

猛禽视觉研究新进展

李晗¹, 段海滨¹, 李淑宇²

1. 北京航空航天大学自动化科学与电气工程学院, 飞行器控制一体化技术国防科技重点实验室, 北京 100083

2. 北京航空航天大学生物与医学工程学院, 北京市生物医学工程高精尖创新中心, 北京 100083

摘要 鸟类高度依赖其对视觉环境的评估结果。概述了以猛禽为代表的鸟类视觉生理系统和视觉信息感知系统特性的研究现状, 对比了不同种类猛禽视觉系统的特性与优缺点。首先描述了包括眼外周结构、眼球壁和眼内的折光系统在内的解剖学结构, 分析了猛禽眼和其他动物的眼之间的区别; 然后介绍了猛禽视觉信息的传导通路和中枢; 最后阐明了猛禽与其他动物不同的颜色感知特性、双中央凹特性以及猛禽视觉敏锐度特性, 并概述了当前模拟猛禽视觉特性的研究方法以及关键问题, 探讨了其未来的发展趋势。

关键词 猛禽视觉; 外周生理结构; 视觉通路; 视觉信息感知

世界现存鸟类有9000余种^[1], 可划分为6个生态类群, 猛禽是其中之一。相对于走禽、陆禽、攀禽、水禽和鸣禽, 猛禽处于食物链顶端, 密度低且数量少, 是生态系统中的重要捕食者。猛禽的嘴、爪锐利带钩, 视觉器官发达, 飞翔能力强, 其中的一些种类具有鸟类中最强健的体魄和最快的速度, 是鸟类中具有王者风范的群体。猛禽包括传统鸟类分类系统中隼形目和鸮形目中的所有种类, 全世界共有4000余种。由于隼形目猛禽多在昼间活动, 所以又被称为昼行性猛禽; 而鸮形目猛禽多在夜间活动, 所以又被称为夜行性猛禽。中国的隼形目猛禽有65种, 鸮形目猛禽有32种^[2]。

视觉是绝大多数动物最强大的感知方式, 通过眼睛从外界获取的信息占总信息量的80%~90%, 动物可以通过视觉了解周围物体的颜色和形状等属性, 以及物体的位置和物体之间的相对位置关系。视觉系统也是动物最复杂的感觉器官和系统, 目前研究积累的关于生物视觉系统的知识仍不完整, 并且以对人类视觉

系统的研究为主。多数猛禽双目位于面盘前方, 类似人类的结构, 双目视野重叠区域大, 有较好的立体视觉; 眼球体积很大, 轴径长, 可以在很大的焦距范围内迅速调整。对于猛禽类鸟眼的研究, 最早可追溯到20世纪70年代, 早期大多数集中在猛禽眼的生理结构。至今, 已经有众多科研团队对猛禽的视觉系统进行了研究。

1 猛禽视觉系统外周感受器的结构与功能

1.1 眼眶和眼外肌

猛禽的眼眶与其他鸟类不同之处在于其眼脊的存在。眼脊(图1红色框处)位于眼部前上方, 由眉脊和附近的羽毛构成, 使得猛禽的目光尤为敏锐。眼脊的另一功能是保护眼睛不受到强光刺激, 并且能抵御风沙尘土。

猛禽的眼外肌由内侧、颞侧、鼻侧和腹侧直肌构

收稿日期: 2018-05-25; 修回日期: 2018-08-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(91648205)

作者简介: 李晗, 博士研究生, 研究方向为计算机仿生视觉, 电子信箱: lihan_automation@buaa.edu.cn; 段海滨(通信作者), 教授, 研究方向为无人飞行器仿生智能自主控制, 电子信箱: hbduan@buaa.edu.cn

引用格式: 李晗, 段海滨, 李淑宇. 猛禽视觉研究新进展[J]. 科技导报, 2018, 36(17): 52-67; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2018.17.007



图1 少年苍鹰的眼脊

Fig. 1 Superciliary ridge of a juvenile goshawk

成,可以拉动眼球在眼眶内运动。由于鹰眼的眼球较大,且充满眼眶,其运动范围大多受限在 $2^{\circ}\sim 5^{\circ}$,小幅度的眼动包括脉冲、震动、震颤、弹动和漂动。锥状肌起点位于巩膜后极,并通过方形肌形成吊索环控制瞬膜的移动。Bohórquez等^[3]发现鸢形目巩膜籽骨包裹了锥状肌的肌腱,这种沟槽状籽骨的功能是防止巩膜在收缩过程中分离,改变肌腱的运动轨迹,避免其突出到角膜上方。

1.2 屈光系统

屈光系统(图2^[4])由眼球壁和内容物构成,眼球壁包括纤维膜、血管膜和视网膜,内容物包括房水、晶状体和玻璃体,其中,起主要屈光调节作用的是晶状体和玻璃体。

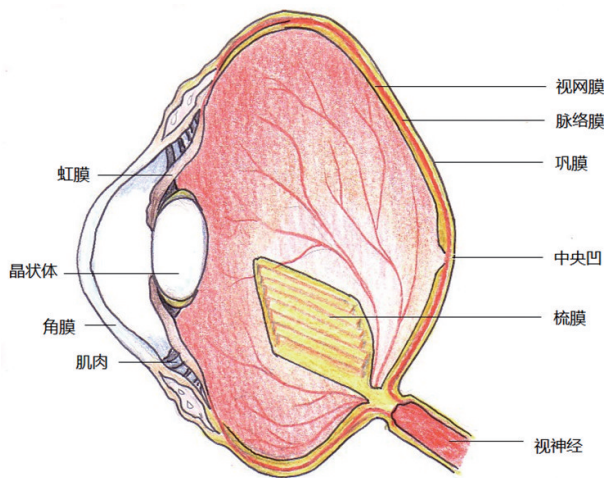


图2 鸟眼屈光系统

Fig. 2 Refractive accommodation system of avian eye

1.2.1 眼球壁

1) 纤维膜。

纤维膜主要包括角膜和巩膜,鸟类的角膜上还覆

盖有瞬膜。鸟类的角膜与其他脊椎动物相同,是透明且无血管的,构成眼球纤维膜的前半部分。鹰眼的球状眼球或猫头鹰的管状眼球都具有曲度很大的角膜,相对于眼球其他部分面积较小。角膜的功能是支撑眼内容物,通过曲率折射光线,并由于角膜具有透明度可穿透光线。鸟眼的角膜有5层,但比其他物种的角膜薄。Murphy等^[5-6]详细总结分析了金雕的眼部解剖结构,说明其角膜最厚($1.2\text{ }\mu\text{m}$)的部分在角膜缘,而最薄($0.64\text{ }\mu\text{m}$)的位置在角膜中央。巩膜则构成了鸟眼球纤维膜的后半部分,其中含有透明软骨。这一软骨延伸到巩膜小骨点,巩膜小骨的数量为10~18,大多数鸟类为14~15。这些小骨支撑眼球的形状并为其提供营养,是睫状肌的起始连接点。

瞬膜位于结膜囊的鼻侧象限,用于保护、滋润和清洁角膜。这种弹性薄膜可以在角膜表面上快速移动,在家禽中,瞬膜移动频率为30~35次/min。由于物种的区别,瞬膜可能呈现透明的、半透明的或不透明的白色^[7]。在鸟类中,瞬膜的腺体细胞响应眼睛局部抗原刺激而产生特异性抗体,协助保护眼睛免受微生物侵入^[8]。

2) 血管膜。

血管膜由虹膜、睫状体和脉络膜构成。虹膜的颜色主要由色素沉积量、色素沉积类型和血管化程度决定^[9]。虹膜收缩或扩张会改变位于其中心的小圆孔——瞳孔的大小,从而调节进入眼睛后部的光量。与哺乳动物相比,鸟类的瞳孔大小和形状的变化范围非常大,而且速度也快得多。以大角鸢为例,它的眼球中存在控制瞳孔大小的5个肌肉成分(3个轴向和2个径向)^[10],用于实现对瞳孔大小和形状的控制,而大多哺乳动物的瞳孔大小只由瞳孔括约肌和瞳孔开大肌进行控制,传统的瞳孔放大剂对鸟类瞳孔无效,就是因为它们对带状的虹膜肌肉不起作用。睫状体通过带状纤维悬挂晶状体,并形成睫状突,睫状突通过睫状肌的作用保持与晶状体的紧密接触。睫状体的功能包括通过睫状突形成房水,产生眼内压,并通过舒张和收缩来控制调节眼的屈光能力。它还为眼前部提供血液和神经分布,构成血-水屏障,并在结构上形成了非传统房水流出的通道。脉络膜主要由薄壁血管和色素结缔组织组成,是视网膜氧气和营养的主要来源,并且可以消散视网膜感光感受器吸收光所产生的热量。

鸟眼具有的特殊结构——梳膜,是一种高度着色的可变形结构,不具有感光功能,其位置从视神经末

端延伸到玻璃体腔内,可归为血管膜的一部分,为视网膜提供部分营养。在昼行和夜行鸟类中,梳膜的形状和数量差异很大。猛禽和其他大多数鸟类的梳膜都呈褶皱状,少数鸟类的梳膜为圆锥状或叶片状^[11]。尽管物种之间梳膜的大小和形状各有不同,但一般来说,昼行性鸟类的梳膜比夜行性鸟类更大并且有更多的褶皱。也就是说,鸟类的活动情况在梳膜的进化过程中具有一定意义。比如红尾鹰的梳膜非常大,有17~18个褶皱;金鹰的梳膜有10个褶皱;大林鸢的梳膜相对较小,有8~10个褶皱;大角鸢的梳膜也比较小,有7~8个褶皱。不同物种间梳膜的着色情况不尽相同,通常在梳膜的顶端和外周会有较多的黑色素沉着,这一特点为梳膜提供了结构上的支撑,并且可以保护血管免受紫外线和氧气自由基的侵害。

3) 视网膜。

视网膜接收光线刺激,产生神经冲动,通过视觉神经将光线信号传输至视觉中枢。猛禽中的隼形目视网膜具有格外明显的特征(视网膜的鼻侧和颞侧存在两个中央凹),被认为是其视觉特性尤为出色的重要因素^[12]。而且,鹰眼中央凹的感光细胞达100万个/mm²^[13],而人眼仅约15万个/mm²,所以鹰眼比人眼更加敏锐。仓鸢为代表的鸢形目主要在夜间活动,其视觉性能之所以能够在夜间表现出优势,是因为其瞳孔很大,而且视网膜中的视杆细胞非常丰富^[14]。视网膜包含视锥细胞和视杆细胞两种感光细胞,视锥细胞在日间工作,可以分辨颜色和视觉中的边缘等细节信息;视杆细胞对低照度或低亮度的光会产生响应,是夜间视觉主要依赖的光感受细胞。猛禽眼的相对大小在脊椎动物中排名第1,隼形目的视觉敏锐程度在脊椎动物中首屈一指。典型猛禽视觉中央凹和视网膜的部分生理数据见表1^[15]、表2^[16]。

表1 典型猛禽中央凹部分生理数据

Table 1 Part of the fovea physiology data of some ideal falcons

典型种类	右眼		左眼		中央凹位置		
	正中央凹视线与 中线夹角/(°)	侧中央凹视线与 中线夹角/(°)	正中央凹视线 与中线夹角/(°)	侧中央凹视线 与中线夹角/(°)	正中央凹与 梳膜距离/mm	侧中央凹与梳 膜距离/mm	正中央与侧中 央凹距离/mm
土耳其秃鹰	46	—	45	—	2.5	—	—
雀鹰	49	38	46	34	3	4	5.5
红尾鹰	31	15	31	16	3	4.5	6.7

表2 典型猛禽视网膜部分生理数据

Table 2 Part of the retina physiology data of some ideal falcons

典型 种类	视网膜长 度/mm	单眼视觉 感受野/(°)	中央凹宽度/mm		中央凹占视网膜 长度比例		中央凹深度占视网膜中 央凹周围区域深度比例		感受器密度/10 ⁴ mm ⁻²	
			正中央凹	侧中央凹	正中央凹	侧中央凹	正中央凹	侧中央凹	正中央凹	侧中央凹
红尾鹰	40	160	660	402	0.016	0.01	56	30	33.29	25.5
大角鸢	38	124	—	750	—	0.019	—	48	—	9.27
苍鹰	36	175	660	540	0.018	0.015	66	25	34.33	28.25
雀鹰	28	162	540	402	0.019	0.014	70	52	29.7	28.04

1.2.2 内容物

1) 房水。

鸟眼被晶状体分割为两个部分,眼前部和眼后部。房水由睫状体产生,充满眼前部,为角膜和晶状体供应营养,并运走这些组织的代谢产物。房水对保持角膜和晶状体的透明性,维持它们的生理功能具有重要作用。

2) 晶状体。

在解剖学角度,鸟类与哺乳动物的晶状体结构有很大不同,因为鸟类晶状体的中心核周围有环形垫。环形垫由一个充满液体的腔室与中心核分离,这种解剖结构符合流体静力学机制,用于将睫状肌的压力传递到中心核,以促进晶状体的形状调节。鸟眼晶状体与角膜一起调节光线进入眼中的折射。晶状体能够将

光线聚焦在视网膜表面,形成一个锐利的图像,依赖于晶状体透明、无血管和自调节的属性。与夜行性和水生生物种相比,昼行性鸟类具有更平坦的前晶状体表面^[11]。鸟类晶状体囊较薄(例如,成年金鹰的晶状体囊前极厚度为8 μm ,后极厚度为4 μm),主要由IV型胶原蛋白组成。由于鸟类的晶状体纤维发育速度比哺乳动物慢,所以鸟类能够保持柔软、柔韧的晶状体,而这些特性正是鸟类实现快速屈光调节所需要的^[17]。

表3 典型猛禽视觉外周感受器部分生理数据

Table 3 Part of the periphery receptor physiology data of some ideal falcons

典型 种类	角膜-中央 凹深度/mm	鼻-颞直径/ mm	前房深度/ mm	角膜厚度/ mm	晶状体厚 度/mm	玻璃体腔 深度/mm	角膜曲率 半径/mm	晶状体和晶状体 环垫直径/mm	晶状体直 径/mm
土耳其秃鹰	19	22	8.8±2.4	30.1±9.80	3.8±9.6	1.7±0.5	67	8.50±1.2	6.48±1.2
雀鹰	13.5	16.5	6.8±5.1	78.0±8.36	3.4±1.9	1.8±0.5	57	7.50±0.19	4.83±0.06
红尾鹰	25	30	5.1±0.6	47.5±16.10	4.0±8.3	1.9±0.5	53	13.00±0.63	9.05±1.0

1.3 屈光调节机制

鸟类视网膜上的成像情况是角膜和晶状体共同调节的结果。在鸟类的眼睛中,角膜接触房水的内表面折射率为1.33,接触空气的外表面折射率为1.0,能够决定大约2/3的屈光能力和调节范围。通常认为鸟类在陆地上时是正视眼(无外在屈光调节时,平行光线完全聚焦在视网膜上,可形成清晰影像),角膜对于鸟类在陆地上的屈光调节起着重要作用。眼睛折射光线的屈光力大小用屈光度(平行光线经过屈光物质,焦点在1 m时该屈光物质的屈光力即为1屈光度或1 D)表示。角膜在空气中的屈光能力是其曲率的函数,角膜调节是通过不同程度的曲率变化来实现的,角膜曲率越大,屈光力越强。夜行性鸟类和鹰(昼行性鸟类)前巩膜肌的作用使得角膜的畸变程度较大,角膜的中心曲率就较高,那么屈光能力也就较强^[18]。一旦浸入水中,房水和水的折射率几乎相同,角膜的屈光能力可以忽略不计,晶状体成为实现屈光调节作用的主要部分,并且为了保持图像质量,晶状体需要补偿角膜损失的屈光能力。眼睛适应于水下视觉的鸟类往往在水中是正视眼,在空气中则是近视的。晶状体通过两种机制实现屈光调节:第一种机制是通过后巩膜肌迫使睫状体直接抵靠晶状体,使晶状体的曲率增加(主要在昼行性鸟类中出现);第二种机制是通过虹膜后巩膜和括约肌的联合作用压迫晶状体前部,迫使晶状体通过瞳孔向前凸出而实现屈光调节。当调节放松时,角膜通过眼压恢复到未调节状态下的曲率,睫状韧带向外拉回虹膜

3) 玻璃体。

玻璃体是眼球中重要的组成部分,具有透明、透光特性,为眼球提供结构支撑,并能够使视网膜维持在正常的位置。玻璃体含有99%的水和1%的透明质酸,占眼睛体积的2/3。玻璃体牢固地附着在后晶状体囊(透明质膜)、视网膜睫状肌和视神经的周围。典型猛禽外周视觉感受器部分生理数据见表3^[15]。

和睫状体,钩状韧带则将睫状体向后拉。鸟类的晶状体调节范围也有研究:Schaeffel等^[19]的研究结果显示,鸡的屈光调节范围为15~17 D;Levy等^[20]的研究表明,鸽子的屈光调节范围为8~12 D,Murphy等^[21]的研究显示,鸢形目的屈光调节范围为0.6~10 D;Sivak^[22]的研究结果显示,两栖类动物的屈光调节范围高达70~80 D,通过光学角度测量测定的大角鸮的晶状体屈光度为52.1~63.2 D。两栖类动物与大角鸮晶状体屈光度很高是因为在水生物种中,为了克服在水下捕食猎物时角膜屈光力的下降,需要极端的调节范围。此外人类的屈光力约为40 D。

2 视觉信息传导通路和中枢

猛禽视觉系统的优异性能由视觉感受器的特殊双凹结构、神经通路间的互相调节和脑内核团通路的信息处理机制共同决定。视网膜的高分辨率双中央凹结构、明暗视神经调节通路以及离顶盖、离丘脑和副视系统3条视觉信息脑处理通路共同构成了猛禽的优异视觉信息系统。

视网膜上的视锥细胞和视杆细胞对不同亮度光的响应存在差异:视杆细胞响应低照度或低亮度的光,而视锥细胞则响应高照度或高亮度的光。视锥细胞和视杆细胞的信息传递通路不同。视锥细胞接受的视觉信息传递至on-双极细胞和off-双极细胞,调制on-和off-型视锥-双极细胞活动,然后由后者将处理后的信息传

递到神经节细胞,分别刺激 on-和 off-型神经节细胞,完成视网膜内最后的信息处理后,再将信息以动作电位脉冲串的方式传递到脑。视杆细胞不仅通过电突触调制视锥细胞的末梢,同时将单光子的事件信号只传递给它独有的视杆-双极细胞。需要特别指出的是,在 on-亚层内,视杆细胞的信息传递会使 on-型视锥细胞兴奋,进而促使 on-型神经节细胞兴奋;而在 off-亚层内,视杆细胞则会抑制 off-型视锥细胞和 off-型神经节

细胞^[23]。

由于视锥细胞和视杆细胞分别主宰了明视觉和暗视觉功能,在信息通路中又有一定的相对独立性,因此它们传递给大脑的信息有很大差别。视觉通路中的各级中枢分别接受了视网膜视锥细胞和视杆细胞的输入,进而为视觉中枢内更加细致的明暗、颜色信息处理创造有利条件。明视系统和暗视系统功能性质比较见表 4^[23]。

表 4 明视系统和暗视系统功能性质

Table 4 A comparison of photopic and scotopia visual system

功能性质	感受器类型	对光敏感度	视网膜最敏感位置	最敏感波长/nm	视锐度	工作光强范围	色觉类型	对闪烁光刺激	对光进入瞳孔位置
暗视	视杆	高	侧中央凹	463	低	低、中等	无(黑白)	反应慢	不敏感
明视	视锥	低	正中央凹	555	高	高、中等	色觉和黑白	反应快	敏感

双极细胞是视网膜内首次出现具有 on-和 off-中心同心圆拮抗感受野的两类细胞,它们分别对闪光刺激呈现去极化和超极化反应。视网膜内形成的相对独立的 on-和 off-通路的生理意义在于,将亮和暗这两个最基本的视觉信息在视网膜通路中分离开来,使视觉系统能够灵敏地检测黑白边界、颜色对比边界及其所形成的轮廓线条,从而构成了形状视觉的神经基础。

离顶盖通路是猛禽视觉系统最重要的一条视觉通路,由视网膜-视顶盖(-峡核)-圆核-外纹体构成^[24]。视觉信息在视顶盖不同层次之间由浅到深进行整合,从视网膜到视顶盖的视觉信息投射存在区域对应关系,圆核主要以区域对应的关系从视顶盖中央灰

质层接受投射,圆核中存在分别对颜色、z轴上的运动(深度运动)、亮度以及角点、运动的边缘和小物体的运动敏感的区域,它们分别在圆核背部的嘴侧、尾侧、中央前区以及腹部。外纹体在亮度、颜色、特征编码和模式识别等方面起一定作用,神经元具有较大的感受野和部分方向选择性。此外,视顶盖还与峡核之间存在信息交互关系。峡核存在于除园口纲和哺乳类之外的脊椎动物中脑内,鸟类峡核位于中脑脚和小脑之间,是视觉中枢。它分化为相对独立的两个部分:峡核大细胞部和峡核小细胞部。峡核大细胞部和峡核小细胞部与顶盖存在相互投射,它们接受同侧顶盖的输入,并反馈投射到顶盖。离顶盖通路的脑机制如图 3 所示。

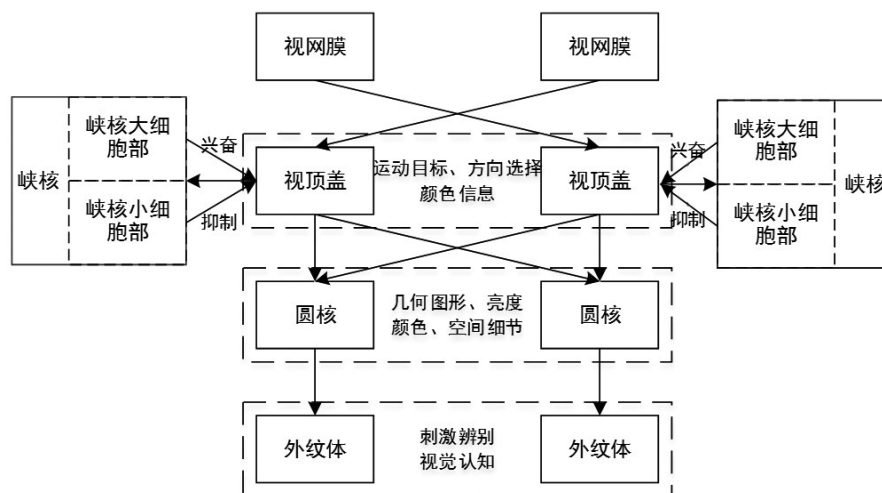


图 3 离顶盖通路脑机制

Fig. 3 Brain mechanism of tectofugal pathway

在离丘脑通路中,视网膜纤维投射到对侧的背外侧膝状体,又进一步投射到两侧端脑的视丘^[25]。研究认为视丘可能参与编码视觉刺激的大小和位置,离丘脑通路在双眼视觉对距离的精确测定方面也起到重要作用。一般而言,这条通路在猛禽的视觉系统里比较发达。离丘脑通路的脑机制如图4所示。

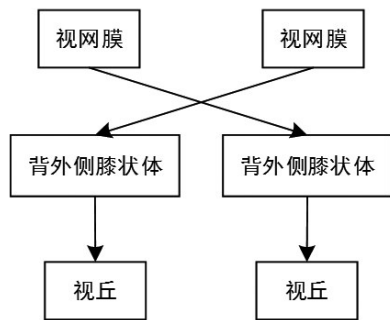


图4 离丘脑通路脑机制

Fig. 4 Brain mechanism of thalamofugal pathway

副视系统指位于中脑腹部的副视系统复合体,一般称为基底视束核^[25]。副视系统由视网膜-基底视束核-扁豆核构成,主要接受对侧视网膜移位神经节细胞的视觉输入,这条通路神经元的反应特性与离顶盖通路及离丘脑通路有明显差别。细胞对沿4个基本方向(水平前后与垂直上下)缓慢移动的图形产生反应,对重复刺激适应性很弱,对平移和旋转的视觉运动具有选择性。从解剖学角度来看,鸟类副视系统的输入端主要为视网膜,输出端主要为控制眼外肌运动的动眼核团和滑车神经核、控制肢体运动和平衡的前庭-小脑和前庭核以及控制头部转动的间核。研究表明,副视系统与视动震颤密切相关。副视系统的脑机制如图5所示。

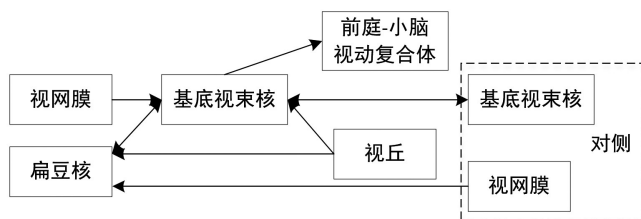


图5 副视系统脑机制

Fig. 5 Brain mechanism of Accessory optic system

3 视觉系统的优异特性分析

3.1 猛禽颜色感知特性

在动物的视觉世界中增加色彩感知,是通过增加

额外的对比元素来增强视觉活性的,这有助于动物区分环境中的不同物体。对于获取食物、吸引潜在配偶和评估威胁来说,色彩感知能力,与警觉性和注意力同样重要。近几十年来,对鸟类生理和行为的研究证明了鸟类享有色彩丰富的世界。

通常对颜色检测的讨论,是针对两种不同的现象:1) 眼睛区分不同波长光的能力以及把区分结果有序地传输给大脑的能力,即颜色视觉;2) 大脑以有意义的方式处理这些信息,并将其用于影响行为方式以提高生存率的能力,即颜色知觉。前者是生物角度的,涉及专门的细胞和生理反应,而后者是在生物的基础上对心理和认知科学的讨论。鸟类学家和鸟类认知心理学家的研究显示,鸟类在这两方面的表现都是出类拔萃的。

视网膜上对光线产生响应的细胞称为光感受器,光感受器包含可以和光子相结合的光敏色素,结合后会使光感受器内发生一系列反应并最终产生电势。这一电势可以通过视神经传递到大脑的各个部分。视杆细胞中包含感光色素视紫红质,会对可见光谱中大部分波长的光产生响应,但是在大多数动物中它们对约500 nm波长的光线响应最强烈^[26]。视锥细胞根据其感光色素的类型可以进一步细化分类,它们响应的光波长范围比视杆细胞小得多。

狗和马的视网膜上具有2种光谱敏感性的视锥细胞,所以是双色视^[27-28];猫有3种光谱敏感性,为三色视^[29]。人类的视网膜也称为三色视,因为人类具有对于3种波长敏感的视锥细胞(560 nm波长敏感的L视锥细胞,或称红色视锥细胞;530 nm波长敏感的M视锥细胞,或称绿色视锥细胞;420 nm波长敏感的S视锥细胞,或称蓝色视锥细胞)。大多数鸟类的视网膜包含多个光谱类型的锥体,并且通常在红色、绿色和蓝色近似区域中具有光谱敏感性的最大值。另外,许多种鸟类在紫外或近紫外范围内具有第4个敏感光谱^[30-31],也就是说,很多鸟类是四色视的。鸟类的视网膜由于在视锥细胞的内部远端存在彩色油滴而变得更为复杂。光线在刺激视锥细胞的光感受器之前要先穿过这些油滴。根据所含类胡萝卜素的类型和浓度,鸟类的视锥细胞中存在6种外观上各不相同的油滴。每个油滴都是不同波长光线的滤波器,使得该视锥细胞的最终响应不仅取决于感光色素的光谱敏感性,还取决于油滴的透射特性。因为给定的感光色素可能与不同视锥细胞中不同类型的油滴相关联,所以敏感光谱的数量在理论

上会超过视锥细胞感光色素的数量^[32]。此外,有证据表明,鸽子视网膜可能是五色视的^[33]。

毫无疑问,典型的鸟类视网膜比典型的哺乳动物视网膜能区分更多波长的光线。但是,目前评估感光色素吸收特性和油滴透射特性的实验主要涉及雀形目以及水鸟^[30,34],对于猛禽还未进行类似研究。因此,我们只能猜测这类物种视锥细胞的类别和光谱敏感性情况。这些猜想将从评估多色视的优缺点开始,然后将评估结果应用于猛禽的摄食、捕食和繁殖习性分析。

视锥细胞类型多可增强细微色差的区分能力,这一能力体现的是能够区分物体表面不同化学组成的生物学优势^[35]。视力可以被定义为眼睛在视觉环境中分辨两个有限大小点的程度,可被分辨的点越接近彼此,则认为视觉活性越大。随着视锥细胞密度的增加,视觉敏锐度急剧增加。例如,如果1 mm²视网膜上有相同数量对420、530和560 nm波长光线敏感的视锥细胞,在波长为420 nm光的照射下,则只有1/3的视锥细胞会产生极大响应,其余的视锥细胞会产生很小的响应或根本不响应。但是,如果一块视网膜上的视锥细胞全部具有500 nm的光谱敏感性并且均匀分布,那么这些视锥细胞在420 nm光的照射下就不会产生极大响应,而是全部产生一定程度的响应。因此,更少的视锥细胞类型具有更高的视觉敏锐度。所以,尽管人类视网膜是三色视的,但中央凹位置只有绿色和红色视锥细胞,以提高中央凹区域的视觉敏锐度。

唯一一种已进行视锥细胞类型实验研究的猛禽是灰林鸮,它是一种三色视猛禽,视锥细胞的光谱敏感波长为463、503和555 nm^[36]。这种猛禽是严格的夜行动物,通常在日间是栖息状态,因此,可以推测,那些能够更好地利用多光谱视锥细胞的昼行性猛禽,至少应该是三色视的。目前,至少有一种猛禽——美洲隼,表现出与光谱敏感性相一致的行为特征,它对紫外光谱具有敏感性^[37]。美洲隼使用紫外光谱可见的田鼠尿液痕迹辅助发现猎物种群,甚至在它们以前没有追捕过猎物的地区也可以进行捕猎。

几乎在夜间活动的仓鸮夜视能力很强,有研究表明仓鸮的视网膜上只有杆状细胞,没有锥状细胞,视网膜上可能不存在中央凹^[38]。仓鸮在白天的视觉能力较弱,并且没有色觉,但是仓鸮在白天并非盲目,其瞳孔能极度缩小,以保证辨识能力。例如,横斑林鸮视网膜上视杆细胞与视锥细胞的比例约为35:4^[39]。

3.2 猛禽中央凹特性

一些动物视网膜内存在视觉敏锐度较高的区域。这些区域出色的视觉敏锐度主要由较高的光感受器和神经节细胞密度决定。中央凹是这些区域中的视觉功能更加专业化的部分,旨在提供最高的视觉敏锐度。增强中央凹视觉敏锐度的特征包括更高的光感受器密度,其中视锥细胞的密度相较于视杆细胞的密度更大,视锥细胞比视杆细胞能够产生更高的视觉敏锐度。内视网膜层“分离”为光感受器层,形成形态上的凹陷(图6^[40])。除了提高视觉敏锐度,鸟眼的中央凹还可起到导航辅助的作用,因为光线从凹陷处的一侧反射到另一侧会引起光感受器的响应,这一响应与偏振光在平面上引起的响应不同,能够辅助判断鸟的飞行航向和位置变化^[40]。

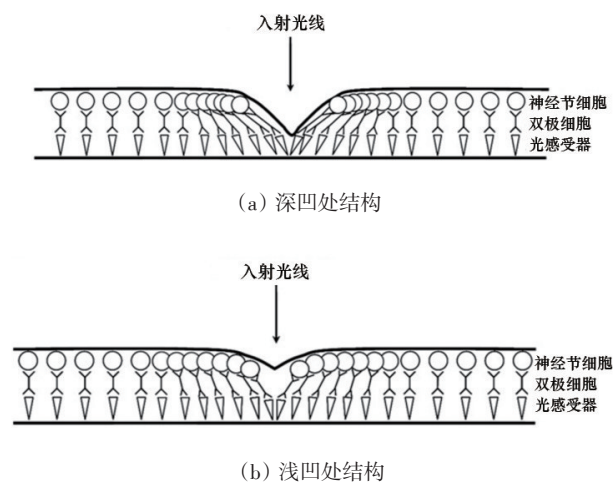


图6 鸟类视网膜深浅凹示意

Fig. 6 Deep fovea and shallow fovea

中央凹通常存在于“敏锐视力是生存的必要条件”的物种当中,所以人们研究的所有猛禽类动物都是有中央凹的^[41]。许多猛禽(例如隼形目)都是双凹的,除了常见的位于中央的正中央凹之外,还有位于视网膜颞侧的浅凹。由于大多数猛禽的眼睛都位于头部侧面,所以正中央凹主要用于注视单眼视野外侧和远处的目标。有趣的是,当猛禽观察距离较远的目标时,它倾向于更多地使用双目视野,此时图像主要成像于前置的颞侧浅凹。因此大多数研究者认为颞侧浅凹主要用于处理双目视觉^[42]。双凹使猛禽(或其他双凹鸟类)能够沿着多个视轴清晰地看到图像,并提高对猎物的距离和速度的感知度。双凹猛禽两个中央凹的相对位置是随着眼睛在头部的位置变化的,正中央凹则通常固定,

但相比于眼睛位于后侧的猛禽,眼睛位于前侧的猛禽的颞侧浅凹更靠近视觉中轴。然而,猫头鹰只有颞侧浅凹,安第斯秃鹰和美洲黑秃鹰只有鼻侧凹^[43]。猫头鹰多在光线昏暗的情况下活动,所以眼睛位置更靠近正前面,双目视觉区域更大,这种结构有利于在昏暗条件下获取更多的光线。猫头鹰的视网膜是独一无二的,它的中央凹主要由视杆细胞构成,这种结构也是对夜间生活方式的适应。

Snyder等^[44]证明了隼形目鸟类的深凹具有放大作用,相当于相机的长焦镜头,可以在视网膜一定区域上提供更高分辨率的图像。当鹰眼与人眼同等大小的时候(人眼的轴向长度约为24 mm),计算得出的鹰眼分辨率是人眼的1.38倍。如果鹰眼的分辨率是人眼的2倍,则鹰眼的焦距需为22.6 mm或视网膜的曲率是现有测量结果的1.45倍。Hirsch^[45]的研究显示,由于茶隼的眼睛大小是人的1/2,所以理论上它的视觉敏锐度也应该是人的1/2,但是实验结果显示其视觉敏锐度大约为人的2.6倍。对于这一现象的解释,她认同Snyder的观点,认为深凹的图像放大作用使得鹰隼的眼睛具有如此出色的表现。

Tucker在2000年发表3篇论文,展示了游隼正中央凹和颞侧浅凹之间的功能合作以及中央凹与捕食习惯之间的关系。他认为猛禽(捕食者)视网膜上有深、浅两个中央凹,深凹的视线方向(line of sight, LOS)与头部正中轴成45°角,而浅凹的视线方向指向前侧,与左右头部正中轴成15°角(图7^[46]),对于双凹的解剖结果显示深凹具有更高的视觉敏锐度。Tucker研究的几种猛禽在观察目标时,头部的重复在3个位置间移动:正前方(头部中轴指向目标)或者左侧及右侧向(头部中轴大概与目标方向成40°角)。由于猛禽并不会转动眼球,其头部的移动就会导致目标在深凹或浅凹成像。在捕食过程中,猛禽头部运动2~5 s出现一次。猛禽正视或侧视的时间占比与它和目标间的距离相关:距离小于8 m时,以正视为主;距离大于21 m时,则以侧视为主;距离大于40 m时,侧视目标的时间甚至超过80%。这一结果说明猛禽使用更准确的侧视视觉观察远处目标,而观察近处目标时则牺牲了精确度,以获取立体的双目视觉。另外一个有趣的现象是,由于它们在使用侧视视觉观察远处目标时,飞行速度约为70 m/s,此时转头使用正视角度时会引起阻力,导致飞行速度下降。为了避免这一冲突,当猛禽发现距离很远的猎物时会主动出击,

但是不会沿着直线向猎物飞行,而是沿着由对数螺旋线的方向飞行。这一旋转的飞行路径能够使头部和身体保持直线,但与其猎物保持一定的角度^[47]。当接近猎物时,飞行路线将变为直接飞向猎物,此时颞侧浅凹将发挥作用,使其可以在攻击的瞬间瞄准目标。针对头动引起的空气动力学问题,Tucker等^[48]进行了轨迹分析,得出了飞行轨迹的相关参数,完善了他的一系列工作。

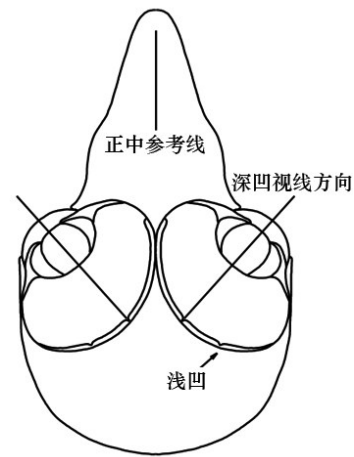


图7 鹰眼中央凹视线角度示意

Fig. 7 LOS of a frontal headed ideal falcon's fovea

Ponitz等^[49]研究了游隼在跳水飞行过程中的空气动力学问题。游隼在速降过程中的速度可达320 km/h。为了获取这一状态的飞行数据,Ponitz等训练一只游隼从60 m高的竖直大坝前速降,通过高速相机系统捕捉这一过程的飞行数据和游隼体态;然后建立游隼的身体模型,通过吹风的方式获取模型各部分的受力情况,也即游隼在高速运动过程中的受力情况。实验结果在一定程度上解释了鹰在高速飞行中之所以采用对数螺旋运动轨迹的原因。

Fite等^[16]对鸟类视网膜中央凹进行了初步研究,提出红尾鹰、苍鹰、雀鹰和姬燕鸥有两个中央凹,由于正中央凹的表面积更大,所以相较于浅凹,深凹的视锥细胞密度更高(图8),因而深凹比浅凹更为敏锐,适合看较远距离的物体。而浅凹由于视觉敏锐度相对较低,可以利用双目视觉观察距离较近的物体。由于深凹和浅凹的视觉敏锐度不同,因此鹰眼具有变焦的功能。

猛禽正中央凹特有的深度受到特别关注。有研究人员提出,除了简单的内视网膜层的离心位移外,深凹的深度可能对视觉敏锐度也有一定贡献。Walls^[42]提出

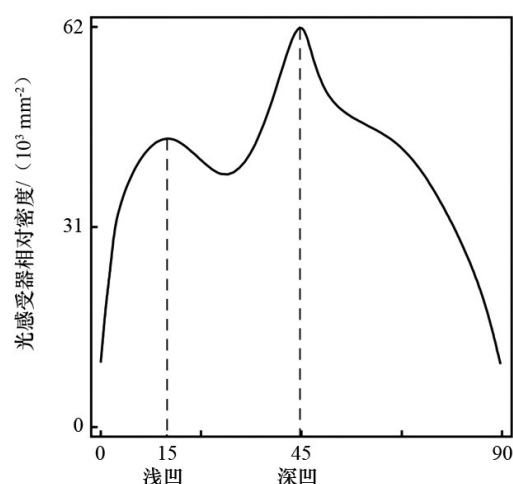


图8 鹰眼双中央凹光感受器相对密度分布

Fig. 8 Relative receptor density for different lines of sight in the foveal plane

“凹面斜坡”(concaviclivate)和“凸面斜坡”(convexiclivate)来分别描述浅凹和深凹的形状,并提出假说认为深凹的壁面能放大视网膜图像,具有凸透镜的作用,这一假说得到了其他研究人员的支持^[50]。而Pumphrey^[51]认为,这种视网膜放大效应是微乎其微的,并且会被“放大镜”折射引起的扭曲所抵消,但是他也认为,Walls所描述的中央凹的折射作用,能够增强动物对目标的注视和检测目标微小移动的能力。Pumphrey早期对视网膜中央凹的研究为鹰眼的研究提供了理论支持,他总结了前人相关研究,认为鹰眼视网膜中央凹区域的视觉锐度可以达到人类的8倍以上。隼形目鸟类的中央凹通常为凸斜形,高度规则,并具有对称性。他的研究表明,考虑了畸变和衍射之后,这种凸斜形的中央凹并没有使鹰眼的视觉锐度获得提升;相反,结果说明凸斜形的中央凹或许牺牲了部分视觉锐度,以用于获取视野内更好的注视点,并保持对动态目标更高的敏感度。然而,对于猛禽视力的一些现代研究已经发现,视觉敏感度通常与最大预测分辨率相吻合,并且符合已研究的多种猛禽的情况^[52-53]。Reymond^[53-54]在楔尾雕(隼形目)的研究中得出结论:楔尾雕深凹的最大视觉锐度与最大解剖视觉分辨力之间具有一致性,也就意味着隼形目深凹对视觉敏锐度行为学结果的提高,并不能超出解剖学视觉敏锐度的限制。Inzunza等^[43]研究了隼形目捕食者(智利鹰和雀鹰)和食腐类隼(长腿兀鹰、秃鹫和黑鹫)的视网膜神经细胞的拓扑学和形态学结构,结果表明,视网膜区域的神经节细胞集中程

度极高,使得这些物种能够将全景视野和立体视觉相结合,其中雀鹰和智利鹰的鼻侧中央凹视神经细胞密度高达6.5万个/mm²和6.2万个/mm²。细胞的体积和密度成反比,颞侧视网膜的中等大小神经细胞与鼻侧视网膜的小神经细胞数量均一,外围视网膜的大、中、小细胞数量差异较大。捕食行为与中央凹的区别紧密相关,这一现象在鹰隼类中相较鸢类更为明显。

3.3 猛禽视野和视敏度特性

眼睛的位置是决定鸟类视野最重要的因素之一。由于大多数鸟类的眼睛在眼窝内运动非常有限,所以必须依靠头部和颈部的运动来观察周围的可视环境。但是,由于大多数鸟类都具有双中央凹,有两个功能独立的视野,而且在正前方和两侧都有高度的视觉敏锐度,所以它们并不需要大幅度地移动头部和颈部^[55-56]。隼形目和其他捕食者物种往往具有较大且朝向前面的眼睛,相比之下被捕食的物种(例如鸽子和麻雀等),往往具有较小、更扁平、朝向侧面的眼睛。小而扁平的眼睛使这些物种具有很宽的视角,因此它们可以观察一个较大的区域;然而,这种眼睛使得投射在视网膜上的图像相对较小,因此它们的视敏度不如球状眼睛的鸟类。虽然鸽子的视野(约为300°)与猛禽如仓鸢(视野约为150°)相比更为宽阔,但是仓鸢具有更大的双目视野,双目视觉的视觉敏锐度约是单目视觉的2倍,并且在更大的区域内具有深度感知能力,仓鸢的深度感知区域为60°~70°,而鸽子的深度感知区域仅24°左右^[12]。事实上,对于双目视觉,鸽子和其他眼球位于头部侧面的鸟类相比,可以从单目视觉区域中获益更多,因为它们能够在不移动身体或头部的情况下,发现靠近的捕食者并进行躲避。有趣的是,猛禽也优先使用单目视野(正中央凹)来观察远处物体(如猎物或另一只飞过头顶的猛禽),将头部横向转动超过90°,使用视觉敏锐度最高的区域观察目标^[56-57]。

许多学者对不同种类鹰的某些特性进行了研究,O'Rourke等^[57]研究了鸡鹰、红尾鹰和美洲隼这3种日行性捕食者的感受野结构,结果显示,这些不同物种的日行性捕食者的感受野结构确实不同,结构上的差异与捕食采用的搜索策略以及在环境中的视觉障碍角度(例如栖息地的开放程度)相关,而不同物种间的眼动角度差异则与觅食策略相关。此外,鹰眼双目和视觉盲区的大小会由于眼动产生巨大差异。物种间的视觉区域和眼动则会影响栖息过程中的搜索和猎物追踪策

略。O'Rourke 等^[58]还研究了这 3 种日行性捕食者的头动策略,结果显示,这 3 种猛禽都有常规和平移头动,但是范围并不相同。研究认为,这 3 种猛禽在栖息过程中有自己种群独特的获取视觉信息的策略,不同栖息地引起的视觉系统障碍区域不同,而这些策略或可以优化当前环境下侦查搜索猎物的方式。例如,鸡鹰的常规头动频率最高,因为这样可以在视景杂乱的环境(草木丛生的栖息地)下促进猎物的跟踪;红尾鹰连续头动间隔时间较长,因为它们搜索猎物的环境(开放型栖息地)视觉障碍较少,而且可使用中央凹观察远距离的猎物运动;美洲隼头部平动(水平或竖直方向的头动,喙的朝向不动)率最高,这种运动可以通过视差获取深度信息,弥补这一物种眼动角度小的缺憾。

现有研究结果中,美国鹫是具有最大视野的鸟类。它的眼睛正好位于头部两侧的相对位置,这种布局使其具有 360°水平视野和 180°的垂直视野,能够快速扫视周围环境而不需要转动眼球或移动头部^[59]。Martin 等^[60-62]对多种鸟类进行了研究,如以秃鹫为例,其单眼视场角约为 153°,双眼视场重合区域约为 21°,水平方向上的视觉盲区只有 74°,其前视方向的视场角约为 60°,再加上灵活的头部运动,其实际视觉盲区非常小(图 9^[60]),因此在大部分的视网膜上都可以得到良好聚焦的像,能够扩大鹰眼的搜索范围。

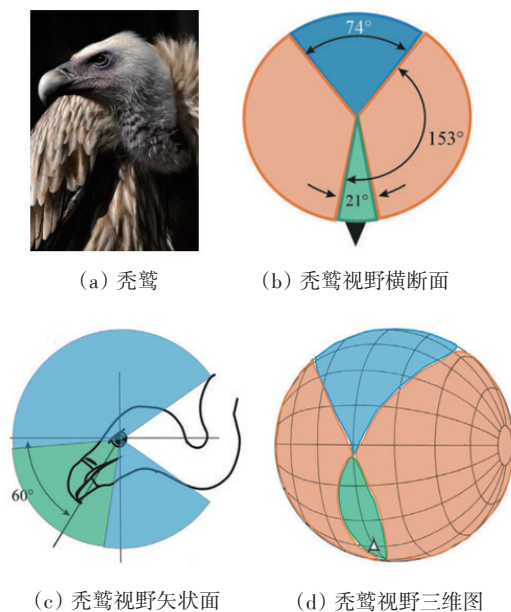


图9 秃鹫视野示意

Fig. 9 Visual field of a vulture

动物的视觉敏锐度是指它在视觉空间中分辨两个点的能力,存在多种测量和量化的方法^[63],其中一种广泛应用的测量方案是双选的鉴别方法。该方法中,在动物正前方指定位置设置垂直的黑白条和纯色显示的图案,当动物选择黑白条目标时,将获得食物作为奖励;当选择纯色显示的图案时,不获得食物。动物在接受训练选择图案的过程中,使用的条纹图案将逐渐变窄,直到动物选择条纹图案的正确率不超过 50%时,条纹图案的间隙距离即为动物在空间中可以分辨的最小距离。此时,动物视网膜上 1°角内,所呈现出这种可分辨的最小间隙黑白条纹的周期数量,被定义为这种动物的视觉敏锐度,单位为周期/度(cycle per degree, c/deg)。这种“行为视觉敏锐度”(其测量方式基于动物的物理行为,如选择一种图形而非另一种图形)可以较为理想地匹配“最大解剖分辨率”。最大解剖分辨率是视觉敏锐度的理论上限,基于利用光感受器或神经节细胞密度的间距计算所得。

在已有的双选鉴别实验研究结果中,视觉敏锐度最高的是美洲隼,为 160 c/deg^[64]。Reymond^[53]的研究认为,楔尾鹰行为学最大视觉敏锐度会随着光照的减弱而迅速下降,为 132~143 c/deg,而通过眼底镜检查 and 感受器密度估计获得的生理学结果认为视觉敏锐度大约在 140 c/deg,这两种方式获得的视觉敏锐度最高可达 157 c/deg。这一结果是人类视觉敏锐度的 2 倍以上(采用相似方法得到人类的测量结果为 33~73 c/deg)。鹰的行为视觉敏锐度与实验所得的最大解剖分辨率(140 c/deg)非常吻合^[53],澳大利亚褐隼的行为视觉敏锐度(73 c/deg)与它的最大解剖分辨率(76 c/deg)也保持一致^[54]。然而,美洲隼的行为视觉敏锐度研究结果(160 c/deg)受到了质疑,因为其最大解剖分辨率为 46 c/deg,与其相似的红隼的最大解剖分辨率仅为 51 c/deg^[65],行为学和解剖学的研究结果存在差异,且行为学结果远超出解剖学结果。

Gaffney 等^[52]通过图形视网膜电图(pattern electroretinogram, PERG)研究了 9 只美洲隼的屈光状态和视觉敏锐度,结果显示正常视力美洲隼的视觉敏锐度中间值为 29 c/deg,由于 PERG 比行为学视觉敏锐度低大约 37%,经过校正后的视觉敏锐度测量值约为 46 c/deg。Pottier 等^[66]研究了叫隼的视觉敏锐度,大约只有 15.08~39.83 c/deg,是当前所有研究的猛禽中视觉敏锐度最低的一种,但也远高于其他鸟类。猛禽视觉敏锐度谱的另

一个极端是鸮形目(俗称猫头鹰),不同种类猫头鹰的视觉敏锐度为8~22 c/deg^[67-68]。非猛禽鸟类的视觉敏锐度通常都较低,例如,鸽子的视觉敏锐度约为12 c/deg,日本丛林乌鸦的行为学视觉敏锐度为8.4 c/deg,雀形目鸟类的行为学视觉敏锐度为28~46 c/deg,孔雀的最大解剖视觉敏锐度为20.6 c/deg。

一些猛禽的视觉敏锐度还取决于亮度,例如,与正常亮度水平相比,在较低的亮度水平下进行测试时,楔尾鹰和美洲隼的视觉敏锐度急剧下降,而澳大利亚褐隼的视觉敏锐度则与亮度无关^[53-54,64]。一般来说,昼行性猛禽的视觉敏锐度最高,对亮度敏感;夜行性猛禽的视觉敏锐度不太高,受亮度的影响较小。

仓鸮是一种具有完善视觉与听觉系统的夜间捕食猛禽,有极强的空间定位能力和方向辨别能力^[69]。仓鸮的头较大,可向任何方向转动180°以上,眼睛也较大,固定在眼眶内,不能转动,两眼均向前方^[70]。仓鸮的视觉为双眼视觉,双目视线夹角为62°,头部从中央平面移开便加强了深度知觉。有研究^[71]表明仓鸮还具有很高的游标对准锐度,对棒状刺激和正弦栅格刺激分别进行单双目实验,结果表明仓鸮对棒状刺激有更低的阈值,即对棒状刺激的游标对准度更高。仓鸮的对比敏感度函数曲线呈现倒U型^[72],即随着刺激光栅的空间频率由小变大,对比敏感度呈现出先增大后减小的趋势(图10^[72])。

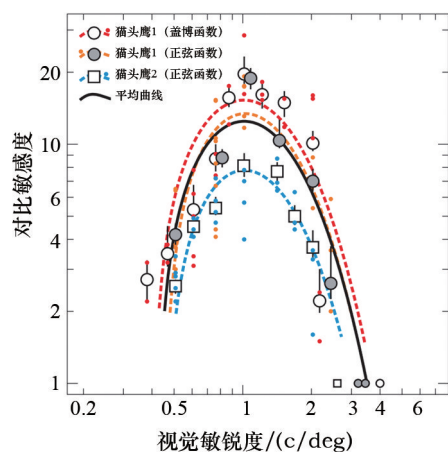


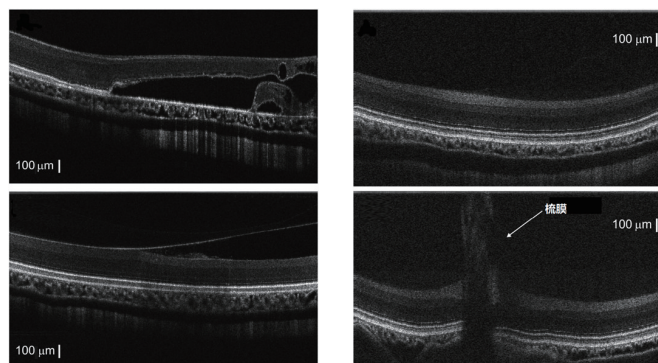
图10 仓鸮对比敏感度函数

Fig. 10 Contrast sensitivity of a barn owl

在研究仿鹰眼视觉技术的过程中,其他类型的眼睛也可以为其提供参考:蝇眼的复眼拥有大视场和高视觉敏锐度,与鹰眼特点相似,根据蝇眼的结构特点研究出来的复眼光学器件可以为研究具有大视场和高视

敏度的鹰眼镜头提供借鉴^[73];仓鸮的顶盖神经对运动和方向两种刺激敏感,而对逼近刺激不敏感^[74],对明显区分于背景的目标敏感(视觉 pop-out 机制^[75]),这些特点与鹰的视觉注意机制是类似的,因此可以根据仓鸮眼睛的特点进一步研究鹰眼的视觉注意机制。侧抑制^[76]是鹰眼视觉神经细胞具有的一种重要功能,它可以增强边缘对比,提高识别效果。利用侧抑制视觉算法,可以进行边缘提取以及感兴趣目标提取。

除此之外,Fox等^[64,77]在《Science》上连续发表多篇文章,研究了鹰的视觉敏锐度和立体视觉。他对比了鹰隼和人的光栅视觉锐度,研究结果显示,隼形目的视觉敏锐度确实远高于人类,可以达到160 c/deg(人的视觉敏锐度大约为60 c/deg);需要说明的是视觉敏锐度非常依赖于光照强度,随着光照的降低,视觉敏锐度会迅速下降。他还证明了非哺乳类动物——隼形目同样具有立体的深度视觉获取能力,说明立体视觉并非哺乳动物独有的特性。随着科技的发展,新工具的发明为鹰眼研究提供了极大便利,Ruggeri等^[78-79]用超高分辨率频域光学相干断层成像(spectral domain optical coherence tomography, SD-OCT)技术研究猛禽的视网膜结构。Ruggeri强调,猛禽的视网膜被认为是所有生物物种中最先进的一种,而以往实验都是侵入式实验,可能对视网膜结构造成影响,而他开展的实验是第1次对猛禽类(包括一种日行性鹰——巨翅鸢和和夜行性猫头鹰——大林鸮)的非侵入式活体视网膜成像(图11^[78])。鹰眼的梳膜可以减弱眼睛内散射光的影响,从而使得鹰眼在强光下也有很高的视觉敏锐度。Ruggeri又针对性地对4种猛禽眼的深凹和浅凹区域进行了成像(图12^[79]),说明了其结构构成与特点。

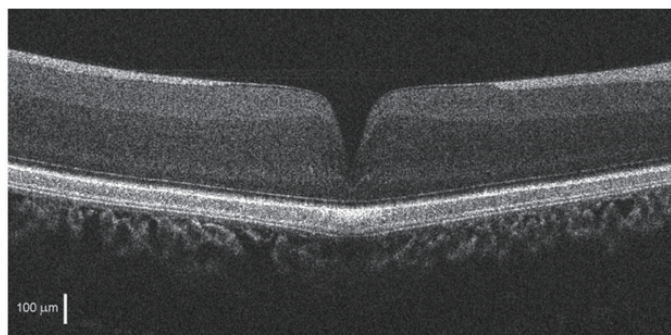


(a) 巨翅鸢视网膜OCT图像

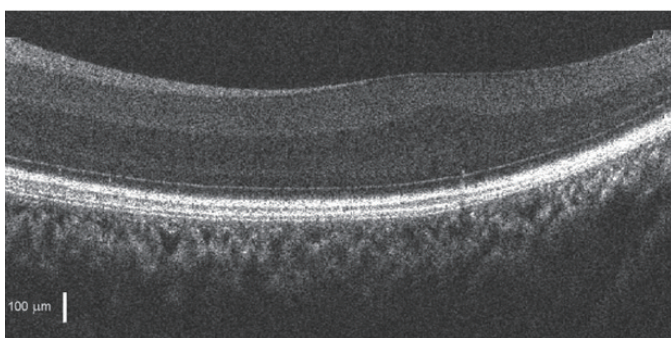
(b) 大林鸮视网膜OCT图像

图11 巨翅鸢和大林鸮视网膜OCT图像

Fig. 11 OCT images of the retina of a broad-winged hawk and a barred owl



(a) 巨翅鵟深凹位置OCT成像结果



(b) 巨翅鵟浅凹位置OCT成像结果

图 12 巨翅鵟视网膜深凹与浅凹位置OCT成像结果图

Fig. 12 OCT image of the retina crossing the shallow fovea and deep fovea of a broad-winged hawk

4 应用研究现状

随着科技的发展,新工具的发明为猛禽等动物视觉系统研究提供了极大便利。虽然对猛禽视觉的研究越来越详尽、深入,但是其生理学特性的应用仍然较少。针对猛禽视觉特性的模拟,可以从硬件和软件两个角度展开。

从视觉特性的软件模拟角度来看,西北工业大学的李言俊等^[80]对仿生制导技术的研究较为深入,虽然模拟对象主要为萤火虫和人,但是研究开展的方向和方法可以为猛禽视觉模拟所借鉴和参考。北京航空航天大学段海滨等^[81-83]对鹰眼视觉机制的研究较为深入,将鹰眼的视觉注意和侧抑制等机制用于无人机视觉导航任务和空中加油的导航阶段,并对仿鹰眼视觉技术的发展现状进行了详细综述。新加坡国立大学的Lin等^[84]根据鹰眼双中央凹结构与功能,针对高速公路这一场景开发了车辆速度检测与跟踪系统。

从视觉特性的硬件模拟角度来看,由于猛禽双中央凹、大视场和高视觉敏感度的特殊性,针对其视觉特性的硬件模拟似乎更受关注。刘颜^[85]报道美国国家航

空航天局利用鹰眼的特性制造出可以完全滤除蓝色和紫外波段光线的光学器件,改进了焊接面具。北京理工大学的常军等^[86]开发了模拟鹰眼双中央凹的双小凹局部高分辨率成像系统,该系统的扫描视场可达 40° ,可在视场范围内的任意两个视场同时高分辨率成像,其余视场则低分辨率成像,应用于目标探测识别等领域。段海滨等^[87]模拟鹰眼的双凹和大视场结构,开发了一种可变换分辨率的仿鹰眼成像装置,利用单目三镜头模拟双凹形态,利用双目结构形成大视场图像。宾夕法尼亚州立大学的Aaron等^[88]分析了猛禽眼的双凹视觉结构,利用软件进行光路设计,并利用3D打印技术进行试验,虽然仍存在缺陷,但一定程度上还原了鹰眼视觉观察目标的情况,侧面印证了猛禽视觉的模拟需要同时考虑脑内信息处理过程才能得到理想的视觉特性。

5 结论

通过对国内外在猛禽视觉系统领域的研究进行总结和回顾发现,随着科技的进步,猛禽视觉系统的研究已取得较大进步,但距离完全了解其优异的视觉系统机理仍有一定差距,特别是如何模拟生物机理获得同样高效的仿猛禽视觉系统仍在摸索阶段。如何将关于猛禽视觉系统的生理学或行为学的理论研究与计算机视觉信息处理技术紧密结合,并将仿猛禽视觉研究的理论成果转化为实际的工程方法还需要深入研究和探索。对于仿猛禽视觉信息系统研究,今后的主要关键技术如下。

1) 更加深入的生物机理分析。目前关于猛禽视觉系统的研究集中在生理特性的分析以及基于行为学实验结果的生理特性探索。对这些特性的研究不应该局限于简单的结构形态模拟,更应该深入地分析形成这些结构形态的原理,并探究这些特殊的生理特性会产生何种信息反馈和生物行为,这样才能够进一步对其进行模拟和应用。

2) 依赖视觉中枢的信息处理机制研究。现有研究结果显示,猛禽视觉前端感受系统的优异性能毋庸置疑,而视觉中枢是如何处理视觉信息并将其提取转换为行为信号的机制尚不明确。目前对猛禽视神经中枢的研究仅处在认知阶段,对视觉中枢的信息处理机制的研究匮乏。只有通过深入研究视觉中枢的信息处理

机制,才能实现对模拟猛禽视觉特性的有效模拟。

3) 智能可靠的硬件研发。在研究成果进行应用转化的过程中,对于生物机理的模拟更依赖于硬件的开发,包括构成系统的硬件装置和生物材料的研发等。如果实现传感器密度可变的弹性材料的研发,那么模拟视网膜双凹结构就更为简单可信;研制可靠且智能的硬件处理装置,搭载配套的信息处理软件,必将获得更好的“软硬结合”的模拟结果。

4) 更加贴近需求的应用。猛禽视觉系统的特点,决定于猛禽的生活环境及生存需求。仿生视觉信息处理技术的应用十分广泛,如自动监控系统、智能机器人视觉系统、无人车和无人机的视觉装置等。针对不同任务需求,应对猛禽视觉系统的相关特性进行模拟。此外,目前对于仿生视觉的实际应用设计还处于起步阶段,需要化学、生物、机械、光电等各个学科知识技术的交叉融合。

参考文献 (References)

- [1] Jetz W, Thomas G, Joy J, et al. The global diversity of birds in space and time[J]. *Nature*, 2012, 491: 444-448.
- [2] 闻丞, 宋晔, 张代富, 等. 猛禽: 鸟中王者[J]. *森林与人类*, 2013(11): 8-27.
Wen Cheng, Song Ye, Zhang Daifu, et al. Falcon: The king of the birds[J]. *Forest and Humanbeing*, 2013(11): 8-27.
- [3] Bohórquez G A M, Oliveira A C. An additional bone in the sclera of the eyes of owls and the common potoo (*Nyctibius griseus*) and its role in the contraction of the nictitating membrane[J]. *Acta Anatomica*, 1998, 163(4): 201-211.
- [4] Birdeye [EB/OL]. [2008-07-14]. <https://en.wikipedia.org/wiki/File:Birdseye.jpg>.
- [5] Murphy C J, Dubielzig R R. The gross and microscopic structure of the golden eagle (*Aquila chrysaetos*) eye[J]. *Programs in Veterinary and Comparative Ophthalmology*, 1993, 3: 74-79.
- [6] Samuelson D A. Ophthalmic anatomy[M]//Gelatt K N. *Veterinary Ophthalmology*. 3rd ed. Baltimore: Lippincott Williams & Wilkins, 1991: 31-150.
- [7] Evans H E, Martin G R. Organa sensuum [Organa sensoria][M]//Baumel J J, King A S, Breazile J E, et al. *Handbook of Avian Anatomy*. Cambridge: University of Cambridge, Nuttall Ornithological Club, 1993(23): 585-611.
- [8] Kern T J. Disorders of the special senses[M]//Altman R B, Clubb S L, Dorrestein G M, et al. *Avian Medicine and Surgery*. Philadelphia: WB Saunders, 1997: 563-589.
- [9] Oliphant L W. Cytology and pigments of non-melanophore chromatophores in the Avian Iris[J]. *Progress in Clinical and Biological Research*, 1988, 256: 65-82.
- [10] Oliphant L W, Johnson M R, Murphy C, et al. The musculature and pupillary response of the great horned owl iris[J]. *Experimental Eye Research*, 1983, 37(6): 583-595.
- [11] King A S, McLelland J. Special sense organs[M]//Birds, Their Structure and Function. London: Baillière Tindall, 1984: 284-314.
- [12] Jones M P, Pierce K E, Ward D. Avian vision: A review of form and function with special consideration to birds of prey [J]. *Journal of Exotic Pet Medicine*, 2007, 16(2): 69-87.
- [13] Shlaer R. An eagle's eye: Quality of the retinal image[J]. *Science*, 1972, 176(4037): 920-922.
- [14] Ohayon S, Harmening W, Wagner H, et al. Through a barn owl's eyes: Interactions between scene content and visual attention[J]. *Biological Cybernetics*, 2008, 98(2): 115-132.
- [15] Lord R D. A comparative study of the eyes of some falconiform and passeriform birds[J]. *American Midland Naturalist*, 1956, 56(2): 325-344.
- [16] Fite K V, Rosenfield-Wessels S. A comparative study of deep avian foveas[J]. *Brain, Behavior and Evolution*, 1975, 12(1/2): 97-115.
- [17] Hodos W, Miller R F, Fite K V. Age-dependent changes in visual acuity and retinal morphology in pigeons[J]. *Vision Research*, 1991, 31(4): 669-677.
- [18] Katzir G, Howland H C. Corneal power and underwater accommodation in great cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*)[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2003, 206(5): 833-841.
- [19] Schaeffel F, Howland H C, Farkas L. Natural accommodation in the growing chicken[J]. *Vision Research*, 1986, 26(12): 1977-1993.
- [20] Levy B, Sivak J G. Mechanisms of accommodation in the bird eye[J]. *Journal of Comparative Physiology*, 1980, 137(3): 267-272.
- [21] Murphy C J, Howland H C. Owl eyes: Accommodation, corneal curvature and refractive state[J]. *Journal of Comparative Physiology*, 1983, 151(3): 277-284.
- [22] Sivak J G. Through the lens clearly: Phylogeny and development: the proctor lecture[J]. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 2004, 45(3): 740-747.
- [23] 寿天德. 视觉信息处理的脑机制[M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2010.
Shou tiande. Brain mechanisms of visual information processing[M]. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2010.
- [24] 唐宗湘, 马殷华. 鸟类视觉系统的离顶盖通路[J]. *广西师范*

- 大学学报(自然科学版), 2004, 22(4): 78–82.
- Tang Zongxiang, Ma Yinhua. The toctofugal pathway in birds visual system[J]. Journal of Guangxi Normal University(Natural Science Edition), 2004, 22(4): 78–82.
- [25] Zhang T, Fu Y X, Hu J, et al. Receptive field characteristics of neurons in the nucleus of the basal optic root in pigeons. [J]. Neuroscience, 1999, 91(1): 33–40.
- [26] Palacios A G, Goldsmith T H. Photocurrents in retinal rods of pigeons (*Columba Livia*): Kinetics and spectral sensitivity[J]. The Journal of Physiology, 1993, 471(1): 817–829.
- [27] Neitz J, Geist T, Jacobs G H. Color vision in the dog[J]. Visual Neuroscience, 1989, 3(2): 119–125.
- [28] Carroll J, Murphy C J, Neitz M, et al. Photopigment basis for dichromatic color vision in the horse[J]. Journal of Vision, 2001, 1(2): 2.
- [29] Ringo J, Wolbarsht M L, Wagner H G, et al. Trichromatic vision in the cat[J]. Science, 1977, 198(4318): 753–755.
- [30] Chen D M, Collins J S, Goldsmith T H. The ultraviolet receptor of bird retinas[J]. Science, 1984, 225(4659): 337–340.
- [31] Goldsmith T H. Hummingbirds see near ultraviolet light[J]. Science, 1980, 207(4432): 786–788.
- [32] Güntürkün O. Sensory physiology: Vision[M]//Whitlow G C. Sturkies Avian Physiology. 5th ed. New York: Academic Press, 2000: 1–19.
- [33] Emmerton J, Delhis J D. Wavelength discrimination in the ‘visible’ and ultraviolet spectrum by pigeons[J]. Journal of Comparative Physiology, 1980, 141(1): 47–52.
- [34] Jane S D, Bowmaker J K. Tetrachromatic colour vision in the duck (*Anas Platyrhynchos* L.): Microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets[J]. Journal of Comparative Physiology A, 1988, 162(2): 225–235.
- [35] Livingstone M. Vision and art: The biology of seeing[M]. New York: Harry N. Abrams, Incorporated Company, 2002: 27–35.
- [36] Bowmaker J K, Martin G R. Visual pigments and colour vision in a nocturnal bird, *Strix aluco* (tawny owl)[J]. Vision Research, 1978, 18(9): 1125–1130.
- [37] Viitala J, Korplmäki E, Palokangas P, et al. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light[J]. Nature, 1995, 373(6513): 425.
- [38] Orłowski J, Harmening W, Wagner H. Night vision in barn owls: Visual acuity and contrast sensitivity under dark adaptation[J]. Journal of Vision, 2012, 12(13): 1–8.
- [39] Braekveit C R, Smith S A, Smith B J. Fine structure of the retinal photoreceptors of the barred owl (*Strix varia*)[J]. Histology and Histopathology, 1996, 11(1): 79–88.
- [40] Kreithen M L, Keeton W T. Detection of polarized light by the homing pigeon, *Columba livia*[J]. Journal of Comparative Physiology, 1974, 89(1): 83–92.
- [41] Meyer D B. The avian eye and its adaptations[M]//Crescitelli F. The Visual System in Vertebrates. New York: Springer-Verlag, 1977: 549–611.
- [42] Walls G L. Significance of the foveal depression[J]. Archives of Ophthalmology, 1937, 18(6): 912–919.
- [43] Inzunza O, Bravo H, Smith R L, et al. Topography and morphology of retinal ganglion cells in falconiforms: A study on predatory and carrion-eating birds[J]. The Anatomical Record, 1991, 229(2): 271–277.
- [44] Snyder A W, Miller W H. Telephoto lens system of falconiform eyes[J]. Nature, 1978, 275(5676): 127.
- [45] Hirsch J. Falcon visual sensitivity to grating contrast[J]. Nature, 1982, 300(5887): 57–58.
- [46] Tucker V A. The deep fovea, sideways vision and spiral flight paths in raptors[J]. Journal of Experimental Biology, 2000, 203(24): 3745–3754.
- [47] Tucker V A. Gliding flight: Drag and torque of a hawk and a falcon with straight and turned heads, and a lower value for the parasite drag coefficient[J]. Journal of Experimental Biology, 2000, 203(24): 3733–3744.
- [48] Tucker V A, Tucker A E, Akers K, et al. Curved flight paths and sideways vision in peregrine falcons (*Falco peregrinus*)[J]. Journal of Experimental Biology, 2000, 203(24): 3755–3763.
- [49] Ponitz B, Schmitz A, Fischer D, et al. Diving-flight aerodynamics of a peregrine falcon (*Falco peregrinus*)[J]. PLoS One, 2014, 9(2): e86506.
- [50] Locket N A. Problems of deep foveas[J]. Clinical & Experimental Ophthalmology, 1992, 20(4): 281–295.
- [51] Pumphrey R J. The theory of the fovea[J]. Journal of Experimental Biology, 1948, 25(3): 299–312.
- [52] Gaffney M F, Hodos W. The visual acuity and refractive state of the american kestrel (*Falco sparverius*)[J]. Vision Research, 2003, 43(19): 2053–2059.
- [53] Raymond L. Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: A behavioural, optical and anatomical investigation[J]. Vision Research, 1985, 25(10): 1477–1491.
- [54] Raymond L. Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: A behavioural, optical and anatomical investigation[J]. Vision Research, 1987, 27(10): 1859–1874.
- [55] Waldvogel J A. The bird’s eye view[J]. American Scientist, 1990, 78(4): 342–353.
- [56] Vallortigara G, Cozzutti C, Tommasi L, et al. How birds use their eyes: Opposite left–right specialization for the lateral and frontal visual hemifield in the domestic chick[J]. Current Biology, 2001, 11(1): 29–33.
- [57] O’Rourke C T, Hall M I, Pitlik T, et al. Hawk eyes I: Diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement[J]. PLoS One, 2010, 5(9): e12802.

- [58] O'Rourke C T, Pitlik T, Hoover M, et al. Hawk eyes II: Diurnal raptors differ in head movement strategies when scanning from perches[J]. PloS One, 2010, 5(9): e12169.
- [59] Martin G R. Total panoramic vision in the mallard duck, *anas platyrhynchos*[J]. Vision Research, 1986, 26(8): 1303-1305.
- [60] Martin G R, Katzir G. Visual fields in short-toed eagles, *circus caetus gallicus* (accipitridae), and the function of binocularity in birds[J]. Brain, Behavior and Evolution, 1999, 53(2): 55-66.
- [61] Martin G R. Visual Fields and their functions in birds[J]. Journal of Ornithology, 2007, 148(2): 547-562.
- [62] Martin G R, Portugal S J, Murn C P. Visual fields, foraging and collision vulnerability in gyps vultures[J]. Ibis, 2012, 154(3): 626-631.
- [63] Hughes A. The topography of vision in mammals of contrasting life style: Comparative optics and retinal organisation[M]// Crescitelli F. The Visual System in Vertebrates. Berlin: Springer-Verlag, 1977: 613-756.
- [64] Fox R, Lehmkuhle S W, Westendorf D H. Falcon visual acuity[J]. Science, 1976, 192(4236): 263-265.
- [65] Dvorak D, Mark R, Reymond L. Factors underlying falcon grating acuity[J]. Nature, 1983, 303(5919): 729-730.
- [66] Potier S, Bonadonna F, Kelber A, et al. Visual acuity in an opportunistic raptor, the chimango caracara (*milvago chimango*) [J]. Physiology & Behavior, 2016, 157: 125-128.
- [67] Martin G R, Gordon I E. Increment-threshold spectral sensitivity in the tawny owl (*strix aluco*)[J]. Vision Research, 1974, 14(8): 615-621.
- [68] Wathey J C, Pettigrew J D. Quantitative analysis of the retinal ganglion cell layer and optic nerve of the barn owl *Tyto Alba* [J]. Brain, Behavior and Evolution, 1989, 33(5): 279-292.
- [69] Rucci M, Wray J, Edelman G M. Robust localization of auditory and visual targets in a robotic barn owl[J]. Robotics and Autonomous Systems, 2000, 30(1): 181-193.
- [70] Schaeffel F, Wagner H. Emmetropization and optical development of the eye of the barn owl (*Tytoalba*)[J]. Journal of Comparative Physiology A, 1996, 178(4): 491-498.
- [71] Harmening W M, Göbbels K, Wagner H. Vernier acuity in barn owls[J]. Vision Research, 2007, 47(7): 1020-1026.
- [72] Harmening W M, Nikolay P, Orlowski J, et al. Spatial contrast sensitivity and grating acuity of barn owls[J]. Journal of Vision, 2009, 9(7): 1-12.
- [73] Floreano D, Pericet-Camara R, Viollet S, et al. Miniature curved artificial compound eyes[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2013, 110(23): 9267-9272.
- [74] Zahar Y, Wagner H, Gutfreund Y. Responses of tectal neurons to contrasting stimuli: An electrophysiological study in the barn owl[J]. PloS One, 2012, 7(6): e39559.
- [75] Orlowski J, Beissel C, Rohn F, et al. Visual pop-out in barn owls: Human-like behavior in the avian brain[J]. Journal of Vision, 2015, 15(14): 4.
- [76] Haddon C, Smithers L, Schneider M S, et al. Multiple delta genes and lateral inhibition in zebrafish primary neurogenesis [J]. Development, 1998, 125(3): 359-370.
- [77] Fox R, Lehmkuhle S W, Bush R C. Stereopsis in the falcon [J]. Science, 1977, 197(4298): 79-81.
- [78] Ruggeri M, Major J C, McKeown C, et al. Retinal structure of birds of prey revealed by ultra-high resolution spectral-domain optical coherence tomography[J]. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 2010, 51(11): 5789-5795.
- [79] Ruggeri M, Major J C, McKeown C, et al. In vivo imaging of raptor retina with ultra high resolution spectral domain optical coherence tomography[C]//Ophthalmic Technologies XVIII. San Jose: International Society for Optics and Photonics, 2008, 6844: 684402.
- [80] 李言俊, 张科. 视觉仿生成像制导技术及应用[M]. 北京: 国防工业出版社, 2006.
- Li Yanjun, Zhang Ke. Vision bionics image guidance technique and application[M]. Beijing: National Defense Industry Press, 2006.
- [81] Duan H B, Deng Y M, Wang X H, et al. Biological eagle-eye-based visual imaging guidance simulation platform for unmanned flying vehicles[J]. Aerospace & Electronic Systems Magazine IEEE, 2013, 28(12): 36-45.
- [82] Duan H B, Zhang Q F, Deng Y M, et al. Biologically eagle-eye-based autonomous aerial refueling for unmanned aerial vehicles[J]. Chinese Journal of Scientific Instrument, 2014, 35(7): 1450-1457.
- [83] 赵国治, 段海滨. 仿鹰眼视觉技术研究进展[J]. 中国科学: 技术科学, 2017, 47: 514-523.
- Zhao Guozhi, Duan Haibin. Progresses in biological eagle-eye vision technology(in Chinese)[J]. Scientia Sinica Technologica, 2017, 47: 514-523.
- [84] Lin L, Ramesh B, Xiang C. Biologically inspired composite vision system for multiple depth-of-field vehicle tracking and speed detection[C]//Asian Conference on Computer Vision. Berlin: Springer-Verlag, 2014: 473-486.
- [85] 刘颜. 妙用仿生技术的鹰眼镜头[J]. 军事文摘, 2015(8): 26.
- Liu Yan. Magic effect of the bionic technology in designing the eagle-eyed lens[J]. Military Digest, 2015(8): 26.
- [86] 常军, 冯驰, 查为懿, 等. 双小凹局部高分辨率成像系统: CN104102018A[P]. 2014-10-15.
- Chang Jun, Feng Chi, Zha Weiye, et al. Bifoveal based local high resolution imaging system: CN104102018A[P]. 2014-10-15.
- [87] 段海滨, 邓亦敏, 孙永斌. 一种可分辨率变换的仿鹰眼视觉成像装置及其成像方法: CN105516688A[P]. 2016-04-20.

Duan Haibin, Deng Yimin, Sun Yongbin. An eagle eye based variable resolution imaging device and method: CN1055166-88A[P]. 2016-04-20.

[88] Aaron D L, Ram M N, Timothy J K, et al. Analysis and imple-

mentation of the foveated vision of the raptor eye[C]//Image Sensing Technologies: Materials, Devices, Systems, and Applications III. Baltimor: International Society for Optics and Photonics, 2016, 9854: 98540T.

New progress of the visual system in birds of prey

LI Han¹, DUAN Haibin¹, LI Shuyu²

1. Science and Technology on Aircraft Control Laboratory, School of Automation and Electrical Engineering, Beihang University, Beijing 100083, China

2. School of Biological Science and Medical Engineering, Beihang University; Advanced Innovation Center for Biomedical Engineering of Beijing, Beijing 100083, China

Abstract Birds rely most heavily on their ability to assess their visual environment. The current research situation of vision of birds of prey is introduced and the characteristics of the photographic systems in different families of birds of prey are compared. First, the anatomy structure of the periphery is described, including the eyeball and lens, by which the basic differences between birds of prey and other avian are analyzed. Then the visual information processing pathway and the optic center are introduced and the special color perception, double fovea and unusual visual acuity of the birds of prey are elaborated. Finally, the current research methods, existing problems and future trends are discussed.

Keywords vision in bird of prey; periphery physiology structure; visual pathway; visual information perception ●



(责任编辑 王丽娜)