



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

博士学位论文

视觉皮层下通路与拓扑视知觉

作者姓名: 杨丽川

指导教师: 马原野 研究员

中国科学院昆明动物研究所

学位类别: 理学博士

学科专业: 神经生物学

培养单位: 中国科学院昆明动物研究所

2018 年 6 月

Subcortical Pathway and Topological Visual Perception

**A dissertation submitted to
University of Chinese Academy of Sciences
in partial fulfillment of the requirement
for the degree of
Doctor of Philosophy
in Neurobiology
By Yang Lichuan**

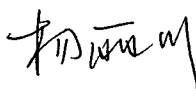
Supervisor: Professor Ma Yuanye

Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences

June 2018

中国科学院大学
研究生学位论文原创性声明

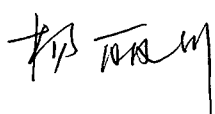
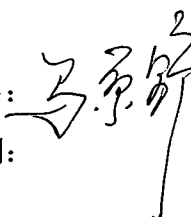
本人郑重声明：所呈交的学位论文是本人在导师的指导下独立进行研究工作所取得的成果。尽我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含任何其他个人或集体已经发表或撰写过的研究成果。对论文所涉及的研究工作做出贡献的其他个人和集体，均已在文中以明确方式标明或致谢。

作者签名： 
日 期：

中国科学院大学
学位论文授权使用声明

本人完全了解并同意遵守中国科学院有关保存和使用学位论文的规定，即中国科学院有权保留送交学位论文的副本，允许该论文被查阅，可以按照学术研究的公开原则和保护知识产权的原则公布该论文的全部或部分内容，可以采用影印、缩印或其他复制手段保存、汇编本学位论文。

涉密及延迟公开的学位论文在解密或延迟期后适用本声明。

作者签名： 	导师签名： 
日 期：	日 期：

摘要

根据大范围首先的拓扑知觉理论，视知觉的第一步是检测视觉刺激的拓扑特征。尤其是检测视觉刺激有“洞”还是“无洞”。

“洞”是一个特殊的拓扑特征，在意识状态下，视觉过程的早期，脑对洞的检测就像对基本特征的检测一样，比起对其它特征的检测都快速。电生理研究表明，在猕猴颞叶腹侧部，有些神经元特异性地对洞的视觉刺激敏感，其潜伏期相当之短。但经典皮层通路对洞的信息处理是怎样的，目前尚不清楚。

在这篇博士论文中，我将报告对洞的视知觉研究，研究包含了三个实验和基于进化理论相关的理论探讨。

实验 1 咖啡因对双眼竞争时，“洞”与“非洞”竞争的影响

在这个实验中，我们应用双眼竞争中的连续闪烁抑制的范式（continuous flash suppression, CFS）来比较洞和非洞在不同意识状态下信息处理过程的异同。用咖啡因来兴奋大脑皮层，比较了咖啡因在 3 个不同浓度下，视觉系统对洞和非洞信息处理的异同。

实验结果表明 4mg/人剂量的咖啡因对洞和非洞视觉辨别的影响存在着明显的差异：能够增加非洞的竞争力，但是对洞的竞争力没有影响。这个结果暗示了对洞的信息处理不仅仅依赖于视觉皮层，很可能和皮层下通路有关，而对非洞视觉刺激而言，视觉皮层起着十分重要的作用。

实验 2：洞和非洞视觉刺激在事件相关电位（ERP）上的表现

在这个实验中，我们给被试呈现 4 象限视觉刺激图，每幅刺激图有 4 个象限。其中有一个象限中的图形与其它象限的不同。要求被试尽快报告哪个象限不一样。在被试进行任务时，同时记录其脑电，观察不同视觉刺激时，ERP 的变化特征。结果显示具有洞的视觉刺激图形是最容易识别的。在 ERP 上，N1 波多半和感觉过程有关，有洞图形 N1 波的幅度较小，推测可能和刺激图形容易识别有关，也就是负荷较低的原因。P300 波形在有洞的视觉刺激中，波幅比非洞的刺激都明显高。

实验 3 洞与情绪的关系

前两个实验均说明洞有一种优势，能够被轻松、快速地识别，为什么会这样？显然在生命系统中，大自然赋予我们的特性在进化上总是有意义的，既然洞有这

种优先性，一定和我们的生存有密切关系，结合我们先前的研究结果，我们怀疑洞是否会是一个预警信号。在这个实验中，我们检测洞与情绪的关系，利用皮电仪来测定皮肤电阻（简称皮电），以观察被试的情绪变化，在这个研究中，依然给被试实验 2 的视觉刺激，观察被试在给洞和非洞的视觉刺激时，其皮肤电阻的变化。

我们的结果清楚地表明了当被试看到洞的时候，皮电明显下降。根据现有的皮电测量的知识，我们认为被试看到有洞的视觉刺激时，产生了紧张或是恐惧的情绪，这种对洞的恐惧和紧张的情绪可能是在意识之下产生的。

我们的研究结果阐明了皮层下通路和拓扑视知觉过程的关系。在这个博士论文中，我们讨论了这条皮层下通路的生物学意义。

关键词：初级视皮层，视觉皮层下通路，拓扑视知觉，洞

ABSTRACT

According to the “global-first” topological theory, the first step of visual perception is extracting the topological properties, particularly the existence of holes (or closeness). “Hole” is a kind of global property, which could be recognized faster and easier than other properties, and moreover previous studies suggested differential neural mechanisms involved in perception of “hole” and “no-hole”. Accumulating evidences showed the “hole” can be rapidly captured and extracted as a primitive feature by visual system at very early stage of visual perception. Nonhuman primate (NHP) electrophysiological studies revealed selective activation of neurons in the inferior temporal (IT) cortex by “hole” with a short latency (<100 ms). However, the visual pathway through which the “hole” perception rapidly reaches the temporal lobe remains unclear.

Here, I present my PhD studies on the visual perception of “hole”, which includes three separate experiments introduced as following:

Experiment 1: The impact of caffeine on “hole” and “no-hole” perceptions with binocular rivalry paradigm

In this experiment, we adopted a special binocular rivalry paradigm known as continuous flash suppression (CFS), to compare “hole” and “no-hole” perception in altered consciousness states, using coffee for cortex arousal. We compared the responding time to “hole” and “no-hole” stimuli between control group (no coffee consumption) and three groups drinking different doses of coffee (100mg caffeine as high dose; 4mg as middle dose; 1mg as low dose), to evaluate the arousal effects of caffeine on topological perception. Results showed that the response time of “hole” and “no-hole” was affected by the middle dose ($p < 0.05$), indicating improved perception of “no-hole” but not “hole” by increased cortex excitability. Furthermore, results suggest “hole” perception might involve subcortical pathways, in addition to the visual cortex.

Experiment 2: Event-related Potential (ERP) study of the “hole” perception

Previous studies showed faster and easier discrimination of “hole” than other geometrical features (Pomerantz, Sager et al. 1977; Treisman and Paterson 1984). However, the time course of the closure-superiority effect remains unclear. In present study, we recorded event-related potentials (ERPs) during participants performing an

odd-quadrant task, in which four groups of well controlled figures presented as visual stimuli (Chen, 2005) and subjects were required to point out the odd figure that differed from the other three. Results revealed highest accuracy (99.3%, $F=7.64$, $P<0.001$) and shortest response time (585.2 ms, $F=104.9$, $P<0.001$) of stimulus with closure feature (D) compared with others, with its ERP starting around 150 ms (N1) after stimulus onset and reaching max value around 400ms (P3). Present study suggested the closure superiority effect during visual perception.

Experiment 3: Relationship between “hole” stimulation and emotion

Present experiment investigated the relationship between “hole” visual stimulation and emotion. The experiment procedure was the same as that of experiment 2, except for skin resistance changes recorded. We found decreased skin resistance of participants in “hole” perception compared with “no-hole” perception, suggesting innate and conscious fear of “hole” stimuli.

Our three experiments above suggest the involvement of subcortical pathway in topological visual perception, whose evolutionary and biological meaning have been discussed in present dissertation.

Key Words: Primary visual cortex, Visual subcortical pathway, Topological visual perception, Hole

目 录

摘 要.....	I
ABSTRACT.....	III
第一章 研究背景.....	1
1.1 拓扑视知觉, 问题的提出.....	1
1.2 环境和脑的系统演化.....	4
1.3 情绪和皮层下通路	6
第二章 实验部分.....	13
2.1 实验 1 咖啡因对洞和非洞图形双眼竞争的影响	13
2.1.1 摘要	13
2.1.2 前言	13
2.1.3 材料和方法	15
2.1.4 结果	16
2.1.5 讨论	18
2.2 实验 2 洞和非洞视觉刺激在 ERP 上的表现.....	19
2.2.1 摘要	19
2.2.2 引言	19
2.2.3 材料和方法	20
2.2.4 实验结果及讨论	22
2.3 实验 3 洞与情绪的关系	24
2.3.1 摘要	24
2.3.2 引言	24
2.3.3 材料和方法	25
2.3.4 结果	26
2.3.5 讨论	26
2.4 实验部分主要参考文献	27
第三章 理论探讨和总体讨论.....	31
总参考文献.....	53

综述.....	59
参考文献.....	66
附录 主要专业术语中英文对照.....	69
致 谢.....	70

第一章 研究背景

1.1 拓扑视知觉，问题的提出

1981 年是视觉研究历史上一个值得纪念的时代，这一年的诺贝尔奖委员会决定将医学和生理学奖授予美国的三位科学家：David Hunter Hubel, Torsten N. Wiesel, Roger W. Sperry。Roger W. Sperry 因为在大脑半球不对称性上做出了贡献而获奖，David Hunter Hubel 和 Torsten N. Wiesel 则是因为他们在视觉信息处理方面的杰出研究而获奖。

上世纪中叶，人们对脊椎动物视网膜和两栖类的中脑视顶盖视觉信息处理机制已经有了较多的研究，一位叫 Hartline 的神经科学家将微电极放在青蛙的视顶盖上，当一个小光点照射在青蛙的视网膜某个部位上时，视顶盖的一些神经元就会兴奋，而当光点消失时，另一些神经元则变得兴奋。也是上世纪中叶，Hubel 和 Wiesel 开始研究哺乳动物视觉皮层对视觉刺激的信息处理特征，他们将微电极插在猫的初级视觉皮层上，然后沿用在蛙实验上的经典方法，用光点来做视觉刺激，然而无论如何，他们都看不到初级视觉皮层神经元有任何反应。但有一天，当他们给猫呈现其上有一条裂纹的幻灯片，这条裂纹投影在屏幕上变成了一条斜的阴影线段时，猫的初级视觉皮层上的某些神经元突然变得很兴奋。这个现象让他们意识到猫的初级视觉皮层可能不是对光点敏感，而是对线段敏感，于是他们将视觉刺激改为一条光带，这条光带的空间方位角度可以改变，当光带处于某个角度时，发放最为强烈，而且对光带空间方位的反应强弱也因神经元而异。

Hubel 和 Wiesel 发现了在猫的初级视觉皮层中单个神经元具有感受野，且感受野很小，初级视觉皮层的细胞只对感受野内的视觉刺激有所反应(Hubel & Wiesel, 1959)，此外，初级视觉皮层神经元还对刺激特征有选择性，如方向、空间频率选择性等。比如只有当刺激线条处于适当的角度时，细胞才表现出最大的兴奋。由此看来，初级视觉皮层是负责处理视觉刺激的局部特征信息。

Hubel 和 Wiesel 在初级视觉皮层上阐明了视觉系统是如何将来自外界的视觉信息送到视觉皮层进行处理，对物体的一些局部几何特征，如物体的边界、运动方向和速度、物体的深度和颜色等等特征进行检测，在此基础上，在大脑中重构出一幅外界的图像。

他们的研究还有另外一个意义，就是他们对感觉系统信号处理过程的揭示，启发了人们对于计算机视觉中物体特征识别的理解，为计算机智能研究提供了新思路。这样，人们普遍地认为 Hubel 和 Wiesel 的发现表明了我们的大脑是计算型的，这为“电脑可以和人脑相比”的设想，找到了理论支持，这可能也是诺贝尔奖委员会授予他们医学生理学奖的原因之一吧。

也在这个世纪的 70 年代，在麻省理工学院的校园内，一个青年学者常常边散步，边沉思，他在思考计算机是否具有我们大脑的能力。他就是被誉为上世纪天才之一的马尔（David Marr）。马尔于 1966 年取得数学学士学位，1972 年取得生理学博士学位，随后他在美国麻省理工学院的心理系任教，1980 年取得该校终生教授职位。但几个月后，年仅 35 岁的马尔因白血病去世。去世后，他的学生将他的理论整理成一本专著，《视觉计算理论》（Vision: A computational investigation into the human representation and processing of visual information MIT Press 1982 Cambridge MA）出版（Marr 1982）。马尔因为创新性地提出了视觉处理的计算神经科学概念，因而被认为是该学科的创始人。

就在 Hubel 和 Wiesel 获奖的一年后，1982 年美国 Science 杂志发表了一篇题目为《Topological structure in visual perception》的论文，提出在视觉的早期过程中，我们的视觉系统检测的不是物体的欧氏几何特征，而是拓扑特征（Chen 1982）。这篇文章只有一个作者，是中国科技大学青年教师，陈霖。从现在来看，陈霖 1982 年的 science 文章，方法是很简单的，如图 1.1 所示：

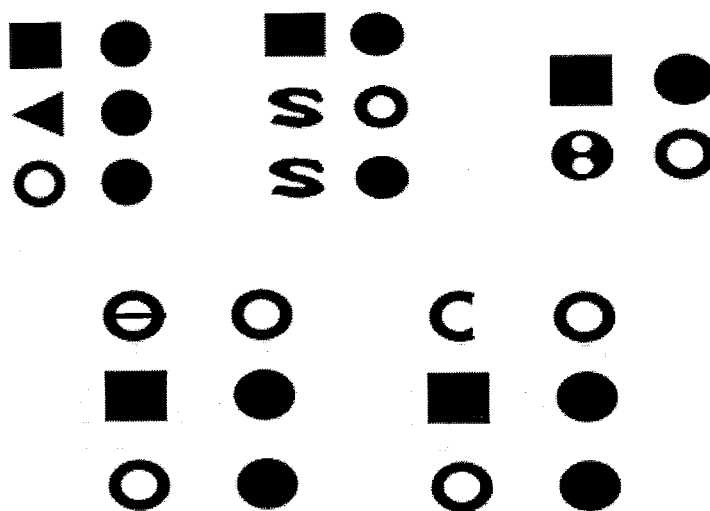


图 1.1 拓扑视觉检测图示（Chen 1982）

每次测试时给被试呈现一对图形，比如一个实心三角形和一个实心的圆形，或是一个中空的圆圈和一个S形，图片只呈现几毫秒，然后呈现空白的掩蔽图像（防止前一副图片的视觉后效），要求被试回答这对图形是否相似。结果很有趣：一对形状上有很大差别的图形，如一个实心三角形和一个实心圆形，在快速呈现的情况下，被试却多认为它们是相似的，而我们直观经验认为形状上比较相似的图形，如一个空心圆和一个实心圆，被试却很少认为其相似。在对照和控制了视觉刺激的空间频率以及亮度等指标后，都得到了一致的结果。这个实验表明两个图形若存在着拓扑差异，被试倾向于报告“不相似”，反之亦然。

在我们中学所学的欧氏几何中，三角形和圆形的几何性质是不同的，而实心圆和空心圆都是圆形，但为什么被试会做出相反的报告呢？我们来看实心圆和空心圆的差别：一个无洞，一个有洞。在拓扑学中，认为实心三角和实心圆是没有差异的，而空心圆和实心圆有差异，因为前者都无洞，而后者的空心圆则有洞。拓扑学可以称为“洞”的数学，也叫做橡皮膜上的数学。如果我们拿一张剪成圆形的薄橡皮膜，不管你怎么拉扯它，成椭圆，成三角……，只要这块膜没有破，在拓扑学上它们都是等价的，但若橡皮膜出现了洞，这时它的拓扑性质就发生了变化。根据这个特点，陈霖提出了在视知觉的早期，神经系统检测的不是线段的朝向等欧式几何特征，而是拓扑特征（Chen, 1982, 2005）。也就是说在视觉初期，我们的视觉更倾向于检测拓扑性质而不是局部几何性质。在视知觉信息处理的过程中，拓扑知觉信息处理要比局部几何性质知觉信息处理发生得早。这个结论和Hubel 和 Wiesel 的理论存在着一些区别。

视觉系统是人类接受外界信息的主要系统，在全部感觉信息中，约 70%以上与视觉信息有关。因此对视觉系统的研究是认知科学中一个极其重要的研究领域。在陈霖那篇文章发表 21 年后，2003 年，陈霖和他的同事们在 *Science* 杂志上发表了第二篇文章（Zhuo et al, 2003），他们利用脑成像手段，观察被试在进行拓扑知觉任务时，不同大脑皮层的兴奋情况，这篇文章得到的结果是出乎意料的，拓扑知觉信息处理并没有在初级视觉皮层，也没有发生在甚至更早的视觉信息处理脑结构上，如丘脑外膝体（LGN），而是在认为是处理脑高级信息，如面孔信息、物体信息的颞叶皮层上。这是为什么呢？这就涉及到在视觉认知的研究中，一个最基本的问题：视觉过程是从哪里开始的？（Chen, 2005）。

在认知研究的领域里，西方一个占统治地位的心理理论就是计算理论，这个理论认为在认知的过程中，计算符号的操作起着很重要的作用。图灵于上世纪三十年代提出的“图灵机”的概念及其数学模型（Turing, 1937, 1938; Weizenbaum, 1976）尤其是符号运算，使得心理学家认为人类认知过程也可能是符号运用过程。人类的某些观念可以用符号来代表，这些符号可以通过符号运算过程进行变换，把认知过程看作是一种计算的过程，正如马尔等认为“在本质上视觉是可计算的”（Marr, 1982）。

陈霖于 1982 年提出了“大范围首先理论”：认为视知觉是从大处到小处，而且这种性质可以用拓扑学来科学准确地描述。图形局部几何性质变化并不会影响图形的拓扑性质，知觉物体中的不变性可以用拓扑理论来描述(Chen, 1982, 2005)。

1.2 环境和脑的系统演化

如果拓扑知觉过程的确是早期视觉最基本的视觉过程，那么从生物进化的原理出发，拓扑视知觉应当是很早就出现了，进化地位较低的动物也应有拓扑知觉。研究表明小鼠优先选择拓扑特征，而不是局部几何特征(Zhu et al, 2010)。类似地，蜜蜂也能应用环境中的拓扑信息。蜜蜂脑的大小只有人脑的万分之一，其复眼的空间分辨率也较差，但是蜜蜂却具有拓扑性质分辨的能力(Chen et al, 2003)。

在灵长类中，我们对视觉通路的研究远远多于对其它感觉通路的研究，其中对视网膜-丘脑外膝体-初级视觉皮层的通路研究是最透彻的。对初级视觉皮层以上的视觉通路，虽不及前者研究的透彻，但比起其它感觉通路，我们还是有较详细的了解。之所以我们对灵长类的视觉研究得那么细，是因为灵长类具有非常好的视觉。但是在研究灵长类视觉的时候，我们还得回答一个问题，就是在灵长类出现以前，动物是怎么“看”世界的。

在脊椎动物神经系统进化上，大脑皮层出现相对是较晚的，到了哺乳动物才出现了真正的大脑皮层（Sagan, 1977; Chen et al, 2013）。之前的动物，如鱼类和两栖爬行动物其视觉最高中枢都在中脑视顶盖上。蛙类视顶盖神经元主要对物体运动敏感，而对物体形状并不敏感，比如在青蛙面前放一只苍蝇，苍蝇如果走动或飞翔，青蛙能准确地用舌头捕获它。但如果苍蝇静止不动，则青蛙视而不见，乃至饿死。神经系统功能的产生都是有利于个体的生存和繁衍，如对运动物体的

检测，是青蛙生存的必须。

哺乳动物大量出现是在侏罗纪，那个时候地面上称霸的是恐龙，当时的哺乳动物根本不是身材巨大的肉食性恐龙的对手，要生存就只有避开恐龙，身材巨大的恐龙有一个弱点就是它们都是夜盲，在夜里恐龙什么都看不见，所以哺乳动物适应性地采取昼伏夜出的策略，白天躲起来睡觉，减少运动，也就减少了被恐龙发现、被杀死的可能。晚上恐龙什么也看不见的时候，才外出觅食 (Sagan, 1977)。由于晚上环境很黑暗，于是哺乳动物发展出了两个适应性的感觉功能，一是发展出了敏锐的嗅觉(Sagan, 1977)，靠嗅觉来觉知周围的世界。二是在视觉上，具有对光线很敏感的眼睛。视杆细胞比视锥细胞对光线敏感得多，而视锥细胞主要负责精细视觉，非灵长类哺乳动物的视网膜缺乏中央凹，视杆细胞较多而视锥细胞较少。因此，这些哺乳动物缺乏精细视觉，缺乏精细的形状知觉。那么这类动物眼睛的基本功能是什么呢？生活在地面的动物，它们的环境充满了杀机，弱肉强食。对生存繁衍来说，避害和觅食几乎是同样重要的。虽然非灵长类哺乳动物的嗅觉十分灵敏，一只鼠可以嗅到几百米，甚至千米外另外一个动物的气味，尤其是捕猎动物的气味，但化学分子在空气中的传播速度是十分缓慢的，甚至慢于动物的跑动速度，单靠嗅觉器官来戒备天敌是远远不行的。而光线有着世界上最快的传播速度，比声音传播的速度快一百万倍。用光线来检测周围环境的变化是最有效的，因此，夜行性哺乳动物演化出了主要由视杆细胞构成的视网膜，使之在暗夜里仍能利用微弱的光线来探索环境。而仅有视杆细胞的眼睛能用来“看”东西吗？如果把我们的手掌放在眼睛的中央视野里，我们不但能看清每个手指，还能看清指头上的指纹，此时，如果将手掌移出中央视野，用我们的余光来看手掌，这时手指的图像投射在视网膜外周的视杆细胞上，在此情况下别说是指纹，连指头都看不清了，此时的视觉分辨率大概就是哺乳动物视物时的分辨率，而在这种分辨率下，对动物来说要辨别“是什么东西”几乎是不可能的。所以，非灵长类哺乳动物眼睛的基本功能不是用来“看”世界的，而是用来检测环境变化的，这类动物更多的是用嗅觉来“看”世界，比如猫狗鼠都是靠嗅觉来识别物体的。

高等灵长类动物脑容量的增加同它们敏锐的视觉，听觉密切相关，而这些功能的变化又促进了脑发育，进而又产生了新的脑功能(Sagan, 1977)。脑功能的演化又将促进感觉功能的演化，比如大脑前额叶的发育，导致了选择性注意的产生，

选择性注意的产生,就像给我们的视觉安装了一个探照灯,使得我们克服外界干扰,让眼睛只注意看我们所关心的物体(Koch et al, 2007)。

1.3 情绪和皮层下通路

在进化上,根据情绪在生存中的重要性,可将其分为初级情绪和次级情绪。初级情绪是较为本能的,对动物的生存较为重要,如恐惧情绪和脑的边缘系统,如海马、杏仁核等结构有关(Isbell et al, 2006; Jarvis et al, 2005);而次级情绪相对来说和个体生存关系较少,它和腹侧前额叶的关系较为密切,主要是对习得的情绪,心理活动关系更大些。在人类的情绪活动中,和动物相比,这种次级情绪活动占了相当大的比例。此外,人类中,两个半球在情绪活动中也分工不同,右半球比左半球更多地涉及到情绪活动,右半球受损的病人显示出情感淡漠或是某些情绪成份的缺失,改变右半球的兴奋程度,会影响到对面部表情的识别(LeDoux, 2012; Sweeny et al, 2013, Yang et al 2018)。

恐惧是每种动物都有的,在脑发育的早期,就有专门的神经通路和恐惧信息处理有关(Cohen et al, 2007),动物都有避害趋利的能力。但动物的恐怖情绪是否是对死亡的恐怖?还是仅仅是一种不由自主的情绪反应?我们该怎样回答这个问题呢?对死亡的认识可能是高等动物才具有的。在同类的尸体前,低等动物似乎无动于衷,甚至还食死者的肉。但在灵长类,似乎它们已知道死亡。

在人脑中,大脑运动皮层要和脑内与情绪相关的中枢相联系,然后产生相对应的运动指令去控制表情肌群,这样就将内心活动通过表情显示了出来(Gothard, 2014)脑内这种“情绪外漏”网络的产生,使得脑的复杂性大大增加。人类表情的产生是人情绪活动发展到相当程度的必然产物(Darwin, 1872),因为情绪活动是人脑的一种内部活动,因而情绪活动的丰富表明了内部信息活动的丰富。面部表情出现的意义是什么呢?是一种个体之间的通讯和交流。我们的眼睛非常善于阅读别人的表情,比如我们常说的微表情,这种微表情和那种微表情在五官的物理表现上是那么微不足道,但它所代表的信息内容却是十分丰富的。在灵长类脑内,有若干个脑区涉及到对面孔的反应。当给猴子一些面孔的图象作为视觉刺激时,在颞叶皮层腹侧部的一些区域,一些神经元选择性地对某些面孔起反应(Yang et al, 2016)。对面孔神经元研究的困难之处在于当一个神经元对面孔刺激起反应时,我们很难区别这种反应是由于对面孔的特征起反应还是对情绪起反应。猕猴

是最怕和人或和其它动物面对面对视的动物之一。所以当给它呈现一个面孔时，往往引起动物较为强烈的情绪反应。即使是黑猩猩，虽然一些资料显示它们的面部表情类似人类笑和哭的样子，但我们也无法发现有力的证据表明它们这种表情和人类的哭笑是一回事。

如果仅仅是表示痛苦或是愉快，也可用其它的方法得以实现，比如愉快可以点头，痛苦可以摇头。为什么在人类中要发展出一些新的机制来控制流泪，甚至是产生一块肌肉来表示笑的表情？生物总是遵循节省原则的，因而这些机制的产生应该总是和生存有重大的关系。

不像高等灵长类那样具有丰富的表情，根据我们的观察猕猴的表情大致可以分为愤怒、恐惧、愉悦、安静四种表情。其实恐惧和愤怒有时也难有明确的界限，往往随着条件而变的。这些表情对于它们的生存是十分重要的。一些实验表明将猴王的面神经切断，使表情肌出现瘫痪，原本是猴王的动物就失去了王位，表明了社会交往中，表情所具有的重要作用。表情在猕猴中也是一种信息载体。有人曾做了这样的实验，给两只猴电击，其中一只可以通过拉动操作杆避免电击。另一个没有操作杆，但它能看到一个小灯，每次小灯亮后一段确定的时间内，电击就将发生。实验时，拉杆的猴不能看见小灯，但能观察到能看见小灯的猴的面部表情。实验结果表明，拉杆猴会通过观察看灯猴的表情来控制拉杆的时间，从而避免电击。在灵长类中，面部表情所流露的情绪信息是巨大的。

由此看来，面部表情在灵长类个体通讯中具有重要的作用。一些学者认为，在人类的语言产生以前，脑的发育就已使人们之间的交流变得很迫切了。表情和体态语言成了重要的交流方式，这种方式在有语言障碍的成人或在还未有语言的幼儿中都普遍存在。情绪的神经生物学研究表明，颞叶腹侧视区与表情识别有很大的关系。损伤这块区域，病人能辨别脸和其它物体的区别，但不能辨别脸上的表情。实际上人脑对面部表情的觉知是非常细微、敏感的(Carlson et al, 2009; Carlsson, et al 2004; Johnson et al, 2005)。我们常说察言观色，这种察言观色的能力远比我们对其它物体微小变化的觉知要敏锐得多。值得注意的是近十几年来，随着脑研究技术的不断发展。在采用长距离似动，多物体追踪，质地辨认的实验范式中，发现了人类大脑的前颞叶（interior temporal lobe, IT）除了对面孔，面部表情信息进行处理外，还可能是早期拓扑视觉信息处理的主要区域（Zhuo et al, 2003）。

在经典的视觉通路中，颞叶的 IT 位于经典视觉腹侧通路的最末端，属于物体和面孔识别信息处理的重要区域。然而大量的实验均表明在 IT，视觉拓扑信息均优先于视觉的局部信息得到处理。这个信息处理中心不在丘脑外膝体，不在初级视觉皮层，却在腹侧视觉通路的最末端，这似乎是不合理的。

继 Hubel 和 Wiesel 对初级视觉皮层的研究获得重大发现后，一些学者发现，视觉信息到了初级视觉皮层后，又分出两条通路，一条投向背侧皮层，处理“空间”的信息，一条投向腹侧，处理“物体”信息 (Ungerleider, 1994)，这条处理物体信息的通路被认为和物体识别有关，是一条较复杂的信息处理通路。一些观点认为所有从丘脑上传的视觉信息一定要先经过初级视觉皮层，然后再分别在背侧大脑皮层和腹侧大脑皮层进一步处理。然而一些研究发现情况并不是如此 (Morris et al, 1998, 1999, 2001; Pasley, 2004; Weiskrantz, 1986; Grieve et al, 2000)。这样使得人们不得不考虑另外一些通路的存在。

为了说明这个问题，我们先看两个所谓的盲视实验 (Blind sight test)，一些病人的初级视觉皮层由于某些原因受到了损伤，自述不能看见外界的物体，但若在他们眼前呈现一些恐惧的图片。如房子失火的场景，同时测量他们和情绪反应有关的生理指标，如心率，皮肤电阻等，就会发现他们出现了不自觉的恐惧情绪反应，这表明恐惧场景还是被受试“看”到了，即使他们自述不能看见物体 (Calder et al, 2001)。

在英文中，单词“BANK”是个多义词，有“水坝”的意思，也有“银行”的意思。当在这类病人眼前呈现单词“水”或者是“钱”时，尽管这些病人表示他们什么都没看见，但若要病人解释 BANK 的意思，这时若呈现的词是“水”，他们会有较大的概率将 BANK 解释为“水坝”，类似地，若是呈现“钱”，他们则多解释为“银行”。显然，这些“看”不见的单词，影响了他们的思维和抉择 (Weiskrantz, 1986; Kentridge et al, 2004; Mack et al, 1998; Morris et al 1998, 2001; Pegna, 2005)。

那么这些信息处理通路，是不是由经过其他的通路快速的到达 IT 区呢？

近十多年来，随着脑与意识的研究，使得科学家花较多的精力来研究那些进入了脑，但却没有意识到的信息在脑内是怎么处理的以及这个过程的脑机制 (Morris et al, 1998, 1999, 2001; Pasley, 2004; Anders et al, 2004, 2009; Azzopardi et al, 1997; Beck et al, 2001; Haynes et al, 2005; Hendler et al, 2003; Holmes et al,

2003; Jolij et al, 2005; Marco et al, 2010)。近年的一些研究表明,除了 Hubel 和 Wiesel 研究的经典视觉通路外,脑内存在着数条所谓的视觉皮层下通路,其中研究得较多是一条自视网膜,至中脑的上丘,经丘脑枕结节至杏仁核的通路(Grieve et al, 2000; Jones et al, 1976),杏仁核继而投射到视觉皮层,这些投射的异常,可能涉及到某些精神,神经疾病(Amaral et al, 2003; Andrew et al, 1975; Baron-Cohen et al, 2000; Edmiston et al, 2013)。

视觉皮层下通路在人和一些动物上已经有了较多的研究 (Harting, 1991; Liddell et al, 2005, 2004; Linke et al, 1999; Lyon et al, 2010; Ward et al, 2005;)。这条视觉信息处理通路,相对于经典的视觉通路信息处理更快,但是信息却比较模糊,粗糙。而经典的视觉通路,处理更加精细的视觉信息,但处理的时间也长。

这条通路由 3 个皮层下核团组成,包括上丘 (superior colliculus), 丘脑枕结节 (pulvinar) 和杏仁核 (amygdala) (图 1.2)

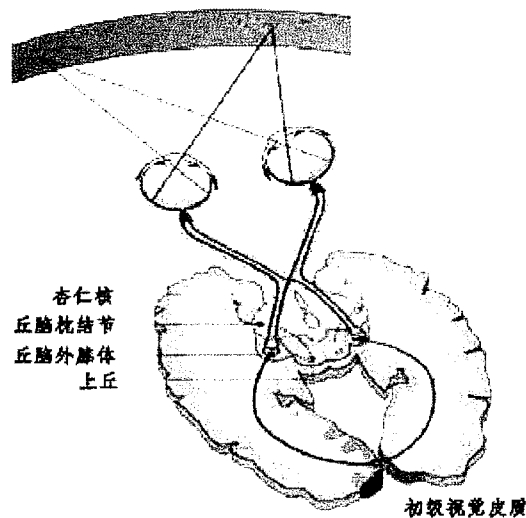


图 1.2 皮层下通路图示 (Deborah E 2005)

上丘是位于中脑上的一个古老结构,它直接接受来自于视网膜的信息,具有传输速度很快的神经元所形成 M 通路 (magnocellular pathway) (Rodman et al, 1990)。当初级视觉皮层功能异常时,上丘对于视觉信息的处理不会被干扰。上丘还有一个特点,即对意识下知觉不到的情绪视觉刺激尤其敏感 (Liddell, 2005; Gelde & Hadjikhani, 2006; Morris, 2001)。上丘是视网膜以后视觉信息处理的第一个核团,而且主要被低空间频率和情绪相关的视觉刺激所激活。丘脑枕结节是该

通路视觉信息处理的第二个核团，主要被非常明显的视觉信息所激活，但同时也被意识下的情绪相关视觉信息所激活。丘脑枕结节本身包含几个部分，其外侧、腹侧主要接受来自于上丘和视网膜的直接投射。丘脑枕结节也和注意的调节有关 (Morris, 2001; Romanski et al, 1997; Shipp et al, 2003;)。丘脑枕结节受损时，对于意识上的情绪刺激导致的注意捕获会受到影响。但是还不清楚是否丘脑枕结节的损伤会影响情绪视觉刺激传输到杏仁核。

杏仁核在目前情绪的研究中是被最广泛研究的脑结构，它主要负责情绪（主要是负面情绪，如恐惧情绪等）的信息处理，尤其是意识下的情绪处理 (Critchley et al, 2002; Damasio et al, 1994; Juruena et al, 2010; Pasley et al 2004;)。

杏仁核包括 12 个亚核团，主要接受来自于两方面的信息，一方面来自于感觉皮层的信息，一方面来自于皮层下核团的信息 (Phelps, LeDoux, 2005; Kordower et al, 1992)。通常杏仁核被认为可以快速处理环境中的一些危险的信息 (Pasley, 2004; Krolak-Salmon et al, 2004; Jolkkonen et al, 2001)。研究表明：在大多数情况下，杏仁核负责检测环境中是否有不安全的因子出现，比如天空中是否有鹰出现，地面上是否有蛇存在，如果天敌存在的话，什么样的行为可以逃避这种危险？这些信息并不需要大脑皮层来处理，由于皮层下脑结构的信息处理比较快，这种来自于皮层下的信息能迅速对环境中的危险做出反应，这对生存是很重要的 (Pessoa et al, 2010; Aue, 2013; Alpers et al, 2009; Bishop et al, 2004)。在猴子的单位放电的研究中发现，在 60ms 内，杏仁核就可以对复杂物体的视觉信号有反应。已经有大量的证据证明了上丘、丘脑枕结节和杏仁核通路在处理意识下情绪中的重要作用 (Esteves et al, 1994; Georgiou et al, 2005; Hamm et al, 2003; Kryklywy et al, 2013)。一项 DTI 的研究发现，在皮层受损病人，脑内这条通路的神经纤维增加了，而且这三个核团形成了一个环路结构。该研究结果对于皮层下通路的存在是一个有力的证据。

大量的脑成像，临床报道了皮层下通路对于意识下视觉信息的快速处理 (Glascher et al, 2003; Grieve et al, 2000; Pessoa et al, 2010; Pessoa et al, 2010)。而在这些视觉信息中，处理人脸的表情又是重中之重 (Rinn et al, 1984; Morris, 1998; Marco&Beatrice, 2010; Breiter et al, 1996; Gelder et al, 2006a, 2006b; Dimberg et al, 2000; Phelps et al, 2005)。总体看，视觉皮层下通路的一个特点就是在意识水平之下处理非精细的视觉信息，而意识之上的，精细的视觉信息处理则依赖于经典

视觉通路 (Berns, 1997; Killgore et al, 2004; Kim et al, 2010)。

根据行为学, 电生理和 fMRI 的研究结果, Johson 等 2005 提出该通路有两个重要特点:

1) 因为情绪处理对个体的生存有重要意义, 所以它是一条快速、自主、意识下处理情绪相关视觉信息的通路 (LeDoux, 1996; Panksepp J, 1998)。

2) 因为视觉刺激中的低频信息包含了大量对个体快速反应十分重要的整体信息, 同时信息处理起来不需占用很多资源, 所以为了达到快速处理的目的, 它处理的是视觉信息中的低频信息。而经这条通路提取的情绪相关信息又通过该通路 with 大脑皮层的联系反馈到皮层, 调制皮层对视觉情绪刺激中更多细节信息的处理 (Marco T & Beatrice G, 2010; Anderson et al, 2003, 2001, 2005)。

这条皮层下通路除了上述的功能外, 还有什么功能? 值得注意的是, Zhuo 等 (2003) 的研究发现在人类, IT 是负责早期视知觉, 即拓扑知觉 (Chen 2005) 信息处理的区域。并且这种处理拓扑性质的能力并不需要初级视觉皮层参与 (Du et al, 2010; Wang et al, 2007; Zhang et al, 2009)。这些研究表明了颞叶的视觉信号并非仅来自初级视觉皮层, 可能还接收来自其它脑结构的信号。我们实验室早期的一些研究结果表明视觉皮层下通路在早期视知觉(如拓扑知觉)中, 可能有着重要的作用:

1) 视觉皮层退化不影响拓扑视知觉: 我们考察了不同年龄阶段的人对拓扑不变性质 (洞、内外关系以及连通性) 和局部几何性质, 包括射影不变性质 (共线性)、仿射不变性质 (平行性)、欧式几何不变性质 (朝向性质) 的知觉差异。我们的结果显示对于不同拓扑性质图片的辨别, 年龄因素并没有很大的影响, 而对于不同局部几何性质图片的辨别, 随着年龄的增长, 辨别能力逐渐低下。这说明人的拓扑知觉依靠的不仅仅是视觉皮层, 因为随着年龄的增加, 初级视皮层功能会出现明显的衰退 (Leventhal et al, 2003)。

2) 对“洞”的知觉过程的研究: “洞”是拓扑学中一个重要的概念。一般情况下, 拓扑差异最可能表现在“洞”的差异上, 在婴儿的研究中发现, 出生两到三天的婴儿就已经可以对于“洞”的性质进行辨别 (Turati et al, 2003; Quinn et al, 1997; Hadad, 2006), 然而这个时候视觉皮层还远没有发育好。这个实验提示我们“洞”的信息处理可能不依赖于视觉皮层。我们的科学问题是: “洞”的信息处理是否通过初级视皮层? 为此 (a) 我们首先在人上探讨了个体对洞的觉

知反应速度，结果发现对洞的反应速度远比对线段朝向等局部特征的反应为快。

(b) 在行为学的基础上，我们采用电生理 ERP 的方法，探讨洞和线段的脑电特征，结果我们发现洞所诱发的 ERP 中的 N1 成分较非洞的视觉刺激所引起的为小。而非洞的视觉刺激更多的激活初级视皮层的 N1 成分。(c) 在另外一个实验中，我们用经颅磁刺激 (TMS) 技术探索洞和非洞图形信息处理的神经机制。结果发现在 100ms 的时程上，干扰视觉皮层的功能并没有影响对“洞”的辨别，但显著影响了对“非洞”的辨别。实验结果说明，与非洞相比，洞的图形确实被优先处理，而且信息处理的过程不依赖于初级视觉皮层（具体详见本论文的第 3 部分）。

3) 视觉皮层功能减弱不影响拓扑视知觉：在另外一个研究中，我们利用人类弱视患者初级视皮层功能缺陷的特点 (Aue et al, 2013)，来进一步证实初级视觉皮层在拓扑知觉中的非重要性。结果发现，初级视觉皮层受损的弱视儿童辨别局部几何性质的能力要显著低于健康组的儿童。而对于洞的辨别，两组之间没有显著性的差异。再次说明对于洞的信息处理，初级视觉皮层可能没有起到太大的作用。这也意味着普通特征检测和拓扑特征检测在脑中是分离的。

因此，我们怀疑皮层下通路的功能并不仅限于对情绪相关的视觉信息处理，而是有着更为广泛和基本的功能，比如对视觉信息的整体性质进行早期的快速信息处理。

总体来说，对皮层下通路的研究是一个重大科学问题，它涉及到知觉、意识、注意等重要问题，是目前视知觉研究中短缺的部分，对它的研究可能有一个“纲举目张”的作用。

第二章 实验部分

我的博士学位论文由3个实验所组成。具体如下：

2.1 实验1 咖啡因对洞和非洞图形双眼竞争的影响

2.1.1 摘要

本实验中，我们应用双眼竞争中的连续闪烁抑制的范式（Continuous Flash Suppression, CFS）来比较洞和非洞在不同意识状态下信息处理过程的异同。在此基础上，用咖啡因来兴奋大脑皮层，考察大脑皮层兴奋性改变后，双眼竞争改变的特征。我们比较了在咖啡因3个不同浓度下，视觉系统对洞和非洞信息处理的异同。

我们的结果表明了4mg/人剂量的咖啡因对洞和非洞视觉辨别的影响存在着明显的差异，能够增加非洞的竞争力，但是对洞的竞争力没有影响。这个结果暗示了对洞的信息处理不仅仅依赖于视觉皮层，很可能和皮层下通路有关，而对非洞视觉刺激而言，视觉皮层起着十分重要的作用。

2.1.2 前言

“洞”是拓扑学中一个重要的概念，在一系列对洞的研究中，人们发现与其他的非洞图形相比，人的神经系统对洞是最容易识别的(Bertamini et al, 2006a, 2006b; Elder et al, 1993, 1994; Hadad et al, 2006; Horowitz, et al, 2011; Mark et al, 2011)，而且在识别过程中，被试也感觉是最容易的，同局部特征相比，对洞的知觉和辨别要比对其他几何性质，如线段朝向，角度等更快(Chen 2005; Nelson et al, 2001)。这意味的洞的视觉特征可能被脑当作物体的基本特征来处理，因此在早期视知觉信息处理中，洞的信息处理是具有优势的。例如在二维视觉信息处理中，洞的信息处理要比非洞的信息处理快得多。我们和他人先前的一些研究暗示对洞的信息处理，可能不经过初级视觉皮层（Du et al, 2011; Meng et al, 2006），比如初级视觉皮层受损或功能衰退的人他们对视觉刺激图像局部特征，如线段的朝向，对比度，亮度等都出现了知觉障碍，但对洞的辨别和普通人一样正常，婴儿要到1岁左右初级视觉皮层的神经纤维髓鞘化才会完成，也就是说新生儿和初级视觉皮层相关的视知觉，如形状知觉，是很不好的，但在新生儿的研究中发现，

出生两到三天的新生儿已经具有面孔识别的能力和识别洞与非洞的能力(Quinn et al 1997; Hadad, 2006), 这些实验提示面孔识别和对洞的识别可能具有类似的脑机制, 而且这两种能力并不依赖于发育成熟较晚的初级视觉皮层, 有可能是通过皮层下视觉通路来完成的。这提示对洞的信息处理可能没有发生在皮层水平, 而是在皮层下。我们双眼竞争的实验还发现, 在意识水平以下, 对洞的信息处理依然具有优势 (Meng et al 2012)。此外, 这种对洞的信息处理的优势并非人类独有, 而是跨物种的。先前的一些研究发现, 在啮齿动物中, 动物在觉知物体时, 首先是根据物体的拓扑特征, 而不是经典的欧式几何特征。令人惊讶的是, 蜜蜂也是利用拓扑知觉来识别物体的 (Chen et al, 2003)。

上边这些证据提出了一种可能, 可能存在另外的视觉通路, 这条通路绕开初级视觉皮层, 直接将洞的信息送到 IT。

一些研究表明, 初级视觉皮层同意识有密切的关系, 初级视觉皮层损伤, 患者报告不能看见物体, 但物体的属性可以影响患者的行为, 比如, 给患者观看失火的图片, 尽管患者否认看见这个图片, 但其心跳会明显升高, 表明图中失火的场景引起了其对失火的恐惧。如果在一个走道上置放一些箱子, 当这类病人走近箱子时, 他会不自觉地绕开箱子。这表明初级视觉皮层受损的病人, 在下意识里也会利用这些“看不见”的信息来指导自己的行为 (Weiskrantz 1986, Kentridge et al 2004, Mack et al 1998, Morris et al 1998, 2001, Pegna, 2005)。

双眼竞争是实验心理学中常用于研究意识的脑机制的一种常用实验范式 (Stuit, 2009)。双眼竞争是指当给两只眼睛分别呈现不同的两种图像时, 在大脑中不会形成单一、稳定的知觉, 如同时看到两个图像, 或是虽然仅看到两个图像之一, 但这个图像是稳定的。事实上, 我们看到的是两个交替呈现的图像, 两个图像似乎都要竞争呈现。即某个时刻被试看到的是投射到左眼的图像, 而右眼的图像被抑制; 下一个时刻则相反, 看到的是右眼看到的图像; 双眼均竞争, 试图处于意识的主导地位, 因此称其为“双眼竞争”。虽然双眼竞争的神经机制目前还不清楚, 有不同的观点和解释, 但有一点是清楚的, 就是双眼竞争范式是研究意识下信息处理, 研究意识的有力工具 (Logothetis et al, 1996; Pearson, 2005)。

连续闪动抑制 (continuous flash suppression, CFS) 是双眼竞争中一种比较特殊的实验范式 (Tsuchiya, 2005, 2006), 当给优势眼呈现高对比度的动态马赛克图片时, 那么给非优势眼呈现的刺激将较长时地被抑制, 被试在较长的时间内只

能感知到优势眼的图像。尽管这样，给非优势眼的图像并不会一直受到抑制，还是会短时间的被“看见”。有研究证明，相对于传统的双眼竞争范式，连续闪动抑制是一种更好的研究范式。我们先前的研究采用 CFS 双眼竞争范式，在行为水平上检测在非意识状态下，“洞”和“非洞”的信息处理是否不同。我们发现同在意识水平以上的结果相似，人眼对洞的知觉和辨别还是要比其他几何性质，如线段朝向，角度等更快(Meng et al, 2012)。这表明无论在意识上，还是意识下，洞的信息处理都具有优势效应。在本研究中，我们在上述研究的基础上，通过咖啡因抑制视皮层腺苷受体的活性，间接提高大脑皮层的兴奋程度，观察大脑皮层在兴奋后，对洞和非洞的检测将会发生什么变化，兴奋大脑皮层，是否洞的知觉会受到影响？

咖啡因是一种中枢神经兴奋剂，研究报告称咖啡因和茶碱能在脑内竞争性拮抗腺苷受体，解除腺苷对大脑皮层的抑制作用(Sawyer, 1982)。在动物实验，咖啡因可引起兴奋型脑电波成分增加，损伤其脑干后，这种兴奋性成分的增加依然能观察到，这提示咖啡因的作用部位是在大脑皮层(Barry, 2005)。研究指出，初级视觉皮层对咖啡因尤其敏感，被试摄入咖啡因后，视觉皮层变得兴奋，视觉功能得到提升(Kenemans, 1995)。本实验采用连续闪动抑制范式，检测咖啡因对双眼竞争范式下洞和非洞识别的影响。

2.1.3 材料和方法

被试：63 名本科生，31 男，32 女，平均年龄为 25 岁。所有被试均为右利手，视力或矫正视力正常。所有被试均按研究所伦理委员会要求，阅读和填写了书面知情书，所有程序符合赫尔辛基宣言。

实验刺激的呈现是用 Matlab 以及 Psychophysics Toolbox 软件平台实现的。

如图 2.1 所示：

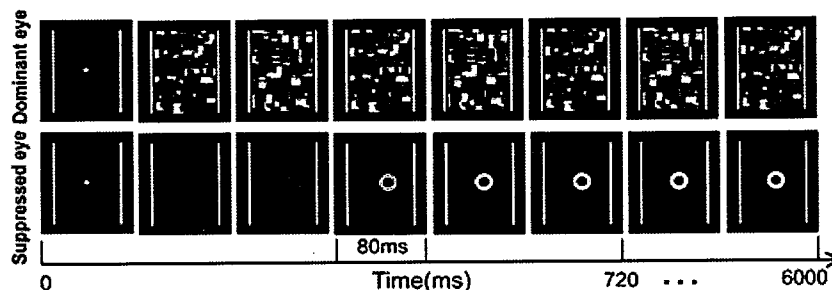


图 2.1

一台 19 寸的索尼 ViewSonic (1280×1024, 100 Hz) 的显示器来呈现视觉刺激图形。刺激图分别呈现在屏幕的两侧，立体镜放置在屏幕前，在实验开始前，先测试确定被试的优势眼，被试舒适地坐在立体镜前，头部至于头部托架上，此时调节立体镜片的角度使被试的两边注视点(0.40×0.40)融合。从屏幕到被试的光路距离是 81cm。如图 2.2 所示

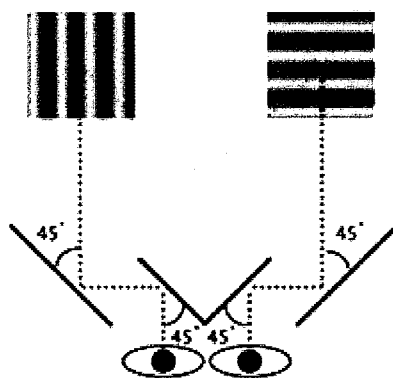


图 2.2 双眼竞争实验装置示意图

在每次实验开始的时候，在被试优势眼相应侧的屏幕上呈现一个动态的高噪音马赛克刺激，作为竞争刺激投射到被试的优势眼中，在实验中，我们选用了 2 种刺激图“O”和“S”，视觉刺激 O 或 S 则出现在在屏幕的另外半边，投射到被试的非优势眼中。视觉刺激随机呈现在注视点，或者在注视点的上，下，左或右边。但是不超过马赛克图的边界。

当被试看到刺激图形是有洞的图形 O 的时候，按“m”键，没有洞 S 的时候按“z”键，不同的被试平衡按键反应。刺激图形从出现开始，呈现 6s。如果被试没有做按键反应，实验自动进行到下一个图形。实验设计采用的是随机设计，所有刺激图形随机呈现，整个实验一共有 300 个测试。

被试分组：高剂量组 (high caffeine dose, 咖啡因 100mg/人) 被试 11 人；中剂量组 (median caffeine dose, 咖啡因 4mg/人) 被试 10 人；低剂量组 (low caffeine dose, 咖啡因 1mg/人)，被试 6 人；空白组：等量纯净水，被试 21 人。每组被试在实验前 30 分钟匀速喝下各组饮品后开始实验。

2.1.4 结果

我们分别统计了各个组的数据。采用 t 检验来检测每个剂量组在洞和非洞反

应时间上的差别。并进一步用 one-way ANOVA (Analysis Of Variance) 辅以 LSD (Least Significant Difference) 配对检验来检测洞或非洞的反应时在不同组间的区别。其结果表明被试对于洞突破马赛克抑制的反应时间除中剂量组外, 要显著的短于非洞的反应时间 ($p < 0.05$)。也就是说: 在非意识状态, 洞比非洞图形有着优先的信息处理, 更容易突破主导图形刺激的抑制, 而进入意识上的状态。在咖啡因中等剂量组, 和非洞相比, 对洞的反应时较长, 对非洞的反应时比其它剂量组要短, 见图 2.3, 2.4

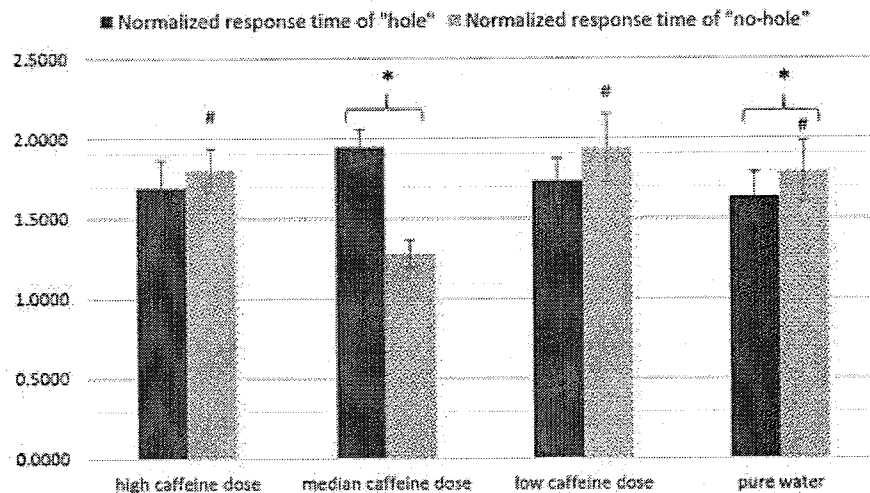


图 2.3. “洞”与“非洞”在不同组别间的归一化反应时对比

*: “洞”与“非洞”反应时比较存在差异显著性 ($P < 0.05$)

#: 配对比较不同组的“非洞”反应时, 且与中剂量咖啡因组相比存在差异显著性 ($P < 0.05$)

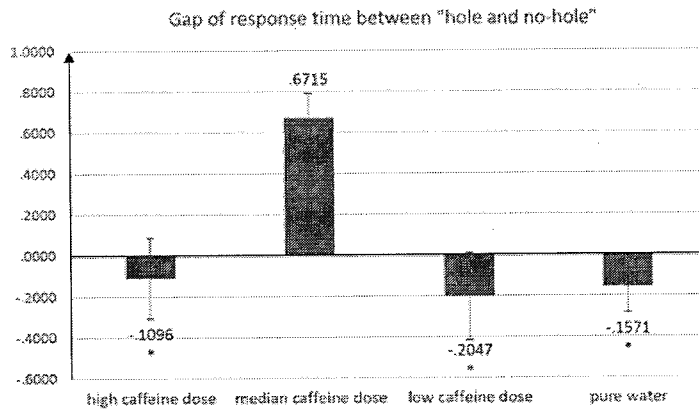


图 2.4. “洞与非洞”的归一化反应时之差，在不同组别间对比

*.配对比较不同组的“洞与非洞”的反应时之差，且与中剂量咖啡因组相比存在差异显著性 ($P < 0.05$)

2.1.5 讨论

无论是咖啡因高剂量组，低剂量组，还是空白对照组，都有一个共同点，即这个实验结果和过去的实验结果相似，洞的知觉相对于非洞的知觉，有更强的突破抑制的能力，而到达意识上(Meng 2012)。实际上很多实验表明，初级视觉皮层在意识上的信息处理中，有着重要的作用 (Gelde et al 2005)，只有在初级视觉皮层具有正常的功能时，我们才能“看见”视觉刺激，初级视觉皮层功能被剥夺后，虽然视觉信号依然在脑内得到了处理并且可能依然影响着我们的行为，但我们确“看不见”眼前的视觉刺激。我们的实验表明相对于非洞的知觉，洞的知觉更能从抑制中突破出来达到意识层面上。我们猜测洞的知觉较少地依赖于初级视觉皮层。而对非洞而言，它可能更多地依赖于视觉皮层，基于这个差别，我们采用兴奋视觉皮层的方法，检测对于洞的知觉的影响。其结果和我们的预测是一致的，兴奋了大脑皮层后，明显改善了对非洞的觉知，提高了非洞的竞争力。表明非洞的觉知更需要皮层的参与，而洞对皮层的依赖相对较小。因而洞和非洞的视觉信息处理是不同的。也许有人会问：从逻辑上说，咖啡因兴奋了刺激图形投射到的视觉皮层，使得它提高了对非洞的检测能力，因而非洞刺激图形突破抑制出来的时间也缩短了，但同时，它也兴奋了高噪音马赛克刺激投射到的视觉皮层的兴奋性，这样它更加抑制对侧眼的功能，这两个过程似乎是矛盾的。我们知道神经系统的兴奋性并不是可无限改变的，存在着所谓的天花板效应和地板效应。

因为我们给的高噪音马赛克刺激可能使得所投射的皮层处于高度兴奋状态，达到了天花板效应，所以即使再给咖啡因，也不能使其兴奋性有进一步的提高。而原来被压抑的对侧皮层因为咖啡因的刺激而变得兴奋，即咖啡因在两侧视觉皮层的兴奋效应是不同的。总体上看，咖啡因的兴奋效果表现在兴奋了被抑制侧的视觉皮层，使得其处理非洞视觉刺激的能力得到了提升。另外，兴奋视觉皮层对非洞竞争能力的提高看来是倒 U 形的，即过高过低的兴奋都不会提高竞争力，只有适当的兴奋才能达到激励的作用。

2.2 实验 2 洞和非洞视觉刺激在 ERP 上的表现

2.2.1 摘要

在这个实验中，我们的目的是探讨脑在认知水平上，是怎样处理洞的信息的。我们给被试呈现刺激图，每幅刺激图有 4 个象限。其中有一个象限中包含的图形与其他象限图形的不同。要求被试尽快报告哪个象限不一样。在被试进行任务时，同时记录其脑电，观察不同任务时，ERP 的变化特征。我们的结果显示，具有洞的视觉刺激在 N1 波上具有相对较小的波幅，而在 P3 波上，幅度最高。我们的数据说明，具有洞的视觉刺激图形是最容易识别的。在 ERP 上，N1 波多半和感觉过程有关，有洞图形 N1 波的幅度较小，推测可能和刺激图形容易识别有关，也就是负荷较低的原因。P300 波形在有洞的视觉刺激中，波幅比非洞的刺激都明显高。

2.2.2 引言

我们前一个实验表明了咖啡因兴奋了视觉皮层后，可以增强对局部特征的知觉，表明在知觉水平，大范围特征和局部特征的信息处理在脑内是不在同一个神经环路上进行的。那么对大范围特征和局部特征在认知层面上是如何处理的，这是一个重要的问题。

事件相关电位（ERP）技术是探讨认知过程最重要，也是最普遍的技术。如果给动物的感官、感觉神经刺激，神经信息传入脑内，在某个脑区会产生一个和刺激相关的负电位，其潜伏期在 100ms 左右。这个电位被认为是被感觉刺激所“诱发”的，我们称之为诱发电位（EP），诱发电位的时空特征反映出不同部位的神

经功能状态。

从头颅表面记录大脑诱发电位的晚成分来反映认知过程中大脑的功能特征，我们称 ERP，其具有较长的潜伏期，一般在几百 ms，其中潜伏期在 300-400ms 的波被认为和认知过程密切相关。ERP 与认知过程的密切关系。其不单纯是脑生理活动的体现，而是反映了心理活动的某些方面；与认知功能有关的 ERPs 和个体的注意，物体识别、比较、判别、记忆、决策等认知活动有关，反映了不同的认知过程，是了解大脑认知功能活动的“探头”。ERP 具有高时间分辨率的特点，在揭示认知的时间过程方面能锁时性的反映认知的时间动态过程。而波幅反映了心理负荷的量，即用脑的程度，已经成为研究脑认知活动的重要手段。目前已被广泛用来研究认知功能。

在这个实验中，我们给被试呈现图 2.5，2.6 所示的刺激图，每幅刺激图有 4 个象限。其中有一个象限中包含的图形与其他象限图形的不同。如图 2.6 左侧中所有象限中的图形的线段具有形同的结构，但是其中一个象限中线段所组成的角的朝向和其它象限是不同的，这是基于欧式几何性质的辨别。图 2.6 右侧是由左侧图转化而来的，其中一个象限的两个角转了 180° ，从而与同一象限中的另外两个三角形成了两个封闭形结构“洞”。这种基于“洞”的辨别是拓扑性质辨别。要求被试尽快报告哪个象限不一样。在被试进行任务时，同时记录其脑电，观察不同任务时 ERP 的变化特征。

2.2.3 材料和方法

被试：14 名本科生，平均年龄为 20 岁。所有被试均为右利手，视力或矫正视力正常。所有被试均按研究所伦理委员会要求，阅读和填写了书面知情书，所有程序符合赫尔辛基宣言。

实验刺激的呈现是用 Matlab 以及 Psychophysics Toolbox 软件平台实现的。如图 2.5 所示：

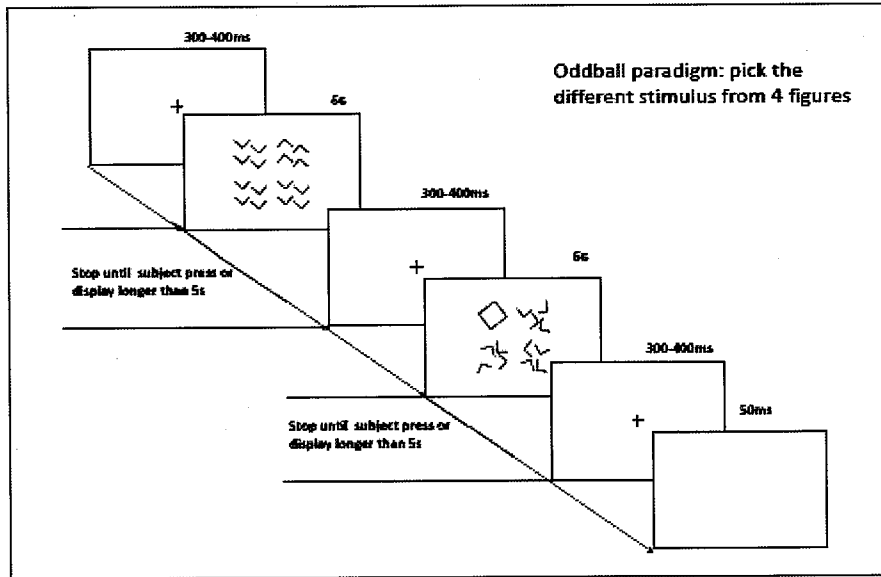


图 2.5 实验刺激流程

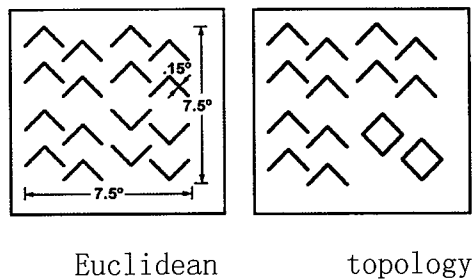


图 2.6 实验中的刺激图形，分别代表欧式性质和拓扑性质辨别

实验流程：如图 2.5 所示，实验开始时当呈现 500ms 的注视点 随后呈现目标刺激图。当被试按键做出反应时，刺激图消失。如果目标刺激呈现后，超过 3s 被试依然没有做按键反应，实验程序自动进行到下一个。被试要求在实验开始的时候，眼睛注视在注视点上。当目标刺激出现时，要在努力保持正确的前提下尽快的找出哪个象限中图形与其他三个象限不同，并用双手做按键反应。实验中所用 4 个反应按键分别是键盘的 X C, N M, 左手负责 XC, 右手负责 NM。每种刺激图中不同的图形分布，随机为 4 个象限的其中一个，整个实验至少随机呈现 50 次刺激，每个被试在正式实验前通过训练以熟悉按键操作。

实验被试：受试者为 14 名研究生和本科生，平均年龄为 21 岁。所有被试均为右利手，视力或矫正视力正常。每一组实验包括 4 幅刺激图，图的呈现顺序是随机的。整个实验时间大约为半个小时。刺激呈现是用 Matlab 以及 Psychophysics

Toolbox 软件，呈现于 17 英寸的 VGA 屏幕上。被试坐在隔音的室内。被试双眼与显示器之间距离为 50cm。

EEG 记录使用美国 Neuroscan 公司的 ERP 记录与分析系统，采用标准的 10-20 系统的 64 导电极帽记录数据。电极置于鼻尖，接地点在 Fpz 和 Fz 连线中点。在实验中，每个电极的头皮电阻保持 $5K\Omega$ 以下。滤波带通为 0.05-100Hz，采样频率为 1000Hz。分析时程为图片出现至 1000ms 的数据，校准基线为刺激出现前 200ms。完成 EEG 记录后进行离线 (offline) 数据处理，排出肌电、出汗等伪迹，并进行 0.15-30Hz 的带通滤波。

2.2.4 实验结果及讨论

我们采用了 2×2 的重复性方差分析 (Two-way analysis of variance, ANOVA)。实验结果发现：

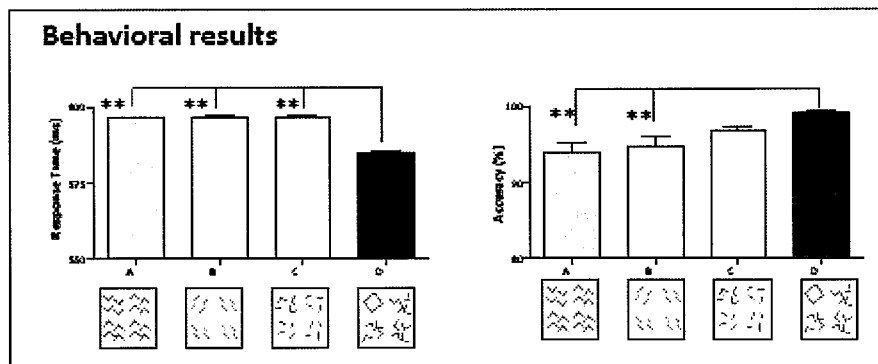


图 2.7 行为学实验结果

从行为上看，凡是有洞的图形，被试的反应时都较短。统计表明，它和其它三幅图相比，差异极其显著（平均反应时 582.5 ms $P < 0.001$ ），而正确率则是最高（99.3%， $F = 7.64$, $P < 0.001$ ）。

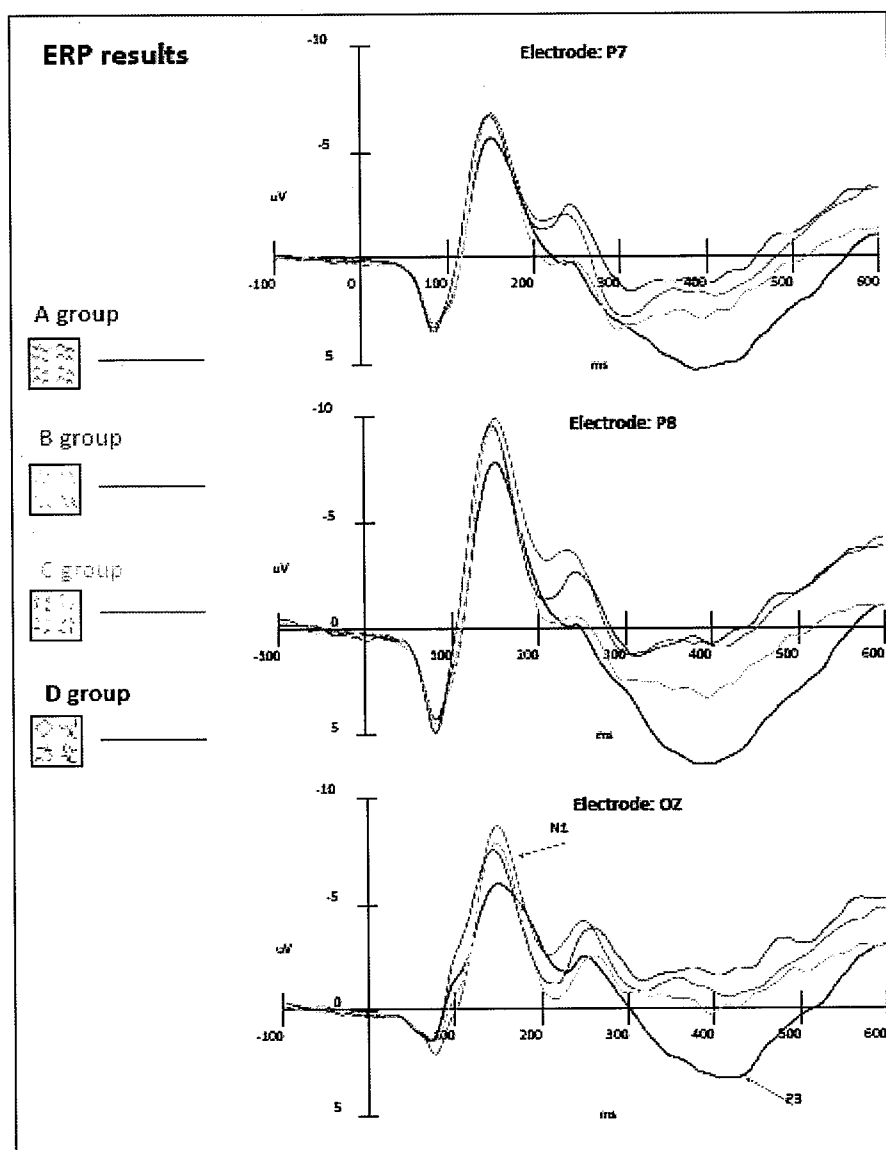


图 2.8 ERP 结果

我们的结果显示，具有洞的视觉刺激在 N1 波上具有相对较小的波幅，而在 P3 波上，幅度最高。

我们的数据说明，具有洞的视觉刺激图形是最容易识别的。从刺激图形的元素上看，它和图 2.6 左图的基本元素是一样的，差别就是两个对称的三角形构成了一个洞，就是这样一个局部特征的改变，导致了对它的识别变得很容易，很准确。在 ERP 上，N1 波多半和感觉过程有关，有洞图形 N1 波的幅度较小，推测可能和刺激图形容易识别有关，也就是负荷较低的原因。P3，也就是平常说的 P300，是 ERP 中和认知过程密切相关的波，在一些认知过程中，选择性注意的程度和这个波的幅度成正比。这就带来一个问题，在我们的这个任务中，有洞

的图形是最容易辨别的，注意的程度不应该高，但为什么会产生较高的幅度呢？我们推测这和处理意识下视觉信息有关。

2.3 实验 3 洞与情绪的关系

2.3.1 摘要

前两个实验均说明洞有一种优势，能够被轻松、快速地识别，为什么会这样？显然在生命系统中，大自然赋予我们的特性在进化上总是有意义的，既然洞有这种优先性，一定和我们的生存有密切的关系，结合我们 973 先前的研究结果，我们怀疑洞是否会是一个预警的信号。在这个实验中，我们将检测洞与情绪的关系。我们依然给被试实验 2 的视觉刺激，同时，利用皮电仪来测定皮肤的电阻（简称皮电），观察被试在给洞和非洞的视觉刺激时，其皮肤电阻的变化。借此来判断被试的情绪变化。

我们的结果清楚地表明了当被试看到洞的时候，其皮肤电阻明显下降。根据现有的皮电测量的知识，我们认为被试看到有洞的视觉刺激时，被试产生了紧张或是恐惧的情绪，这种对洞的恐惧和紧张的情绪可能是在意识之下。

2.3.2 引言

前两个实验均说明洞有一种优势，能够被轻松、快速地识别，为什么会这样？显然在生命系统中，大自然赋予我们的特性在进化上总是有意义的，我们近来的研究发现，大脑前额叶对识别人类面孔的情绪有着重要作用，这是因为面孔情绪对人类的生存有着重要的作用（Yang LC et al 2018）。类似地，既然洞有这种优先性，一定和我们的生存有密切的关系，结合我们 973 先前的研究结果，我们怀疑洞是否会是一个预警信号，关于这个问题我们将在论文后边的总体讨论中进行论述，在这个实验中，我们将检测洞与情绪的关系。

皮肤是导体，存在一个电阻，其阻值的大小受皮肤表面汗腺的影响，当汗腺分泌汗液时，皮肤表面变得湿润，这样电阻将变得很小，而汗腺分泌的功能，又受神经系统的调节。实验表明，当我们紧张或是恐惧的时候，汗腺分泌就会加大，皮肤电阻将变小。根据这个原理，人们研制出了测谎仪，当被试撒谎的时候，其皮肤电阻就会变小，这个现象可以用来判别他是否撒谎？这就是测谎仪的基本原理。在我们的研究中，我们依然给被试实验 2 的相同的视觉刺激，同时利用皮电

仪来测定皮肤的电阻，以判断被试的情绪变化。

2.3.3 材料和方法

被试：10 名研究生，4 男，6 女，平均年龄为 23 岁。所有被试均为右利手，视力或矫正视力正常。所有被试均按研究所伦理委员会要求，阅读和填写了书面知情书，所有程序符合赫尔辛基宣言。

实验刺激的呈现是用 Matlab 以及 Psychophysics Toolbox 软件平台实现的。如图 2.9 所示：

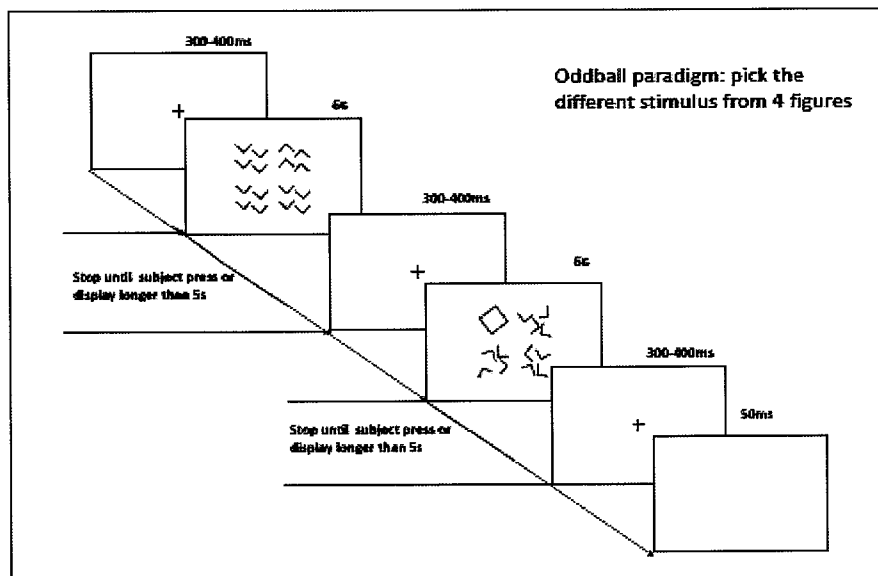


图 2.9 实验刺激流程

实验流程：如图 2.9 所示实验开始时当呈现 500ms 的注视点 随后呈现目标刺激图，直到被试做按键反应。如果目标刺激呈现超过 3s 被试依然没有做按键反应，实验程序自动进行到下一个。被试要求在实验开始的时候，眼睛注视在注视点上。当目标刺激出现时，要在努力保持正确的前提下尽快的找出哪个象限中图形与其他三个象限不同，并用右手做按键反应。实验中所用 4 个按键分别是键盘的 X C, N M 每种刺激图中不同的现象随机为 4 个象限的其中一个。每个被试在正式实验前通过训练来熟悉按键操作。

视觉刺激呈现是用 Matlab 以及 Psychophysics Toolbox 软件，呈现于 17 英寸的 VGA 屏幕上。被试坐在隔音的室内。被试双眼与显示器之间距离为 50cm，视角约为 $4.8^\circ \times 4.8^\circ$ 。

皮电记录使用美国 BIOPAC-150 记录与分析系统，记录时，记录电极放在左手食指和中指的指肚上，实验结束后进行离线（offline）数据处理。

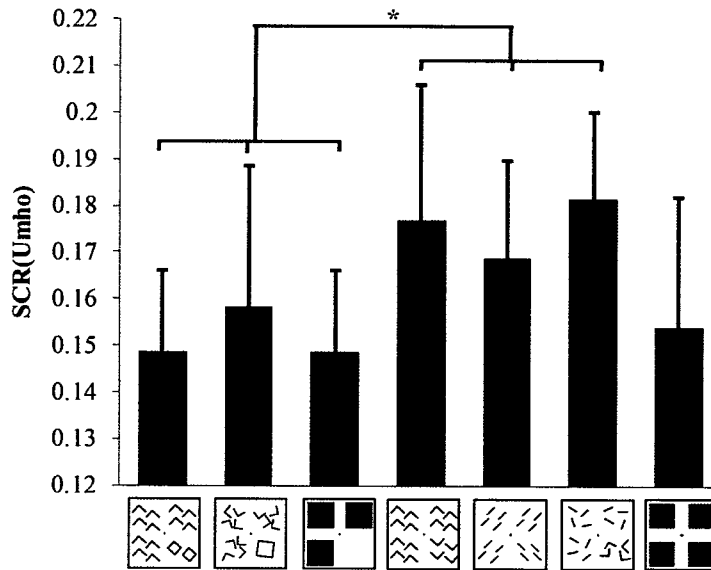


图 2.10 实验结果

2.3.4 结果

从图 2.10 上我们可以明显看到，当刺激图中存在洞的话，不管是一个洞，还是两个洞，皮电都明显地降低（柱状图左 1，左 2）。统计学结果表明左 1，左 2，左 3 视觉刺激和左 4 及其以后的刺激图相比，前者存在一个明显皮电下降过程（ $P < 0.05$ ）。

2.3.5 讨论

我们的结果清楚地表明了当被试看到洞的时候，其皮电明显地下降。也许有人问，为什么左 3 的刺激图里并没有洞，但其皮电依旧变低，我们认为左三第 4 象限虽然是空白的，但 1，2，3 象限方块的边缘构成了一个主观边框，在视觉上构成了一个“洞”。

根据现有的皮电测量的知识，我们认为被试看到有洞的视觉刺激时，产生了紧张或是恐惧的情绪，但是当我们访问被试，问及看到洞时，被试是否有恐惧和紧张的情绪时，没有一个被试表示有过这类情绪，怎么解释这个问题呢？我们认为人类的感受是分为意识上，和意识下的，意识下的感受我们是“意识”不到的，

所以这种对洞的恐惧和紧张的情绪可能并不是在意识之上,如果在意识之上应该能够感受到,我们知道大脑皮层主要对意识上的信息进行处理,显然这种对洞的恐惧和紧张的情绪可能是通过皮层下的神经环路进行处理的。

2.4 实验部分主要参考文献

实验 2.1 部分

- Barry RJ, Rushby JA, Wallace MJ, et al (2005) Caffeine effects on resting-state arousal. *Clin Neurophysiol* 116:2693–2700.
- Bertamini M, Lawson R (2006) Visual search for a circular region perceived as a figure versus a hole: Evidence of the importance of part structure. *Perception & Psychophysics* 68(5): 776-791.
- Bertamini M (2006) Who owns the contour of a visual hole? *Perception* 35: 883–894.
- Chen L, Zhang SW, Srinivasan M. Global perception in small brains: Topological pattern recognition in honeybees. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*: 2003, 100: 6884-6889.
- Chen L (2005) The topological approach to perceptual organization. *Vis cogn* 12:553
- Du Xiaoming, Ke Zhou, Lin Chen. Different temporal dynamics of topological and projective geometrical perceptions in primary visual cortex: a TMS study. *J. Vision*: 2011, 11(11): 863.
- Elder J, Zucker S (1993) The effect of contour closure on the rapid discrimination of two-dimensional shapes. *Vision Res* 33:981–991.
- Elder J, Zucker S (1994) A measure of closure. *Vision Res* 34:3361–3369.
- Gelder, B., Morris, J. S. & Dolan, R. J. Unconscious fear influences emotional awareness of faces and voices. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102, 18682–18687 (2005).
- Hadad B-S, Kimchi R (2006) Developmental trends in utilizing perceptual closure for grouping of shape: Effects of spatial proximity and collinearity. *Attention, Perception, Psychophys* 68:1264–1273.
- Harting JK, Huerta MF, Hashikawa T, van Lieshout DP. Projection of the mammalian superior colliculus upon the dorsal lateral geniculate nucleus: organization of tectogeniculate pathways in nineteen species. *J. Comp. Neurol*: 1991, 304: 275-306.
- Horowitz TS, Kuzmova Y. Can we track holes? *Vision Research*: 2011, 51(9): 1013-1021.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol*: 1959, 148: 574-591.
- Kenemans JL, Lorist MM (1995) Caffeine and selective visual processing. *Pharmacol Biochem Behav* 52:461–471.
- Logothetis NK, Leopold DA, Sheinberg DL (1996) What is rivalling during binocular rivalry? *Nature* 380:621.
- Mack A, Rock I. *Inattentional Blindness* MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 1998.

- Mark MS, Branka S (2011) Differential effect of contrast polarity reversals in closed squares and open L-junctions. *Frontiers in Psychology* 2, 47.
- Meng QL, B Li, N Liu, Ma YY. Topological perception in people with different age. *Acta Biophysica Sinica*: 2006, 22(Suppl.2): 87.
- Meng Q, Cui D, Zhou K, et al (2012) Advantage of hole stimulus in rivalry competition. *PLoS One* 7:e33053.
- Morris JS, Ohman A, Dolan RJ. A subcortical pathway to the right amygdala mediating 'unseen' fear. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*: 1999, 96: 1680–1685.
- Morris JS, Ohman A, Dolan RJ. Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*: 1998, 393: 467–470.
- Nelson R, Palmer SE (2001) Of holes and wholes: The perception of surrounded regions. *Perception* 30: 1213 – 1226.
- Pearson J, Clifford CWG (2005) Suppressed patterns alter vision during binocular rivalry. *Curr Biol* 15:2142–2148.
- Quinn PC, Brown CR, Streppa ML (1997) Perceptual organization of complex visual configurations by young infants. *Infant Behav Dev* 20:35–46.
- Sawyer DA, Julia HL, Turin AC (1982) Caffeine and human behavior: arousal, anxiety, and performance effects. *J Behav Med* 5:415–439.
- Stuit SM, Cass J, Paffen CLE, Alais D (2009) Orientation-tuned suppression in binocular rivalry reveals general and specific components of rivalry suppression. *J Vis* 9:17.
- Tsuchiya N, Koch C (2005) Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nat Neurosci* 8:1096.
- Tsuchiya N, Koch C, Gilroy LA, Blake R (2006) Depth of interocular suppression associated with continuous flash suppression, flash suppression, and binocular rivalry. *J Vis* 6:6.
- Weiskrantz L. *Blindsight: a case study and implications*. Oxford: Clarendon Press, 1986.

实验 2.2 和 2.3 部分

- Bertamini M, Lawson R (2006) Visual search for a circular region perceived as a figure versus as a hole: Evidence of the importance of part structure. *Perception & Psychophysics* 68(5): 776-791.
- Chen, L. (2005). "The topological approach to perceptual organization." *Visual cognition* 12(4): 553-701
- Corthout, E., Uttl, B., Ziemann, U., Cowey, A. & Hallett, M. Two periods of processing in the (circum) striate visual cortex as revealed by transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia* 37,137-145 (1999).
- Corthout, E., Uttl, B., Walsh, V., Hallett, M. & Cowey, A. Timing of activity in early visual cortex as revealed by transcranial magnetic stimulation. *Neuroreport* 10, 1-4 (1999).
- Corthout, E., Hallett, M., & Cowey, A. Early visual cortical processing suggested by transcranial

- magnetic stimulation. *Neuroreport* 13, 1163-1166 (2002).
- Elder J, Zucker S (1993) The effect of contour closure on the rapid discrimination of two-dimensional shapes. *Vision Research* 33: 981-991.
- Elder J, Zucker S (1994) A measure of closure. *Vision Research* 34: 3361-3369.
- Gelder, B., Morris, J. S. & Dolan, R. J. Unconscious fear influences emotional awareness of faces and voices. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102, 18682–18687 (2005).
- Gelder, B. & Hadjikhani, N. Non-conscious recognition of emotional body language. *Neuroreport* 17, 583–586 (2006).
- Horowitz TS, Kuzmova Y (2011) Can we track holes? *Vision Research* 51(9): 1013-1021.
- Jolij J, Lamme V A. Repression of unconscious information by conscious processing: evidence from affective blindsight induced by transcranial magnetic stimulation. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2005, 102(30): 10747-10751.
- Kentridge RW, Heywood CA, Weiskrantz L. Spatial attention speeds discrimination without awareness in blindsight. *Neuropsychologia*: 2004, 42: 831-835.
- Liddell BJ. et al. A direct brainstem–amygdala–cortical ‘alarm’ system for subliminal signals of fear. *Neuroimage*: 2005, 24: 235-243.
- Liddell BJ, Williams LM, Rathjen J, Shevrin H, Gordon EA. temporal dissociation of subliminal versus supraliminal fear perception: an event-related potential study. *J. Cogn. Neurosci*: 2004, 16: 479-486.
- Linke R, De Lima AD, Schwegler H, Pape HC. Direct synaptic connections of axons from superior colliculus with identified thalamo-amygdaloid projection neurons in the rat: possible substrates of a subcortical visual pathway to the amygdala. *J. Comp. Neurol*: 1999, 403: 158-170.
- Mark MS, Branka S Differential effect of contrast polarity reversals in closed squares and open L-junctions. *Frontiers in Psychology*: 2011, 2: 47.
- Morris, J. S., de Gelder, B., Weiskrantz, L. & Dolan, R. J. Differential extrageniculostriate and amygdala responses to presentation of emotional faces in a cortically blind field. *Brain* 124, 1241–1252 (2001).
- Paulus W, Korinth S, Wischer S et al. Differential inhibition of chromatic and achromatic perception by transcranial magnetic stimulation of the human visual cortex. *Neuroreport*, 1999, 10(6): 1245-1248.
- Pomerantz, J. R., L. C. Sager, et al. (1977). "Perception of wholes and of their component parts: some configural superiority effects." *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 3(3): 422-435.
- Treisman, A. and R. Paterson (1984). "Emergent features, attention, and object perception." *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 10(1): 12-31.
- Wang, B., Zhou, T. G., Zhuo, Y., & Chen, L. Global topological dominance in the left hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104,21014-21019 (2007)

- Ward R, Danziger S, Bamford S. Response to visual threat following damage to the pulvinar. *Curr. Biol* 2005, 15: 571-573
- Yang Li-Chuan, Ping Ren , Yuan-Ye Ma. Anodal transcranial direct-current stimulation over the right dorsolateral prefrontal cortex influences emotional face perception. *Neuroscience Bulletin*, (2018) (In Press)
- Zhu, W., J. Zhang, et al. (2013). "Time-course of perceptual processing of "hole" and "no-hole" figures: an ERP study." *Neurosci Bull* 29(1): 47-57.
- Zhou K, Luo H, Zhou TG, Zhuo Y, Chen L Topological change disturbs object continuity in attentive tracking. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* (2010) 50: 21920-21924.
- Zhuo, Y., et al. Contributions of the visual ventral pathway to long-range apparent motion. *Science* (2003), 299, 417-420

第三章 理论探讨和总体讨论

在我们的三个实验里，第一个和第二个实验用直接的证据说明了，脑对于洞的视觉信息处理是最高效快捷的，与此形成鲜明对照的是：兴奋初级视觉皮层，对非洞的信息处理就显示出明显加强。综合实验1和实验2的结果以及实验室他人的结果，我们得到的结论就是初级视觉皮层参与了非洞视觉信息的处理，而洞的视觉信息处理是别的脑结构负责处理的。第三个实验的结果是最重要的，它首次揭示，我们人类在潜意识下，对洞有着一种天生的惧怕，表现出来的就是对洞的信息有着快捷，优先的处理。这可能同物种的生存有着密切的关系，与进化有关。

三个实验从不同的角度，用不同的方法，相互应证，所得到的结论是令人信服的。在这3个实验中，实验1是和李明泓同学，诸薇娜教授一起进行的，实验2，实验3是和诸薇娜教授，孟千力博士，钱雯丽博士，任平博士共同进行的。整个实验得到了陈霖院士在理论上的指导，实验设计上得到了周可教授的具体帮助。

要说明皮层下通路和拓扑知觉的关系，仅靠这3个实验是不够的，然而我们现在的研究是在我们和其他学长们的研究积累上进行的。在两个973项目的支持下，我们进行了大量的实验，得到了很多皮层下通路和拓扑知觉信息处理的证据，因此，结合我们的3个实验，对实验室其他同学和我们先前所得到的其它证据做一个系统回顾，讨论和总结是非常必要的。目的是论证皮层下通路和拓扑视知觉有着密切的关系。由于大多数数据目前还在整理中，尚未发表，不能列出参考文献，所以下边稍作详述。

视觉皮层衰老和病变不影响拓扑知觉：我们先前的研究（Leventhal et al 2003）表明了老年猴上，视觉皮层神经元对线段，朝向的敏感度明显减低，同时从行为上看，动物的相关视力也明显减弱。因此，我们比较了老年个体和年轻个体拓扑视知觉的差异。我们的研究表明了，在老年个体对线段的朝向出现异常的同时，却保持了和年轻个体相似的拓扑知觉能力。这表明，和朝向相关的皮层区域和拓扑视知觉相关的皮层区域是不重叠的。在脑老化过程中，拓扑视知觉功能的衰退是不明显的。从发育生物学的角度看，表明这个功能比局部特征检测功

能更基本。从另外一个角度看，也可以认为拓扑知觉比局部特征知觉对个体的生存更重要。

在另外一个研究中，我们利用人类中弱视病人初级视皮层功能缺陷的特点，检测了这类病人的拓扑知觉的特征。结果也发现这类病人显示出了对特征检测的缺陷，但拓扑知觉依然保持了正常。这也再次佐证了特征检测和拓扑特征检测在脑中是分离的。

啮齿类动物拓扑知觉的研究：啮齿类动物视觉系统和灵长类的相比，该类动物视网膜上没有所谓的中央凹部分，也就是说这类动物的视锥细胞相对较少，较多的是视杆细胞，人类的外周视野较为相似。这个特点给我们提供了一个研究拓扑知觉和外周视野关系的好模型。我们首先训练小鼠学会辨别一对视觉刺激图形，如一个圆环和一个黑色方块，在动物的辨别率达到 90% 以上的正确率后，以小概率给予其它四对不同的视觉刺激进行测试。结果发现动物在进行视觉辨别时，会首先地进行拓扑特征差异的比较。而不是欧式几何特征的比较。这提示对无中央视觉的啮齿类来说，拓扑特征是该类动物视觉辨别中首先使用的特征(Zhu et al 2010)。

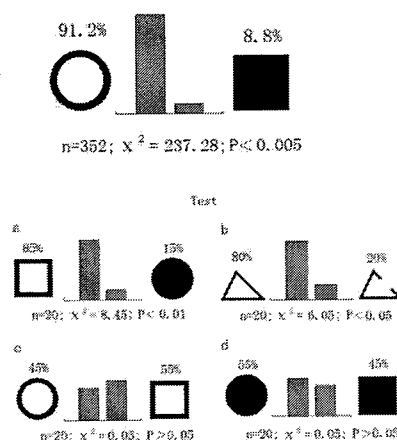


图 3.1 小鼠执行视觉辨别任务时，对拓扑特征的偏好

拓扑知觉处理的脑结构：对于拓扑差异的检测，在脑内最早发生在什么地方一直是不清楚的，是否在视网膜上就能发生？为此我们对视觉信息处理的不同脑结构进行了系统探讨，我们利用立体镜的原理，在视网膜和大脑皮层上投射闭合

或是开放的图形，也将一个闭合的图形拆分成两部分，分别投射在不同的眼睛，这样，对一个眼睛来说，它接收的是非闭合图形的信息，而经过视交叉后，视觉皮层处理的是封闭图形的信息。我们的研究首先的发现是，这种检测不能单纯地发生在视网膜水平，因为对闭合物体的检测，一定要有反馈系统存在，而视觉信息从视网膜是单向朝上传输的，因此不能发生在视网膜水平。在皮层水平上，我们发现即使将一个闭合图形拆分成两部分非闭合的图形后并投射到皮层，只要被试主观上感知这是一个闭合物体时，大脑处理的速度也同处理普通的闭合图形一样快。

在电生理研究中，我们进一步发现，如果视觉刺激图形含闭合图形，那么 ERP 的 N1 成分就较开放图形的小。在初级视觉皮层（17 区）上，我们利用单细胞记录的技术，记录了 17 区神经元对拓扑特征刺激的反应的情况。从目前的数据看，拓扑性质的变化对细胞反应可能没有产生特殊的影响。

和枕叶上的情况不同的是，在颞叶 MT 上，有拓扑变换的长程似动视觉刺激引起的神经元放电较其它反应（包括局部性质变化，标准似动）似乎较强。

关于对“洞”觉知的神经生物学研究：“洞”是拓扑学中一个重要的概念。一般情况下，拓扑差异最可能表现在“洞”的差异上。探讨视觉系统在处理“洞”的信息和处理线段的信息上的异同，可能对我们了解拓扑知觉是重要的。

1. 我们首先探讨了神经系统对洞的觉知反应速度，结果发现对洞的反应速度远比对线段朝向等局部特征的反应快。

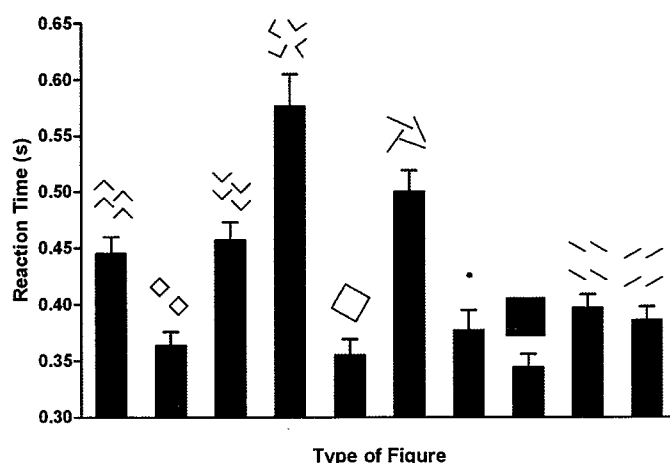
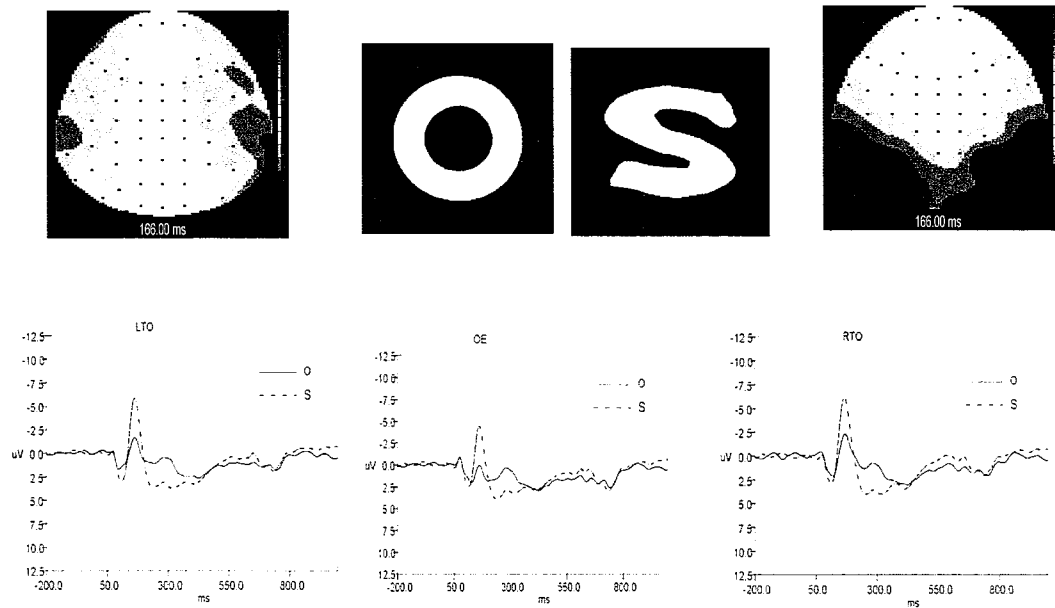


图 3.2 对“洞”的视觉刺激的反应时要快于对线段的反应时

2.在行为学的基础上，我们利用电生理ERP的方法，探讨洞和线段的脑电特征，结果我们发现洞所诱发的ERP中的N1成分较非洞的视觉刺激所引起的要小。而且非洞的视觉刺激更多的激起初级视觉皮层区的N1成分。见图3.3



3.3 洞和开放物体视觉刺激的 ERP 研究

图 3.4 LTO 为左侧颞枕区（电极：CB1、PO7、P7 和 PO5），OE 为枕极）

在另外一个实验中，我们将三根线段组成三角形或者是箭头，构成两者的线段都是一样的，但前者是一个闭合物体，后者是一个开放的物体。我们比较了两个物体旋转时的ERP的异同，结果发现三角形在旋转时引起的N1波主要表现在潜伏期的差异上，而箭头旋转时所引起的N1的差异主要表现在幅度上。这表明脑对三角形，主要是处理其总体的结构特征，而对箭头，主要是处理局部的特征。

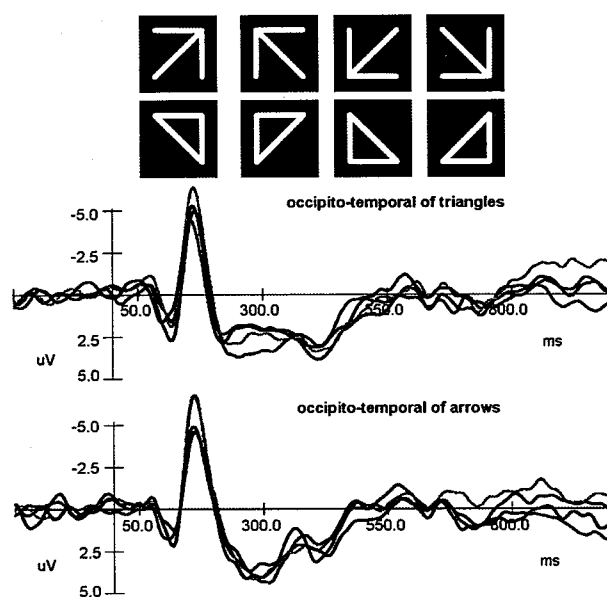


图 3.4 三角和开放物体视觉刺激的 ERP 研究

对于三角来说，翻转影响的是 N170 的潜伏期；而箭头主要影响了 N170 的幅度。

根据拓扑性质知觉理论，拓扑差异产生于视知觉的基本表达阶段，也就是物体—背景分离的阶段。由此我们假设：在物体—背景分离阶段，处理拓扑性质不同的视觉物体的神经机制会是不一样的。但是上述假设一直没有得到实验支持。我们采用反向掩蔽的实验范式，希望能探究在相同的掩蔽条件下，拓扑性质不同的视觉物体，是否在主观感知上会有所不同。实验中，target 是由纹理图构成的视觉刺激，分为含有 S 的图形、含有 O 的图形以及空白图形。Mask 由一系列的随机点图片组成，形成一个动态的掩蔽。在没有 mask 的情况下，认出 S 的正确率和认出 O 的一样。但是在 target 后立即出现 mask 时，正确率却达到显著性差异 ($P < 0.05$)，也就是说此时的 O 比 S 容易进行物体—背景分离任务。一般认为，反向掩蔽破坏了视觉高级皮层到初级视觉皮层区的回馈连接，从而干扰了对 target 的物体—背景分离的能力。从我们的结果可以看到，对于闭合 (O) 和开放 (S) 的视觉刺激，mask 所造成的辨认影响确实是不同的。由此我们推论：对于拓扑性质不同的物体的感知，确实在视知觉的基本表达阶段（物体—背景分离阶段）就会产生不同，且闭合物体比开放物体更容易进行辨认。在这个现象上存在着大脑双侧不对称性。见图 3.4, 3.5.

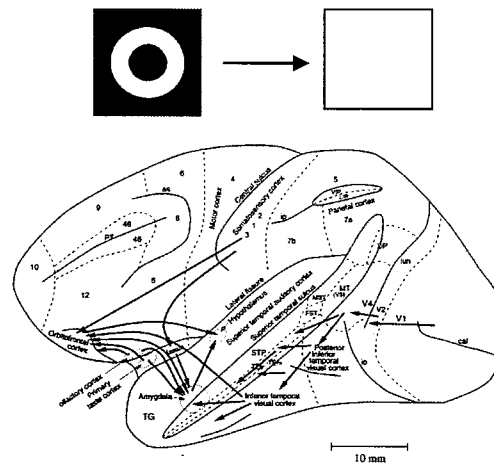


图 3.5 反向掩蔽破坏了视觉高级皮层到初级视觉皮层区的回馈连接,从而干扰了目标物体—背景分离能力。

负性情绪对拓扑知觉的影响: 和处理负性情绪信息的中枢主要是位于颞叶皮层深处的杏仁核, 同时, 这个核团还对辨认面孔的表情有着重要的作用, 而且对恐怖表情的知觉非常快, 40 ms 就足够, 而这个时间还不够视觉信息从视网膜传到初级视觉皮层。因此可以推断, 对恐怖表情信息的处理绝不是从初级视皮层上传的。这样, 我们的问题是负性情绪是否会干扰拓扑信息的处理。在此研究中, 我们给被试短暂呈现一幅具有负性情绪的刺激图片, 然后再测验被试的拓扑知觉, 结果发现, 这种负性刺激对被试辨别非拓扑差异视觉刺激任务没有明显效应, 但显著影响了被试辨别具有拓扑差异视觉刺激任务的反应时。这个发现清楚地表明了负性情绪和拓扑知觉之间潜在某种关系。

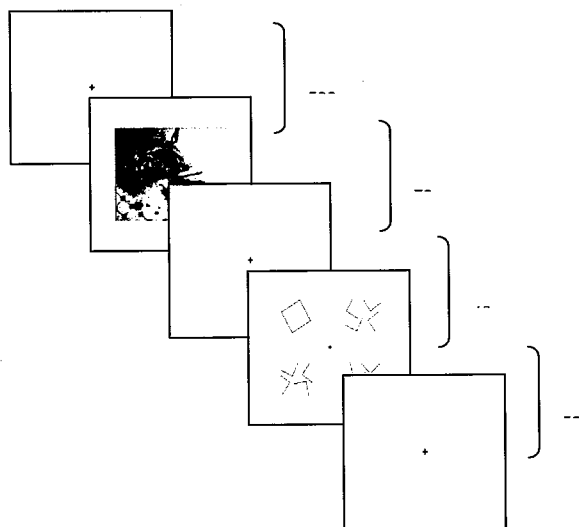


图3.6 情绪对拓知觉影响的实验范式

TMS初级视觉皮层对洞信息处理的影响：我们先前研究表明，初级视觉皮层在处理洞的早期视觉信息中，可能并不十分重要，为了验证这个问题，在研究中，我们应用单脉冲经颅磁刺激(spTMS)抑制初级视觉皮层的早期视觉信息处理，看被试对洞和非洞的觉知受到什么样的影响。结果发现在30到100ms的时间窗口，TMS初级视觉皮层，对非洞的视觉信息有很大的影响。然而，在这个时间窗口，TMS对洞的视觉信息则没有明显的影响。在具体技术上，我们采用定位较准确的spTMS来干扰初级视觉皮层的功能，通过人为地干扰初级视觉皮层或是抑制初级视觉皮层，从行为上来看干扰初级视觉皮层后，脑处理洞和非洞的能力会发生何种变化。

TMS 仪器能够在瞬间产生的一个巨大的磁场脉冲，当这个脉冲穿过脑组织时，会在脑的该部位产生一个感应电流。这个电流将改变脑的兴奋程度(Corthout 2002, 1999a, 1999b)，至于是兴奋还是抑制，取决于刺激参数和脑的部位。在本研究中，我们主要用其短时程地抑制初级视觉皮层的正常功能。

视觉刺激如图 3.7 的 A 所示，有洞的刺激两个，分别是“口”和“O”，非洞的刺激分别是“工”和“S”，两幅刺激图形在亮度和面积上都做了很好的平衡。

如图 3.7 的 B 所示，每次测试开始时，屏幕上出现一个注视点，是一个小十字，其大小为 0.2 度×0.2 度。注视点出现 100ms 或 30ms 后，随着一个卡塔提示声，在注视点附近出现有洞的刺激物或是非洞的刺激物（0.45 度×0.45 度）。在

刺激图形出现 100ms 后，给以初级视觉皮层一个单脉冲 TMS。100ms 的 TMS 主要用来干扰反馈的信息。

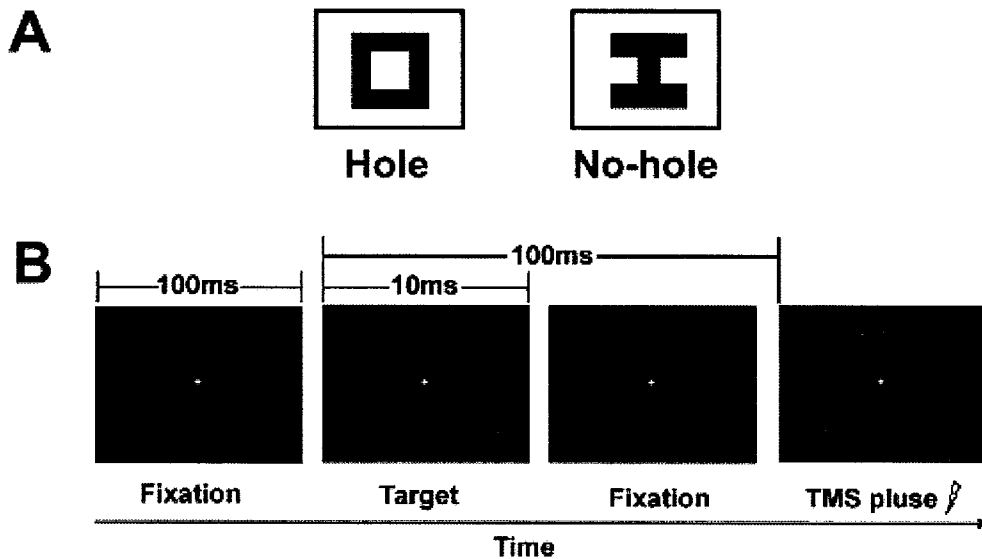


图 3.7 实验范式和视觉刺激图示

在视觉刺激 100ms 后，统计结果显示视觉刺激在类型上有明显的主效应 ($F(8) = 12.94, P = 0.007$)，在 TMS 上也一样 ($F(8) = 10.54, P = 0.01$)。重要的是，在经颅磁刺激条件（虚假和真实）和视觉刺激类型（“洞”和“非洞”）间有一个明显的交互作用 ($F(8) = 16.22, p = 0.004$)，表明经颅磁刺激条件下对刺激的分辨有不同的影响(图 3.8)。进一步分析显示，与假 TMS 相比，TMS 对非洞的视觉辨别影响最大 ($t(8) = 4.63, p = 0.002$)。然而，并不影响对洞的视觉分辨 ($t(8) = -0.60, p > 0.5$)。结果表明，在视觉早期干扰视觉皮层对洞的知觉是不受影响的，这个结果支持洞的早期信息处理是不需要初级视觉皮层参与的观点。见图 3.9

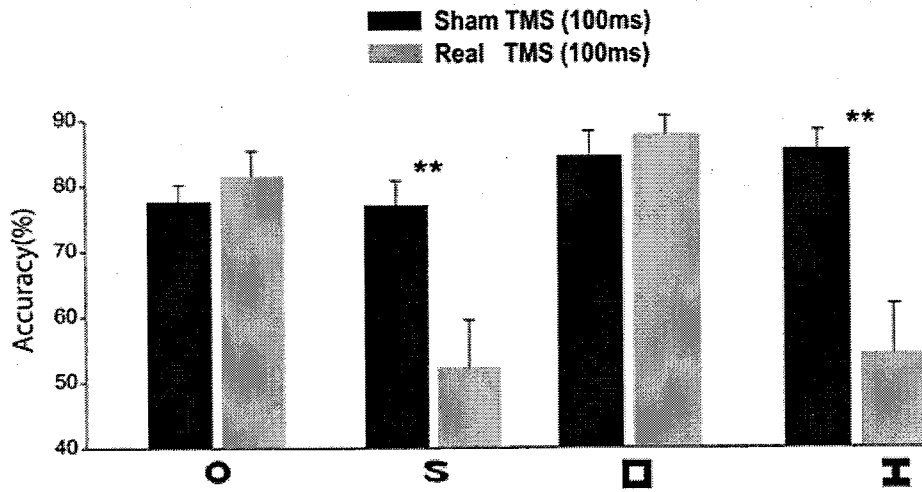


图 3.8 TMS 和假 TMS 初级视觉皮层对洞和非洞视觉辨别的影响

在视觉刺激 30ms 后, TSM 初级视觉皮层, 统计结果显示视觉刺激的类型上有明显的主效应 ($F(8) = 14.56, P = 0.005$), 在 TMS 上也一样($F(8) = 3.84, P = 0.09$)。重要的是, 在经颅磁刺激条件 (虚假和真实) 和视觉刺激间(“洞”和“非洞”)有一个明显的交互作用($F(8) = 21.94, p = 0.002$), 表明经颅磁刺激条件下对刺激的分辩有不同的影响(图 3.9A)。进一步分析显示, 与假 TMS 相比, TMS 对 S 的视觉辨别影响最大($t(8) = 3.76, p = 0.002$)。然而, 并不影响对 O 的视觉分辩($t(8) = -0.67, p = 0.52$)。结果表明, 在视觉早期干扰视觉皮层, 对洞的知觉是不受影响的, 这个结果支持洞的早期信息处理是不需要初级视觉皮层参与的。

在视觉刺激 30ms 后, TMS 初级视觉皮层, 对 S 的视觉辨别干扰是最严重的($t(7) = 8.04, p = 0.0001$)。然而, 对“O”影响不显著($t(7) = -0.59, p = 0.53$)。

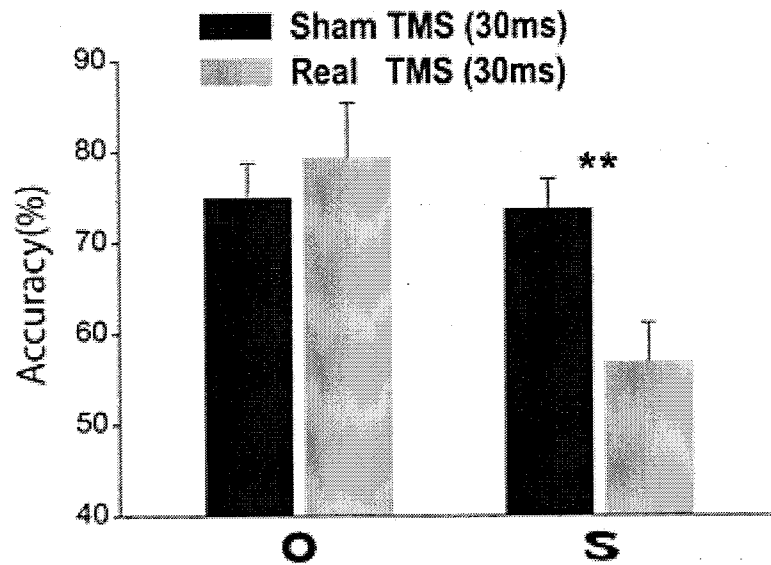


图 3.9 实验 b 的结果。
视觉刺激 30ms 后给予 TMS 或假 TMS 初级视觉皮层, 对 O 和 S 视觉辨别的影响。
** $P < 0.01$

TMS 实验的结果一致的证明了洞和非洞图形的信息处理是在不同的脑结构进行的。当用 TMS 干扰破坏初级视觉皮层的功能, 使其不能进行信息处理时, 脑对洞的信息处理依然是正常的。而非洞的视觉信息处理却随着初级视觉皮层功能的破坏而不能进行。这说明初级视觉皮层确实是和非洞的信息处理密切相关的。当 TMS 视觉皮层, 干扰其功能的时候, 虽然非洞的信息处理明显受到影响, 但是对于洞的信息处理来说, 无论是干扰视觉信息在 30MS 的前馈过程还是 100ms 的反馈的过程, 都对洞的信息处理无影响。这说明初级视觉皮层不对洞的信息处理负责。

上述的实验均表明初级视觉皮层在洞的拓扑信息处理并不重要, “洞”的拓扑信息处理可能不依赖于视觉皮层通路。可能有另外一条快速通路, 即视觉皮层下通路来负责处理拓扑性质知觉。从方法学上看, 由于这条通路在皮层下, 不可能利用 TMS 等方法来研究这条通路。

皮层下通路的脑成像研究: 功能核磁脑成像 (fMRI) 的方法能够无创地观察脑内特定脑结构的兴奋活动情况, 利用这个技术, 我们有可能直接看到这条通路和这条通路对拓扑信息的处理。利用脑成像原理, 在正常人和初级视觉皮层受损而导致皮层盲患者身上的研究发现, 上丘对于意识下的情绪视觉刺激产

生很强的兴奋 (Gelde & Hadjikhani, 2006, 2005; Morris, 2001)。丘脑枕结节不仅能够被强烈的视觉信息所激活, 也可以被意识下的情绪视觉信息所激活 (Gelde & Hadjikhani, 2005; Morris, 2001)。基于这些研究结果的启示, 我们采用功能脑成像技术, 结合视觉掩蔽范式, 研究意识下的“洞”和“非洞”视觉刺激在皮层下和皮层上的神经信息处理机制。视觉掩蔽是一种调节视觉可见度的有效方法。主要是通过调节目标和掩蔽刺激之间的时间间隔 SOA (stimulus onset asynchrony) 来调节视觉目标刺激的可见度。在后视觉掩蔽范式中, 当掩蔽刺激出现在目标刺激后 100 ms 之内, 目标刺激的可见度会大大降低。而当掩蔽刺激出现在目标刺激 200ms 之后, 掩蔽刺激几乎不会影响目标刺激的可见度。

本实验主要采用两个 SOA 时间参数: 34ms 和 200ms。实验采用的是 ROI (regions of interest) 分析方法, 主要分析在两种不同的视觉可见度下, 外侧膝状体 (Lateral geniculate nucleus, LGN), 初级视觉皮层 (Early visual cortex), 上丘 (Superior colliculus), 丘脑枕结节 (Pulvinar) 的兴奋水平。

实验目标刺激图同 TMS 实验, 分别采用“O”和“□”作为有洞图形, “S”和“工”作为非洞图形, 有洞图形和非洞图形分别控制了图形的光通量和大小和空间频率等物理因素。如图 3.10 所示:

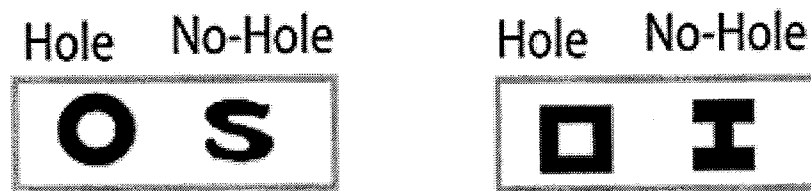


图 3.10 视觉刺激

刺激图形通过一个 LCD 投影仪呈现在一个屏幕上, 这个屏幕位于被试头的后方, 被试通过一个镜子反射看到刺激图形。fMRI 实验采用快速时间相关设计, 一共采集 8 个 run。每个 run 长 408s, 在每个 run 的开头和结尾各有 12s 的注视点。在两次注视点之间有 128 个 trials, 每个 trial 长 3s。一共有 4 个条件: 有洞图形, 非洞图形, 只有白噪音图形, null trials。不同条件的 trial 的顺序都是通过 M-sequences 随机决定的。在每个 trial 里面, 呈现 400ms 的注视点以后, 一个目标刺激呈现 17ms, 然后以两种 SOA 的时间间隔 (34ms 和 200ms) 呈现

100ms 的掩蔽噪音刺激。然后再次呈现注视点。在 3s 内，如果被试不做按键反应，直接进行下一个 trial。在只有白噪音图形条件下，不会有目标刺激的出现。在 null trials 里面，只有注视点，没有任何刺激。这个条件作为基线条件。被试的任务是判断是否有目标图形出现。

通过 a two-way ANOVA with SOA (34ms and 200 ms) and target type (hole or no-hole stimuli) as within-subject factors 分析，结果如图 3.11 所示：SOA 和 target type 的主效应显著 [$F(1, 14) = 43.02, p < 0.001$, $F(1, 14) = 10.44, p = 0.006$, respectively]。两者之间的交互作用也是显著的 ($F(1, 14) = 5.36, p < 0.04$)。在短 SOA 的条件下，视觉掩蔽效果显著强于在长 SOA 的条件(all $ps < 0.001$)。说明 SOA 成功的调节了视觉可见度。然后视觉掩蔽的结果对于有洞和非洞图形来说是不同的，在长 SOA 条件下，两者之间没有差异 ($t(14) = 0.63, p > 0.5$)，然而在短 SOA 条件下，有洞图形明显要比非洞图形的正确率要高 [$t(14) = 2.93, p < 0.02$]。这个实验结果也一致的重复了之前的双眼竞争的实验结果。表明了有洞图形在很强的掩蔽效果下，依然可以相对容易被检测出来。

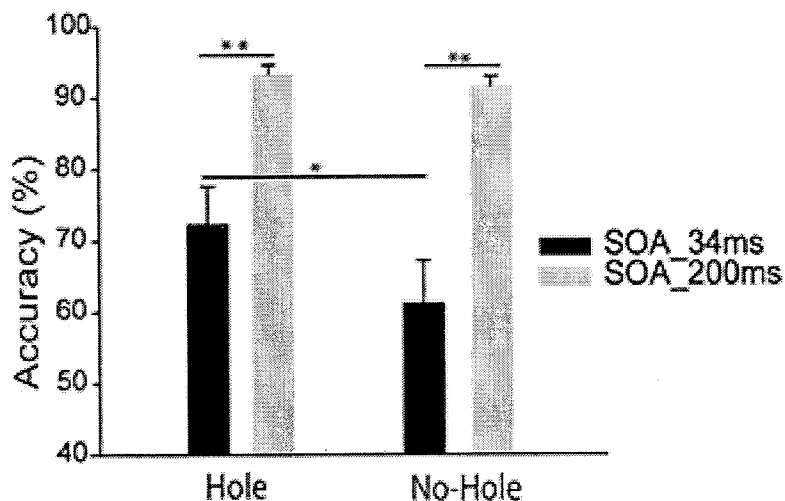


图 3.11 不同 SOA 下，被试对洞，非洞的识别正确率

实验结果发现，对于有洞图形来说，随着视觉掩蔽度的增强，行为结果正确率的降低，在 LGN 和早期的视觉皮层的兴奋水平也会随着降低(LGN: $t(14) = -3.78, p < 0.01$; early visual cortex: $t(14) = -3.76, p < 0.01$)。这个结果和以前的研究发现结果是一致的：实验掩蔽会抑制经典视觉通路的兴奋。然而在 pulvinar 和

SC,没有发现两者的差别。对于非洞图形来说,在 pulvinar 和 SC 发现随着视觉掩蔽效果的增强,这两个区域的兴奋性反而会增强 (SC: $t(14) = 3.2, p < 0.01$; pulvinar: $t(14) = 2.1, p = 0.05$)。然而在早期视觉皮层和 LGN 却没有发现有任何差异。磁共振结果表明,可能有另外一条通路通过 SC, pulvinar 参与了有洞图形的信息处理。有洞图形的信息处理和非洞图形的信息处理分别走不同的神经通路。

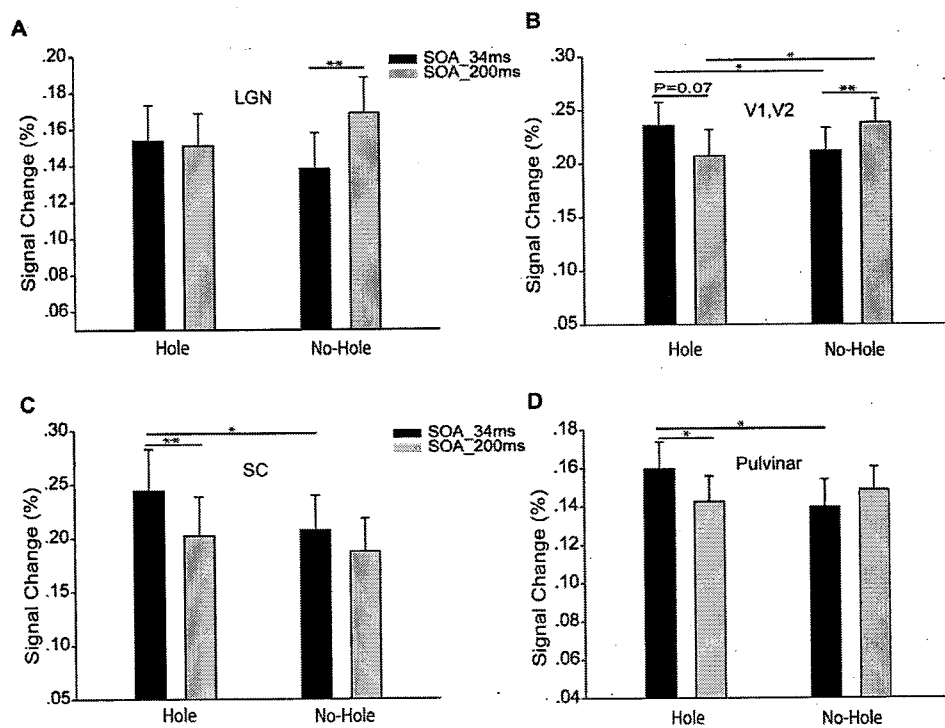


图 3.12 不同脑结构在不同 SOA 情况下, BOLD 信号变化情况

A 外侧膝状体, B 视觉皮层初级视觉皮层, V2 区, C 上丘, D 丘脑枕结节

在这个实验中,使用脑功能核磁成像技术研究了视觉皮层下通路对洞的信息处理。皮层下视觉通路包括中脑上丘结构,丘脑枕结节和杏仁核。这条通路避开经典皮层视觉通路,快速处理粗糙的和情绪相关的视觉信息(Harting, 1991; Liddell et al, 2005, 2004; Linke et al, 1999; Lyon et al, 2010; Ward et al, 2005)。我们发现,洞的视觉刺激比非洞的视觉刺激更能激起上丘和丘脑枕结节的兴奋。脑成像实验提供了更直接的证据,说明拓扑性质知觉的信息处理可以不依赖于经典的皮层视觉通路,可以被更快的视觉皮层下通路优先信息处理。实验为拓扑性质知觉的神经机制的研究提供了更新的窗口。结合我们前几个实验,我们

的研究表明了拓扑视觉信息处理不依靠经典的皮层视觉通路，视觉皮层下通路在其中起着重要的作用。双眼竞争的实验一致的表明了，洞比非洞有更强的竞争力而到达意识水平之上。

在上述众多的实验中，有 3 个实验是关键，这就是我的实验 1 和 TMS 实验以及脑成像实验。我们利用物理的和化学的方法改变初级视觉皮层的活性，在实验 1 中，我们是增加了视觉皮层的兴奋性，结果看到这种兴奋性的增加导致了非洞视觉刺激信息处理的增加，强化了非洞视觉信息的竞争能力。而对洞的视觉刺激，咖啡因几乎没有什么影响。这表明洞和非洞的视觉信息处理在脑内是分别在不同脑结构处理的。非洞的信息是在初级皮层处理，而洞的信息处理一定是在皮层之外，因为兴奋大脑皮层对洞的信息处理未见明显影响。在 TMS 实验中，和上个实验的过程相反，我们是用 TMS 来抑制初级皮层的兴奋性。结果看到了和前个实验相反的效应，TMS 初级视觉皮层后，对非洞的视觉辨别变坏了，而对洞的视觉辨别没有受到影响。这也表明了初级视觉皮层对洞的信息处理关系不大。脑成像实验则提供了更直接的证据，fMRI 的实验发现非封闭图形所引起的全脑兴奋要远高于封闭图形。在视觉皮层上，在非封闭图形的条件下有很强的兴奋，而在封闭图形的条件下几乎没有兴奋。所有的实验结果说明，与非封闭图形相比，封闭性图形确实被优先信息处理，而且信息处理的过程不依赖于视觉皮层。

三位一体脑的视觉信息处理: 的上个世纪 50 年代, NIMH 的 Paul Maclean 提出了“三位一体脑”的概念(Sagan, 1977), 他认为灵长类的脑是由三个不同进化时期的脑构成的, 即爬行动物脑, 古哺乳动物脑, 理性脑, 它们按照演化顺序依次覆盖在已有的脑层之上, 如同考古遗址一样, Maclean 称其为“人脑的三位一体”构造。爬行动物脑由脑干和古小脑组成, 古哺乳动物脑由边缘系统的古旧皮层(如海马, 杏仁核, 嗅皮层等)组成。理性脑主要由新皮层组成。

在这个概念下, 我们再来看拓扑视觉的进化地位。如前所述, 在爬行动物上, 动物的视觉系统主要是对运动信息敏感, 而在非灵长类哺乳动物: 如啮齿动物, 当给动物面临着用欧式几何特征或是拓扑特征来作为视觉线索时, 动物总是首选拓扑特征(Zhu et al 2010)。之所以这样, 我们认为这是因为啮齿类的视网膜上没有中央凹, 初级视觉皮层发育还比较差, 很难接收和处理欧式几何的信息,

如角度,空间高频信息等。而拓扑信息并不需要这些精细的数据,只要判断有洞无洞,是否联通就行。

那么,哺乳动物的眼睛是怎么来检测环境的。如我们上边所说动物的形状知觉是很差的,要靠体形来分清虎或牛是很困难的。要分清形状,涉及到眼睛要能检测欧氏几何特征,这种功能只有在灵长类视觉皮层才很好地具备。非灵长类哺乳动物检测什么呢?我们在序言里已经讲过,我们的眼睛,包括哺乳动物的眼睛,对有洞、无洞很敏感,在一堆杂乱的图形中,只要有洞,就会很快被发现。为什么会这样呢?在探讨其原因前,我们来看几个事实:当婴儿出生时,大脑已经具有约 100~180 亿个神经细胞。出生以后,除神经细胞的体积会加大外,神经细胞连接的“突触”开始形成,三个月的时候数量达到高峰,6 个月 DNA 含量停止增加,3~4 岁神经髓鞘化基本完成。每个神经元接到信息以后,将对信息进行处理,处理后的信息通过传出神经通路传递到下一个神经元或者是机体的某个器官,在信息传递的过程中为了增加传递速度、或者保证传递路径的正确,而在传出神经的外面包裹了一层层由胶质细胞构成的髓鞘,这种包裹的过程叫神经髓鞘化。髓鞘使神经信息在沿神经纤维传导时速度加快,并保证其定向传导。髓鞘化是新生儿的神经系统发展必不可少的过程。新生儿出生时已经完成了 50% 的神经髓鞘化,出生后到 3 岁继续完成 70~80%。在新生儿初级视皮层发育还很不完全,一个多月时婴儿只能看清眼前 15-30 cm 内的物体,到了 3 个月时能固定视物,看清大约 75 cm 远的物体,视力约为 0.1。即使这样,研究发现在出生仅数天的新生儿对面孔的识别能力已经很好了,远远超过他们识别物体的能力,他们能准确识别父母的脸孔(Quinn et al, 1997; Turati et al, 2003;),这就提示新生儿对面孔的识别可能并不依赖于初级视觉皮层,而且为什么在新生儿就会有那么强的面孔识别能力,按照进化的原理,这些优先发展的功能一定和个体的生存息息相关。一些进一步的研究表明,人类的大脑对面孔的识别有一套特殊的机制。无独有偶,近年来人们发现就是这些新生儿对有洞,无洞也很敏感,当一个视觉刺激从无洞到有洞,或是从有洞到无洞,都能吸引新生儿的注意力,使他注视这个发生了拓扑变换的视觉刺激。

拓扑学虽然在 200 年前就出现了,但至今仍是一门鲜活的数学分支。对于图形的几何性质探讨,拓扑学与几何学的范畴不尽相同,在拓扑数学中,其计算的对象在尺寸上没有大小,长短这个概念,在形状上没有方圆之区别,拓扑学实际

上研究的是物体在时空变化过程中的不变性和连续性。眼睛在检测环境变化时，如果背景上出现一个物体，从拓扑学的定义看，环境发生了拓扑变化，相反，如果背景上消失了一个物体，从拓扑学看，也是发生了拓扑变化。而在实际情况中，环境的变化，可能意味着危险的到来。所以动物视觉检测拓扑变换的能力实际上是动物天生的一种防御和自我保护的能力。新生儿对拓扑变换的敏感实际上是一种自卫的本能。通过我们的实验，我们发现人和动物对洞有着一种天生的辨别优势，而且这种和洞相关的优势似乎是和面孔识别密切相关的，从这点看，洞的优势也许也和个体的生存密切相关。

我们考虑这种密切相关大概可以分为下面几点：

1. 恐惧
2. 自卫
3. 面孔识别

在我们的第三个实验中，利用皮电技术，我们首次发现了人类对洞有种本能的恐惧，这是为什么？在进化上，各个进化特征都是和物种的生存繁衍息息相关的，很少有无关的性状会得到自然的选择，也许有些现在看来好像是中性的形状，将来或许会发现该性状是重要的。从视觉通路的演化来看，我们现有的皮层视觉通路，即视网膜，外膝体，初级视觉皮层通路主要是起于灵长类，而灵长类起源于 5000 万年前，也就是说这条通路只有 5000 万年的历史，那么皮层下通路存在于非灵长类哺乳动物中，哺乳动物存在大约有一亿多年的历史，因此，这条通路至少存在了亿年。我们前边已经讲过，非灵长类哺乳类的眼睛不是用来看世界的，而是用来检测环境的变化的，因为这种变化可能给动物带来杀身之祸，物种为了躲避危险，在演化中建立了一套防御机制，这些机制之一就是建立了恐惧感和由于恐惧感而带来的恐惧情绪，比如人类天生的就怕蛇，这是因为在侏罗纪，爬行动物是哺乳动物的天敌，因此，在哺乳动物的记忆里面已经固化了对爬行动物的恐惧记忆，在神经科学上，我们称这种记忆为遗传记忆(Sagan 1977)。再让我们来看皮层下通路中的几个重要脑结构的研究现状，研究发现杏仁核和恐惧性情绪关系最密切。损毁杏仁核后，个体不再有恐惧感，比如猴子是最怕蛇的，但如果切除杏仁核，猴子不再怕蛇，可以将蛇拿在手上把玩。在脑成像实验中，我们发现给被试观看具有恐惧表情的图片，其杏仁核将被明显地激活。另外一个皮层下视觉通路最重要的脑结构是上丘，在灵长类中，上丘被认为和眼动控制，尤其是

眼球的跳变有关,所以长期以来把其当作视觉系统来研究。但是人们忽视了一个问题,在非灵长类哺乳动物中,眼动并不明显,但上丘的相对体积却比灵长类的大得多,那么,它的作用是什么呢,近来我国科学家发现鼠的上丘和恐惧是密切相关的。他们利用光遗传技术刺激上丘,能明显改变鼠的恐惧行为。在另外一个脑结构,丘脑枕结节上,近来在猴子中的研究发现该结构和恐惧相关,给猴子看蛇的图像,明显激活了该结构上的神经元,因此这条皮层下通路传递的可能是恐惧相关的视觉信息。那么洞的视觉信息又怎么和恐惧联系在一起呢?考察发现,在人类中存在着不少对洞的恐惧现象,最典型的就是所谓的密集综合症,有的人看到密集的洞,如淋浴喷头的出水孔,聚集的昆虫或是莲蓬里的小孔就会恐惧恶心。还有的人对街道上的下水井,澡盆里的漏水口都会有莫名的恐惧。这种本能的情绪反应也许和这条皮层下通路有着某种关系,这一个问题也是我们研究要重点探讨的问题。那么为什么对洞会有惧怕情绪呢?我们推测在早期动物生活的环境中,一个洞,比如山洞,里面可能藏有致命的杀手,所以本能提醒动物对山洞要有戒备之心。另外,洞也可能是一个恐龙的血盆大口,当动物看见一个洞的时候,可能是一个张着血盆大口的动物正向它扑来,只有最快的反应才能逃脱死亡。在人和动物中,洞有可能意味着危险,所以皮层下通路对洞敏感可能是源于恐惧。

另一种可能性就是对洞的敏感源于自卫:在食物链上,动物总是处于捕食或被捕食的位置,在捕食过程中采取什么措施使得自己的损失最小,收获最多是物种生存繁衍的关键。在猫科动物中,动物在捕食时,总是采用从被捕食者后面进攻,而避免面对面进攻。在从背面进攻中,若被捕食者突然转头,捕食者并不会强行进攻,而是在不到1秒的时间内,突然中止进攻,变得较为安静。那么动物怎么判断它是面对还是背对敌手呢?显然是动物的面部,也就是五官,能看见对手的五官,意味着面对面,意味着危险,应该马上调整自己的策略,避免面对面对战斗带来的危险和损伤。动物也知道对方怕什么,当不得不面对面争斗时,动物总是睁大眼睛,张开大口,这样使自己脸上的洞尽量展示出来,这当然会给对方产生恐惧。

第三种可能是对洞的识别优势和面孔识别有关。在新生儿阶段,我们看外界的视觉还是在十分模糊的时候,我们就能清楚地辨别面孔和有洞无洞了,按照进化的原则来看,这两个过程不可能是无关的,仔细考察我们的面部,概括起来说我们的面孔是由7个洞所组成的,其中组成眼睛和嘴的三个洞是面孔的最显著特

点。在这三个洞中眼睛是最敏感的。几乎所有哺乳动物最怕的就是眼对眼的对视。当你和一个猴对视时，将导致猴巨大的恐惧而产生攻击行为。在人类，其眼球分为深色的瞳孔和浅色眼球，这样有利于感情的表达，比如是凝视着你，表示关注呢，还是视线转向其它方向表示对你的鄙视。而这种凝视在动物是一种危险的行为，可能是动物要对你发起进攻，所以动物的整个眼球都是深色的，模糊其视线，避免对视，使对方看不清对手是否在注视你。

除了眼睛外，动物的口也是传达信息的重要器官，动物在显示威力时往往是显示“血盆大口”，给对手一个警告。这一点毋庸细说。

我们最后再来看 Paul Maclean “三位一体脑”的概念，他认为我们的脑是由爬行动物脑、哺乳动物脑、理性脑所构成。它们按照演化顺序依次覆盖在已有的脑结构之上，如同考古遗址一样，时间上越早的遗址越位于底部。我们按照他的思路来看这几类动物的视觉：在爬行类，其眼睛主要对运动敏感，比如前边提到的蛙眼；到了非灵长类哺乳动物脑，其视觉系统主要对物体的拓扑性质敏感，尤其是对“洞”敏感；到了灵长类，视觉皮层突飞猛进的发育，视觉皮层对物体的欧式几何特征能够进行计算，使得我们产生了精细的视觉。但是我们并不因此就丧失了拓扑知觉的能力，而是在视知觉早期发挥着探测环境，警惕危险的重要作用。从这点来看，我们的脑在处理视觉信息上也是三位一体的：最早的脑-运动检测，后来的脑-拓扑性质检测，最新的脑-欧式几何特征的检测。这也许就是三位一体的视觉脑。

我们研究的这条视觉皮层下通路比起经典的视觉皮层通路在进化上古老得多，但对其解剖和功能得研究发现却是近 20 多年来才有较大的进展，究其原因主要是在过去近 80 年的时间里人们更多地关注了视觉皮层的结构和功能，而忽视了对皮层下通路的研究。直到近 30 年来，人们开始对意识、情绪等领域进行研究后，学者们才发现这条鲜为人知的视觉通路在我们的认知过程中有着重要的作用。在科技部先后两个 973 项目的资助和支持下，项目组对这条通路的功能有了新的发现，这就是它和拓扑视觉有着密切的关系。在这个发现的基础上，我们还有大量的问题待研究，比如，拓扑知觉为什么要和情绪，尤其是恐惧情绪的信息处理共享一条通路，这在生物进化上究竟有什么意义？我们为什么要先天性地具有对洞的快速反应能力？洞对物种和个体生存的意义是什么？这些问题都是有待回答的。

未来研究的思考:

统观已有的研究,我们不可能对未来的研究不做思考,对于拓扑视知觉的未来研究我们的考虑如下:

Hubel 和 Wiesel 对于视觉计算过程的发现,为脑的视觉处理绘制了一幅光明的图画,这幅图画在他们获诺贝尔奖之前得到了广泛的认可,然而就在这个理论即将划上句号的时候,我国学者提出了脑的视觉拓扑检测理论,这个理论的提出使得我们对视觉机制的研究有了更宽的视野。

自从格式塔理论建立后,尽管很多心理物理的实验表明其正确性,但在生理学上,一直没有直接的证据。与此相反,视觉的计算理论却是基于电生理学实验证据而建立起来的。近年来,对于颞叶在视觉拓扑检测中的作用逐渐引起人们的重视,脑成像研究表明了在意动过程中,颞叶一些区域出现兴奋性增加。这个发现为用电生理学研究格式塔理论提供了一个切入点。

我们以往的研究主要是从心理学和认知科学这个角度来进行的,现在的问题是,对于皮层下通路和腹侧颞叶在拓扑视知觉中的作用能否用传统的视觉生理学的方法来进行研究呢?之所以提出这样的问题,是因为经典的皮层视觉通路的研究就是用传统的视觉生理学的方法来进行的,也就是主要采用神经元单位放电记录技术来进行的,如果我们对拓扑视知觉的研究缺少了这方面的数据,那么其实实验结果就很难和皮层视觉通路的研究数据进行比较。因此,我们认为在未来的研究中,一定要用行为电生理方法,从细胞水平探讨皮层下通路和腹侧颞叶在其中的作用。有3个科学问题需要探讨,它们分别是:1.颞叶腹侧皮层(IT)中视觉拓扑特征检测神经元是否存在?2.颞叶 MT 区域在视觉长程似动过程中的作用。3.脑老化对视觉拓扑特征的影响。

1. 颞叶腹侧皮层(IT)中视觉拓扑特征检测神经元是否存在?

陈霖等利用 fMRI 方法对长程似动的脑机制进行研究,发现 IT 涉及到视觉似动,这提示对物体大范围信息处理的脑区可能不是初级视觉皮层,而是和初级视觉皮层相邻的腹侧颞叶视觉皮层。这个发现提出了这样一种可能,在视觉信息处理的早期阶段,除了枕叶初级视觉皮层, V2 等区域外,在颞叶上还存在另外一个区域,这个区域和初级视觉皮层, V2 不同的是,这里处理的是物体大范围的信息,而初级视觉皮层, V2 处理的是物体细节的信息。提出这样一种假设,主要是依据下面这些事实:

1) 在系统发育和个体发育过程中, 颞叶视觉皮层后部和枕叶后部的皮层是相邻的, 只是随着皮层发育, 皮层向后发育没有了余地, 于是枕叶后边的皮层发生了弯曲, 折向前下方, 形成了灵长类特有的颞叶皮层, 这样视觉信息处理系统朝两个方向发展, 一是从枕叶向顶叶, 额叶发展, 另一条是从枕叶向颞叶发展。经典理论认为朝顶额叶发展的功能同处理空间信息 (Where) 有关, 而朝颞叶发展的功能同处理物体信息 (What) 有关。而辨别一个物体, 首先要做的就是将其从背景中分离出来。所以我们的假设和经典理论并不矛盾。

2) 从感受野大小看, 初级视觉皮层的感受野是比较小的, 在猕猴的初级视觉皮层感受野仅为 1 度, 小的感受野像显微镜一样, 利于观察物体的精细结构。而 IT 的感受野则可达 10 度, 大感受野不利于精细结构的处理, 但像一个广角镜一样, 其“看”得更广, 这显然符合处理大尺度视觉信息的需要。

3) 一些研究表明, 在猕猴 IT 神经元对具有“洞”的视觉刺激图形的反应远比对无洞的刺激图形反应强烈。而有洞和无洞在拓扑性质上是完全不一样的。

4) 另一些研究表明视觉信息流并非一定是从丘脑外膝体经过初级视觉皮层再到达其它脑区。一些区域: 比如颞叶视皮层的视觉信息可能经过丘脑—杏仁核—颞叶视皮层这样一条路径传递, 甚至可能丘脑就直接和颞叶有联系。其证据是某些初级视觉皮层区损伤的病人虽然不能“看”见外部视觉刺激物, 如人的脸, 但能“猜”到人脸的表情。研究表明, 这些视觉信息能够到达杏仁核。这就提示脑内视觉信息处理是一个平行处理过程, 从丘脑开始就将不同的视觉信息平行地送到不同脑区处理, 而不是先到初级视觉皮层后, 才开始分野。

因此, 我们进一步假设, 脑内处理视觉大范围信息的脑结构和处理视觉细节的脑结构平行地从丘脑获得信息, 而不是从外膝体经枕叶初级视觉皮层再到达颞叶, 且处理视觉大范围的脑区可能获得的信息比处理细节的脑区获得信息的潜伏期要更短, 这样一块皮层将视觉信息从背景中分离出来, 形成粗放的轮廓, 处理细节的皮层再在这个轮廓中构建出细节, 这样在脑内重构出一幅精神图像。事实上已有的证据表明了杏仁核在指导眼睛对细节的搜索上具有重要的作用。

2. 颞叶 MT 区域在视觉长程似动过程中的作用

MT 是位于顶枕颞叶交界部分的皮层区域, 电生理研究表明, 这块皮层和视觉运动知觉有关。目前不知道在似动过程中, 这块区域是否也参与了似动的形成。对这个问题的探讨能使得我们对似动机理有深刻的理解。从似动情况分析, 首先

似动对欧式几何变换不敏感，而对拓扑变换敏感。在真实运动中，尤其是在视觉流（迎观察者而来的运动物体）运动模式下，运动的元素从小变大，在欧式几何上是变化的，但在拓扑性质上无变化。从似动的情况看，长程似动是在较大的距离内仅有两个视觉刺激，一个在起点，一个在终点。而短距离似动，两个视觉刺激相距较近，一幅似动由若干刺激构成，如电视机中的活动图像其实都是由每秒几十个似动点所构成。而这类似动是可以激活 MT 的神经元的。我们预计，长程似动应该能在 MT 上激活神经元，而如果将似动的元素都换成拓扑变换的元素，我们预测神经元的反应即使对短程似动都将变弱和消逝。事实上，不管其研究结果和我们的预测是否相似，它都能大大增加我们对似动原理和 MT 功能的了解。

3. 脑老化对视觉拓扑特征的影响

我们先前的工作已经表明了，在脑衰老过程中，枕叶初级视觉皮层由于伽马氨基丁酸缺乏而导致了视觉功能的异常。我们推测这些异常主要是中间神经元抑制调节功能减低所引起的。我们不清楚衰老对拓扑视觉影响较小的神经机制。我们推测：

- 1) 根据原先的研究，拓扑视觉是一个很基本的视觉过程，没有拓扑视觉就不可能将物体从背景中提取出来。无论在个体发育还是在系统发育中拓扑视觉均发生很早，如果这点是正确的话，这种基本功能应该比精细视觉受衰老的影响为小。
- 2) 初级视觉皮层的精细视觉受伽马氨基丁酸的调制，我们推测这种调制主要通过中间神经元。而对物体和背景的检测是一个粗放的检测，中间神经元在其间可能不会有很重要的作用，从这点看我们在初级视觉皮层上发现的那种因伽马氨基丁酸功能不足引起的视觉功能退化在拓扑视觉中应该不会明显。
- 3) 在脑的个体发育过程中，大脑皮层较皮层下结构较早出现退行性变化，而我们知道大脑皮层对拓扑知觉的信息处理并不重要，负责拓扑知觉信息处理的主要是皮层下结构，而这些结构比皮层退化得较晚。因此，从理论上讲，衰老对拓扑知觉影响应该是较少的，我们需要从细胞水平，通过神经电生理实验来证实。

我们最终要回答的关键科学问题是：脑内视觉拓扑特征检测的脑机制是什么？它和脑的精细视觉检测机制之间是什么样的关系。我们现在的研究可能导致视觉研究的一个重大突破：Hubel 和 Wiesel 对于视觉计算过程的发现，为脑的视觉处理绘制了一幅图画，但 Hubel 和 Wiesel 的理论并非是终结的，它和很多心理物理的实验结果并不吻合，而这些心理物理实验则支持格式塔理论，我们

的研究可能导致这样一个结果，它可将 Hubel, Wiesel 的发现和格式塔理论统一起来。

研究工作的创新性

我们的研究是在两个国家 973 项目（《特征捆绑和不变性知觉的脑认知功能成像》2005-2010《和认知的基本单元》2011-2016）支持下进行的，要回答的关键科学问题是：脑内视觉拓扑特征检测的脑机制是什么？它和脑的精细视觉检测机制之间是什么样的关系。我们的研究填补了半个多世纪以来被忽视了的，但在哺乳动物中广泛存在的皮层下视觉信息处理研究的空白。并且有了重要的研究进展，发现了这条通路和拓扑视知觉有着密切的关系。

至此，论文写作已经到了尾声，这标志着我的博士研究生生涯也接近尾声了，在读博的这六年里，因为癌症，我已经做了三次及其艰难的，每次超过 8 小时的大手术，经历了多次化疗的痛苦，原来以为无法毕业了，但今天当我的毕业论文写到这里时，我意识到这不是个人的论文，这是我们这个团队的论文。另外，在老师，同学，家人的鼓励，帮助下，我战胜了困难，战胜了我自己，这个意义远超过了获得博士学位的意义。

总参考文献

- Alpers GW. et al. Attention and amygdala activity: an fMRI study with spider pictures in spider phobia. *J. Neural Transm*: 2009, 116: 747-757.
- Amaral D, Behniea H, Kelly JL. Topographic organization of projections from the amygdala to the visual cortex in the macaque monkey. *Neuroscience*: 2003, 118: 1099-1120.
- Anders S. et al. Parietal somatosensory association cortex mediates affective blindsight. *Nature Neurosci*: 2004, 7: 339-340.
- Anders S et al. When seeing outweighs feeling: a role for prefrontal cortex in passive control of negative affect in blindsight. *Brain*. 2009, 132: 3021-3031.
- Anderson AK, Phelps EA. Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events. *Nature*: 2001, 411: 305-309.
- Anderson AK. Affective influences on the attentional dynamics supporting awareness. *J. Exp. Psychol. Gen*: 2005, 134: 258-281.
- Anderson AK, Christoff K, Panitz D, De Rosa E, Gabrieli JD. Neural correlates of the automatic processing of threat facial signals. *J. Neurosci*: 2003, 23: 5627-5633.
- Andrew RJ. Changes in visual responsiveness following intercollicular lesions and their effects on avoidance and attack. *Brain Behav. Evol*: 1975, 10: 400-424.
- Aue T, Hoeppli ME, Piguet C, Sterpenich V, Vuilleumier P. Visual avoidance in phobia: particularities in neural activity, autonomic responding, and cognitive risk evaluations. *Front Hum Neurosci*: 31, 7:194.
- Azzopardi P, Cowey A. Is blindsight like normal, near-threshold vision? *Proc. Natl Acad. Sci. USA*: 1997, 94: 14190-14194.
- Baron-Cohen S et al. The amygdala theory of autism. *Neurosci Biobehav Rev*: 2000, 24: 355-364.
- Beck DM, Rees G, Frith CD, Lavie N. Neural correlates of change detection and change blindness. *Nature Neurosci*: 2001, 4: 645-650.
- Berns GS, Cohen JD, Mintun MA. Brain regions responsive to novelty in the absence of awareness. *Science*: 1997, 276: 1272-1275.
- Bishop SJ, Duncan J, Lawrence AD. State anxiety modulation of the amygdala response to unattended threat-related stimuli. *J. Neurosci*: 2004, 24: 10364-10368.
- Breiter HC. et al. Response and habituation of the human amygdala during visual processing of facial expression. *Neuron*: 1996, 17: 875-887.
- Calder AJ, Lawrence AD, Youn AW. Neuropsychology of fear and loathing. *Nature Rev. Neurosci*: 2001, 2: 352-363.
- Carlson JM, Reinke KS, Habib R. A left amygdala mediated network for rapid orienting to masked fearful faces. *Neuropsychologia*: 2009, 47: 1386-1389.
- Carlsson K, et al. Fear and the amygdala: manipulation of awareness generates differential cerebral responses to phobic and fear-relevant (but nonfeared) stimuli. *Emotion*: 2004, 4: 340-353.

- Chen L, Zhang SW, Srinivasan M. Global perception in small brains: Topological pattern recognition in honeybees. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*: 2003, 100: 6884-6889.
- Chen L. The topological approach to perceptual organization. *Visual Cognition*: 2005, 12: 553-637.
- Chen L. Topological Structure in visual perception. *Science*: 1982, 218: 699-700.
- Chen LW, Zhou. Holes in illusory conjunctions. *Psychonomic Bulletin and Review*: 1997, 4: 507-511.
- Chen Sidi, Benjamin H, Krinsky, Manyuan Long. New genes as drivers of phenotypic evolution *Nat Rev Genet*: 2013, 14(9): 645-660
- Cohen JD, Castro-Alamancos MA. Early sensory pathways for detection of fearful conditioned stimuli: tectal and thalamic relays. *J. Neurosci*: 2007, 27: 7762-7776.
- Corthout E, Hallett M, Cowey A. Early visual cortical processing suggested by transcranial magnetic stimulation. *Neuroreport*: 2002, 13: 1163-1166.
- Corthout E, Uttl B, Walsh V, Hallett M, Cowey A. Timing of activity in early visual cortex as revealed by transcranial magnetic stimulation. *Neuroreport*: 1999, 10: 1-4.
- Corthout E, Uttl B, Ziemann U, Cowey A, Hallett M. Two periods of processing in the (circum) striate visual cortex as revealed by transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia*: 1999, 37: 137-145.
- Critchley HD, Mathias CJ, Dolan RJ. Fear conditioning in humans: the influence of awareness and autonomic arousal on functional neuroanatomy. *Neuron*: 2002, 33: 653-663.
- Damasio AR. *Descartes' Error: Emotion, Reason, and the Human Brain*. G. P. Putnam's Sons, New York, 1994.
- Darwin Charles. *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. John Murray Pub. 1872.
- Gelder B, Hadjikhani N. Non-conscious recognition of emotional body language. *Neuroreport*: 2006, 17: 583-586.
- Gelder B et al. Beyond the face: exploring rapid influences of context on face processing. *Prog. Brain Res*: 2006, 155: 3-48.
- Dimberg U, Thunberg M, Elmehed K. Unconscious facial reactions to emotional facial expressions. *Psychol. Sci*: 2000, 11: 86-89.
- Du Xiaoming, Ke Zhou, Lin Chen. Different temporal dynamics of topological and projective geometrical perceptions in primary visual cortex: a TMS study. *J. Vision*: 2011, 11(11): 863.
- Edmiston EK, McHugo M, Dukic MS, et al. Enhanced Visual Cortical Activation for Emotional Stimuli is Preserved in Patients with Unilateral Amygdala Resection. *J Neurosci*: 2013, 3, 33(27):11023-11031.
- Esteves F, Dimberg U, Ohman A. Automatically elicited fear: conditioned skin conductance responses to masked facial expressions. *Cogn. Emot.* 8, 9-108 (1994).
- Gelder, B. & Hadjikhani, N. Non-conscious recognition of emotional body language. *Neuroreport*

- 17, 583–586 (2006).
- Georgiou GA. et al. Focusing on fear: attentional disengagement from emotional faces. *Vis. Cogn*: 2005, 12: 145-158.
- Gothard Katalin M. The amygdalo-motor pathways and the control of facial expressions, *Front Neurosci*: 2014, 8: 43.
- Glascher J, Adolphs R. Processing of the arousal of subliminal and supraliminal emotional stimuli by the human amygdala. *J. Neurosci*: 2003, 23: 10274-10282.
- Grieve KL, Acuna C, Cudeiro J. The primate pulvinar nuclei: vision and action. *Trends Neurosci*: 2000, 23: 35-39.
- Hadad BS, Kimchi R. Developmental trends in utilizing perceptual closure for grouping of shape: Effects of spatial proximity and collinearity. *Attention, Perception, Psychophys*: 2006, 68:1264-1273.
- Hamm AO. et al. Affective blindsight: intact fear conditioning to a visual cue in a cortically blind patient. *Brain*: 2003, 126: 267-27.
- Harting JK, Huerta MF, Hashikawa T, van Lieshout DP. Projection of the mammalian superior colliculus upon the dorsal lateral geniculate nucleus: organization of tectogeniculate pathways in nineteen species. *J. Comp. Neurol*: 1991, 304: 275-306.
- Haynes JD, Rees G. Predicting the orientation of invisible stimuli from activity in human primary visual cortex. *Nature Neurosci*: 2005, 8: 686-691.
- Hendler T. et al. Sensing the invisible: differential sensitivity of visual cortex and amygdala to traumatic context. *Neuroimage*: 2003, 19: 587-600.
- Holmes A, Vuilleumier P, Eimer M. The processing of emotional facial expression is gated by spatial attention: evidence from event-related brain potentials. *Brain Res. Cogn. Brain Res*: 2003, 16: 174-184.
- Isbell LA. Snakes as agents of evolutionary change in primate brains. *J. Hum. Evol*: 2006, 51: 1-35.
- Jarvis ED. et al. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Rev. Neurosci*: 2005, 6, 151-159.
- Johnson MH. Subcortical face processing. *Nature Rev. Neurosci*: 2005, 6: 766–774.
- Jolij J, Lamme VA. Repression of unconscious information by conscious processing: evidence from affective blindsight induced by transcranial magnetic stimulation. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*: 2005, 102:10747-10751.
- Jolkkonen E, Pikkarainen M, Kemppainen S, Pitkanen A. Interconnectivity between the amygdaloid complex and the amygdalostriatal transition area: a PHA-L study in rat. *J. Comp. Neurol*: 2001, 431: 39-58.
- Jones EG, Burton, HA. Projection from the medial pulvinar to the amygdala in primates. *Brain Res*: 1976, 104: 142-147.
- Juruena, MF. et al. Amygdala activation to masked happy facial expressions. *J. Int. Neuropsychol.*

- Soc: 2010, 16: 383-387.
- Kentridge RW, Heywood CA, Weiskrantz L. Spatial attention speeds discrimination without awareness in blindsight. *Neuropsychologia*: 2004, 42: 831-835.
- Killgore WD, Yurgelun-Todd, DA. Activation of the amygdala and anterior cingulate during nonconscious processing of sad versus happy faces. *Neuroimage*: 2004, 21: 1215-1223.
- Kim MJ. et al. Behind the mask: the influence of mask-type on amygdala response to fearful faces. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci*: 2010, 10 (doi:10.1093/scan/nsq014).
- Koch C, Tsuchiya N. Attention and consciousness: two distinct brain processes. *Trends Cogn. Sci*: 2007, 11: 16-22.
- Kordower JH, Piecinski P, Rakic P. Neurogenesis of the amygdaloid nuclear complex in the rhesus monkey. *Brain Res. Dev. Brain Res*: 1992, 68: 9-15.
- Krolak-Salmon P, Henaff MA, Vighetto A, et al. Early amygdala reaction to fear spreading in occipital, temporal, and frontal cortex: a depth electrode ERP study in human. *Neuron*: 2004, 42: 665-676.
- Kryklywy JH, Nantes SG, Mitchell DG. The amygdala encodes level of perceived fear but not emotional ambiguity in visual scenes. *Behav Brain Res*: 2013, 13: 396-404.
- LeDoux JE. *The Emotional Brain*. Simon & Shuster, New York, 1996.
- LeDoux JE. *The Emotional Brain: The Mysterious Underpinnings of Emotional Life* (New York: Simon & Schuster) (1996).
- LeDoux Joseph E. EVOLUTION OF HUMAN EMOTION: A View Through Fear, *Prog Brain Res*: 2012, 195: 431-442.
- Leventhal AG, Wang Y, Pu M, Zhou Y, Ma Y. GABA and its agonists improved visual cortical function in senescent monkeys. *Science*: 2003, 2; 300(5620):812-5.
- Liddell BJ. et al. A direct brainstem-amygdala-cortical 'alarm' system for subliminal signals of fear. *Neuroimage*: 2005, 24: 235-243.
- Liddell BJ, Williams LM, Rathjen J, Shevrin H, Gordon EA. temporal dissociation of subliminal versus supraliminal fear perception: an event-related potential study. *J. Cogn. Neurosci*: 2004, 16: 479-486.
- Linke R, De Lima AD, Schwegler H, Pape HC. Direct synaptic connections of axons from superior colliculus with identified thalamo-amygdaloid projection neurons in the rat: possible substrates of a subcortical visual pathway to the amygdala. *J. Comp. Neurol*: 1999, 403: 158-170.
- Lyon DC, Nassi JJ, Callaway EM. A disynaptic relay from superior colliculus to dorsal stream visual cortex in macaque monkey. *Neuron*: 2010, 65: 270-279.
- Mack A, Rock I. *Inattentional Blindness* MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 1998.
- Marco T, Beatrice G. Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nat Rev Neurosci*: 2010, 11(10): 697-709.
- Marr D, *Vision*. New York: Freeman Publisher, 1982.

- Meng QL, B Li, N Liu, Ma YY. Topological perception in people with different age. *Acta Biophysica Sinica*: 2006, 22(Suppl.2): 87.
- Meng Qianli, Ding Cui, Ke Zhou, Lin Chen, Yuanye Ma. Advantage of Hole Stimulus in Rivalry Competition *PLoS One*: 2012, 7(3): e33053.
- Morris JS. et al. A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain*: 1998, 121: 47-57.
- Morris JS, de Gelder B, Weiskrantz, Dolan RJ. Differential extrageniculostriate and amygdala responses to presentation of emotional faces in a cortically blind field. *Brain*: 2001, 124: 1241-1252.
- Morris JS, Ohman A, Dolan RJ. A subcortical pathway to the right amygdala mediating 'unseen' fear. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*: 1999, 96: 1680-1685.
- Morris JS, Ohman A, Dolan RJ. Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*: 1998, 393: 467-470.
- Panksepp J. *Affective Neuroscience*. Oxford Univ. Press, New York, 1998.
- Pasley BN, Mayes LC, Schultz RT. Subcortical discrimination of unperceived objects during binocular rivalry. *Neuron*: 2004, 42, 163-172.
- Pessoa L, Adolphs R. Emotion processing and the amygdala: from a 'low road' to 'many roads' of evaluating biological significance. *Nat Rev Neurosci*: 2010, 11(11): 773-83.
- Pegna AJ, Khateb A, Lazeyras F, Seghier ML. Discriminating emotional faces without primary visual cortices involves the right amygdala. *Nature Neurosci*: 2005, 8: 24-25.
- Phelps EA, LeDoux JE. Contributions of the amygdala to emotion processing: from animal models to human behavior. *Neuron*: 2005, 48: 175-187.
- Quinn PC, Brown CR, Streppa ML. Perceptual organization of complex visual configurations by young infants. *Infant Behav Dev*: 1997, 20:35-46.
- Rinn WE. The neuropsychology of facial expression: a review of the neurological and psychological mechanisms for producing facial expressions. *Psychol. Bull*: 1984, 95: 52-77.
- Rodman HR, Gross CG, Albright TD. Afferent basis of visual response properties in area MT of the macaque. II. Effects of superior colliculus removal. *J. Neurosci*: 1990, 10, 1154-1164.
- Romanski LM, Giguere M, Bates JF, Goldman-Rakic PS. Topographic organization of medial pulvinar connections with the prefrontal cortex in the rhesus monkey. *J. Comp. Neurol*: 1997, 379: 313-332.
- Sagan Carl Edward. *The Dragons of Eden: Speculations on the Evolution of Human Intelligence*. 1st ed. New York: Random House. ISBN 0-394-41045-9, 1977.
- Shipp S. The functional logic of cortico-pulvinar connections. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*: 2003, 358: 1605-1624.
- Simion F, Valenza E, Umiltà C, Dalla Barba B. Preferential orienting to faces in newborns: a temporal-nasal asymmetry. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform*: 1998, 24: 1399-1405.
- Sweeny Timothy D, Satoru Suzuki, Marcia Grabowecky, Ken A. Detecting and Categorizing

- Fleeting Emotions in Faces Paller Emotion. Emotion: 2013, 13(1): 76-91.
- Turati C, Simion F, Zanon L. Newborns' perceptual categorization for closed and open geometric forms. *Infancy*: 2003, 4: 309-325.
- Turing AM. "On Computable Numbers, with an Application to the Entscheidungsproblem". *Proceedings of the London Mathematical Society*: 1937, 2, 42:230-265.
- Turing AM. "On Computable Numbers, with an Application to the Entscheidungsproblem: A correction". *Proceedings of the London Mathematical Society*, 1938.
- Ungerleider LG, Haxby JV. 'What' and 'where' in the human brain. *Curr Opin Neurobiol*: 1994, 4(2): 157-165.
- Ward R, Danziger S, Bamford S. Response to visual threat following damage to the pulvinar. *Curr Biol* 2005, 15: 571-573.
- Weiskrantz L. *Blindsight: a case study and implications*. Oxford: Clarendon Press, 1986.
- Weizenbaum, Joseph. *Computer Power and Human Reason*. London: WH. Freeman. ISBN 0-7167-0463-3, 1976.
- Yang Li-Chuan, Ping Ren , Yuan-Ye Ma. Anodal transcranial direct-current stimulation over the right dorsolateral prefrontal cortex influences emotional face perception. *Neuroscience Bulletin* 2018, (In Press)
- Yang Zetian, Zonglei Zhen, Lijie Huang, et al. Neural Univariate Activity and Multivariate Pattern in the Posterior Superior Temporal Sulcus Differentially Encode Facial Expression and Identity *Sci Rep*. 2016; 6: 23427. Published online 2016 Mar 21. doi: 10.1038/srep23427)
- Zhang J, Zhu W, Ding X, Zhou C, Hu X, & Ma Y. Different masking effects on "hole" and "no-hole" figures. *Journal of Vision*: 2009, 9(9), 6: 1-14.
- Zhu J, Guo XY, Ma Y, Ren F. Different topological properties pattern recognition in Mice. *Progress in Biochemistry and Biophysics*: 2010, 37(6): 613-617.
- Zhuo Y. et al. Contributions of the visual ventral pathway to long-range apparent motion. *Science*: 2003, 299(5605): 417-420.

综述

上丘---丘脑枕结节---杏仁核环路与意识下视觉信息处理

杨丽川

在灵长类，视觉信息的皮层处理是最主要的视觉信息处理方式。皮层视觉信息处理的第一步发生在枕叶。其从同侧丘脑外膝体获取输入信息。上个世纪后期，一些学者提出视觉信息到达初级视觉皮层后，又从初级视觉皮层分出两条通路，一条是背侧通路，处理“where”的信息，一条是腹侧通路，处理“what”的信息，这条处理“what”信息的通路被认为和物体识别有关（Ungerleider et al, 1994）。一个占主导地位的观点认为无论是 where，还是 what 的视觉信息，从丘脑上来后一定要先经过初级视觉皮层，然后分别在背侧大脑皮层和腹侧大脑皮层进行处理。然而一些研究发现，除了 where 和 what 的信息外，脑内的一些视觉信息并不一定要来自初级视觉皮层。为了说明这个问题，我们先看所谓的盲视实验（Blind sight test）。

1 盲视实验

一些患者的部分初级视觉皮层由于中风等原因失去了功能，他们自述不能看见外界物体，但此时若给他们呈现一些能引起恐惧的图片。如失火现场的图片，同时测量他们的心率，皮肤电阻等和情绪反应有关的指标，就会发现他们出现了不自觉的恐惧情绪反应，这表明即使被试初级视觉皮层受损，自述不能看见物体，但仍有一定的物体识别能力（Mark, 2005）。这类研究称为盲视实验。再看一个例子：牛津大学实验心理学家 Weiskrantz 做过这样的实验，受试者也是前述的视觉皮层出问题的患者。在英文中，单词“BANK”是个多义词，有“水坝”的意思，也有“银行”的意思。此时在受试者眼前呈现单词“WATER”（水）或者是“MONEY”（钱），同时要其解释 BANK 的意思，非常有趣地是，尽管这些受试者表示他们什么都没看见，但若呈现的词是“MONEY”，他们会有较大的概率将 BANK 解释为银行，类似地，若是呈现“WATER”，他们则多解释为水坝。显然，这些“看不见”的信息影响了他们的思维和抉择（Weiskrantz, 1986）。那么这些信息是怎样在脑内进行处理的呢？

2 视觉皮层下通路

近十多年来,随着脑与意识的研究,使得科学家花较多的精力来研究那些进入了脑,但却没有意识到的信息在脑内是怎么处理的,以及这个过程的脑机制。近年的一些研究表明,除了经典视觉皮层通路外,脑内还存在着数条所谓的视觉皮层下通路(陈珊珊,蔡厚德,2015),其中一条起自视网膜,视网膜的信息传至中脑的上丘,再经丘脑枕结节至杏仁核(Morris, et al, 1998, 1999, 2001; Pasley, 2004; LeDoux, 1996)。在本文中,我们所谈的视觉皮层下通路仅仅是指这条通路。这条通路由三个皮层下核团组成,包括上丘(superior colliculus),丘脑枕结节(pulvinar)和杏仁核(amygdala)

上丘是位于中脑上的一个古老结构,是视网膜以后视觉信息处理的第一个核团,它直接接受来自于视网膜的信息,主要被低空间频率和情绪相关的视觉刺激所激活。当初级视觉皮层功能异常时,上丘对于视觉信息的处理不会被干扰,它还有一个特点,即对意识下知觉不到的情绪视觉刺激尤其敏感(Liddell, 2005, William, 2006, Gelde & Hadjikhani, 2006, 2005; Morris, 2001)。

丘脑枕结节是该通路视觉信息处理的第二个核团,主要被较强的视觉信息所激活,但同时也能被意识下的情绪相关视觉信息所激活。丘脑枕结节也和注意的调节有关(Gelde, Hadjikhani, 2005; Morris, 2001; Jones et al, 1976; Romanski et al, 1997; Shipp et al, 2003; 陈珊珊,蔡厚德,2015)。丘脑枕结节受损时,对于意识上的情绪相关视觉刺激导致的注意捕获会受到影响。但还不清楚在灵长类,是否丘脑枕结节的损伤会影响情绪视觉刺激传输到杏仁核?

杏仁核是这个通路的最后一个驿站,是这条通路中被最广泛研究的脑结构,它主要负责情绪(主要是负面情绪,如恐惧情绪等)的信息处理,尤其是意识下的情绪处理(Phelps, LeDoux, 2005; Whalen, Phelps, 2004; Critchley et al 2002; Damasio et al 1994; Juruena et al 2010; Pasley et al 2004)。杏仁核包括12个亚核团,主要接受来自于两方面的信息,一方面来自于感觉皮层的信息,一方面来自于皮层下核团的信息(Phelps, LeDoux, 2005)。通常杏仁核被认为可以快速处理外界环境中的一些危险信息(Williams, 2006; Pasley, 2004; Krolak-Salmon et al, 2004)。在猴子的研究中发现,在60ms内,杏仁核就可以对复杂物体的视觉信号有反应。利用核磁共振脑成像的技术追踪皮质受损病人脑内白质纤维走向,发现视觉皮层下通路的神经纤维的数量有所增加,

而且这三个核团形成了一个环路结构(Tamietto, 2010)。这对于皮层下通路的存在是一个有力的证据。

视觉皮层下通路在人和一些动物上已经有了较多的研究(Harting, 1991; 李晓媛, 2016; Liddell et al 2005, 2004; Linke et al 1999; Lyon, et al 2010; Ward, et al 2005)。大量的脑成像, 临床研究也确认了皮层下通路对于意识上, 意识下视觉信息的快速处理(Glascher et al, 2003; Grieve et al, 2000; Pessoa et al, 2010)。这条通路的一个特点就是能在意识下处理非精细的视觉信息, 而意识之上的, 精细的视觉信息处理则依赖于经典皮层视觉通路。研究表明, 在大多数的情况下, 杏仁核对输入的信息进行快速分析, 看是否外界存在危险因子, 是否需要迅速做出行为反应(Arnold, 1960; Lazarus, 1966, 1991; Ekman, 1977, 1992; Leventhal, Scherer, 1987; Ellsworth, 1991; Scherer, 1991; Pessoa et al, 2010; Aue, 2013)。杏仁核对于来自丘脑信息的处理比较快, 这种来自于皮层下的信息能迅速对环境中的危险做出反应, 这对生存是很重要的。

在早期知觉过程中, 杏仁核接受了关于情绪的信息, 然后投射到感觉皮层进一步调节注意和知觉。有研究发现, 当出现新的情绪刺激的时候, 视觉皮层的兴奋会加强。而且这种加强的视觉皮层的兴奋和杏仁核的兴奋是相关的。临床研究发现, 在杏仁核有损伤的病人身上这种现象就消失了(Bechara, 1995)。大量情绪相关的视觉研究, 特别是对恐惧面孔的研究还提示这条皮层下通路主要处理表情相关的视觉信息, 如人脸的表情(徐晓东, 刘昌, 2008; Rinn et al 1984; Morris 1998; Mark J, 2005; Marco, Beatrice, 2010)。Mona 等人(2014)利用脑磁图记录了人在快速分析表情时的脑的活动, 结果发现杏仁核在这种分析中发挥着重要的作用, 其实, 这种面孔信息的处理, 不仅仅是发生在杏仁核, 也发生在上丘和丘脑枕结节上(Minh et al, 2016), Minh 等发现, 不像皮层上的面孔神经元对面孔特征有着很精细的编码, 上丘和丘脑枕结对面孔的细节编码则很粗放。在灵长类动物, 面孔, 表情等信息对个体的生存是很重要的, 新近的研究表明, 在胚胎期, 胎儿就对类似脸的图形产生了偏好。出生若干小时后, 新生儿就具有了面孔识别的能力(Turati et al, 2003), 而此时的初级视觉皮层还远远没有发育成熟, 新生儿对物体局部特征的识别还很差。

3 拓扑视知觉和皮层下通路

这条皮层下通路除了上述的功能外，它还有什么功能？在这里值得注意的是，Zhuo 等（2003）的研究发现，在人类，前颞叶是负责一种早期视知觉，即拓扑知觉（Chen 2005）加工的区域。并且这种处理拓扑性质的能力并不需要初级视觉皮层参与（Du et al, 2010; Wang et al 2007; Zhang et al, 2009）。这些研究表明了颞叶的视觉拓扑信息并非仅来自初级视觉皮层，可能还接收来自其它脑结构的信号。这里，我们将介绍我们的一些研究结果，这些结果提示皮层下通路在早期视知觉（如拓扑知觉）中，可能扮演着重要的角色。

1) 视觉皮层退化不影响拓扑视知觉：我们考察了不同年龄阶段的人对拓扑不变性质（洞、内外关系以及连通性）和局部几何性质的知觉差异。我们的结果显示对于拓扑知觉，年龄因素并没有很大的影响，而对于局部几何性质的知觉，随着年龄的增长，辨别能力逐渐低下。这说明人的拓扑知觉依靠的不仅仅是初级视觉皮层，因为随着年龄的增长，初级视皮层功能会出现明显的衰退（Leventhal et al 2003）。

2) 对“洞”的知觉过程的研究：“洞”是拓扑学中一个重要的概念。一般情况下，拓扑差异最可能表现在“洞”的差异上，比如，“有无洞”和“几个洞”。探讨视觉系统在处理“洞”的信息和处理线段的信息上的异同，可能对我们了解拓扑知觉是重要的（Chen 2005）。目前有实验证明，“洞”的视觉性质是一种整体的性质，可以作为一个独立的整体性质被抽提出来，而不是简单各种局部成分的加和。在婴儿的研究中发现，出生两到三天的婴儿就已经可以对于“洞”的性质进行辨别，然而这个时候视觉皮层还远没有发育好（Turati et al, 2003）。

我们的问题是：“洞”的信息加工是否通过初级视皮层？为此（a）我们首先在成人上探讨了个体对洞的辨别反应速度，结果发现对洞的反应速度远比对线段朝向等局部特征的反应为快。（b）在行为学的基础上，我们利用电生理 ERP 的方法，探讨洞和线段所诱发的脑电特征，结果我们发现洞所诱发的 ERP 中的 N1 成分较非洞的视觉刺激所引起的为小。而非洞的视觉刺激更多的激活初级视觉皮层的 N1 成分（Zhang et al, 2009）。（c）在另外一个实验中，我们用经颅磁刺激（TMS）技术干扰初级视觉皮层，看这种干扰是否会影响初级视觉皮层对洞和非洞的信息处理。结果发现在视觉刺激出现后 30ms 或 100ms 时，干扰视觉皮层的功能并没有影响对“洞”的知觉，而显著的影响了对“非洞”的知觉。实验结果说明，与非洞相比，洞的信息处理过程不依赖于初级视觉皮层。

3) 视觉皮层功能减弱不影响拓扑视知觉: 在另外一个研究中, 我们利用人类弱视患者初级视皮层功能缺陷的特点, 来进一步证实初级视觉皮层在拓扑知觉中的非重要性。结果发现, 初级视觉皮层受损的弱视儿童辨别局部几何性质的能力要显著低于健康组的儿童。而对于洞的辨别, 两组之间没有显著性的差异。

以上这些证据清晰地说明局部特征检测和拓扑特征检测在脑中是分离的。因此, 我们认为皮层下通路的功能并不仅限于对情绪相关的视觉信息处理, 而是有着更为广泛和基本的功能, 比如对视觉信息的整体性质进行早期的快速加工处理。

4 皮层下通路的生物学意义

那么, 皮层下通路的生物学意义是什么呢? 我们知道非灵长类哺乳动物大脑新皮层发育是相对较差的, 前额叶, 颞叶, 顶叶分化也不完全。这类动物的视觉也是不发达的, 嗅觉和听觉占了相对主导的地位。一些学者认为在侏罗纪, 肉食性的爬行动物, 如恐龙称霸地球, 哺乳动物常常是被捕食的对象, 因为恐龙是昼行性动物, 要避免被恐龙捕食, 哺乳动物采用了昼伏夜出的生存策略 (Sagan, 1977)。由于这个原因, 视觉在夜行性动物中变得不再重要, 这解释了大多数非灵长类哺乳动物为什么没有完全的三色觉, 甚至是色盲。另外, 同灵长类动物的视网膜结构相比, 非灵长类哺乳动物的视网膜缺乏中央凹, 视杆细胞较多, 而视锥细胞较少。因此, 除了没有完全的色觉外, 这些哺乳动物也缺乏精细视觉。在非灵长类哺乳动物中, 它们接收的外界信息也是嗅觉信息, 听觉信息和视觉信息, 嗅觉信息的传输是最慢的, 仅每秒数米, 听觉信息虽然可以达到每秒 300 米, 但和每秒传输 30 万千米的视觉信息来比, 它依然是很慢的。因此, 对监测外界危险因子的预警功能来说, 最有效的信息, 应该是视觉信息。拓扑学与几何学的研究范畴不尽相同, 在拓扑数学中, 其计算的对象在尺寸上没有大小, 长短这个概念, 在形状上没有方圆之别, 拓扑学实际上研究的是物体在时空变化过程中的不变性和连续性。眼睛在检测环境变化时, 如果背景上出现一个物体, 从拓扑学的定义看, 环境发生了拓扑变化, 相反, 如果背景上消失了一个物体, 也是发生了拓扑变化。而在实际情况中, 环境的变化, 可能意味着危险的到来。所以动物视觉检测拓扑变换的能力实际上是动物天生的一种防御和自我保护的能力。新生儿早早就对拓扑变换的敏感实际上是一种自卫的本能。哺乳动物的视觉皮层下通路可能正是承担了这个预警功能。通过我们的研究, 发现我们和动物对洞有着天生

的辨别优势，按照进化的原理，这些优先发展的功能一定和个体的生存息息相关。

在进化上，各个进化特征都是和物种的生存繁衍息息相关的，很少有无关的性状会得到自然的选择，也许有些现在看来好像是中性的形状，将来或许会发现该性状是重要的。

从视觉通路的演化来看，我们现有的皮层视觉通路，即视网膜，外膝体，初级视觉皮层通路主要是起源于灵长类，而灵长类起源于 5000 万年前，也就是说这条通路只有 5000 万年的历史，非灵长类哺乳动物大约有一亿多年的历史，皮层下通路在非灵长类哺乳动物中已经普遍存在，因此，这条通路至少存在了上亿年。我们前边已经讲过，非灵长类哺乳类的眼睛不是用来看世界的，而是用来检测环境的变化，因为这种变化可能给动物带来杀身之祸。

物种为了躲避危险，在演化中建立了一套防御机制，这些机制之一就是建立了恐惧感和由于恐惧感而带来的恐惧情绪，那为什么对洞会有惧怕情绪呢？我们推测在动物生活的环境中，一个洞，比如山洞，里面可能藏有致命的杀手，所以本能提醒动物对洞要有戒备之心。另外，洞也可能是一个血盆大口，当动物看见一个洞的时候，可能是一个张着血盆大口的动物正向它扑来，只有最快的反应才能逃脱死亡。在人和动物中，洞有可能意味着危险，所以皮层下通路对洞敏感可能是源于恐惧。

另一种可能性就是对洞的敏感源于自卫：在食物链上，动物总是处于某个捕食和/或被捕食的位置，在捕食过程中采取什么措施使得自己的损失最小，而收获得最多，是物种生存繁衍的关键。在猫科动物中，动物在捕食时，总是从被捕食者后面发动进攻，而避免正面进攻，即使在从背面进攻过程中，被捕食者若突然转头后望，捕食者往往立即中止进攻。那么动物怎么判断它是面对还是背对敌手呢？显然是观察敌手的面部，也就是五官，能看见敌手的面部，意味着面对面，意味着危险，应该马上调整自己的策略，避免危险和损伤。面对面争斗时，动物总是睁大眼睛，张开大口，这样使自己脸上的“洞”尽量展示出来，恐吓对方。

第三种可能是对洞的识别优势和面孔识别有关。我们前边已经提到在新生儿阶段，他们视觉还是在十分模糊的时候，就能清楚地辨别面孔和有洞无洞了，更有甚者，最近有研究报道，人类胎儿在母体中，就显现出对面孔相似图形的偏好。考察我们的面部，概括起来说，我们的面孔是由 7 个洞所组成的，其中组成眼睛和嘴的三个洞是面孔的最显著特点。在这三个洞中眼睛是最敏感的。几乎所有哺

哺乳动物最怕的就是眼对眼的对视。和一个猴子对视时，将导致猴巨大的恐惧而产生攻击行为。在人类，其眼球分为深色的瞳孔和浅色巩膜，这样有利于感情的表达，比如凝视，表示关注，视线转向其它方向表示不关心。而凝视在动物是一种危险的行为，可能是动物要对你发起进攻，所以动物的整个眼球都是深色的，使对方看不清对手是否在注视。

除了眼睛外，动物的口也是传达信息的重要器官，动物在显示威力时往往是显示“血盆大口”，给对手一个警告。这一点毋庸细说。

综上所述，在早期视觉过程中，大脑检测的不是 where，也不是 what，而是警告大脑的信号：something appears！使大脑进入一种戒备状态，这种戒备状态是物种生存不可或缺的。因此，我们说在视觉早期，物体最需要被检测的只是“出现”和“消失”，而非“质地”，“形状”等等。而“出现”和“消失”都是拓扑变化，拓扑知觉和皮层下通路的存在可能就是预警的神经基础。“预警”可能正是皮层下通路存在的生物学意义之一。