

· 专论与综述 ·

即将碰撞时间的视觉信息加工研究进展 *

陶维东¹ 陶晓丽¹ 孙弘进²

(1 湛江师范学院教育科学学院 广东广州 524048 2 西南大学心理学院 重庆 400715)

摘要 当物体迫近观察者或观察者迫近物体时,观察者(人或动物)利用何种视觉线索成功地实现躲避行为或截取行为?已有研究显示物体在观察者视网膜上视像均匀扩大的速率(Tau 线索)可直接为人或动物提供即将碰撞时间信息,从而使得观察者可以直接指挥肢体,做出反应。本综述从行为学和认知神经基础上总结了支持 Tau 线索的证据,并对今后关于即将碰撞时间估计视觉线索研究趋势提出建议。

关键词 :Tau 理论;视觉加工;视觉运动控制;普通化 Tau 理论

中图分类号 :B849 .B842.2 **文献标识码** :A **文章编号** :1673-6273(2011)06-1165-05

A Review of behavioral and neurological evidence of visual processing of time-to-collision*

TAO Wei-dong¹, TAO Xiao-li¹, SUN Hong-jing²

(1 School of Education, ZhanJiang Normal University Guangdong, 524048 China;

2 School of Psychology, Southwest University Chongqing, 400715 China)

ABSTRACT: When a moving object is approaching an observer or an observer is approaching an object, human and animals can use visual information about the impending collision to extract time-to-collision variable and use this information to guide their behaviors such as avoidance. This paper reviews behavioral and physiological evidence for processing of time-to-collision, described the Tau hypothesis, the revised Tau hypothesis and the general Tau theory. Some possible directions for future studies are also discussed.

Key word: Tau hypothesis; Visual processing; Visuomotor control; General Tau theory

Chinese Library Classification(CLC): B849, B842.2 **Document code**: A

Article ID:1673-6273(2011)06-1165-05

在三维的环境中,对于人或动物来说,与环境中的物体相互作用对其生存具有重要意义。观察主体在视觉上感知到某物体迫近时,通常会引发观察主体对其做出反应,比如躲避捕食者的追捕、奔跑时避免碰撞静止物体等。这种能力在动物演化过程中具有极强的选择压力,那些具有较强碰撞获得和避免的个体更加适应环境。物体迫近观察者或者观察者接近某一物体的过程中,在某个瞬间,离最终的碰撞所剩余时间,称为即将碰撞时间(time to collision, TTC)。人或动物利用何种物理上的视觉线索在有限的时间内避免或获得碰撞、以及对这种视觉线索感知的神经基础是什么成为近几十年来国内外心理学和生物研究的热点之一。对碰撞时间估计视觉线索和神经基础研究具有重要的实践意义,如在交通、航空、运动尤其是在人工智能领域有重要的应用前景。

1 TTC 视觉线索理论

1.1 Tau 理论产生的渊源

当物体迫近观察者或观察者接近物体时,即将碰撞时间是非常重要的信息。计算即将碰撞时间,一个潜在的途径是通过物理学公式,距离和速度的关系进行计算($t=s/v$),这种计算方式符合结构主义的观点(the constructivist approaches)。结构主

义认为人们是利用距离和速度的关系估计即将碰撞时间,把它看作是复杂的预测系统,所获得的物理信息需要经过意识层面的加工,即需要经过一步步的加工和计算才得出碰撞时间。然而这种解释与常识并不相符,比如,人在打乒乓球、棒球时,很难正确地估计出物体运动的速度和准确距离,但是,击球者却能够做出准确、及时的反应,根本不需要有意识地加工。

人们很早就认识到从视网膜二维信息就可以从数学上计算出即将碰撞时间。1852年 Wheatstone 就探讨过碰撞的感知的问题, Wheatstone 认为当物体在视网膜上的视像均匀地扩大时,即使物体本身没有扩大,只是其影像在扩大,也会使人感觉物体正向我们逼近,即将相撞。这说明我们对三维世界的感知,可以用二维的平面来表征。Hoyle(1957)在仅利用二维视觉图像如何计算物体接近观察者的即将碰撞时间,作了数学公式的推算。他认为就单眼线索而言,某个物体最初的视角为 θ ,当这个物体以匀速直线方向向我们迫近时,该物体在视网膜上的视像会对称地扩大。这种物体视像对称性扩大的速率提供了物体即将碰撞时间信息^[1]。具体来说,他给出这样的公式: $TTC \approx \theta/d\theta/dt$ 。 θ 是迫近物体觉察到的瞬时视角, $d\theta/dt$ 是视角变化的速率。这个公式在数理上是正确的,可以推算出即将碰撞的时间,但是,人或动物是否利用这个信息,以及如何从心理学理论

* 基金项目:国家自然科学基金(31000460);广东省教育厅育苗工程基金(WYM10106)

作者简介:陶维东(1979-),男,博士,讲师,主要研究方向:视空间认知加工。

E-mail: neweidongtao@gmail.com

(收稿日期:2011-01-05 接受日期:2011-01-30)

上解释它,很值得探讨。

与结构主义观点相对应,生态光学理论(ecological optics theory)认为人们对即将碰撞的感知是直接的,即神经系统无需经过逐步加工和计算,从而直接指导行为,对迫近物体做出反应。环境中的视觉信息是以光学阵列方式(optic array)呈现的,运动的物体会引起视觉信号阵列结构的变化,因此观察者对物体运动的觉察无需通过有意识的表征。光线分布的结构或物体表面质地的密度与物体视像是按照视角规律变化的。光流(optic flow)中运动的物体可以提供两种线索,由物理变量决定的物理信息和由视觉变量决定的视觉信息,物体信息变量与视觉信息变量之间存在着对应的联系,由专门的神经元对其加工。Gibson(1950, 1966)直接知觉理论认为自然界提供的刺激是完整的,人完全可以直接利用这些信息,产生相应的感觉。Schiff, Caviness, Gibson(1962)利用投射装置做了一个经典实验,当屏幕上的影像迅速地对称性地扩大时,引发了动物逃避行为,这个实验结果支持了二维信息可以直接引发动物对即将碰撞视觉线索感知^[2]。单纯均匀地扩大屏幕上物体图像,也会引发4个月大婴儿的防御性反应,到9个月,这种防御性反应已经非常明显^[3]。这些研究结果表明对TTC视觉信息的加工是直接的。

1.2 传统 Tau 理论的提出

Lee(1976)在前人的基础上做了理论上探讨和验证,提出了Tau理论^[4],认为运动物体的视像为观察者直接提供了重要的信息源,即观察物的视角与其视角变化率的比值。这个视觉信息直接指挥驾驶员何时刹车,因为这个比值能够让驾驶员知觉到离障碍物即将碰撞的时间是多少,虽然无法有意识地报告出离碰撞时间是多少,但观察者无需估计物体的距离,也无需估计物体迫近的速度,只需依据 $t(x) = x/dx/dt$ 来控制行为的输出。随后的录像分析塘鹅捕鱼时的行为,发现塘鹅翅膀收缩的速度与视角变化的增加的比率是一致的,表明塘鹅可以利用Tau线索精确地控制运动输出,实现捕鱼行为^[5]。录像分析飞行的鸽子开始伸出爪子登陆时,也是可以利用Tau线索来控制登陆行为^[6]。当存在加速或减速的情况下,人或动物是利用Tau点(即Tau的微分)来控制行为的,通常是保持Tau点值的值在0.5左右^[6,7]。如果Tau点值等于0.5则表明正好在障碍物前面停下来,如果Tau点值小于0.5表明加速度为负,如果Tau点值大于0.5表明加速度为正值。有研究显示,将汽车停泊在障碍物前面,驾驶员自动将Tau点值保持在0.42至0.51之间^[8]。然而,现实环境中可利用的信息很多,也有研究发现现实中驾驶任务研究结果并不支持Tau点^[9]。

Lee提出Tau理论后,研究者纷纷验证Tau的作用,大部分观察研究结果都支持人或动物可以利用Tau来估计即将碰撞时间^[4-6]。但是这些研究得出的结论大部分都是基于观察或间接推理的。Wann(1996)对Tau理论提出了质疑^[10,11],他分析了很多支持Tau理论的实验,认为Lee等人的研究主要基于观察研究,很少有实验真正操纵研究的自变量。他还认为这些实验都是采用平面来呈现刺激的,从而物体影像扩大成为最显著的信息,因此可以用来估计TTC。并且,这些实验基本是以单眼线索来做的,因而屏蔽了很多用来估计TTC的线索,而人在自然情景下是基于双眼线索的。他认为尽管Tau理论是个很有吸引力的理论,但是在自然情景下,并没有充足的理由来证实被试的

确使用Tau线索来避免或获得碰撞。

1.3 修正的 Tau 理论提出

Ramachandran(1990)提出知觉的可利用性理论(utilitarian theory of perception),认为动物的视觉具有高度适应性,并随时变化,可以利用多种策略完成既定的任务^[12]。Tresilian基于这一理论提出了修正的Tau理论^[10]。他认为在诸如拦截任务(interceptive action)等活动中需要用Tau理论来控制行为,从而达到对碰撞时间的感知。但是,用来估计TTC的信息源可以有多种,以前的实验没有很好地排除其它可用于计算碰撞时间的视觉线索,也即是Tau线索总是和其它指导运动的视觉线索共存,如距离信息、速度信息等。早期的Tau的实验研究都没有把Tau从其它的线索中抽取出来,独立地改变它。比如没有从距离线索中抽取出来。因此他认为,哪种活动中使用了Tau线索,哪种活动中既使用了Tau线索又使用了其它的线索,或者根本就没有使用Tau线索,这主要是受具体的任务约束。按照Tresilian的说法,任何可能使任务完成的有用线索都包含在自变量之中,往往在某一种线索占优势的条件下,就决定了其它线索也附属于优势线索。如在时间约束比较紧急的条件下,被试利用Tau线索来估计TTC。而在时间约束相对较松的条件下,并不能证明观察者就是利用Tau来估计TTC的,只能说它与TTC估计是相关的。一些研究结果发现碰撞时间估计不仅仅取决于Tau线索,如Tresilian(1991, 1993)发现了决定碰撞时间的三个环境光学阵列参数:物体与碰撞点之间的角距离、物体的角速度、局部Tau线索^[13,14]。

Tresilian(1997)修正的Tau理论主要包括两方面的内容^[10]。一是在某些需要高度的活动技巧、且需要快速、准确的估计TTC任务中,观察者主要依据Tau线索估计TTC,比如打球、捕鱼等。在这种情况下一些估计TTC的其它线索可以忽略不计,因为被试反应行为已经高度熟练,并达到自动化的水平,或者说已经形成无意识的知觉和行为的联结。二是在以下三种情况下被试根本不使用Tau线索或只使用其它的线索来估计TTC。首先是使用Tau不能够有效、准确地估计TTC的情况下;其次是实验任务时间约束较松,因而无需使用的条件下;最后是在较长的时距内的TTC估计任务条件下。

修正的Tau理论是符合Goodale等人提出的两种视觉理论,即视觉可以分成用来"感知的视觉"和用来"指导运动的视觉"^[15]。以前TTC研究中没有很好区分这两种视觉。用来指导运动的视觉能够根据外部环境的视觉信息输入直接指导我们做出合适的运动输出。而"用来感知的视觉"则需要外显的决策。已经有研究显示用来"指导运动的视觉"和用来"感知的视觉"具有不同的加工方式和表征方式,且两种视觉各自具有自己的神经基础。研究Tau线索有两种测试方法,这两种方法相对于两种视觉理论。一种是做行为反应,比如,驾驶避免碰撞,这种方法相对应于用来"指导运动的视觉";另一种是做出一些比较与判断,而不是做出行为输出,这种方法相对应于用来"感知的视觉"。因而在研究Tau线索的实验中,应考虑到这两种不同的视觉任务,因为Tau理论的侧重点是"指导运动的视觉",强调对碰撞的感知是直接的,但是,在时间约束较松等情况下,"用来感知的视觉"也可以判断和估计TTC。修正了的Tau理论对这些情况作了适当的划分,与"两种视觉理论"是并行不悖的。由此可见,修正的Tau理论更符合人对TTC判

断的实际情况。

1.4 广义 Tau 理论(General Tau theory)

知觉系统与运动系统是相互依赖的,从生态光学的角度来说,碰撞时间视觉信息可直接用来指导运动,做出反应。然而指导运动的视觉信息是什么?Lee(2010)认为 Tau 变量可用来指导一切的运动^[16]。因而广义 Tau 理论试图来解释所有的控制身体运动的行为,其中心思想就是所有的运动都是 Tau 变量耦合的运动鸿沟(tau-coupling motion-gaps)逐渐闭合的过程,运动鸿沟指的是当前状态与目标状态之间的间距。早期的 Tau 理论,Tau 是一个光学变量,指的是物体视角与视角变化比率。然而在广义的 Tau 理论中,Tau 变量不仅仅是一个光学变量或时间变量,更是一个联结时间和空间的变量, $Tau(x)=X/\dot{X}$, $\dot{X}$ 表示变量 X 的一次微分。

Lee 新提出的广义 Tau 理论,从数学的角度做了等量的推算,人或动物是否真的完全依赖广义的 Tau 线索来指导一切运动,目前缺少可靠的证明^[17]。目前对广义 Tau 理论的质疑来源于两个方面,一是虽然目前有证明表明抓球行为、刹车行为的确利用了 Tau 线索,但是,也有研究显示,在完成这些行为活动时,Tau 线索并不是唯一利用的线索^[18,19]。另一方面已有 Tau 线索研究主要基于单眼线索,而在现实中,人或动物都是基于双眼线索的。目前,已有研究发现被试在利用多种线索来避免或获得碰撞^[20]。

2 支持 Tau 理论的行为实验证据

如前所述,大部分 Tau 线索可利用性研究几乎都是基于观察法,缺少实验操纵,无法单独考察 Tau 线索的作用,因而无法证明因果关系。但是也有少数实验,对 Tau 线索进行了直接操纵和分离。对 Tau 理论最为直接证据是 Savelsbergh (1991)和 Regan(1995)的研究。Savelsbergh(1991)的研究使用"用来指导运动的视觉"任务取得了真实的证据,支持了被试在抓球行为中的确利用了 Tau 线索^[21,22]。具体来说,在此研究中,Savelsbergh 使用一个"撒气"的球,使其在迫近的过程中直径发生变化,从而直接操纵了视角扩大的比率。结果发现被试手抓取直径变化的球时,其抓取的时间响应发生了延迟,即与抓取正常的球相比,被试在抓取直径发生变化的球时手的最大抓握速度出现时间发生延迟,这个结果说明单独操作 Tau 线索,引起了被试反应的变化,从而表明手抓球行为过程中,被试的确利用了 Tau 线索。但由于实现技术的缘故,此研究并没有做一个在运动中不断膨胀的球来进一步验证 Tau 线索的利用性,但此实验结果在因果实验设计上支持了被试利用 Tau 线索进行抓取球。

Regan 等人(1995)研究从用来"感知的视觉"角度取得真实的证据,由于采用正交实验设计,分离了物体视像大小与视像扩大速率耦合的问题^[23]。结果发现被试在 TTC 的判断任务中不受物体迫近的初始大小和扩大速率的影响,从而表明 Tau 线索是可以被直接利用的。

心理物理学和认知神经研究表明在哺乳动物的视觉系统中,有某种特殊的机制来加工视像扩大。一般认为扩大的比率可以由光流的发散程度来估计。但是,这种扩大的比率也可以由物体大小的特征来估计。为了研究出人脑对物体视像大小变化信息加工的机制,Schrater(2001)使用随机的视觉流但视

像却逐渐增大,结果发现观察者可以根据单纯的视像扩大信息来估计扩大的比率。这说明人类的视觉系统存在着某种对视像大小变化敏感的机制^[24]。

3 TTC 视觉线索神经基础研究

前面理论都基于观察或行为实验结果提出的,但是一些认知神经心理学家们对即将碰撞时间估计视觉线索的神经机制进行了深入而富有成效的研究。研究者研究了猴子、猫、鹰、鸽子、蝗虫等动物,探讨这些动物碰撞时间感知视觉线索的神经机制,但常用的动物模型有蝗虫、鸽子和牛蛙三类。主要通过两条研究途径进行研究,一是从动物实验中研究 TTC 的神经机制,主要利用单细胞记录方法;另一条途径是运用脑成像方法,如 fMRI 研究人脑的 TTC 神经机制。

3.1 单细胞记录研究动物的 TTC 的神经机制

Rind 等人研究了蝗虫的"迫近探测器"(looming detector)^[25-27],结果发现当物体迫近蝗虫时,蝗虫神经系统有两大类神经元保持激发状态,一类是蝗虫神经系统中的小叶大运动侦察神经元(Lobula Giant Movement Detector, LGMD)。另一类是 LGMD 的突触后部的递减对侧运动侦察神经元(Descending Contralateral Movement Detector, DCMD)。研究显示,当迫近物体视角达到阈限 15-40 度时,15-35 毫秒后 LGMD 电流峰值会出现。而这个峰值就如同一个开关一样,触发蝗虫做出逃避行为,因为 DCMD 的轴突直接联结着蝗虫的胸神经节、中间神经元和运动神经元^[28-30]。DCMD 似乎只对趋向蝗虫的物体反应,大小不同的物体以不同的速率呈现时,均能引起 DCMD 反应,并且 DCMD 在物体迫近过程中一直都兴奋,而当物体后退时,尤其是快速后退时,一般只能引起 DCMD 短暂的反应^[25,31]。Rind 等人(1992, 1999)、Laurent 等人(2002)通过一系列的研究发现,引起 LGMD 神经元兴奋的刺激变量是由于迫近物体视像的对称性扩大^[26-28]。这从神经基础上揭示了动物可以利用视像扩大来感知 TTC。Hatopoulus 等人(1995)研究了蝗虫的 LGMD 神经元计算机制,发现这些神经元随物体的迫近开始不断兴奋,然后到达峰值,最后在碰撞发生之前衰落。当物体的视像扩大达到某一固定的视角阈限时, LGMD 神经元先有一个固定的潜伏期,然后其兴奋才达到峰值。具体来说,他们给出 $f(t)=C \times \theta'(t) \times e^{-\alpha \theta(t)}$ 公式来描述 LGMD 神经元的特性, θ 是物体最初视角, C 是特定神经元的常数^[32]。结果表明蝗虫感知到视像扩大达到阈限时就做出反应。但是,对于蝗虫是否仅仅利用 Tau 线索估计 TTC 还需要进一步研究。除了 LGMD 和 DCMD 两类运动侦察神经元,近年来,有研究在蝗虫的腹神经束发现一些中间神经元也加工 TTC 视觉信息,称为 LDCMD^[33]。

Wang 和 Frost (1992)研究了鸽子的 TTC 的神经机制^[34],通过运用计算机模拟一个三维的足球以任意的轨迹向鸽子迫近,然后运用单细胞记录鸽子脑区的电位变化,结果发现在鸽子脑的圆核背侧后区(dorsal posterior regions of the nucleus rotundus)存在某些神经元,这些神经元只对直接朝向鸽子迫近的物体敏感。对此区域的神经元时间响应测试和数学建模分析,Sun 和 Frost(1997)区分出三种神经元^[35]:神经元 Rho 主要计算视像扩大 $\rho(t)=\theta'(t)$ 、神经元 Tau 主要计算视像扩大比率 $\tau(t)=\theta(t)/\theta'(t)$ 和神经元 Eta $\eta(t)=C \times \theta'(t) \times e^{-\alpha \theta(t)}$ 。Shurong Wang 等人(2005,2006)的研究结果也支持鸽子的大脑中存在着三类"迫

近" 侦察神经元^[36,37]。以上都是研究鸽子视觉的离顶盖通路(tectofugal pathway),近年来,Shurong Wang 等人在鸽子视觉的离丘脑通路(thalamofugal pathway)也发现有神经元对 TTC 的视觉信息加工^[38]。

对哺乳类动物或灵长类的 TTC 视觉线索的神经机制研究较少^[18]。猴子的 MSTd 区域(dorsal division of the medial superior temporal area),Graziano 等人(1994)找到分别对影像扩大(expansion flow)以及影像旋转(rotation flow)反应的神经元^[39]。MSTd 可能在空间上整合来自 MT 区域的信息,把个别运动的信息整合为整体运动信息。MST 区域的神经元对整个视野内的运动有反应,有的神经元对正在逐渐靠近物体的视像变大进行加工,有的神经元对视像旋转进行加工。虽然这些反应和物体的三维运动有关,在哺乳动物中,还没有对 Tau 线索的视觉信息的神经机制进行研究。

然而,并不是所有的动物 TTC 神经机制的研究,都支持 Tau 理论。Yamamoto 等人(2003),Nakagawa 等人(2010)研究了两栖类中的牛蛙(bullfrog, *Rana catesbeiana*)TTC 视觉线索的神经机制^[40,41]。牛蛙的脑的视顶盖和丘脑,存在着碰撞感知神经元,是按照"全或无"的方式工作,当逼近刺激物体在牛蛙视网膜上视角在 20 度左右时,就达到该神经元激活的阈限,引发牛蛙做出碰撞避免的反应。此神经元的工作方式与 Tau 理论并不相符。

3.2 脑成像研究 TTC 的神经基础

对于人类来说,利用即将碰撞时间的视觉信息来指导运动的行为在日常生活中极为普遍,如驾驶行为、穿越马路行为等。然而,人类碰撞时间视觉信息加工的神经机制研究,一直没有突破性进展。脑功能成像技术的日益成熟使得研究者能够直接研究人脑的 TTC 的估计对应的脑功能区。沿着视轴逼近的物体,不仅其视像扩大,其光流也会提供碰撞的时间信息。大部分研究结果支持人脑对光流反应的区域在大脑枕叶视觉皮层的 V5/MT。MT 区神经元对刺激的运动(包括运动的方向)特别敏感。每个神经元对一定速度范围内的刺激产生发放。但是 Morrone 等人(2000)研究了光流的放射状运动(radial motion)脑成像状况^[42],这种光学流域的放射状运动部分反映了 TTC 特征,相当于整体 Tau(global Tau),结果发现在大脑枕叶视觉皮层的 V5/MT 区域存在激活,并且此区域内不同的地方对不同的光流类型进行反应,从而说明在此区域内有特殊的侦察神经元对不同的光流类型反应,大约在视觉皮层 MT+ 区域对视像扩大或膨胀做出反应(optic expansion)。然而,也有研究认为对视像扩大加工的区域是视觉皮层的 MST 区,而不是 MT 区^[43]。

Field(2005)等人专门研究了被试 TTC 判断反应的脑成像^[44]。在其设计中进一步区分了对视像大小加工的脑区和对视像扩大加工的脑区。具体来说,在这个实验中,设计了三种实验任务,首先是 TTC 任务判断,两个大小和距离各不相同的球向观察者逼近,被试按键反应判断哪个球先到达观察者;其次是扩大或膨胀(inflation Judgment)判断任务(IJ),呈现两个椭圆物体,他们都非对称地扩大或膨胀,被试按键判断哪个物体扩大快一些;最后是间距填补(the inclusion of gap-closure)判断任务(GC)。两个随机大小的球在不同的距离内向中心区域平移,球分布在两边。被试按键判断哪个球先到达中心。对所有执行这三类实验任务的被试进行脑功能成像。结果发现在 TTC 判断

任务中不仅引起了视觉皮层 MT+ 区域的兴奋,还引起了位于左半球的枕叶的外侧枕回 LOS(lateral occipital sulcus)、横跨顶叶和额中叶的感觉运动区域的兴奋,表明此任务引起了大脑运动区域兴奋。尽管此条件只是要求被试判断 TTC,并没有要求被试抓取或拦截,但是也引起了感觉运动区域的兴奋。TTC 任务和扩大或膨胀任务均引起了视觉皮层感觉运动区域 MT+ 的兴奋,在此区域内有神经元对视像扩大(optical expansion)信息敏感($d\theta/dt$)。但对 TTC 判断还应要涉及计算 $\theta/[d\theta/dt]$,由于仪器的限制,在这项研究中没有找到特异于 $\theta/[d\theta/dt]$ 信息加工的脑区。Wann 等人(2010)亦研究了 TTC 判断的脑成像,这项研究不仅探讨了大脑皮层对 TTC 的高级层次加工,还取丘脑作为兴趣区,探讨了大脑对 TTC 的底层的加工状态^[45]。结果发现,在 TTC 判断任务中,引起了大脑底层的上丘和中丘脑枕核激活,这部分脑区激活一般与防御、逃跑和蜷缩行为相关,同时,这项研究发现 TTC 判断也引起了高级层次皮层的顶上叶和运动皮层的激活。

到目前为止,由于实验技术和伦理的要求,尚未有研究采用单细胞记录等侵入式方法研究人脑的 TTC 加工神经计算机制。从进化心理的角度来说,人脑应该与已知蝗虫、鸽子等动物一样,存在专门的神经元,即专门的模块对 TTC 视觉信息进行加工,甚至人脑还应存在专门的神经元对 TTC 的听觉信息进行加工。

4 未来研究方向

总的来说,Tau 理论受到一些基于行为观察法研究结果和有控制的实验研究结果支持,同时,在动物电神经学研究和脑成像研究结果上也支持了动物和人确实有利用 Tau 线索的神经机制。然而,Tau 理论也并非应用于所有场景,人们在估计 TTC 时也并非总是使用 Tau 线索。Tresilian 提出了修正的 Tau 理论并非是对传统 Tau 理论的否定,只是对 Tau 理论的适应性作具体的分析,指出人或动物不仅可以利用 Tau 线索,还可以利用其它线索来估计 TTC。Goodale 提出的两种视觉理论,有助于我们更好地理解 TTC 视觉线索问题,并在此理论的指导下进一步研究不同的视觉信息对 TTC 估计影响和权重。广义 Tau 理论的提出,是 Lee 等人试图进一步发展最初的 Tau 理论,试图将 Tau 理论普遍化至所有的运动鸿沟的闭合行为中去。

未来的研究方向应关注以下几个方面。(1)更加注重研究的生态效度。以往关于 Tau 的研究方法有两个极端:一是观察研究,这种方法无法单独操纵任何一个信息,比如说 Tau 线索,尽管生态效度好,但是无法证明因果关系,即无法真正证明只是 Tau 线索在起作用。另一是极端是实验室模拟,虽然可以单独操纵一个变量,但是研究者屏蔽了许多可以用来估计 TTC 的线索,实验的生态效度较差。然而,在现实的环境中,有多种线索可以估计 TTC,甚至人可以同时利用多种线索^[19]。早期的研究,一般只侧重某一种视觉线索,忽略其它视觉线索的影响。未来的研究应更多地集中在同时提供多种视觉线索的条件下,对 TTC 估计的影响和各种视觉线索对 TTC 估计的权重,这样的操作会使研究更具有生态效度。

(2)利用虚拟现实技术研究 TTC。在现实环境中,很难独立改变视觉线索的环境,但是虚拟现实技术的出现使得研究者可

以把 Tau 从其它的线索中抽取出,独立地、实时地改变它,从而可以从正反两方面来验证人类和动物是否可以利用 Tau 线索。另一方面可以利用虚拟现实技术研究多种视觉线索对 TTC 估计的权重和视觉线索与听觉线索整合对 TTC 估计的影响研究。

(3)研究多种感官条件下,对 TTC 估计的影响。Tau 理论从视觉线索已经拓展到听觉线索,听觉线索也存在着 Tau 理论^[46,47]。视听整合是人类的基本能力,因此,视觉线索和听觉线索的整合对 TTC 的估计研究是未来的重要方向之一。目前已有研究发现 TTC 估计存在着视听整合^[48]。

(4)进行进一步加强 TTC 估计策略神经机制和神经机制的研究。从生态学的角度来说,TTC 的估计存在着精确估计与合适估计两种策略,比如逃避捕食者的追捕,观察者并不需要精确的 TTC 估计,只要捕食者逼近就逃跑,而对于塘鹅捕鱼则需要精确地 TTC 估计来指导动作。因而,这两种策略其神经机制和神经机制上应存在着差异,未来应采用单细胞记录研究这两种 TTC 估计的神经机制和神经机制。

参考文献(References)

- Regan D, Gray R. Hitting what one wants to hit and missing what one wants to miss[J]. Vision Res, 2001, 41(25-26): 3321-3329
- Schiff W, Caviness J A, Gibson J J. Persistent Fear Responses in Rhesus Monkeys to the Optical Stimulus of "Looming"[J]. Science, 1962, 136(15): 982-983
- Yonas A, Bechtold A G, Frankel D, et al. Development of sensitivity to information for impending collision [J]. Attention, Perception, & Psychophysic, 1977, 21(2): 97-104
- Lee D N. Theory of visual control of braking based on information about time-to-collision [J]. Perception, 1976, 5(4): 437-459
- Lee D N, Reddish P E. Plummeting gannets: a paradigm of ecological optics[J]. Nature, 1981, 293: 293-294
- Lee D N, Davies M, Green P R, et al. Visual Control of Velocity of Approach by Pigeons When Landing [J]. Journal of Experimental Biology, 1993, 180(1): 85-104
- Rock P B, Harris M G. tau as a potential control variable for visually guided braking[J]. J Exp Psychol Human, 2006, 32(2): 251-267
- Yilmaz E H, Warren W H. VISUAL CONTROL OF BRAKING - A TEST OF THE TAU-HYPOTHESIS[J]. J Exp Psychol Human, 1995, 21(5): 996-1014
- Rock P B, Harris M G, Yates T. A test of the tau-dot hypothesis of braking control in the real world [J]. J Exp Psychol Human, 2006, 32(6): 1479-1484
- Tresilian J R. Revised tau hypothesis: A consideration of Wann's (1996) analyses[J]. J Exp Psychol Human, 1997, 23(4): 1272-1281
- Wann J P. Anticipating arrival: Is the tau margin a specious theory? [J]. J Exp Psychol Human, 1996, 22(4): 1031-1048
- Ramachandran V S. Visual perception in people and machines[M]. AI and the Eye (1990), Blake A, Troscianko T, London: John Wiley & Sons, 1990
- Tresilian J R. 4 Questions of time to contact-a critical examination of research on interceptive timing [J]. Perception, 1993, 22(6): 653-680
- Tresilian J R. Empirical and theoretical issues in the perception of time to contact [J]. J Exp Psychol Human, 1991, 17(3): 865-876
- Norman J. Two visual systems and two theories of perception: An attempt to reconcile the constructivist and ecological approaches.[J]. Behav Brain Sci, 2002, 25(1): 96-144
- Lee D N. General Tau Theory: evolution to date[J]. Perception, 2009, 38(6): 837-850
- Regan D, Gray R. Lee's tau operator [J]. Perception, 2009, 38(6): 855-857
- Frost B J. A Taxonomy of Different Forms of Visual Motion Detection and Their Underlying Neural Mechanisms [J]. Brain Behav Evolut, 2010, 75(3): 218-235
- Kim N G, Grocki M J. Multiple sources of information and time-to-contact judgments[J]. Vision Res, 2006, 46(12): 1946-1958
- van Loon E M, Khashawi F, Underwood G. Visual strategies used for time-to-arrival judgments in driving [J]. Perception, 2010, 39(9): 1216-1229
- Savelsbergh G, Whiting H, Pijpers J R, et al. The visual guidance of catching [J]. Exp Brain Res, 1993, 93(1): 148-156
- Savelsbergh G, Whiting H, Bootsma R J. Grasping tau [J]. J Exp Psychol Human, 1991, 17(2): 315-322
- Regan D, Vincent A. Visual processing of looming and time to contact throughout the visual field.[J]. Vision Res, 1995, 35(13): 1845-1857
- Schrater P R, Knill D C, Simoncelli E P. Perceiving visual expansion without optic flow[J]. Nature, 2001, 410(6830): 816-819
- Rind F C, Santer R D. Collision avoidance and a looming sensitive neuron: size matters but biggest is not necessarily best [J]. P Roy Soc B-Biol Sci, 2004, 2713: S27-S29
- Rind F C, Simmons P J. Seeing what is coming: Building collision-sensitive neurones[J]. Trends Neurosci, 1999, 22(5): 215-220
- Rind F C, Simmons P J. Orthopteran DCMD neuron-A reevaluation of response to approaching objects.1. Selective response to approaching objects [J]. J Neurophysiol, 1992, 68(5): 1654-1666
- Gabbiani F, Krapp H G, Koch C, et al. Multiplicative computation in a visual neuron sensitive to looming [J]. Nature, 2002, 420(6913): 320-324
- Gabbiani F, Mo C H, Laurent G. Invariance of angular threshold computation in a wide-field looming-sensitive neuron [J]. J Neurosci, 2001, 21(1): 314-329
- Peron S, Gabbiani F. Spike frequency adaptation mediates looming stimulus selectivity in a collision-detecting neuron [J]. Nat Neurosci, 2009, 12(3): 318-326
- Rind F C, Santer R D, Wright G A. Arousal facilitates collision avoidance mediated by a looming sensitive visual neuron in a flying locust[J]. J Neurophysiol, 2008, 100(2): 670-680
- Hatsopoulos N, Gabbiani F, Laurent G. Elementary Computation of Object Approach by a Wide-Field Visual Neuron [J]. Science, 1995, 270(1000-1003)
- Gray J R, Blincow E, Robertson R M. A pair of motion-sensitive neurons in the locust encode approaches of a looming object [J]. Journal of Comparative Physiology A Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology, 2010, 196(12): 927-938
- Wang Y, Frost B J. Time to collision is signaled by neurons in the nucleus rotundus of pigeons[J]. Nature, 1992, 356: 236-238
- Sun H J, Frost B J. Computation of different optical variables of looming objects in pigeon nucleus rotundus neurons[J]. Nat Neurosci, 1998, 1(4): 296-303
- Xiao Q, Li D P, Wang S R. Looming-sensitive responses and receptive field organization of telencephalic neurons in the pigeon[J]. Brain Res Bull, 2006, 68(5): 322-328

(下转第 1183 页)

- [4] Witte, K, et al. Effects of SCN lesions on circadian blood pressure rhythm in normotensive and transgenic hypertensive rats [J]. Chronobiol Int, 1998, 15(2):135-45
- [5] Balsalobre A. Clock genes in mammalian peripheral tissues [J]. Cell Tissue Res, 2002, 309(1):193-199
- [6] Young ME. Circadian rhythms in cardiac gene expression [J]. Curr Hypertens Rep, 2003, 5(6):445-453
- [7] Devlin PF. Signs of the time: environmental input to the circadian clock [J]. J EXBot, 2002, 53(374):1535-1550
- [8] Balsalobre A, Brown SA, Marcacci L, et al. Resetting of circadian time in peripheral tissues by glucocorticoid signaling [J]. Science, 2000, 289(5488):2344-2347
- [9] Okamura H, Yamaguchi S, Yata K. Molecular machinery of the circadian clock in mammals [J]. Cell Tissue Res, 2002, 309(1):47-48
- [10] Li XL, Li QP. Regulation of Clock Genes in mammals from central to peripheral pacemakers [J]. Current Genomics, 2004, 5:483-8
- [11] Reppert SM, Weaver DR. Molecular analysis of mammalian circadian [J]. Annu Rev Physiol, 2001, 63:647-76
- [12] Bae, K, et al. Differential of mPer1, mPer2, and mPer3, in the SCN circadian clock [J]. Neuron, 2001, 30(2):525-36
- [13] Lemmer, B, et al. Circadian rhythms in the renin-angiotensin system and adrenal steroids may contribute to the inverse blood pressure rhythm in hypertensive TGR (mREN-2)27 rats [J]. Chronobiol Int, 2000, 17(5):645-58
- [14] Lemmer, B, et al. Transgenic TGR (mREN-2) 27 rats as a model for disturbed circadian organization at the level of brain, the heart, and the kidneys [J]. Chronobiol Int, 2003, 20(4):711-38
- [15] Lemmer, B, et al. The importance of Circadian rhythms on drug response in hypertensive and coronary heart disease-form mice and man [J]. Pharmacol Ther, 2006, 111(3):629-51
- [16] Schiffer, S, et al. Cardiovascular regulation in TGR (mREN-2) 27 rats: 24h variation in plasma catecholamines, angiotensin peptides, and telemetric heart rate variability [J]. Chronobiol Int, 2001, 18(3):461-74
- [17] Nonaka, H, et al. Angiotensin induces Circadian gene expression of clock genes in cultured Vascular smooth muscle cells [J]. Circulation, 2001, 104(15):1746-8

(上接第 1169 页)

- [37] Wu L Q, Niu Y Q, Yang J, et al. Tectal neurons signal impending collision of looming objects in the pigeon [J]. Eur J Neurosci, 2005, 22(9): 2325-2331
- [38] Liu R F, Niu Y Q, Wang S R. Thalamic neurons in the pigeon compute distance-to-collision of an approaching surface [J]. Brain Behav Evolut, 2008, 72(1): 37-47
- [39] Graziano M S A, Andersen R A, Snowden R J. Tuning of MST Neurons to Spiral Motions [J]. The Journal of Neuroscience, 1994, 14(1): 54-67
- [40] Yamamoto K, Nakata M, Nakagawa H. Input and output characteristics of collision avoidance behavior in the frog *Rana catesbeiana* [J]. Brain Behav Evolut, 2003, 62(4): 201-211
- [41] Nakagawa H, Hongjian K. Collision-Sensitive Neurons in the Optic Tectum of the Bullfrog, *Rana catesbeiana* [J]. J Neurophysiol, 2010, 104(5): 2487-2499
- [42] Morrone M C, Tosetti M, Montanaro D, et al. A cortical area that responds specifically to optic flow, revealed by fMRI [J]. Nat Neurosci, 2000, 3: 1322-1328
- [43] Smith T, Wall M B, Williams A L, et al. Sensitivity to optic flow in human cortical areas MT and MST [J]. Eur J Neurosci, 2006, 23(2): 561-569
- [44] Field D T, Wann J P. Perceiving time to collision activates the sensorimotor cortex [J]. Curr Biol, 2005, 15(5): 453-458
- [45] Billington J, Wilkie R M, Field D, et al. Neural processing of imminent collision in humans [J]. Proceedings of the Royal Society B, 2010: published online
- [46] Gordon M S, Rosenblum L D. Effects of intrastimulus modality change on audiovisual time-to-arrival judgments [J]. Percept Psychophys, 2005, 67(4): 580-594
- [47] Rosenblum L D, Gordon M S, Wuestefeld A P. Effects of performance feedback and feedback withdrawal on auditory looming perception [J]. Ecological psychology, 2000, 12(4): 273-291
- [48] Zhou L, Yan J, Liu Q, et al. Visual and auditory information specifying an impending collision of an approaching object [J]. Lect Notes Comput Sci, 2007, 4551: 720-729