效应,即 D 波。在低强度刺激下, A 波和 D 波不很明显。Granit 认为视网膜电图包含三种

过程。虚线表示三种假定成分的波形。利用一些手段,如用乙醚麻醉(ether anaesthesia)和窒息(asphyxia)能分别地影响这三种成分。在逐渐麻醉的过程中,过程 I (PI) 首先消失,其次影响到 PII, PIII 是负成分或抑制性成分,抗药力最大。B 波是视网膜电图的主要成分,是与 PII 有关的。视网膜电图是三种过程同时作用的代数和。

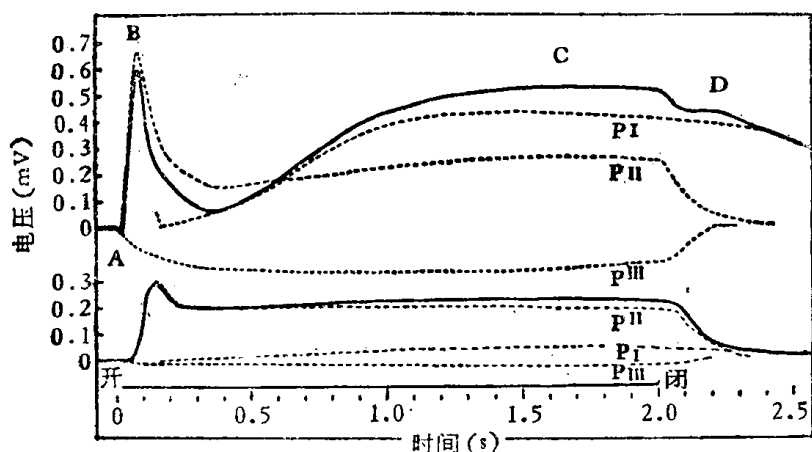


图 1-6 脊椎动物的视网膜电图

视网膜电图的三种过程与视网膜的视觉机能有一定的关系。PII 是视神经放电的预先阶段,用药物抑制视神经时,这个反应便消失。它对窒息最敏感,也受乙醚麻醉和氯化钾的抑制。PI 与神经信息传递无关,可能与瞳孔收缩与调节的肌肉电位有关。PIII 造成开始时 A 波的下降反应,它与视网膜本身感受细胞的化学反应有关。

用微电极在视网膜各层不同深度上进行探测表明,脊椎动物(猫)的 B 波 (PII) 产生于内核层, A 波 (PIII) 产生于感受器层, C 波 (PI) 产生于色素上皮(参看 Tomita, 1972)。

根据 Riggs 等人(1965)在人眼上用接触镜片所记录的材料来看, B 波与黑暗条件下的视觉有关,可能是暗适应过程的指标。综合各种材料可以看到: (1)在长时间的暗适应条件下,施用周期性的重复刺激, B 波在一个多小时内幅度不断地增加,这是与杆体细胞的暗适应过程相适应的; (2)当眼睛逐渐进入光适应状态时, B 波的幅度明显减小。在足够强的光适应条件下,反应几乎完全消失; (3)用光谱的不同颜色作为刺激,各种颜色需要不同的强度才能引起 B 波的反应。用这种方法测出的眼的颜色感受性曲线,非常符合在黑暗条件下的光谱明亮度曲线; (4)光谱长波端的红光对杆体细胞不起作用,在视网膜电图上,光谱长波红光产生的电反应波形与光谱短波蓝光产生的波形是不同的。

有证据表明, C 波是视网膜电图中的外加成分。如果用阿托平(atropine)将眼睛麻痹, C 波便消失,但并不影响整个视网膜电图的进程。在闪光刺激时,发生瞳孔反射和晶体调节,虹膜和睫状体的肌肉活动产生动作电位, C 波可能是这种肌肉动作电位的产物。总之, C 波出现较晚,它不是视网膜电图的主要成分。

看来, A 波可能是真正的对光刺激的反应成分,因为在红光刺激时 A 波经常出现。A 波在光适应条件下比在暗适应条件下反应更大,同时,随着照明强度的增加和照明时间的延长, A 波的反应也增大。Granit 认为 A 波是与 PIII 有关的抑制成分,它是视网膜感觉细胞最初的光化学作用的反映。

二、视神经单个纤维的电活动

1932年 Hartline 和 Graham 第一次记录了从动物视神经中分离出的单个神经纤维的电活动。他们把鲎 (*Limulus*) 眼视神经的单个纤维分离出来,但仍与活动的感受细胞连接着,然后记录由光刺激产生的电冲动。鲎眼的构造和机能都比较简单,它只有一般类型的感受器,每一个感受单元只与一根神经纤维连接,而没有更复杂的旁侧联系。然而,在这样简单的眼睛上也有相当复杂的电活动。图 1-7 是鲎眼视神经单一纤维的动作电位记录。时间间隔是 $1/5s$ (秒),三种刺激强度的关系是 $1.0:0.01:0.0001$ 。恒定的光刺激引起连续性的间隔放电。反应服从“全或无”规律,反应幅度始终一致,不随刺激强度的变化而变化。但是反应的频率却与刺激的强度有关,刺激强度愈大,反应的频率愈大,并且随着刺激时间的延长,放电的频率有所降低(白线以后的记录)。这种现象可能与光适应有关系,它相当于在长期照明下明度降低的视觉现象。Hartline 的最主要发现是眼的相邻单元之间有抑制性的相互作用,也有去抑制性的相互作用。

脊椎动物的眼睛更为复杂,它的电活动也更复杂。图 1-8 表明蛙眼睛视神经单个纤维的三种反应 (Hartline, 1940)。时间单位是 $1/5s$,横的白线表示没有刺激。在刺激感受细胞时,一些神经纤维持续性发放电反应,直到刺激停止(图 1-8A “开”型纤维)。另一些

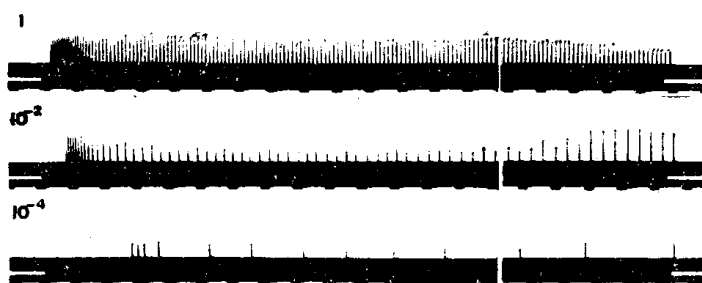


图 1-7 鲎眼视神经单一纤维的电活动

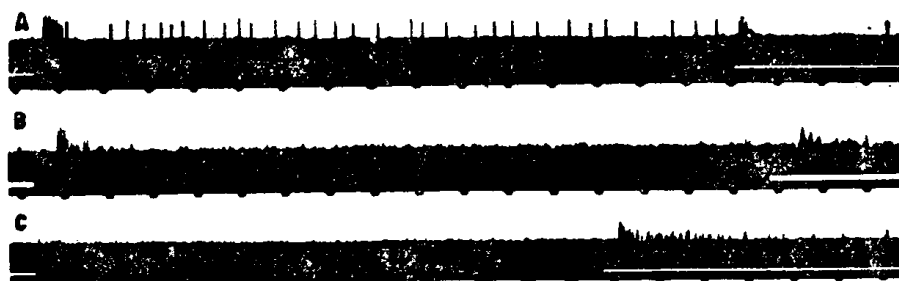


图 1-8 蛙视神经纤维的三种反应

神经纤维只在刺激开始和停止、刺激突然增强和减弱时出现短时间的放电反应(图 1-8B “开-闭”型纤维。第三种纤维,只在灯光停止时出现短时间的放电反应,而当重新照射视网膜时,便抑制了这种放电活动(图 1-8C, “闭”型纤维)。

Adrain (参看 Galdard, 1953) 同时记录了兔子视觉系统对重复闪光的视网膜电图和视神经的电活动。从图 1-9 可以看出,视网膜和视神经的反应是不同的,视神经的反应比视网膜的反应复杂得多。如前面的分析所表明的,在视网膜电图中能区分出 A 波和 B 波,

这两种波形可能代表锥体细胞和杆体细胞不同的反应。但是，在视神经电活动的记录中却不能明显地看出这种区分。由于兔子的视网膜已有少量的锥体细胞，因此视神经的电活动可能既包括锥体细胞的反应，也包括了杆体细胞的反应。视神经的这种电活动是通过许多突触连接而把两种信息整合成为一个统一的信息的结果。



图 1-9 兔的视网膜和视神经的电反应

三、脑电图

人脑电活动的记录叫脑电图 (electroencephalogram: EEG)。人脑的活动极为复杂，脑皮层高级中枢间的相互作用更是错综复杂，脑电图只能记录出脑的整体反应。在记录脑电时，不必用电极直接接触皮层的细胞，而只要把电极贴在头皮上，便可记录到脑的电位变化。脑电波的成分包括频率为3—12次/s的 α 波或“Berger节律”和30次/s的较弱的 β 波，此外还有更慢而幅度很大的 δ 波，其频率是4次/s。这些节律的起源目前还不太清楚，它们都是脑内自主发生的。在视觉刺激开始以后，这些脑电波便立即减弱，在撤消光刺激或闭上眼睛时这些波形又会重新出现。其他感官的刺激也能产生同样的抑制作用，只是不如视觉刺激明显而已。根据 Adrian 和 Matthews 的意见，在安静状态下，许多皮层细胞的同步放电造成脑电有规律的大幅度波动，而视觉刺激出现所引起的一些特殊反

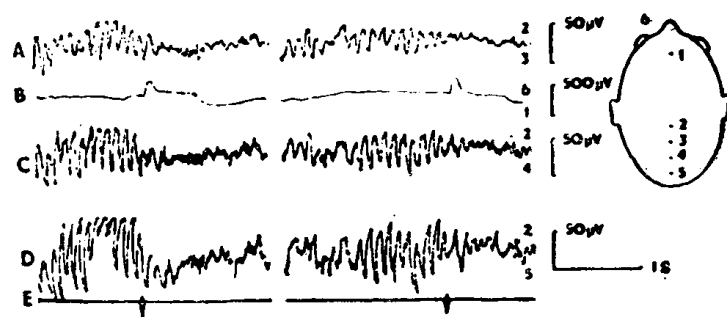


图 1-10 脑电图 α 波的阻抑

应，破坏了这些同步活动，这样就表现出脑电活动的抑制状态。图 1-10 是 Von Balen 和 Henkes (1960) 记录的人脑 α 波阻抑的脑电图。A、C、D 波在光刺激 E 作用下出现了阻抑。B 是左眼在暗适应状态下的视网膜电图。记录 A、C、D 三条波道的电极 2, 3, 4, 5 放置在枕叶的中线上，1 是放置在前额上的中性电极，6 是在接触镜片上记录视网膜电图的电极。

脑电图中的 α 波还具有节律同化的特性,即在眼睛接受一定频率范围的闪光刺激时, α 波的节律可以随刺激频率的变化而变化。在猴子身上,每秒 2—4 周的光刺激可以引起脑电的节律同化。产生节律同化的最适宜光强是 80 英尺·烛光*(861.12 lx)。单色光比白光、蓝光比红光有更好的节律同化效果。

在被试眼前呈现闪光刺激,有时在脑电图记录中能看到一种几微伏振幅的多相位的电位变化。借助电子计算机的帮助可以把这种视觉诱发电位 (visual evoked potentials; 简称 VEP) 从脑电图中分离出来。Jeffreys (参看 Mackay 和 Jeffreys, 1973) 发现闪光图形刺激引起的诱发电位包含对亮度变化的反应和对图形变化的反应。从对图形的反应中减去对一块均匀亮度刺激的反应,就能看出图形特点对诱发电位的影响。图 1-11 是四名被试对各种图形刺激的视觉诱发电位反应。刺激面积为 9° 视角。实验所用的分析方法是,先获得对图形刺激的反应,然后减去在不聚焦情况下呈现同一图形的反应。结果表明,连续直线图形引起的反应较小,中断的线条图形、曲折线条或有方向变化的图形引起的反应较大。总的看来,图形与情景对比度大的图形能够产生更大的视觉诱发电位。

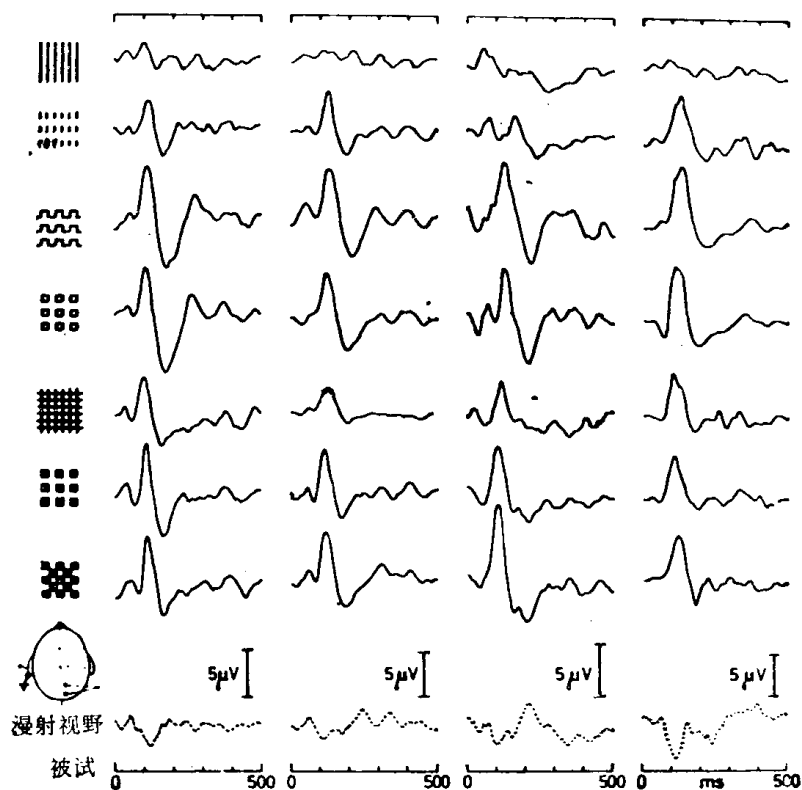


图 1-11 对图形刺激的诱发电位

四、脑与视觉现象

1924 年 F. Krause 利用给病人动脑手术的机会,用电刺激大脑皮层,病人报告有看到磷光的感觉。此后又有几例类似的报告。这些报告表明,刺激脑的不同部位会在视野

* 1 英尺·烛光 = 10.764 lx (勒克斯)。

的不同部位出现光的感觉。Penfield (1947) 用癫痫病人作被试, 在打开头盖骨暴露出大脑皮层的手术过程中, 在病人意识清醒的状态下, 用电流刺激枕叶皮层的不同部位, 虽然在实验过程中脑组织本身并无感觉, 但病人却体验到了各种类型的视幻觉。Penfield 在十几年中观察了 330 次手术案例, 总结出如图 1-12 的材料。当枕叶的不同部位受到刺激时, 被试说他看到了各种颜色的光线以及轮形、闪光、阴影、放射灰斑等等。例如刺激 E 点, 病人看到了向反时针方向旋转的颜色; 刺激 B 点, 一位女病人在对侧视野看到了粉色和蓝色的东西; 而在重复刺激同一点时, 她又在正前方看到了带放射线的星状体。刺激枕叶以外的区域时, 只在 A 点出现视觉反应, 病人看到了光亮和黄色方形。但在所有实验中, 病人从来没有看见过熟悉的物体, 也就是说刺激皮层不产生再认现象。

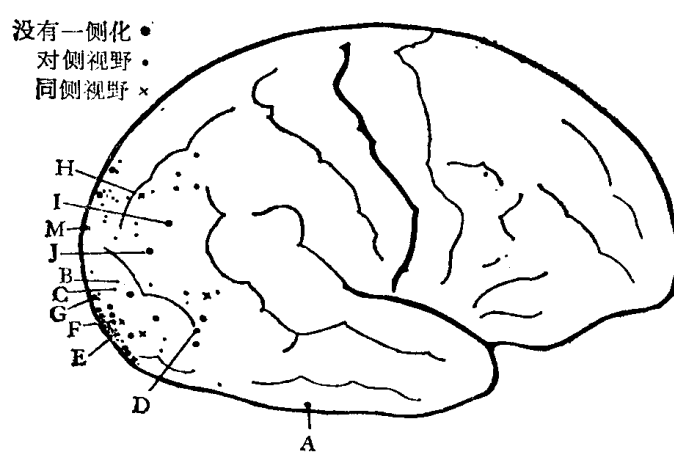


图 1-12 大脑皮层对刺激的视觉反应

1968 年 Brindley 和 Lewin, 1972 年 Brindly (Brindley, 1973) 先后两次成功地进行在了非手术条件下, 用长期埋藏的微电极刺激病人大脑皮层的实验。Brindley 在病人大脑右半球长期埋藏了整齐排列的 80 个刺激电极, 在头皮和颅骨之间埋置了 80 个微型无线电接受器, 每一接受器通过颅骨上的钻孔连接一个微电极(图 1-13), 用一个无线电发射器从外部向相应的接受器发送感应电波, 产生刺激。

第一个病人是 52 岁的女性。实验前五年, 她有良好的视觉, 后来因青光眼和视网膜脱落而全盲。电极和接受器埋藏两年以后她仍能正常工作。当向一个电极发送一系列短暂的无线电脉冲时, 病人在左侧视野的一个固定地点看到了一个很小的白色闪烁光点, 病人报告说她看到的好像是天空上的星星。不同电极在视野中产生的光点的位置是不同的, 但每一电极所产生的磷光的地点又是固定的, 同时或先后向两个电极发射刺激时, 磷光的相对位置也是固定的。有少数电极产生两个或三个光点, 也有个别电极产生椭圆形或短线条的磷光。大约有 10—13 个电极在弱刺激时产生单一的磷光, 而增加刺激强度时, 则在同侧视野的相对方位产生另外一个光点。例如弱刺激在视野左下部产生一个光点; 强刺激在左上部出现另一光点。看来, 在枕叶皮层有两个重叠的视野代表图谱, 以水平线为界, 一个与另一个完全相对应。另外, 如果刺激持续, 磷光也持续, 并不出现类似于固定视网膜象会使视象消失的现象(参看第一章视网膜象的固定)。如果连续发送间断刺激, 并不断增加频率, 直到 4000 次/s, 还会产生闪光现象。这与眼睛的视觉刺激效果完全不

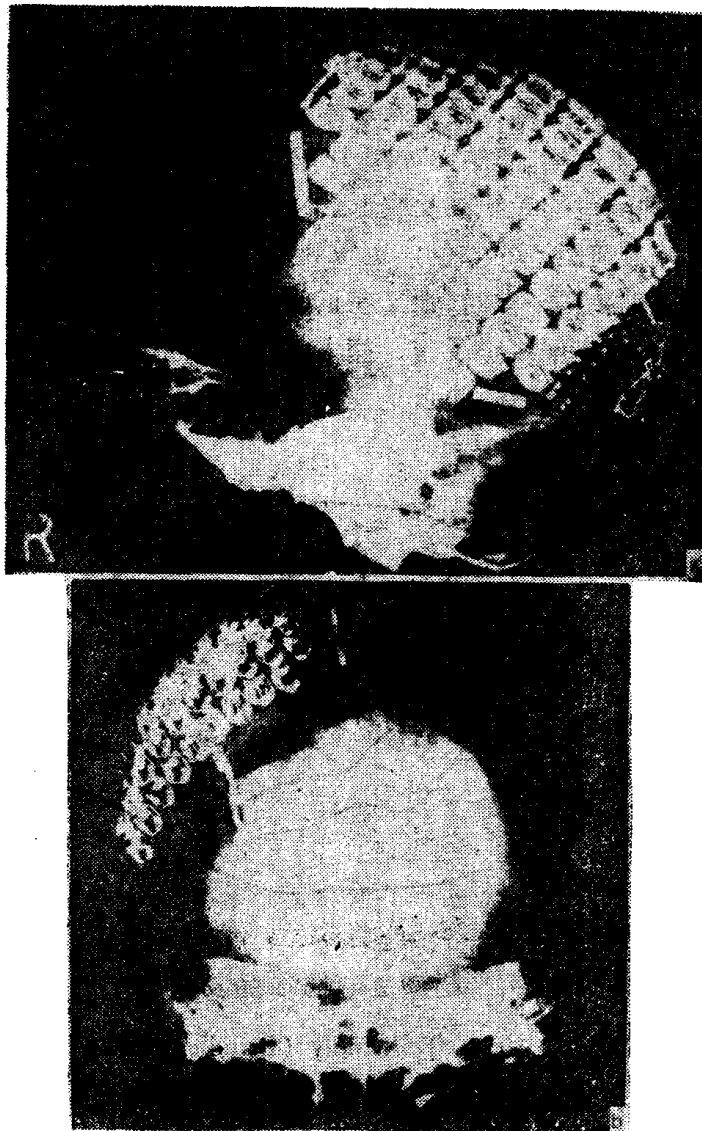


图 1-13 病人大脑长期埋藏的刺激器的 X 光照片(a:侧面;b:顶部)

同,因为高频闪光的视觉刺激(60 次/s 以上)产生融合现象。先后向两个相距 2.4mm 的相邻电极发送刺激,即使间隔时间极短,病人也能把二者区别开来。将脉冲由一个电极立即转换到另一个电极时,病人能看到简单的图形。最多用过 8 个电极施加刺激,结果产生了?、L 或 V 这样的图形。

1972 年 Brindley 又对一个 64 岁男病人埋藏了 76 个电极。这个病人在 12 岁时开始丧失边缘视觉,30 岁时几乎全盲。这个病人与第一个病人不同,他的大多数电极都产生线条形或椭圆形磷光。在 54 个产生线条和椭圆形的电极中,25 个产生的图形是水平的,26 个是垂直的,只有 3 个是倾斜方向的。每个磷光都出现在电极对侧的视野,或者上部电极在视野的下部产生磷光,或者下部电极在视野的上部产生磷光。17 区和 18 区产生的磷光在大小和形状上,以及在空间稳定性上都很相似。

其他病理研究都证明,视网膜的创伤也能产生闪烁的光感觉。由于创伤或肿瘤等机械刺激而影响视神经、视束或枕叶皮层,也都能引起有色和无色的光感觉。

颞叶肿瘤病人有时会产生一定形状图形的幻觉。对清醒病人的视神经施加电刺激,

也能在视野中产生光和色的感觉,有时也产生看到形状的感觉 (Nakagawa, 1962)。这些刺激传送到视觉皮层只能产生视感觉,而不能产生物体的再认,即病人只能产生光或图形的感觉,而这些图形都不是先前所见过的东西。

第三节 感 受 野

感受野概念最早是由 Adrian (1928) 提出来的。他研究皮肤感受器时发现,一根神经纤维从几个末梢接受信息,这几个末梢所占据的区域称为该神经纤维的感受野。在视觉系统中,视网膜某一特定区域受到光刺激时,引起视觉系统较高水平上单一神经纤维或单一神经细胞的电反应,那么,这个区域便是该神经纤维或细胞的感受野。

一、蛙眼的研究

六十年代以前,在神经生理学的实验中使用的刺激一般是简单的光点或闪光刺激。1959 年 Lettvin、Maturana、McCulloch 和 Pitts 发表了一篇名为《蛙的眼睛向蛙的脑子报告了什么》的重要论文,这篇论文的观点影响了以后 20 年的研究。作者们指出,没有理由认为神经组织在进化过程中是对简单的刺激进行专门的反应。实际上有机体通常所接受的并不是简单而短暂的刺激,而那些具有自然特性的刺激才可能是最有效的刺激。从此之后,人们在对视觉系统进行研究时,才大量地采用了具有空间和时间因素的刺激。

Lettvin 等人研究了蛙眼视神经单个纤维或顶盖末端分枝的电反应。他们强调,在图形刺激时,视觉系统的外周器官不只传递神经冲动,而且也能进行复杂的信息加工。他们用铝制造了一个直径为 14 英寸*(0.3556m)的半球。在半球内部可以放置圆点,矩形和其他形状的刺激,这些刺激可由半球外面的磁铁吸引着移动。图 1-14 是这种仪器装置。金属电极通过蛙的头盖骨上的小洞插入视神经或顶盖的神经纤维,以此来引出神经纤维的电反应。

他们用各种形状的刺激来进行实验,发现从神经节细胞分枝出四种不同的视神经纤维。第一种是对对比进行反应的无髓鞘纤维。视野中两部分的亮度差可导致这种细胞的连续放电;在刺激被移开之后,这种细胞的活动仍可保持一分钟之久;低强度的刺激便可使这种细胞的输出达到饱和,并且不再随刺激强度的进一步增高而变化。

第二种无髓鞘纤维叫“凸形察觉器”,它只对运动的小点状刺激进行反应,而不对大的运动物体反应。由小点组成的图形或棋盘格图形,虽然也包括一些小单位,却不能激活这些纤维。若把一张有花草的蛙的自然栖息地的彩色照片在这种视神经纤维的感受野前移过,并不能引起任何反应。但是,若在照片上放置一个和苍蝇一样大小(1° 视角大小)的物体,只要用磁铁使这个物体运动,就可得到明显的反应。而要把这个物体固定在照片上,来回移动这张照片,那么,又不会引起任何反应了。

第三种视神经纤维是有髓鞘神经纤维。它只对运动的边进行反应,而对固定的边则不起反应。看来,这种神经纤维可能是感受蜻蜓一类飞虫食物的。

第四种是对视野的变暗起反应的有髓鞘纤维。它的感受野很大,可能与察觉其它动

* 1 英寸=0.0254m。