

视觉运动知觉脑机制的研究现状*

罗艳琳

罗跃嘉

(第三军医大学第一附属医院康复科, 重庆 400038) (中国科学院心理研究所心理健康重点实验室, 北京 100101)

摘要 视觉研究是探索脑功能的一个重要研究途径。该文对视觉运动通路与色彩的关系、视觉运动知觉的产生、对于视觉信息不同阶段的处理以及立体视觉等若干问题进行了回顾与讨论,并概述了其中若干理论及其争论,提出了未来视觉研究可能存在的问题与研究方向。

关键词 视觉运动知觉, 脑机制, 实验范式。

分类号 B842.3

人类认识在认识外部世界的过程中,其80%的信息是通过视觉提供的。视觉研究是认识人脑信息处理加工、学习记忆、抽象思维等高级脑功能的重要途径。外部世界是丰富多彩、永远变化和运动的,因此对视觉运动知觉的研究成为认知神经科学的热门课题之一,以下就视觉运动知觉的若干问题及研究现状进行综述。

1 脑内的两条视觉通路

根据视觉系统的解剖、生理和功能特点,在脑内有两条视觉通路:一条为腹侧通路,沿着大脑皮层的枕颞叶分布。从枕叶的初级视皮层(V1)区、次级视皮层(V2)区经高级视皮层(V4)区投射至下颞叶。腹侧通路的神经元主要对颜色和形状等物体特征进行反应,功能是对物体进行识别^[1,2]。另一条为背侧通路,沿着枕顶叶分布,从V1、V2、V3区经内侧颞叶(MT)投射至枕顶叶。背侧通路的神经元主要对运动速度与方向等特征进行反应,功能是对物体空间位置和运动进行识别^[3,4]。在人类的视觉环境中,色彩与运动常常是联系在一起。由于色彩与运动分别由腹侧通路和背侧通路完成,可能存在以下几个问题:由色彩引起的运动是由背侧通路还是由腹侧通路来完成的?作为背侧通路的重要组成部分,MT被认为可能是完成运动知觉的主要结构。在MT处理由色彩形成的运动信号时,是否同时处理色彩本身的信号?

关于色彩运动有两个假说,将红绿色彩交替形成的运动边缘的运动方向规定为“非信号性”(unsign)色彩运动,将同一颜色(无色彩变化)形成的运动边缘的方向称为“信号性”(sign)色彩运动。非信号色彩运动假说认为,早期视觉阶段处理不同色彩对比度形成的边缘,仅对不同色彩对比度形成的运动信号进行处理,但色彩本身的信息不是通过运动通路进行处理的。信号色彩运动假说认为,色彩本身的信息通过运动通路传递处理,色彩信息对运动的形成与运动方向判断起着关键作用。Dobkins和Albright^[5]运用不同颜色的正弦光栅来验证以上两个色彩理论,发现大多数MT神经元能同时处理色彩和运动信息。他们采用红绿相间的光栅图进行连续向下的运动,每个图片之间不同色彩有向右(位移45°)的偏移,这样不同的色彩会形成斜向右下方的运动。这里存在着两个与运动相关的色彩对比度变化。一个是“非信号”,由不同的色彩对比度形成的边界,其引出的方向敏感性在最小的空间相位变化上(向右);另一个是“信号”,由同一色彩对比度形成的边界,其运动在较大的相位方向上(向左)。即一个为不同色彩形成的运动变化,另一个为相同的色彩形成的运动变化。通过对这种色彩运动方向的行为学观察和电生理记录,可以反映不同视觉通路对于色彩的处理。

在实验中测量不同的亮度和对比度条件下,MT神经元对黄黑相间与红绿色彩的运动光栅的反应。结果发现在等亮度点(两个不同的运动成分引起的反应一致, equivalent luminance contrast)附近,神经元对非信

收稿日期:2002-05-25

* 中国科学院“百人计划”、国家自然科学基金资助项目(30070262)

号反应更大。相反,远离等亮度点时,对信号运动反应大,在极大亮度时对信号运动反应最大。在红绿色彩光栅进行 90°偏移的相位移动时,这时运动的边界并没有明确的运动方向(可以看成向左或向右的运动),发现 MT 神经元对非信号对比度限定方向的运动反应不敏感,对于信号对比度限定的运动方向敏感,表明色彩信号能充分形成运动。该研究显示大多数 MT 神经元能探测色彩对比度限定的边界,即 MT 可反映色彩信息,信号和非信号的色彩边界均由 MT 的运动神经元处理。因而可以推测背侧通路也传输部分色彩信息。利用该色彩运动模式进行以人为对象的行为神经生理学试验也显示类似的结论。同时发现图片大小、亮度和色彩也会影响色彩的运动知觉^[6]。这类实验研究揭示了大脑的两条视觉加工有着密切的交互作用。但运动知觉是如何与颜色、形状在脑内整合(binding)的,至今仍是大脑研究中悬而未决的问题。

2 知觉相似性与运动能量

运动形成有两个潜在的线索,一个是物体的运动能量(motion energy),另一个是物体的形状相似性(perceptual similarity)。当物体运动既存在着形状的相似性又具有运动能量时,运动知觉的脑机制存在着以下两种观点。Werkhoven 等^[7]认为运动知觉主要由运动能量来决定,相似性几乎不起作用。而 Kahana 与 Bennett^[8]认为图形的相似性可能起着关键性作用。研究者提出了许多实验范式以验证以上观点,其中复合正弦光栅运动是一种常用的范式。复合正弦光栅的刺激范式是由不同频率的正弦光栅复合构成的,在正弦(90/270°)和余弦(0/180°)条件下,观察由图形刺激 A 到 B 的移动能否引出似动(apparent motion)。当保持光栅的标准频率及空间频率、对比度和亮度不变时,图形的相位差及显示时间均保持一定^[9]。正弦和余弦图都进行旋转(Ferris wheel)、直径(radial)和切线(tangential)3 种运动。结果表明在实验开始阶段,余弦图形和正弦图形一样处于等概率水平,经过多次训练,余弦图的运动知觉迅速提高,而正弦运动知觉无明显变化。延长图片显示时间,其结果相同。如果只有运动能量发生变化时才能引起运动,实验中保持所有复合光栅的正弦图和余弦图的能量信号一致,则两者均不能引起运动知觉。而实验中余弦条件下形成的 A 到 B 的图形变化能引起似动,应该认为似动是由刺激的相似性引起的。实验结果认为至少有两种以上的机制可以形成似动,一个是依赖于运动能量差异,另一个依赖于刺激相似性的差异。其中运动能量占主要地位,两者在运动感知中共同发挥作用。同时发现图形的易辨认、较大的对比度差异均会对运动产生影响,亮度不会影响运动知觉。

3 视觉信息的选择性注意问题

对物体特性如位置、色彩、运动、朝向的视觉处理,选择是发生在知觉完成之前还是知觉发生之后,选择发生在对输入信息的识别之前还是识别之后,这是视觉注意的早选择学说与晚选择学说的一个争论点。注意的早选择理论认为,空间注意在知觉编码的早期阶段起作用,空间注意是进行物体特性识别的前提条件^[10,11]。然而,晚选择理论则认为包括空间位置在内的刺激特性是在视野之间并在物体识别水平上进行平行加工的^[12]。为了验证不同阶段的视觉理论的正确性,Anillo-Vento 与 Hillyard^[13]对包含的各种刺激属性(色彩、运动方向、位置)的运动刺激进行了研究。其研究范式利用一对彩色方形图,通过短时间间隔的连续闪烁构成向左右或是向下的运动。实验刺激分别以红色或蓝色不同颜色,向左或向右的不同方向,注意左或右不同视野进行分组,要求被试者在注意视野的同时对被注意刺激的属性(如色彩、方向等)作出反应。并进一步增加难度要求对靶刺激进行反应,靶刺激可能出现在注意视野也可能在非注意区域,具有或不具有色彩。记录脑电,通过分类叠加得到不同运动条件下的 ERP 波形。结果发现:对空间位置的选择会引起 ERP 的早期 P1、N1 波幅增大,在注意视野的对侧半球尤其明显。ERP 的晚期选择性负波(selection negativity——SN, 150~300ms, 广泛分布)与选择性正波(selection positivity——SP, 200~240ms, 分布于额部)反映了对于非空间特性(如色彩、形状、方位、空间频率等)的选择机制;对色彩 SN 最大峰分布于中央—后顶部,反映了色彩加工的背侧通路;而运动知觉的最大 SN 位于左半球颞叶,反映了运动加工

的腹侧通路。靶刺激产生 N2 和晚期正波(LPC), 非注意时波幅减小。对靶刺激的选择是同时以注意位置和刺激特性两者为前提条件的。该 ERP 研究显示在选择性注意多个刺激属性时, 处理刺激特性有时间性和结构阶梯性规律, 空间位置的选择是其它非空间性属性选择的前提条件, 对非空间特性的处理是通过背侧与腹侧两个通路同时进行的, 显示出时间上的平行加工和脑结构激活的阶梯性。实验结果支持注意的早选择理论^[13]。

4 立体视运动知觉

长期以来, 人们一直致力于三维立体运动知觉产生机制的研究, 尤其是对二维运动与三维立体运动之间的转变机制十分感兴趣。立体运动知觉产生有多种途径: 一种由物体结构特性的知觉引起, 如表面弯曲(surface curvature)和深度延伸(extension in depth)^[14-16]; 另一种由物体变化特性的知觉引起, 如平移、旋转或变形。有证据表明它们属于不同的加工机制^[15,16]。Orban 等^[16]利用二维与三维图形并分为结构特性和变化特性进行 fMRI 试验, 试图观察在二维、三维图形在结构特性与物体的变化特性之间的脑反应有何不同。使用的图像具有不同的结构(二维或三维)和刚性(只具有结构特性而不具备变化特性为刚性, 同时具备结构特性与变化特性的为非刚性), 在二维与三维条件下形成 4 类图形: 以刚性运动为主的图形、以非刚性变化为主的图形、以大小变化为主的图形和由任意线条组成的图形。用单纯的大小改变、二维旋转运动作为对照。结果发现与猴脑单细胞记录的结果相类似^[17], 在所有条件下, 二维与三维的相减反应是唯一具有显著统计学效应的。非刚性条件下也较刚性条件显示出更多的活动, 但差异未达到显著水平。其中有 8 个区域显示三维运动引起的活动增多: 包括 MT 区、枕区皮层、3 个位于 MT 区中间、后部、背部的区域、2 个位于在枕区腹侧的后部(梭状回和扣带回)。在右半球, 三维运动比二维运动显示出更强的脑内活动。左半球的 MT/V1 区三维反应活动有一定加强, 但未达到显著差异。实验结果认为三维运动比二维运动更能引起显著的 fMRI 差异, 在右半球的这种趋势更强, 注意可增强三维的 fMRI 反应信号, 所有被试的右侧 MT 区均有较强的信号显示。但刚性与非刚性变化引起的 MRI 变化不显著。与 Orban^[16]的结果不谋而合, Jiang 等^[18]发现右侧的 MT 区对由物体运动产生的弯曲表面比平面的反应增强, 而左侧 MT 对弯曲表面与平面的反应没有统计学上的显著差异。从整个视觉皮层区来看, 早期视觉加工 V1/V2 区与 MT 区均参与运动产生的平面与立体的表征的表达。

5 视觉运动知觉研究的问题

综合视觉研究的多方面证据, 不同感觉通路的功能是与各自感觉通路的信息加工相联系的。大脑的不同区域加工不同的认知内容, 如情绪、知觉、思维、动作等。大脑需要把不同的认知内容进行整合——即对这些分布各异的大脑活动进行选择与协调, 从而产生对事物统一的认知。大脑对不同区域的脑功能活动进行选择与协调的机制, 就是大脑的时空整合问题, 包括空间性与时间性的整合。整合能使分散的脑功能活动在解剖上和功能上得到了平衡与协调, 并使认知与行为保持连续性。如视觉运动知觉的方向加工可用运动对立模型来解释, 同向运动的神经信号会增强, 运动方向相反的神经信号则彼此相减。该结论已得到 ERP 与 fMRI 的证据支持^[19,20]。然而这些不同范围、不同时间的脑神经活动整合是如何协同与统一的, 目前尚未明确。

立体视运动知觉的研究首先面临脑内的定位问题, 是否平面运动的与立体运动知觉激活相同的脑区? 其次要回答的问题是立体视觉运动有无独立的运动通路存在? 它与平面视觉有何相似性与差异性? 最后要回答的问题是: 立体视觉运动的不同信息是如何进行整合的? 阐明以上复杂的视运动知觉功能机制, 尚需深入的研究。

参考文献

- [1] Gouras P. Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells. *Journal of Physiology (Lond)*, 1968, 199: 533-547

- [2] Zeki S M, Watson J D, Lueck C J et al. A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 1991, 11: 641~649
- [3] Hubel D H, Wiesel T N. Laminar and columnar distribution of geniculo-cortical fibers in the macaque monkey. *Journal of Computational Neurology*, 1972, 146: 421~450
- [4] Ungerleider L G, Haxby J V. 'What' and 'where' in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 1994, 4: 157~165
- [5] Dibkins K R, Albright T D. What happens if it changes color when it moves: The nature of chromatic input to macaque visual Area MT. *Journal of Neuroscience*, 1994, 14 (8): 4854~4870
- [6] Dibkins K R, Albright T D. What happens if it changes color when it moves? psychophysical experiments on the nature of chromatic input to motion detectors. *Vision Research*, 1993, 33: 1019~1036
- [7] Werkhoven P, Sperling G, Chubb C. The dimensionality of texture-defined motion: A single channel theory. *Vision Research*, 1984, 33: 463~485
- [8] Kahana M J, Bennett P J. Classification and perceived similarity of compound gratings that differ in relative spatial phase. *Perception & Psychophysics*, 1994, 55: 642~656
- [9] Sekuler A, Bennett P J. Spatial phase differences can drive apparent motion. *Perception & Psychophysics*, 1996, 58 (2): 174~190
- [10] Treisman A M, Gouman S. Feature analysis in early vision: Evidence from search asymmetries. *Psychological Review*, 1988, 95: 15~48
- [11] Treisman A M. The perception of features and objects. In: Baddeley A D, Weiskrantz L. ed. *Attention: Selection Awareness and Control: A tribute to Donald Broadbent*, Oxford: Oxford University Press, 1993. 5~35
- [12] Duncan J, Humphreys G W. Beyond the search surface: Visual search and attentional engagement. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, 1992, 18: 578~588
- [13] Anillo V L, Hillyard S A. Selective attention to the color and direction of moving stimuli: Electrophysiological correlates of hierarchical feature selection. *Perception & Psychophysics*, 1996, 58: 191~206
- [14] Roger B, Graham M. Motion parallax as an independent cue for depth perception. *Perception*, 1979, 8: 125~134
- [15] Todd J T. The perception of three-dimensional structure from rigid and nonrigid motion. *Perception and Psychophysics*, 1984, 36: 97~103
- [16] Orban G A, Sunert S, James T T, et al. Human cortical regions involved in extracting depth from motion. *Neuron*, 1999, 24: 929~940
- [17] Saito H, Yukie M, Tanaka K, et al. Integration of direction signals of image motion in the superior temporal sulcus of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 1986, 6: 145~157
- [18] Jiang Y, Parasuraman R, Kastner S, Haxby J. Differential Activity to Surfaces Defined by Visual Motion in Human Cortical Areas. *NeuroImage*, 2000, 10: 690
- [19] 罗跃嘉, 姜扬, 唐一源等. 潜意识视觉运动知觉启动的脑机制, *科学通报*, 2001, 46 (27): 1709~1713
- [20] Jiang Y, Luo Y J, Parasuraman R. Neural correlates for perceptual priming of visual motion. *Brain Research Bulletin*, 2002, 57(2): 211~219

Research Status Of Brain Mechanism Of Visual Motion Perception

Luo Yanlin

(Rehabilitation Department, Southwest Hospital, The Third Military Medical University, Chongqing 400038)

Luo Yuejia

(Key Laboratory of Mental Health, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract: Visual research is one of the important aspects in exploring the function of human brain. This treatise reviewed and discussed some questions of visual motion perception, such as the relationship between visual channel and color, production of visual motion perception, the process of visual information at a series of stages and three-dimensional vision. Some theories and altercation among them were involved. This treatise also raised some questions and study directions of visual perception in the future.

Key words: visual motion perception, brain mechanism, experimental paradigm.