

我们的眼球运动及其控制：第二部分

最初发表于《创造杂志》第 17 卷第 1 期（2003 年 4 月）：103-110 页。

抽象的

本文旨在概述大脑控制眼球运动的生理机制，以此作为生物计算机控制系统的一个杰出例子。

概括

这两篇论文中的第一篇着重探讨了眼球运动的肌肉及其力学原理。¹ 本文旨在概述大脑控制眼球运动的生理机制，以此作为生物计算机控制系统的一个杰出范例。因此，我们将重点关注系统的“软件”，即决定其行为和性能的信息，而非其“硬件”（后者超出了本文的讨论范围）；因此，本文将对神经解剖学着墨不多，尽管在临床实践中，神经解剖学知识至关重要。十二条眼外肌中任何一条的功能障碍都可能严重损害视觉系统的整体性能，但大脑回路具有惊人的适应能力来应对此类缺陷。宏观进化假说无法对眼球运动系统“软件”的起源提供合理的解释。本文末尾附有术语表。

眼旋肌的特化

在探讨眼球运动的神经控制之前，了解眼外肌（EOMs）的特殊性至关重要。这组肌肉包括旋转每个眼球的六

块肌肉——我们称之为眼球旋转肌（ORMs）——以及上睑提肌。它们的组织与普通骨骼肌（例如四肢的肌肉）在很多方面都存在显著差异，这反映了它们特殊的功能。^{2, 3} 眼外肌在组织学上被归类为骨骼横纹肌，之所以如此命名，是因为在显微镜下观察其肌纤维，可以看到沿长度方向的明暗交替的横纹。眼外肌中的上睑提肌虽然也具有特殊性，但在组织学和功能上与眼球旋转肌有所不同，因此本文不再赘述。眼球旋转肌的组织展现出独特的特征和特性（表 1），这些特征和特性与肌肉活动相符，其特点是速度快、精度高，并且收缩和舒张的程度非常精细：

属性	眼球旋转肌	四肢骨骼肌
运动单元（肌纤维/神经元）	10-20	100 - 2000
运动神经元最大放电频率（赫兹）		
相位（爆发式）	> 600	125
强效（持续）	> 200	50
达到收缩张力峰值所需时间（毫秒）	4.5	15 - 35
纤维类型	6	3 - 4
本体感受器	大多数是 ORM 特有的	肌梭和肌腱器官

牵张反射	缺席的	重要特征
收缩方式	抽搐和滋补剂	抽搐
抗疲劳能力	高的	多变的

表 1. 眼球旋转肌 (ORM) 与普通骨骼肌的一些区别。

支配肌肉的运动神经元各自支配一组肌纤维，称为运动单元。在 ORM 中，运动单元非常小（每个神经元约 10-20 根肌纤维），而普通骨骼肌的运动单元则小得多（100-2000 根肌纤维）。^{4, 5} 小的运动单元使得肌肉在被募集时能够以小幅度递增的方式收缩。

支配外直肌的运动神经元传递的动作电位频率更高、持续时间更短，而支配普通骨骼肌的运动神经元传递的动作电位频率则更低。为了快速转动眼球，收缩肌的运动神经元会发出同步的脉冲式（或相位式）高频（> 600 Hz）电压尖峰放电；这可以克服眼眶内的被动弹性力和粘性力，这些力会使眼球回到原位（PP），即直视前方（参见术语表）。^{6, 7} 眼球随后通过低频的稳定强直性（持续性）放电保持在新位置，该放电的强度与眼球位置呈线性相关，例如在原位约为 100 Hz。换句话说，原位的强直性神经放电频率适中（参见表 1），当眼球远离原位旋转时，收缩肌的放电频率增加，而拮抗肌的放电频率则降低。

通常情况下，骨膜下肌群（ORM）不会处于松弛状态，而是持续保持平衡的张力。即使在完全放松状态下，骨膜下肌群中也始终存在可测量的电活动（暂停期除外）。与此相反，肢体肌肉的爆发频率很少超过 125 赫兹，持续频率也很少超过 50 赫兹。

在稳定注视和缓慢追踪运动期间，神经冲动必须异步，才能在整个肌肉中产生持续稳定的张力，因为每个运动单元都会随着每个冲动收缩，然后放松。任何同步放电的倾向都会损害牵拉的稳定性，并导致肌肉振动（称为肌颤（希腊语 *myo-*，肌肉 + *kyma*，波）；这可能是某些眼球震颤（眼球的振荡运动）病例中的一个因素）。

眼球旋转肌以其收缩速度和抗疲劳性而著称，其数值超过所有其他骨骼肌。⁸它们含有一种仅存在于眼外肌中的肌球蛋白。肌球蛋白是肌动蛋白复合物的组成部分，肌动蛋白复合物是肌肉的收缩物质。基于组织学、生理学、药理学和分子生物学研究，目前已在眼球旋转肌中识别出六种肌纤维类型，而普通骨骼肌只有三到四种。与身体其他部位的骨骼肌不同，眼球旋转肌的肌纤维排列成两层，每层包含不同的肌纤维类型。⁹ 眼球旋转肌的高抗疲劳性与其大量的线粒体和丰富的血液供应有关，其血液供应在所有骨骼肌中最为丰富。过去人们认为不

同的肌纤维类型负责不同类型的眼球运动。但自 20 世纪 70 年代以来，人们普遍认为眼球旋转肌中的*所有*运动单元可能以爆发模式同时被募集，即在快速眼动中。另一方面，在持续（紧张）模式下，即稳定的注视，以及缓慢平滑的追踪运动中，一部分运动单元会被募集，其比例随注视方向而变化。在 PP 模式下，每个 ORM 中至少有 70% 的运动单元处于激活状态。

¹⁰据推测，当 ORM 收缩时，速度较快但更易疲劳的纤维会在最大收缩时最后被募集。

¹¹

眼外肌与其他骨骼肌的另一个显著区别在于其对疾病的反应，即眼外肌会选择性地或优先地减弱或受损。例如，自身免疫性疾病如重症肌无力（影响神经肌肉接头，特别是或仅影响眼外肌）和甲状腺眼病，在这些疾病中，只有眼外肌会肿胀，最终形成瘢痕。相反，在杜氏肌营养不良症这种遗传性疾病中，全身骨骼肌组织会进行性退化，但眼外肌不受影响。

¹²

ORMs 中神秘的本体感受器

几十年来，人们早已知道眼球外肌中存在本体感受器（能够感知体内变化，例如肌肉长度、张力或关节位置的传感器）。然而，直到最近，它们的功能仍然是个谜，但这种情况正在发生改变。普通骨骼肌中存在

牵张感受器，当受到刺激时，会引起肌肉反射性收缩，以补偿增加的负荷。然而，眼球外肌虽然也存在感受器，却不表现出这种反射。这很容易理解，因为眼球本身对眼球外肌来说就是一个恒定的机械负荷，因此不需要负荷补偿机制。虽然眼球外肌中的一些感受器看起来与普通骨骼肌中的感受器相似（尽管更精细），但数量最多的感受器是眼球外肌特有的，并且与六种肌纤维类型中的一种相关。¹³事实上，与这些感觉末梢相关的肌纤维类型也仅存在于外节后肌中，其特点是线粒体数量少，且运动神经元沿纤维长度方向有多个接触点。¹⁴

没有证据表明这些感受器传递的任何信息能够进入意识。¹⁵我们从一些简单的实验中得知这一点。如果从侧面按压眼球，周围环境看起来会移动。这表明，外直肌本体感觉并不会抵消视网膜上图像移动产生的运动感知。同样，如果观察者在黑暗中用镊子夹住结膜（参见词汇表）被动地移动眼球，受试者将无法确定自己眼睛的位置。因此，拉伸或移动受试者的外直肌并不能告诉他眼睛移动的方向，也就是说，外直肌本体感受器并不介导有意识的*眼位感知*。另一方面，如果我们在黑暗中或闭眼时主动移动眼球，我们就能知道眼球移动的方向。如果我们在光线充足的环境中以正常方式移动眼球，为什么周围环境的图像在视网膜上扫过，周围环境看起来却没有移动呢？显

然，大脑会忽略视网膜图像的运动，因此在眼球运动过程中不会感知到任何运动。

从这些及类似的实验中我们得出结论：每当大脑发出眼球运动的指令时，它也会将这一事件通知大脑中的视觉运动感知区域。这被称为运动指令的*传出副本*（拉丁语 *effero*，意为“发出”，即“输出”）。因此，在眼球旋转期间，视觉运动感知会暂时中断。

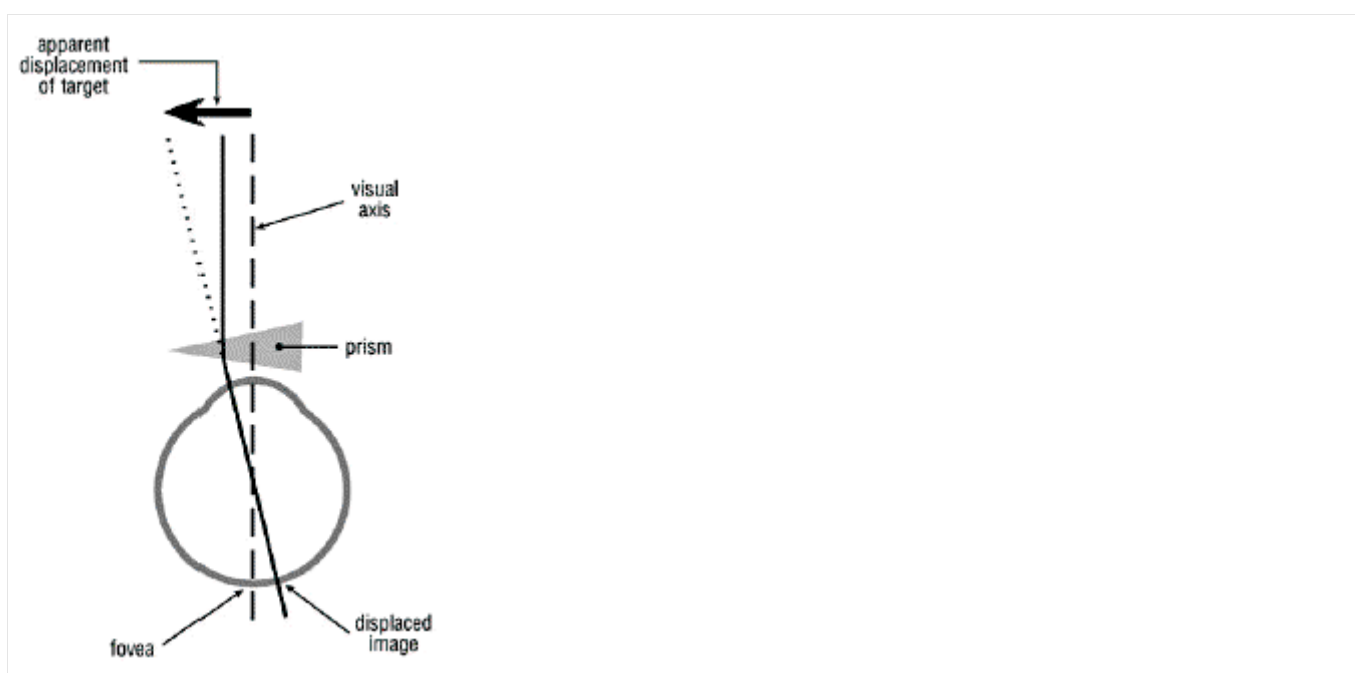


图 1. 棱镜的视觉效果。棱镜对光线的弯曲会使视网膜上的图像发生位移。

适应

那么，这些本体感受器可能有什么功能呢？一种可能性是，它们有助于视觉系统对长期变化的卓越适应能力。为了适应，必须重新校准外节动眼肌（ORM）对神经刺激的反应，以实现精确*注视*（将视线或视觉轴指

向目标)。当外节动眼肌因损伤或疾病而减弱时，这一点的重要性就显而易见了。至少在最初几周内，患者不仅会出现复视（参见第一篇论文 16），而且常常伴有方向感丧失或眩晕。这些感觉代表了对环境运动的错误感知。它们的出现是因为减弱的肌肉无法对通常水平的神经刺激做出反应。因此，当发出转动眼球的指令时，视网膜图像的移动幅度不如大脑根据传出神经副本编码的信息所预期的那样大。这种视网膜图像移动幅度的减小随后被解读为与减弱的肌肉运动方向一致的外部运动。前庭器官（平衡器官）传递的信息相互矛盾，加剧了这种混乱——它并未感知到周围环境的任何晃动！此外，如果要求受试者（遮住健康的眼睛）指向受累肌肉作用方向上的物体，他们会指向物体的后方（称为*指向过远*）。这种误判的发生是因为将眼睛转向该物体需要耗费过多的神经能量。

与上述内容相关的另一个可能至关重要的作用是，ORM 本体感受器在生命最初十年中对视觉系统的发育起着关键作用。实际上，儿童在此期间“学习看东西”，而 ORM 的神经支配必须经过精细调节才能实现正常的视觉发育。生命早期肌肉本体感受的缺失或功能障碍很可能导致一系列运动障碍，例如斜视、注视不稳定（目光不稳）和眼球震颤等。

我们的视觉系统在一定程度上也能适应光学设备造成的视网膜图像偏移。如果在一只眼睛的视轴（视线）上放置一个棱镜，进入眼睛的光线就会发生偏转（图1）。起初，人会短暂地出现复视。为了补偿这种偏转，眼睛会迅速旋转，使物体的图像重新聚焦在中央凹上（见下文）。眼镜镜片对偏转的光线起到棱镜的作用。使用低度镜片时，这种效应可以忽略不计；但使用高度镜片时，这种效应就会变得显著（图2）。因此，经过一段时间的适应，佩戴高度眼镜并通过镜片边缘向一侧注视的人可以逐渐适应。此外，视觉系统最终能够自动适应每个注视方向，而无需人有意识地进行调整！当然，人的适应能力是有限的，尤其当双眼的光学特性不同时。

我们为什么会移动眼球？

我们的视网膜中央有一个很小的特殊感受区域，称为*中央凹*，这里的感光细胞排列紧密且数量最多，因此视觉分辨率最高。当我们直接注视某个物体时，也就是视线或*视觉轴*穿过中央凹时，我们就利用了中央凹。因此，为了仔细观察某个物体，我们必须将目光转向它，使它的影像落在中央凹上。许多动物的视网膜没有中央凹，例如兔子，因此它们的眼球运动比我们简单得多。

1.

快速旋转，称为*扫视*——自主的或反射性的。

2.

3.

缓慢旋转（平滑追踪或跟踪）——自主或反射。

4.

5.

前庭眼反射——补偿头部运动。

6.

7.

辐辏——双眼单视的辐辏和发散。

8.

1. 扫视眼动系统 19

当感兴趣的物体出现在周边视野时，眼睛会迅速转向它。突然的噪音或施加于身体表面的疼痛刺激也能引发同样的眼动反应。这种快速的眼球运动被称为扫视（*saccade*），源自法语，意为风中帆的摆动或缰绳拉动马头的抖动。在清醒状态下，扫视的频率约为每秒3次，大多数扫视幅度很小，例如阅读或注视人脸时。如上所述，扫视是由神经冲动向收缩的肌肉发出的脉冲串引起的。²⁰脉冲串的频率和持续时间以及最大旋转速度（高达700°/秒）主要取决于眼

球需要向新目标旋转的幅度。这需要一个时空转换过程，将视网膜上关于目标位置的感觉信息转化为关于扫视幅度和方向的运动信息。[21](#). 大脑中有三个中枢，每个中枢都保存着环境的感覺地图，并在这一过程中发挥作用。[22](#) .

眼跳的潜伏期，即从目标出现到眼跳开始的时间，约为 200 毫秒；如果第一个目标在第二个目标出现前几毫秒消失，则潜伏期可能更短；如果第一个目标持续显示，则潜伏期可能更长。眼跳在重新定向视觉轴方面的准确性通常很好，误差远小于所需旋转角度的 10%。眼跳往往略微偏向不足，这会触发一次潜伏期较短的修正性眼跳。正如夏普所解释的^{[23](#)}，这种偏向不足而非偏向不足的倾向“可能并非眼跳系统的失误”，而是为了提高效率。与第一次眼跳方向相同的修正性眼跳的潜伏期比相反方向的修正性眼跳要短。

睡眠期间，大脑和眼球运动会经历一些增强期，此时会出现*快速眼动*伴随的梦境。这种现象在产前即可观察到，并且会持续终生。虽然这些眼动看起来像是扫视性的，但速度比清醒状态下的眼动要慢。它们的生理功能，以及睡眠本身的生理功能，目前仍不清楚。

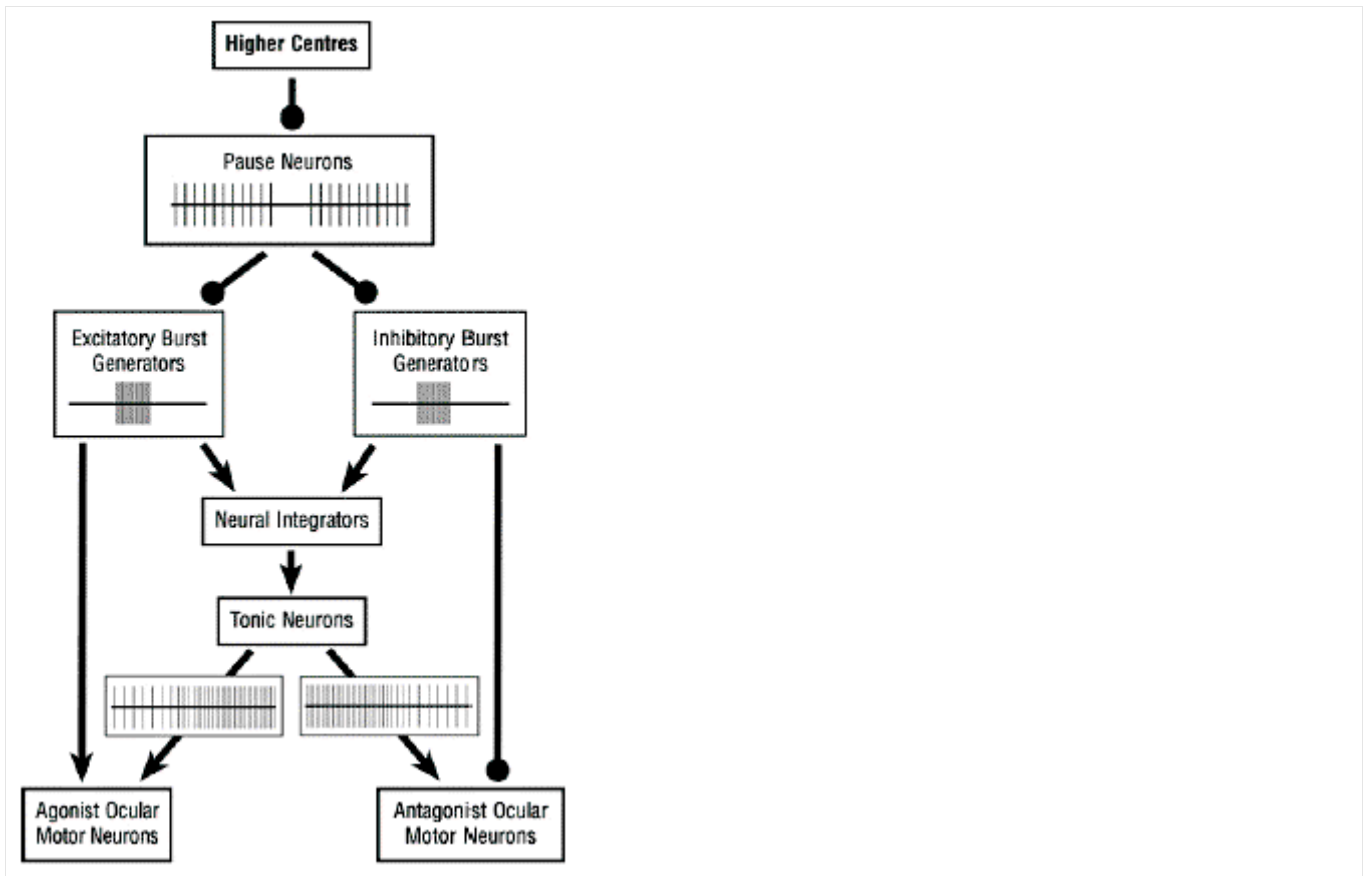


图 3. 爆发神经元和强直神经元的指挥链及其放电模式。箭头表示兴奋性影响，球形表示抑制性影响。

曾几何时人们认为，一旦眼跳开始，视觉信息就无法被利用，直到眼跳完成。然而，自 20 世纪 70 年代以来，研究人员发现，在某些情况下，眼跳可以几乎零间隔地发生。当目标在眼跳过程中短暂闪现于中央凹时，会产生第二次眼跳，即使目标已不再可见，眼球也会转向新的目标位置。由此可见，大脑的眼跳系统似乎能够同时处理两个信息。

眼跳是由脑中相对局限的神经元胞体簇（称为神经核）——脉冲发生器的神经放电驱动的（参见术语表）。脉冲发生器响应来自大脑高级中枢的信号。这些信号由相互作用的神经元序列或网络传递，这些神经元如

同电子开关，构成一个控制层级。脉冲发生器中既有兴奋性神经元也有抑制性神经元；它们分别激活支配待收缩肌肉的运动神经元，并抑制支配拮抗肌的运动神经元。脉冲发生器又被暂停神经元维持在抑制状态，这些暂停神经元持续放电（即持续抑制），直到收到高级中枢的信号。当信号到达时，根据眼跳方向选择特定的暂停神经元，这些神经元会被关闭，从而允许脉冲发生。这种复杂的结构可能是为了使其更加稳定，并减少产生非预期眼跳的可能性（图3）。²⁴不言而喻，为了使眼球准确地旋转到目标上，驱动眼球的脉冲必须具有精确指定的频率和持续时间；大脑究竟是如何进行这种计算的，目前尚不清楚。

如前所述，眼球运动后，需要持续的神经支配才能使其保持在特定的注视位置。这种持续性神经支配由脑中称为神经整合器（NI）的神经网络维持，其输出在注视期间激活持续性神经元（参见术语表）。

^{25, 26} 这些装置的具体工作原理尚不清楚，之所以这样称呼它们，是因为它们通过类似于数学积分的过程进行计算。它们根据先前的脉冲信号计算出维持眼球新方向所需的持续性神经支配水平。然而，对正常受试者在黑暗中的研究表明，当眼睛偏离正中点（PP）后，由于眼眶内的机械弹性力，眼睛会缓慢地向后漂移。因此，神经整合器被称为“漏电”的，并且这种回落漂移的速度呈指数级下降。其速率可以</sup>

用时间常数表示：即眼球偏离正中点（PP）的程度下降到初始值 37%所需的时间。27 在正常受试者黑暗环境中，时间常数约为 25 秒，但这仍然比纯机械时间常数（60 毫秒）长得多。在光照环境下，视觉反馈与神经反馈器（NI）的输出耦合，以防止上述回波漂移。当神经反馈器受损时，患者即使在光照下也无法保持偏心注视，需要频繁的矫正性扫视。

2. 平滑追踪系统 28

当目标移动时，扫视系统最初可以捕捉到它，但很快就会丢失，因为图像会滑出中央凹（称为*视网膜滑移*），需要再次进行扫视。平滑追踪（SP）系统通过使目标能够平滑地追踪，而不是通过一系列的跳动来追踪，从而克服了这一缺陷，使目标图像始终稳定地位于中央凹中心。为了防止图像模糊，视网膜图像的移动速度必须小于 $5^\circ /s$ 。为了使 SP 系统有效，目标的移动速度必须相对较慢，即小于约 $50^\circ /s$ 。如果目标移动速度过快，SP 系统无法捕捉到它，则会激活扫视系统来重新捕捉它。追踪运动的潜伏期通常为 100-130 毫秒。SP 可以在新生儿身上诱发，但只能针对较大的目标，因为中央凹的发育要到 3 岁左右才能完成。

通常情况下，SP 是由*目标图像*离开中央凹（视网膜滑移）触发的。在潜伏期内，大脑首先根据视网膜输入信息预测目标的运动方向。然后，眼睛开始朝该方向

转动，并且旋转速度加快以匹配目标的速度。当注意力被同时出现的第二个目标分散时，SP 的准确性会降低，潜伏期会延长。²⁹当目标运动重复出现且变得可预测时，SP 的准确性和时机把握会显著提高。此时，预期性 SP 可以在刺激呈现前 300 毫秒启动。³⁰

SP 不仅可以由目标的实际运动产生，也可以由错误的感知的（错觉的）运动诱发。例如，当要求受试者追踪滚动车轮的假想中心时，就可能发生这种情况。

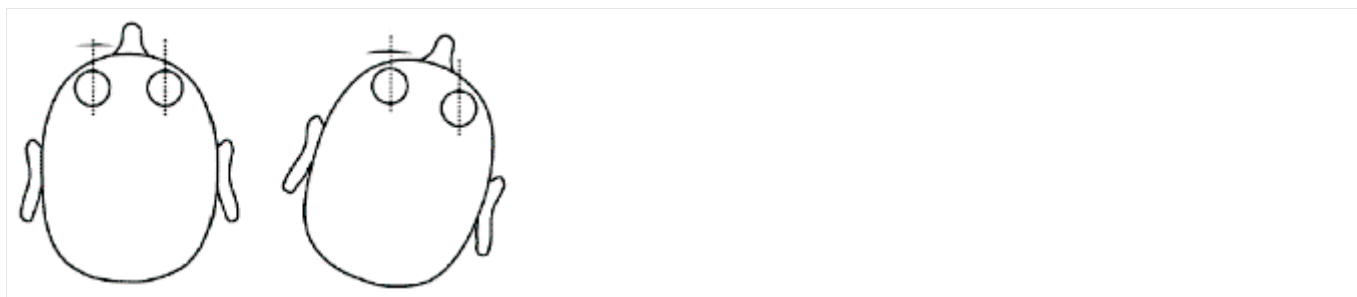


图 4. 眼球反向旋转和前庭眼反射。当头部向右转动时，眼睛会向左转动以保持注视。

研究人员不断努力构建能够精确模拟这一卓越系统行为的模型。目前的共识是，SP 是一种负反馈控制系统，其原理可能类似于电流稳定器，增益（眼动速度/目标速度）略小于 1。最近的一项研究表明，大脑中存在一种机制，能够在追踪过程中持续调节增益，以达到最佳性能。

在火车或汽车上旅行时，我们的眼睛往往会跟随（SP）迎面而来的物体，直到它过去，然后我们的目光会迅

速（扫视）向前转移到另一个物体上。这种交替出现的 SP 和扫视运动被称为*视动性眼震*。当受试者被一个内壁涂有黑白相间垂直条纹的旋转圆筒包围，且这些条纹占据其整个视野时，视动性眼震就会变得无法控制且不由自主。作为一种客观证明受试者视力的方法，该装置可以用来揭穿假装的完全失明！

3. 前庭眼反射（VOR）³³

虽然 SP 系统能够稳定中央凹上移动目标的图像，但头部运动时，还需要另一个系统来稳定对*静止*目标的注视。这就是前庭眼反射（VOR）的功能；它们通过眼球大小相等、方向相反的运动来补偿头部每一次的突然运动，从而保持对远处物体的注视（图 4）。与此功能相符的是，VOR 的潜伏期极短（10 毫秒），远小于扫视的潜伏期（200 毫秒）。现代坦克的火炮悬挂系统就模拟了这一机制，确保坦克在崎岖地形上行驶时，火炮始终指向目标。正是由于 VOR 的存在，即使在颠簸的道路上行驶，甚至只是步行，我们也能清晰地看到远处的物体。如果没有 VOR，这一切都将是是不可能的。一位医生生动地描述了这一机制对日常生活的重要性，他的内耳因链霉素治疗过量而严重受损。

³⁴他只能将头靠在床头板上才能在床上阅读；否则，印刷的页面会随着每一次心跳而跳动。走路时，除非停下来，否则他无法辨认面孔或阅读路

标。当我们观看一部在颠簸的道路上行驶的车辆中拍摄的电影时，就能体会到这种患者的感受；与拍摄者不同，电影观众没有前庭眼动反射器（VOR）的辅助，因此他们的目光必须不断地跳动，通过一系列的扫视来重新捕捉目标。

头部运动和位置的主要感受器是**前庭器官**（VA），它是内耳的一部分。与眼球一样，内耳也是微型工程的奇迹，它由**耳蜗**（用于听觉）和**前庭器官**（用于平衡觉）组成。两者共同构成**膜迷路**，这是一个由相互连通的管道和充满液体（**内淋巴**）的腔体组成的封闭系统。它们位于颞骨（拉丁语 *petra*，意为岩石）内一个由骨性腔体构成的迷路中（见图 5）；前庭器官与眼球旋转肌和大脑协同作用，就像指南针的万向节一样，使眼睛能够保持注视。

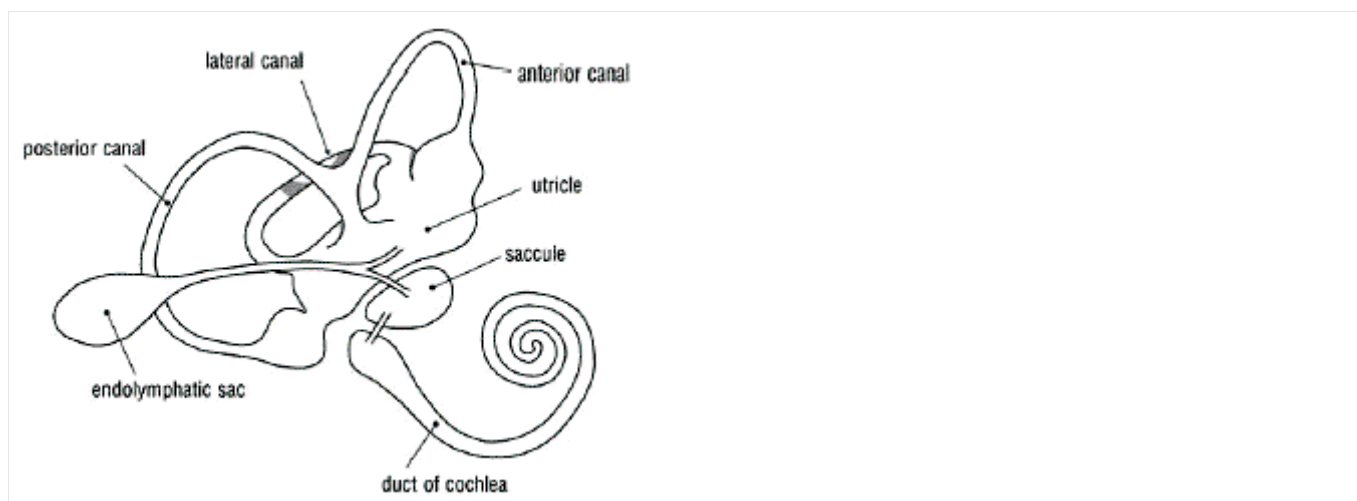


图 5. 膜迷路。

前庭器官由三个半规管、**球囊**（拉丁语 *sacculus*，意为小囊）和**椭圆囊**（拉丁语 *utricule*，意为小袋）组

成。这些半规管彼此呈直角排列。每个半规管都有一个膨大的末端，其中包含感受器——毛细胞，毛细胞的毛发嵌入胶状物中，并附着在脊状突起上。当头部在半规管平面内旋转运动时，内淋巴液的运动刺激毛细胞，使其摆动。两个前庭器官呈镜像对称排列（图6）。前庭管和后庭管位于垂直平面上，而“水平”（侧）半规管几乎呈水平状，向下向后倾斜 30° 。每个半规管都能感知头部在其自身平面内的旋转运动，并通过大脑直接影响眼球旋转肌，使眼球在半规管平面内运动。其他平面上的运动被检测为矢量。一侧的每个半规管都与另一侧的半规管平行，因此两者互为互补对。例如，一侧的后半规管与另一侧的前半规管平行且互补。来自半规管的感觉信息传递到大脑，并转化为运动信息，传递给眼球旋转肌，以补偿头部运动。来自互补半规管的感觉输入产生对成对眼球旋转肌（激动肌和拮抗肌）的“推拉”神经支配，使眼球在半规管所在的平面内运动。 ³⁶

半规管对头部旋转运动引起的角加速度做出反应，而球囊和椭圆囊则感知线性加速度和重力。与半规管一样，它们的感受器也是毛细胞，只是毛细胞除了含有胶状物质外，还含有额外的钙化晶体（称为耳石）；因此它们被称为耳石器官（希腊语 *otos*，耳朵 + *lithos*，石头）。重力和头部平移运动会刺激这些感受器。在球囊中，感受器毛细胞水平伸展，感知垂

直运动，例如在湍流飞行中发生的运动；在椭圆囊中，感受器毛细胞垂直伸展，感知水平运动。

³⁷

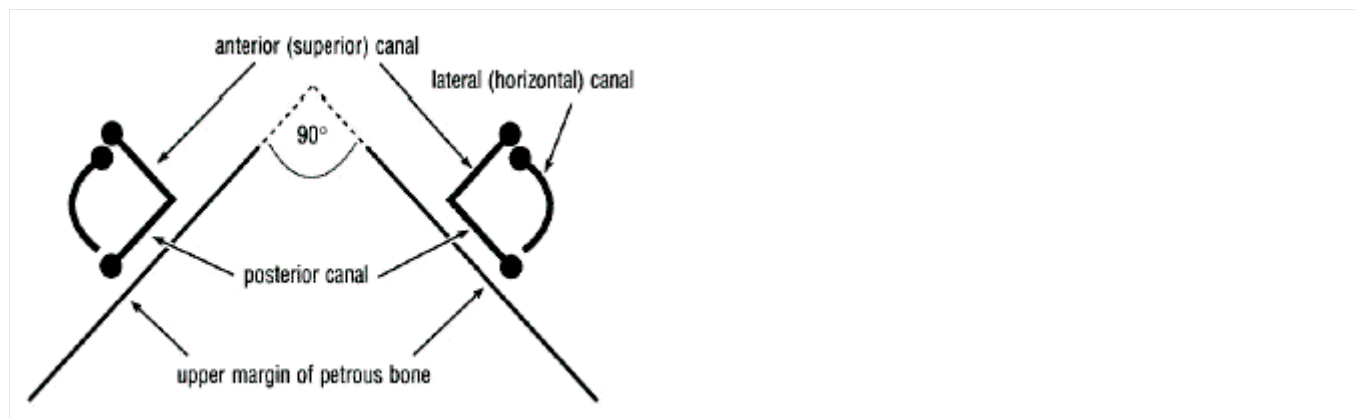


图 6. 半规管的布置（未按比例绘制）。

然而，有时前庭眼反射（VOR）并无帮助。通常情况下，当我们看向周边物体时，除非是在偷偷摸摸地行动，否则我们会同时转动头部和眼球！首先发生的是扫视或单眼运动（SP），大约 20-50 毫秒后才会出现头部转动。但后者会激活 VOR，从而引起眼球运动，其方向与扫视或单眼运动的方向相反。因此，大脑会忽略（“消除”）来自前庭（VA）的这种感觉输入。VOR 对短暂或高频的头部运动最为有效，但对持续运动或低频头部旋转则效果较差。³⁸对于后一种情况，单眼系统会接管。一旦达到匀速运动，即使头部运动仍在继续，内淋巴液的流动停止，毛细胞附属物也回到初始位置，此时前庭信号就会衰减。

4. 辐辏运动 39

这些眼球运动使我们能够双眼同时观察不同距离的物体，对于近处的物体，视觉轴会聚；对于远处的物体，视觉轴会发散。正如我在第一篇论文中所述，[40](#) 两个视觉轴必须始终指向同一目标，以防止 *复视*（双重视觉）并实现 *立体视觉*（深度知觉——参见词汇表）。

注视近处物体会诱发眼部 *近反射*，该反射在大脑中由三个相互关联的部分组成：双眼会聚、*调节*（改变眼睛的焦距以聚焦近处物体）以及瞳孔缩小以获得更大的景深。刺激会聚运动的因素可能是复视，即目标图像落在两个视网膜上不对应的点上（参见术语表）（图 7），也可能是视网膜图像模糊。复视会引发 *融合性会聚* 和 *模糊性调节性会聚*。有些人能够自主地进行双眼会聚。

辐辏运动比其他类型的运动慢，速度最高可达 $20^\circ / \text{s}$ ，延迟约为 160 毫秒。该系统的独特之处在于它能够只产生一只眼睛的运动：如果 PP 中的一只眼睛注视一个目标（例如 1 米远的目标），然后该目标缓慢地向受试者移动，则另一只眼睛会辐辏，而第一只眼睛保持静止。

结论

人脑被认为是宇宙中最高度组织化和最复杂的结构。在所有活动中，眼球运动的控制最能体现这一点。我

们如今所了解的，是经过数十年艰苦卓绝的研究才获得的。虽然眼球运动控制的总体结构已经清晰，但仍有大量细节和无数的精妙之处等待我们去揭开。整个系统及其子系统与人造计算机控制系统完全相似，只是前者在性能、小型化、适应性和极强的鲁棒性方面远远优于后者。在正常情况下，即使一天中要进行 17 万次扫视，人们也不会感到眼睛疲劳或视力下降。

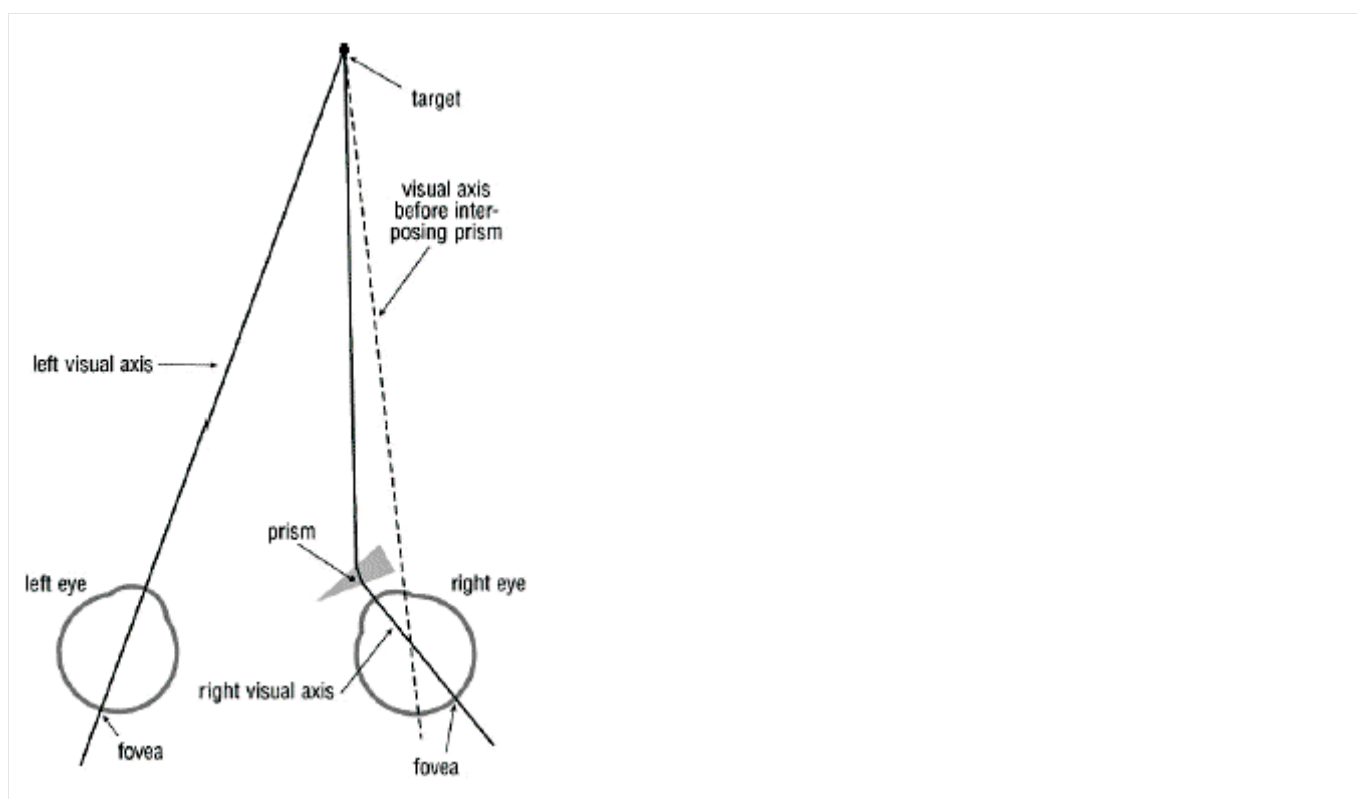


图 7. 棱镜的融合会聚。棱镜对光线的弯曲使视网膜图像发生位移，导致右眼会聚，使图像重新聚焦在中央凹上。

作为一台生物计算机，大脑的解剖结构及其 1000 亿个神经元和无数的连接，远远超过人造计算机的硬件。大脑的软件是其解剖结构中内置的信息，这些信息既用于大脑的发育，也用于其运行。大脑的许多活动都

是预先设定好的，包括强大的适应功能障碍的能力（而不是崩溃）。例如，如果大脑的某个部分受损，它通常可以在一段时间内建立新的连接来弥补最初的缺陷。同样，大脑也能够在一定程度上补偿眼睛、耳朵或眼外肌的损伤。

正如人造计算机软件总是智力劳动的产物一样，大脑的软件更是如此！软件的升级只能通过智慧体在已有信息基础上进行智力劳动来实现。然而，宏观进化假说本质上却要求我们相信，生物体在进化阶梯上每一步所需的“软件升级”都是自发发生的，无需任何智力劳动。该假说并未提供任何合理的解释来支持这一观点，而且其所提出的假设也尚未得到实验验证。

人类眼球运动控制的层级组织结构使其以反射机制为基础，这些机制可以被自主或无意识地抑制或覆盖；其中包括前庭眼反射（VOR）、视动性眼球震颤以及其他一些上文未提及的反射，这些反射可能因疾病或损伤而“显现”。然而，不应仅仅因为它们存在于低等生物中就将其视为“原始的”，也不应仅仅因为它们没有明显的用途就将其视为“退化的”。相反，它们是设计经济性的例证，其功能在某些情况下仍有待发现。

眼动神经学领域的一位权威人士曾用“联合进化”一词来描述半规管的几何结构及其通过大脑与特定外节

段运动皮层（ORM）的连接。⁴²但这一说法掩盖了一个巨大的假设，即诸如视神经（VA）、外节段运动皮层（ORM）和大脑等如此特殊且复杂的结构的进化，是在没有任何协调作用的情况下同步进行的。整个眼球运动系统及其所有相互作用的特殊组成部分，以及其精妙的协调性，都无可辩驳地表明，它并非“盲眼钟表匠”的杰作，而是造物主精心设计的产物。

彼得·W·V·格尼于 1960 年毕业于英国布里斯托大学医学院。他曾在巴基斯坦、亚丁、埃塞俄比亚和厄立特里亚等地担任医疗传教士近六年，为穆斯林群体提供医疗服务。之后他返回英国，专攻眼科，并在伦敦摩尔菲尔德眼科医院完成专科培训。他是英国皇家外科医学院和英国皇家眼科医学院的院士，自 1980 年起在西米德兰兹郡担任眼科顾问医师，并于 1998 年从全职岗位退休。

缩写

EOM = 眼外肌；

NI = 神经整合器；

ORM = 眼球旋转肌；

PP = 原位；

VA = 前庭器官

词汇表

脑干——大脑位于两个半球下方的下部，包括小脑。

共轭——（形容词）双眼同时向同一方向旋转。

结膜——覆盖眼白和眼睑内侧的表面膜。

异位眼球——（形容词）双眼向不同方向旋转。

对应点——即视网膜上的一对点——当它们同时受到同一图像的刺激时，就会产生一个单一的心理图像（参见参考文献 1）。

复视——视野中出现两个重影。

潜伏期——从目标出现到眼球开始运动的时间。

注视——将视觉轴指向目标，即直接注视目标。

中央凹——视网膜中心的小型特殊感受区域，视觉轴（qv）穿过该区域，视觉分辨率最高，因为感光细胞紧密排列且数量最多。

融合（感觉）——将两只眼睛分别看到的两个相似图像感知为一个图像的能力。

眼球震颤——有节奏的眼球震颤（希腊语 *nystagmos*，意为点头）。

主位——指头部直立、目光直视前方时眼球的位置。
次要位是指眼球直接向上、向下、向内或向外的位置，而任何倾斜的位置都称为**三级位**。

本体感受器——一种能够检测体内变化（例如肌肉长度、张力或关节位置）的传感器/受体。

反射——对刺激的非自主反应。

立体视觉——通过大脑将同一物体的两个略微不同的图像（每只眼睛一个）融合在一起，从而感知深度或距离。

扭转——眼球绕前后轴滚动或旋转；按惯例，*内扭转*是指导致角膜 12 点钟方向的半径向鼻侧旋转的扭转，*外扭转*是指导致角膜 12 点钟方向的半径向鼻侧旋转的扭转。

版本——（名词）双眼同步旋转；前缀指定版本方向：
dextro — 表示向右；laevo — 表示向左等。

视觉轴——视线穿过视网膜中央凹的直线。

读完这篇文章，你心里是否有一些触动？有没有一些新的想法，或者值得你认真思考的问题？或许，你也开始重新思考自己的信仰和人生的方向。

如果你愿意，现在就可以向上帝祷告，打开心门，成为祂的儿女。祷告不需要华丽的言辞，只要一颗真诚的心。你可以这样祷告：

天父上帝，

今天我来到你面前，愿意立定心志，宣告我相信耶稣基督是我的救主，是我生命的主。我愿意离开过去那些不讨你喜悦的生活方式，求你赦免我的过犯。靠着你的恩典，帮助我学习顺服你、爱人如己，活出你所赐的新生命。求圣灵每天引导我、扶持我，使我一生荣耀你的名。奉主耶稣基督的名祷告，阿们。

如果你已经做了这个祷告，愿你知道，你并不孤单。信仰的道路需要陪伴和成长。鼓励你在自己居住的地方，寻找一间合适的教会，与弟兄姐妹一同聚会、学习和成长。

如果你有任何疑问，或在信仰上需要帮助，欢迎随时写信与我们联系。我们愿意倾听，也愿意与你一同前行。