

暗示性运动加工的认知神经机制*

李开云^{1, 2)} 许利慧^{1, 2)} 禰宇明^{1)**} 傅小兰^{1)**}

(¹⁾中国科学院心理研究所, 脑与认知国家重点实验室, 北京 100101; (²⁾中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 暗示性运动是指个体观看静止图片时从中知觉到的运动。研究者采用高低认知水平两类暗示性运动刺激材料, 借助“冻结帧”、直接观看、运动后效和 fMRI 适应等任务范式, 探讨了注意和意识在暗示性运动加工中的作用及其记忆特点; 并借助脑成像等技术, 考察了颞中区、颞上皮层区、颞上沟、镜像神经元系统等脑区在暗示性运动加工中的作用。但由于暗示性运动加工涉及“视觉腹侧通路 with 背侧通路功能的分离与整合”问题, 目前对相关研究结果和解释还存在争议, 暗示性运动加工的认知神经机制仍有待于进一步研究。

关键词 暗示性运动, 形状, 运动, 认知机制, 神经机制

学科分类号 B845, R338

DOI: 10.16476/j.pibb.2015.0063

对一张静止的绘画、照片或卡通动画中的运动信息的准确、快速知觉和理解反映了个体对动态信息感知的灵敏度。通常在一张静止的卡通动画、绘画作品等中描绘客体运动有两种方式: 一种方式利用所谓的“姿态线索(postural cues)”, 所描绘对象的整体或部分偏离于其处于休息或静止时的位置; 另一种方式是在客体的周边用运动线条来表示客体的运动, 如用一些弯曲的曲线或震动符号来表示客体处在运动状态^[1]。个体在观看静止图片而非真实运动(如奔跑的运动员图片)时所知觉到的运动, 可称为暗示性运动(implied motion)^[2-3], 这种运动是一种“静止但却运动(but still, it moves)”现象^[4]。暗示性运动本质上是通过客体形状信息的改变(特别是“姿态线索”方式)而诱导产生的运动感, 是形状产生的运动(motion from form)^[5], 类似于想象运动。

在人类的视觉环境中, 形状与运动经常联系在一起。早期视觉研究发现, 形状和运动分别由在解剖和功能上分离的腹侧通路(ventral pathway)和背侧通路(dorsal pathway)完成。位于腹侧通路的 V4 和下颞叶皮层主要负责形状知觉, 背侧通路的颞中区 / 颞上皮层区(MT/MST)主要负责运动知觉^[6-7]。但正如 Van Essen 和 Deyoe^[8]早在 1995 年就提出的: “把视皮层简单地划分为腹侧和背侧两个系

统, 使得中间的视觉处理过程变得模糊而不确定”。暗示性运动作为一种“形状产生的运动”, 在一张静止图片中, 客体的形状是如何被知觉为运动的? 由形状引起的运动是由背侧通路还是由腹侧通路来完成的? 作为背侧通路的重要组成部分, 颞中区(MT)被认为可能是完成运动知觉的主要结构。在 MT 处理由形状形成的运动信号时, 是否同时处理形状本身的信号? 探讨暗示性运动认知神经机制的许多研究为回答上述科学问题提供了大量实验证据。如研究发现, 暗示性运动的加工可能是一种自动的、自上而下的(top-down)加工过程, 不需要意识的参与^[9], 也可能需要基于先前的视觉经验(如艺术作品中运动的审美感知)^[9]。暗示性运动与真实运动在脑区激活上有较大程度的重叠, 如都激活了颞叶内侧(MT/MST), 但在加工时程上存在明显不同, 暗示性运动相比于真实运动延迟约 100 ms^[3, 10-14]。暗示性运动作为一种特殊的视觉运动形式, 阐明其

* 国家重点基础研究发展计划(2011CB302201)和国家自然科学基金(61375009)资助项目。

** 通讯联系人。

禰宇明. Tel: 010-64846950, E-mail: xuanym@psych.ac.cn

傅小兰. Tel: 010-64873518, E-mail: fuxl@psych.ac.cn

收稿日期: 2015-03-11, 接受日期: 2015-04-22

视觉信息加工的认知神经机制, 对于理解视觉系统中形状与运动加工通路之间的相互关系有着重要作用, 特别是对于理解腹侧通路的形状信息是如何反馈到背侧通路产生运动感有重要启示意义. 本文首先介绍用于暗示性运动研究的实验刺激材料, 梳理暗示性运动研究范式, 然后综述暗示性运动认知机制和神经基础已有的研究结果, 最后总结目前研究的问题与不足, 并指出未来研究方向.

1 暗示性运动刺激类型

暗示性运动知觉过程中, 客体的空间位置、颜色、明度、大小等低水平特征并未发生任何改变, 因此它并不是真实的运动. 暗示性运动研究所使用的刺激材料通常为从生活场景中拍摄到的处于运动状态的生物和非生物的图片, 如掉落的杯子、奔跑的运动员等, 也包括一些低认知水平线索的刺激, 如动态的格拉斯序列(dynamic Glass patterns)(见1.2). 以往研究者根据个体加工暗示性运动刺激材料时认知水平的高低, 将暗示性运动刺激分为高认知水平和低认知水平两类刺激^[15-16].

1.1 高认知水平刺激

高认知水平指的是形状和运动信息的交互发生在高水平的视觉皮层区域, 暗示性运动中的运动信息加工来自于更高级的形状信息加工通路的反馈^[3, 17]. 高认知水平的运动线索通常可分为以下几类: a. 无生命的速度线条、箭头等^[18], 卡通漫画家经常采用该方式表示运动; b. 人体和动物的运动形式则往往通过四肢、身体躯干的扭曲或者身体不平衡等方式表现运动, 如奔跑的运动员; c. 自然场景, 如飘荡的柳枝、奔腾的河水等; d. 抽象的艺术作品, 如卢西奥·丰塔纳(Lucio Fontana)的“割破的”画布系列作品^[19]、梵高的《星空》^[20]等. 目前暗示性运动研究中, 高认知水平刺激应用相对较多.

1.2 低认知水平刺激

低认知水平加工多与格式塔原则有关, 是一种自下而上驱动的加工. 低认知水平的形状信息也可诱导产生运动感^[10, 15]. 低认知水平比较常见的刺激材料是动态格拉斯模式序列(dynamic Glass patterns)^[21], 该序列是由一些局部的随机散点组成, 所知觉到的整体的一致性运动是这些随机点形成一定运动路径, 构成一个总体形状, 从而产生运动知觉. 以往研究中动态格拉斯模式作为暗示性运动刺激包括两类(图1): 一类是放射状排列的成对散点

组, 被觉知为在做扩散或收缩运动; 另一类是同心状排列的成对散点组, 被觉知为逆时针或顺时针旋转.

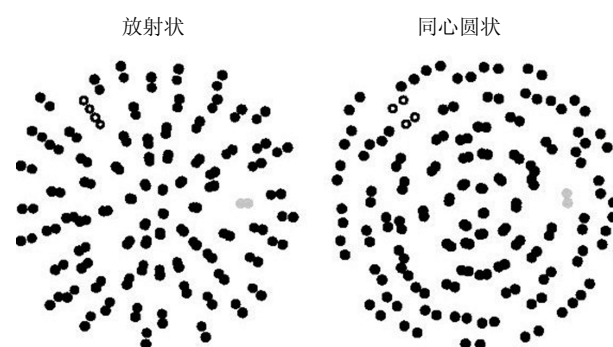


Fig. 1 The common glass patterns of radial and concentric glass^[21]

图1 放射状与同心圆状拉斯模式序列^[21]

2 暗示性运动的研究范式

暗示性运动加工的研究范式主要包括“冻结帧”范式(freeze-frame paradigm)、“直接观看”范式(passively viewing paradigm)、运动后效范式(motion aftereffect paradigm)和fMRI适应范式(fMRI adaption paradigm). 在过去的几十年里, 研究者借助以上4种实验任务深入探讨了暗示性运动加工的认知机理和神经基础, 为揭示人类视觉运动加工的机制做出了重要贡献.

2.1 “冻结帧”范式

早期研究者主要采用“冻结帧”范式考察静止图片中加工暗示性运动信息或静止信息在行为表现上的差异. “冻结帧”范式最早由 Freyd^[2]在1983年提出, 也可称之为“异同”再认范式(“same-different” recognition task). 该范式是让被试观看和对比从连续的运动视频(如一个人从墙上跳下)中随机抽取的帧的内容(从55~500 ms的内容). 实验流程为首先给被试呈现一张从视频中随机抽取的带有暗示性运动的一帧图片(250 ms), 称为启动帧(inducer); 随后, 呈现第二张从视频中随机抽取的带有暗示性运动的一帧图片, 称为探测(probe)帧, 探测帧图片可能是视频中先于启动帧图片的一帧, 也可能是晚于启动帧图片的一帧. 因此, 实验中图片内容的配对顺序有两种, 前-后(启动帧内容先于探测帧内容)顺序和后-前(探测帧内容早于启动帧内容)顺序. 被试的任务是快且准确地判断探测

帧与启动帧内容是否相同。Freyd 认为由于运动的知觉和表征在心理组织功能中起重要作用, 当被试看到“冻结”的一帧静止图片时并不会冻结大脑对该图片的加工, 而是建立了基于带有暗示性运动的静止图片的动态心理表征, 也就是个体会基于静止图片中的运动信息向前“预期”运动。因此, Freyd 假设由于前-后顺序呈现的刺激遵循现实世界运动的时间顺序, 相比后-前顺序的刺激, 与真实运动相似程度更高, 因此对前-后顺序的探测刺激的判断难度更大, 也就是当启动帧与探测帧之间的相似性越高, 被试的辨别绩效会越低。Freyd 的实验结果验证了其假设, 发现前-后顺序的探测帧的反应时(847 ms)显著长于后-前顺序的反应时(788 ms)。“冻结帧”范式是作为暗示性运动研究最早被应用的实验范式, 其为考察暗示性运动加工的认知机制提供了有效的实验证据。目前, 该范式(诱导运动刺激)也被广泛地应用到表征动量(representational momentum)研究领域, 为考察日常实际生活中的表征动量现象提供了有效的研究方法。

2.2 直接观看范式

探讨暗示性运动神经生理机制的研究者主要采用“直接观看”范式。“直接观看”范式是让被试被动地观看屏幕上呈现的刺激, 这些刺激包含带暗示性运动和不带暗示性运动的静止图片(如人在运动时和休息时的静态照片)或者真实运动刺激。该范式的基本研究假设是: 暗示性运动知觉是一种特殊的视知觉形式, 它既存在与其他形式的运动知觉(如生物运动、协同性运动)加工重叠的脑区, 也可能存在功能特异化脑区; 相同的客体在有无暗示性运动线索的两种条件下, 大脑对其加工可能不是完全相同的^[13-14, 22]。因此, 该范式强调暗示性运动和真实运动在加工脑区和时程上的差异, 通过将带暗示性运动的刺激与不带暗示性运动刺激激活的脑区相减, 得到暗示性运动知觉的特异化脑功能区, 再和真实运动激活脑区进行比较。“直接观看”范式相比于其他范式设计简单、易于操作, 但其无法有效地排除其他心理因素的干扰, 如被试的运动想象和对刺激出现的预期, 或者被试可能因无操作任务而注意力分散等。所以在该范式中, 许多研究者操作实验时都加入了一个二级任务作为控制, 来确保暗示性运动加工激活通道的稳定性。常见的二级任务是 1-back 重复检测任务, 设置比例通常为 5%~10%, 一旦出现某一指定目标刺激, 被试需马上按键反应, 如当被试看到前后呈现的两张图片完全相

同时则按键^[9]或在判断左右朝向的任务中, 对朝前的刺激做按键判断^[11]。

2.3 运动后效范式

近几年有研究采用运动后效范式来考察暗示性运动加工中的方向选择性适应(motion-direction selection adaption), 也称为方向选择性适应范式(direction-selection adaption paradigm)。运动后效范式侧重于考察暗示性运动与真实运动在方向选择性神经元上的异同^[10-11, 23]。一个标准运动后效范式的测试程序是: 所有刺激只有 2 个运动方向(如朝左、朝右运动的运动员), 适应阶段先给被试连续呈现某一朝向的刺激(多张连续但不重复出现的图片), 从而形成对某一方向的适应; 之后间隔一定的时间(ISI), 如 6 s 或 10 s, 也称之为再适应(re-adaption)阶段; 最后呈现测试阶段的刺激。测试阶段要求被试判断测试刺激的运动方向, 其方向可能与适应刺激相同或相反。该范式的本质特征是适应, 外部行为表现为知觉判断阈限的偏移(如对暗示性运动的适应刺激诱发向左的适应后, 对真实运动的测试刺激的知觉中点偏向右), 内部脑活动则体现为适应导致的神经活动减小。适应刺激和测试刺激均可以为暗示性运动和真实运动。如 Lorteije 等^[10]研究中的适应刺激是真实运动(运动的散点), 测试刺激是暗示性运动(朝左和朝右的运动人体); Winawer 等^[23]研究中的适应刺激则是暗示性运动(朝左、右或向内、向外运动的运动员和动物), 测试刺激是真实运动(运动散点)。Kaas 和 Collins^[24]指出相比于“直接观看”范式, 该范式的优势是测试阶段的刺激都是相同的, 而变化的只是适应阶段的刺激, 能够比较精确地定位到只对暗示性运动模式反应的神经元集团。此外, 选择运动的方向选择性特征作为适应刺激, 从而控制了形状加工的作用, 更能反应运动的本质, 更加深入地考察运动知觉的脑机制。

2.4 fMRI 适应范式

fMRI 适应范式主要应用于探讨暗示性运动刺激加工的选择性神经元, 被越来越多的研究者用来揭示分辨率低于人类 fMRI 体素的选择性神经元(selective subpopulation of neurons)。该范式的基本假设是如果某一神经元对某一模式(pattern)具有选择性反应(pattern selective), 那么对紧随第一个呈现模式之后的第二模式的选择性反应会比第一个模式的反应低。在生物物理和神经成像领域, 这种无创性的模式选择范式被广泛地用来推断神经元的选择性, 特别是用来推断某一神经元群是否能够区别

不同的模式, 如模式 A 和模式 B. 有两种不同的呈现范式, 一种呈现方式是前后连续呈现相同的模式(AA, BB), 另一种呈现方式是前后连续呈现不同的模式(AB, BA). 通过测量连续相同呈现和不同呈现之间的反应差异, 来验证模式 A 与 B 是否相同. 如果 AA 和 BB 的反应都比 AB 和 BA 反应小, 那么可以推断 A 与 B 是由不同的机制负责的.

Kourtzi 等^[25]和 Krekelberg 等^[26]采用该范式, 以动态的道格拉斯序列(放射状、同心圆状)以及高认知水平线索刺激(运动的人和静止的人)作为刺激材料, 考察猴子和人的运动脑区对这些运动模式的适应性表现, 结果发现, hMT+/V5 对暗示性运动的适应可以转移到真实运动上来, 表明对暗示性运动和真实运动加工有着相同的子细胞群, 可能存在相同的视觉加工机制.

3 暗示性运动加工的认知机制

由于暗示性运动是一种形状和运动信息整合的视觉运动, 其知觉加工与真实运动的知觉加工相比可能更为复杂, 其认知加工过程可能存在特殊性. 下面我们将从暗示性运动加工过程中注意和意识的参与机制以及暗示性运动信息的记忆特点三个方面来阐释暗示性运动加工的认知机制.

3.1 暗示性运动的注意捕获机制

视觉注意(visual attention)是人类视觉系统中最重要特点之一. 根据生物视觉理论, 人眼对信息的处理是不均衡的, 它会在复杂的视觉环境中自动地快速定位感兴趣目标, 提取有用信息, 摒弃无用信息, 即视觉信息的某些特征具有视觉显著性(visual salient). 以往有研究通过考察真实运动的视觉刺激发现运动特征能够显著地吸引注意^[26-28]. 暗示性运动作为一种特殊的视觉运动, 可能是连续性运动刺激中的一种局部运动特征. 最近有研究者开始关心暗示性运动是否也是一种视觉显著性特征, 是否也能够显著地吸引注意. 人类视觉系统对生物运动的方向信息非常敏感, 如行走方向能够自动地诱导儿童和成人的空间注意发生转移^[29]. Gervais 等^[30]首次从暗示性运动方向是否能够快速诱导注意转移发生的角度考察了注意在暗示性运动加工中的参与机制. 他们借鉴经典的 Posner^[31]注意转移范式, 实验中以静止站立、奔跑和扔东西三种朝左或朝右的人体姿势为线索刺激(出现在屏幕中央), 以出现在左侧或右侧外周视野的“×”为目标刺激. 被试快速地判断“×”是出现在左侧还是右侧. 结

果发现, 即使明确告知被试目标出现的位置与屏幕中央出现的人体姿势和人体朝向完全无关, 被试对于出现在暗示性运动人体(奔跑和扔东西)朝向位置的目标判断反应时(人体朝向提示有效)显著快于出现在与暗示性运动人体朝向不一致位置(人体朝向提示无效)的反应时, 但这种线索提示效应并没有出现在人体处于静止站立条件时. Shirai 和 Imura^[32]采用相同范式和刺激材料, 发现 5~8 个月的婴儿也对暗示性运动朝向表现出了这种偏好. 暗示性运动刺激可能其注意唤醒水平(arousal level)比较高, 能够快速启动空间注意, 并且这种启动是自动的、不需要意识参与的, 接下来其他因素(如方向)则诱导注意转移的发生. Açıık 等^[33]则通过探讨被试观看真实运动的视频和来自同一视频中最中间带暗示性运动的一帧静止图片的眼动模式考察了暗示性运动的注意捕获机制. 他们分别对视频和静止帧图片的“静态”和“动态”特征分析发现, 两种条件下的“静态”特征(测量指标为局部亮度标准偏差和固有维度分析)不存在显著差异(静态特征是稳定的), 但两者在“动态”特征(测量指标为平均运动能和运动导向)对比上均存在差异. 此外, 两种条件下, 刺激呈现开始阶段时的运动特征辨别力(测量指标为曲线下面积标准测量)都是非常有效的, 随着观看时间的推进, 静止图片条件下, 运动特征显著性值的下降速度要快于视频条件下, 但仍高于随机水平(0.5), 表明暗示性运动特征也能够捕获注意. 上述结果表明, 相比于静态特征, 暗示性运动中注视点的预测性与真实运动中相似, 局部的暗示性运动特征也是显著特征, 足以解释连续场景中的运动特征, 从视觉注意的角度间接证明了暗示性运动和真实运动之间可能存在相似的认知加工过程.

综合以上研究的结果, 我们似乎可以认为暗示性运动与真实运动一样, 都是一种视觉显著性特征, 能够快速地捕获注意, 驳斥了以往“运动特征本身可能不会自动吸引注意”^[34]的观点. 但是需要指出的是, 如在 Gervais 等^[30]的研究中, 发现了暗示性运动线索可能能够启动运动反应, 诱导注意转移发生, 但是对于运动线索如何启动或唤起注意警觉和诱导注意转移产生的方式并没有进一步探讨, 这是未来研究需要考虑解决的问题, 即这种注意捕获或注意唤起是以一种反射式的、自下而上的方式产生, 还是以一种随意控制式、自上而下方式产生.

3.2 暗示性运动加工的意识与无意识性

视觉意识(visual awareness)参与知觉加工的程

度本质上与大脑整合不同输入信号为一个统一知觉表征的能力有关^[35], 将不同物理刺激特征整合为一个知觉表征的过程通常被认为是依赖于意识过程的^[36], 但也有研究者认为可能对于自动加工的输入信息并不需要意识的参与^[37-38]。以往研究发现, 运动信息在不可见(invisible)的双眼竞争、连续闪烁抑制及视觉拥挤等范式中也能够得到加工^[39-41], 即当视觉意识水平比较低时, 个体能够知觉和加工真实运动中的视觉信息。

由于暗示性运动刺激是形状和运动信息整合的知觉表征, 相比于真实运动信息(仅涉及低水平刺激, 如运动的散点)的判断可能需要更多的视觉意识资源。Faivre 等^[42]采用方向选择性适应任务与连续闪烁抑制任务相结合的范式, 直接操纵视觉意识水平(可见的、意识上的/不可见、意识下的)考察了暗示性运动加工中是否需要意识的参与。实验中在被试主导眼(dominant eye)呈现连续闪烁抑制刺激(600 个随机生成的、大小、灰度值不同的圆), 降低非主导眼(non-dominant eye)看到的暗示性运动刺激的可见程度。非主导眼的适应刺激为朝左或朝右运动的人和动物(Exp2a/2b)或箭头(Exp2c), 测试刺激为朝左或朝右随机点(100 个随机点, Exp2)或暗示性运动图片刺激(Exp3a/3b)。被试的任务是判断测试刺激的方向(客观测量)和对适应刺激知觉的主观判断(4 项迫选任务: 完全没有看到, 瞥见, 比较清楚, 非常清楚)。实验结果发现, 当测试刺激与适应刺激均为暗示性运动的人或动物时, 不可见的暗示性运动适应刺激启动了与适应刺激方向相同的测试刺激的方向知觉加工(方向启动), 表明不可见的暗示性运动刺激的加工可能经过一些无意识加工, 但视觉意识对暗示性运动方向的选择判断是必需的。但该结果与以往主张暗示性运动是一种自动的、不需要意识参与的观点是不一致的, 如 Winawer, Huk 和 Boroditsky^[23]同样采用方向选择性适应范式, 发现暗示性运动方向选择适应效应源自于对真实运动探测刺激的自下而上的、自动的知觉加工, 不需要意识的参与; Kourtzi 和 Kanwisher^[3]也早在 2000 年基于脑功能成像技术的结果提出: 对暗示性运动的加工可能是一种自动的、自上而下的加工过程, 不需要意识的参与。因此, 目前关于暗示性运动加工过程中是否需要意识的参与还尚未得出一致的结论。以往有研究者指出验证某一认知加工过程是否是自动的、需要意识的参与, 需要满足“认知负荷不敏感标准”, 即自动加工的过程不

会因为认知负荷的增加而受到妨碍^[28, 43]。未来研究可考虑通过验证暗示性运动加工过程中是否满足“认知负荷不敏感标准”入手, 考察意识在暗示性运动加工中的作用。

3.3 暗示性运动信息的记忆特点

运动是视觉刺激呈现的常态, Goldstein 等^[44]提出由于运动信息的复杂性, 相比于静态图片, 对运动图片(真实运动)的编码加工可能更困难, 其记忆绩效更差。但以往动态视频和静态图片(视频中的一帧)的记忆再认研究却发现, 对连续运动视频的记忆成绩无论间隔 1 天、1 周或 4 周的记忆再认成绩都显著好于对静态图片的记忆, 产生这种运动信息记忆优势的原因可能是相比于静态图片刺激, 运动的刺激可能更能捕捉观察者的注意^[45]。

由于暗示性运动的加工可能是一种自动化的过程^[3, 10], 对暗示性运动信息的加工是否也存在如真实运动信息的记忆加工优势? Trotto 和 Tracy^[46]采用自由回忆任务和命名任务, 首次考察了带暗示性运动和不带暗示运动的静态图片的回忆绩效, 发现只在非常短暂的时间内(仅 380 ms), 对带暗示性运动图片的回忆绩效要好于不带暗示性运动的图片; 而当刺激呈现时间延长到 5 s 时, 这种对暗示性运动刺激的记忆优势效应则消失。此外, 他们研究还发现对暗示性运动图片的命名比不带暗示性运动图片的命名更容易^[45]。基于上述实验结果, Trotto 和 Tracy 认为暗示性运动能够提高短时记忆能力, 并且表明对视觉信息的加工可能存在双通道, 一部分需要在视觉加工中整合运动线索。McKeown^[47]在其毕业论文中从知觉预期的角度进一步详细解释了静止图片的暗示性运动信息对短时记忆的影响。McKeown 认为对于大量输入的视觉刺激, 视觉系统不可能加工所有的信息, 而是会充分利用来自环境中的冗余信息以降低整体信息加工负荷。对输入信息的预期会指导个体只关注输入信息的重要部分并基于这些重要内容帮助预期未来要发生的, 这些预期是基于以往输入的信息流, 即视觉先验。如果视觉系统做预期时是基于先验知识的, 那么对运动的预测或预期可能会影响对运动客体的知觉加工, 即可能静态图片中暗示性运动的量越大, 对图片的记忆失真度(memory distortions)也会增大。McKeown 采用“异同”再认任务, 通过三个实验考察了被试对带暗示性和不带暗示性运动信息的艺术图片、不同绘画技术(运动线条、姿态、朝向和多频闪图像重叠)的图片及人体运动线条图的记忆

再认成绩,发现图片中信息的暗示性运动量越大,记忆失真越大.

通过上述研究我们可以发现,暗示性运动信息对记忆的影响表现为暗示性运动一方面可能会提高短时记忆绩效,但另一方面这种记忆绩效的提高可能是失真的,并不是对图片内容的真实反映.因此,未来研究需要进一步探讨暗示性运动信息的记忆表征特点.

4 暗示性运动加工的神经基础

早期视觉认知神经科学研究者,采用分离的视觉加工通路模型来解释形状和运动信息的加工.但许多研究者提出负责形状和运动加工的脑区之间可能存在交互^[5].一方面,运动信息能够促进形状知觉.动态光点(point-light displays, PLD)生物运动知觉(perception of biological motion)的研究发现,生物运动加工激活 MT+脑区^[48],但是一些背侧通路受损的患者仍能够成功识别光点生物运动,这和经典的视觉二通道模型有出入; Giese 和 Poggio^[49]提出了等级神经模型,该模型认为形状和运动视觉通路同时参与了生物运动的知觉加工,这两个通路的上层结构是颞上沟(superior temporal sulcus, STS),它负责感知和分析来自于背侧的运动信息和腹侧的形状信息; Peuskens 等^[50]基于 fMRI 技术的结果改进了 Giese 和 Poggio 的模型,认为 MT 首先负责编码复杂的运动模式,然后将信息同时通过背侧和腹侧两条通路传入下一级加工区域,其中背侧通路信息传入颞上沟对动作信息进行时间整合,腹侧通路信息传入颞下回对形状信息进行空间整合,该模型能够很好地解释运动如何被知觉为形状^[51-52].另一方面,形状能够促进运动知觉(form signals aid motion perception).暗示性运动加工的研究发现,被试观看带暗示性运动的刺激材料相比于不带暗示性运动的刺激材料时激活了背侧通路的 MT+/MST 及 STS 区域.目前,对于参与暗示性运动加工的脑区,研究者已经比较清楚地了解了这种自上而下加工占优势的运动知觉与其他形式的运动知觉在神经机制上的差异,但是对于暗示性运动刺激本身的形状信息是如何被知觉为运动形式的机制尚未做出清晰地解释,还存在一些争议.基于动态生物运动刺激研究提出的模型^[48-49],对于我们理解形状是如何被知觉为运动的机制有一定启示,可能在暗示性运动加工中,负责形状加工的 V4 和下颞叶皮层首先对低水平的形状信息进行早期加工,之后形状信

息通过视觉腹侧通路高级区域(STS 区)的神经信号反馈投射到 MT(V5)背侧通路区域,而后 MT(V5)再将运动信息传递到颞上沟.

4.1 暗示性运动加工的激活脑区

4.1.1 颞中区和颞上皮层区激活

运动知觉加工的关键脑区是位于视觉外侧纹状体的颞中区(MT, 也称为 V5 区)和其附属部分(MT+)以及颞上皮层区(MST),这两部分脑区是视觉背侧通路的一部分^[53].早期视觉研究认为,该部分脑区只负责加工物理刺激的真实运动、似动、运动错觉和运动想象等运动现象^[54].但近年来认知神经科学的研究表明,MT/MST 有着更高级和复杂的生理功能.

Kourtzi 和 Kanwisher^[3]首次使用 fMRI 技术,采用直接观看范式探讨了颞中区/颞上皮层区在暗示性运动加工中的作用.在实验一中,被试观看 4 类图片材料:处于运动状态的运动员、处于休息状态的运动员、处于休息状态的人和房子.实验二中,被试观看带有暗示性运动和无暗示性运动的动物和自然场景图片(跳起的海豚与静卧的熊;翻滚的海浪与日落).结果发现,在 MT/MST 区,被试观看带暗示性运动的图片都比不带暗示性运动的图片的激活程度更强(图 2).Kourtzi 和 Kanwisher 认为 MT/MST 区域的显著激活显然既不是由于图片的低层特征(如亮度边缘位置)的差异导致,也不可能是由图像闪烁导致(呈现和间隔时间都较长).由于 MT/MST 脑区不太可能从静止的图片中推断出运动,这种高认知水平的知觉推断更可能发生在其他脑区(如腹侧通路的 STS 区),并以一种自上而下的方式调节 MT/MST 脑区的活动,且这种自上而下的加工是自动化的,即不要求被试知觉、注意或想象运动.静止图片中的运动信息激活了 MT/MST 脑区,可能的一种解释是推理运动可能涉及或导致了运动想象(motion imagery),以往研究发现想象运动图片相比于想象静止图片 MT/MST 激活程度更大^[55].Kourtzi 和 Kanwisher^[3]的研究开启了暗示性运动加工神经生理机制的探讨,证明了暗示性运动加工与真实运动知觉可能有共同的神经机制,但暗示性运动加工可能体现了一种更高水平的自上而下的运动加工. Fawcett, Hillebrand 和 Singh^[56]采用脑磁图描记术(magnetoencephalography)考察被试分别观看来自同一个视频(如从一个壶中倒出水)中的带暗示性运动和不带暗示性运动视频帧图片时的振荡响应(oscillatory response),结果发现,当刺激呈现

150 ms 时, 带暗示性运动视频帧相比于不带暗示性运动视频帧诱发了更大的位于侧枕叶(包括 V5/MT+区域)区域的 beta 波(15~20 Hz), 持续至刺激呈现 700 ms 时, 增强的早期 beta 波表明 V5/MT+区参与了暗示性运动刺激加工。此外, 近几年一些研究者发现, 让被试观看艺术家的艺术作

品(如梵高的抽象画, 日本的“北斋漫画”)时, M+脑区激活程度与被试观看带暗示性运动信息作品时体验到的运动程度相关, 观看强暗示性运动信息作品时的激活程度更强, 且有看过暗示性运动信息艺术品经历的被试比缺乏此经验的被试的脑区激活程度更强^[9, 20, 57]。

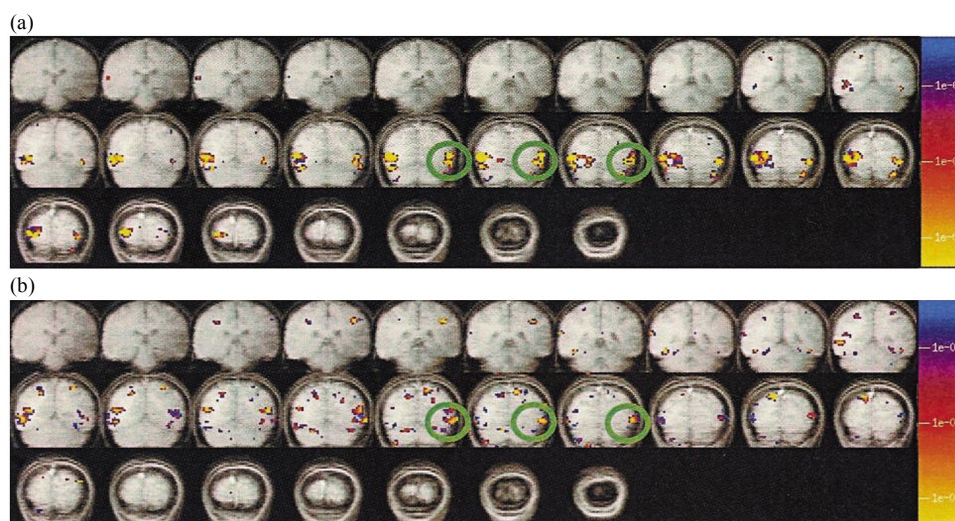


Fig. 2 Brain regions responding significantly to (a) moving vs. stationary rings and (b) images with implied motion vs. images without implied motion^[3]

图 2 运动光环与静止光环(a)、带暗示性运动图片与不带暗示性运动图片(b)激活脑区^[3]

绿色圆圈表示运动光环相比于静止光环、带暗示性运动图片相比于不带暗示性运动图片激活显著的脑区。

但 MT+/MST 在暗示性运动加工中的作用也受到了一些研究的质疑。Alford 等^[58]采用经颅磁刺激技术(TMS)短暂抑制 MT/MST 的神经活动, 发现被试完成辨别带暗示性运动图片(主体朝左朝右运动的辨别任务和主体是人还是动物的辨别任务)的能力并没有受到损害, 表明 MT/MST 脑区在视觉加工早期(小于 150 ms)可能并不参与暗示性运动的加工。Lorteije 等^[60]通过单细胞记录(single-cell recording)的方法进一步明确 MT 脑区在暗示性运动信息加工中的作用, 发现 MT 区细胞更可能主要负责的是低水平视觉特征(如方向、大小)的加工而不是暗示性运动的加工。尽管上述研究结果与以往功能成像研究所界定的 MT 在暗示性运动加工中的功能存在不一致。但如 Senior 等^[59]提出的“暗示性运动知觉通道加工的特殊性可能使 MT 区域并不直接参与暗示性运动的加工, 而是基于新输入的刺激信息 and 大脑中存储的先前经验转变后的信息(语义的)进行高水平的计算, 而这种计算是自动的、不

需要额外的注意资源, 具有重要的自适应意义”。因此, MT+/MST 脑区在暗示性运动信息加工中的具体作用还有待于进一步研究, 如可以通过考察背侧通路受损的脑损伤病人在被动观看暗示性运动刺激(刺激呈现时间长, 可进行高级加工)及完成暗示性运动辨别任务(刺激呈现时间短, 进行低水平加工)时的行为表现及脑区活动, 来进一步明确 MT+/MST 在暗示性运动加工中的作用。

4.1.2 颞上沟的激活

在视觉神经通路上, 颞上沟(STS)是外侧裂(lateral fissure)下的第一个脑沟, 将颞上回和颞中回分离。Hein 和 Knight^[60]综述了以往探讨有关 STS 脑活动的研究发现, STS 是一个“社会性”脑区, 主要负责社会性信号的加工。如生物运动研究发现, 人类标准的光点运动序列和打乱的光点运动序列都激活了后部颞上沟(the posterior of STS, STSp), 前者诱发 STSp 的激活更强, 而无生命物体的光点运动没有激活 STSp^[61]。暗示性运动研究

中,一些研究者采用单细胞记录技术考察了恒河猴观看高认知水平的静止人体图片(带暗示性运动和不带暗示性运动)及真实的人体生物运动时颞上沟神经元的变化,发现约60%前部颞上沟(the anterior of STS, STSa)的神经元对静止图片反应,在这些神经元中有一半的神经元对带暗示性运动图片反应,另一半的神经元对站立的或坐的图片反应^[62-63]. Kourtzi 等^[25]考察了恒河猴观看低认知水平的格拉斯序列时颞上沟神经元的变化,发现在 STS 区的一些具有运动选择性功能细胞的神经元同样能够对格拉斯序列反应,且与真实协同性运动的反应表现一致,这似乎表明猴脑中的 STS 可以加工与运动知觉有关的形状信息. Krekelberg 等^[15]接着探讨了暗示性运动加工与人脑中的 STS 关系,发现人脑中的 STS 也对动态格拉斯模式反应,且还进一步发现当真实运动刺激的方向和暗示性运动刺激的方向不一致时,STS 脑区神经元会表现出对两者妥协后的方向的偏好. 上述研究结果表明,作为典型的背侧运动区域的颞上沟同时也可以加工形状信息,但尚不清楚这些信息是从腹侧通路的 V4 等区域流入还是从背侧的 MT/MST 区域流入的. 因此,未来研究需要进一步对暗示性运动加工中颞上沟激活的原因做出明确解释.

4.1.3 镜像神经元系统的激活

镜像神经元系统(mirrorneuron system, MNS)是 Rizzolatti 等^[64]利用单细胞技术研究猕猴抓握食物活动时的运动前区皮层(premotor cortex)F5 神经元放电活动时偶然发现的,当实验者将食物抓起时,观察到这一行为的猕猴的大脑 F5 区也表现出了强烈的放电活动,且该放电活动模式和强度与猕猴自己进行食物抓握时 F5 区神经元的放电活动相似. 因此,这种自己实施行为所激活的神经元在观察其他个体(同类或异类)进行同样活动时也发生激活,猴脑 F5 区的神经元被命名为镜像神经元. 随后一系列人脑认知神经的研究发现,人类大脑也存在一个镜像神经系统,包括额下回、顶下小叶、颞上沟等与动作理解相关的区域以及参与共情的脑岛、前扣带回皮层、杏仁核等脑区^[65]. Urgesi 等^[14]让被试观看带暗示性运动的静止图片,发现运动和运动前皮层中的镜像神经元同样得到了激活,暗示性运动的加工也可能包含运动表象等认知加工过程. Proverbio 等^[22]采用 ERPs 技术考察了暗示性运动人体图片的动态性和人体肌肉用力程度镜像神经元所在脑区的影响. 23 名被试被动观看 260 幅动

态性和肌肉用力程度不同的人体运动照片,结果发现静止图片所带的运动感和肌肉用力程度越强,运动相关脑区的活动也越强,且这种表现在男性被试上更为明显. 脑溯源分析(swLORETA)发现,时间窗为 380~430 ms 内,被激活脑区包括右脑的 V5/MT、左侧外侧纹状体区域(EBA)、左侧颞上沟(STS)、左侧前运动和运动区、扣带回和额下皮质(IF);时间窗为 350~600 ms 内, V5/MT、运动、运动前区脑区失活,扣带回和额叶眶额皮层激活增强,表明神经活动由动作表征的感觉运动编码向更为抽象的认知情感编码转换.

4.1.4 其他激活的脑区

Krekelberg 等^[10]采用时间相关的 fMRI 适应范式,进一步探讨了更大范围人脑脑区对认知水平较低的格拉斯模式序列线索的反应. 实验中包括同心状(concentric, C)和放射状(radial, R)序列的格拉斯模式. 真实运动刺激是相同数目的非成对散点做匀速地逆/顺时针或扩散/收缩运动,分别记为 A、B. 目标脑区选择早期视觉区域(V1、V2、Vp、V3、V3a、V4),背侧通道中的运动复合区(hMT+/V5),腹侧通道的颞枕叶皮质(LOC)和动能枕区(KO/V3b),比较目标脑区的 BOLD 信号强度. 实验中先给被试呈现一组 300 ms 的格拉斯模式,间隔 100 ms 后再呈现另一组 300 ms 格拉斯模式,要求被试判断先后呈现的两个刺激是否是一样的或探测中央注视点颜色是否变化(探测任务). 自变量为 2 组格拉斯模式之间的知觉方向一致性(相同:都是同心运动或放射运动,不同:一个是同心运动,另一个是放射运动). 实验一是暗示性运动,包含 4 种条件:CC、RR、RC、CR;实验二是真实运动,4 种条件:AA、BB、AB、BA;实验三,前一个刺激是格拉斯系列模式,后一个刺激是真实运动系列,4 种条件:CA、RB、CB、RA;实验四是对局部的和全局的暗示性运动的比较. 结果发现,不同脑区对这些运动模式的适应表现是不同的:hMT+/V5 对暗示性运动的适应可以转移到真实运动上来,表明对暗示性运动和真实运动加工有着相同的子细胞群;VP、V4、LOC 只对暗示性运动方向表现出适应,这就说明腹侧通路的某些区域可以区别暗示性运动的结构线索和真实运动的运动线索所产生的全局结构^[10].

4.2 暗示性运动加工的时间进程

脑功能成像研究发现,暗示性运动刺激本身的形状信息是可能通过视觉腹侧通路高级区域(STS

区)的神经信号反馈到负责运动知觉加工的背侧通路被知觉成运动形式的. 但这种信息流在腹侧和背侧通路之间如何传递的, 低时间分辨率的脑功能成像技术无法提供解释. Lorteije 等^[13]首次使用 EEG 技术, 采用直接观看范式比较了被试观看带暗示性运动和无暗示性运动的图片时的视觉诱发电位 (visually evoked potentials, VEP), 并把二者在时程和空间位置上的差异与观看真实运动的脑信号进行了对比. 实验中暗示性运动和静止图片刺激为朝左或朝右运动或静止站立的人(来自于同一段运动视频中的两帧). EEG 数据分析和脑内源定位结果显示, 暗示性运动与静止两种条件在 60~100 ms 和 260~300 ms 时间段内的差值最大, 前者最大出现在电极 Pz, 反映的是一种对低水平明度 (luminance) 刺激差异, 后者最大出现在多数枕叶和枕顶叶电极, 最大出现在电极 PO4, 比前一时间段的差值要更大, 反映的是暗示性运动的加工 (图 3). 真实运动条件(将人体刺激以 5*5 像素打散而形成的随机点模式)包括 3 种水平: 协同性运动

的散点, 静止的散点和随机运动的散点, 结果发现这 3 种运动模式下诱发电位的最大差异在 150~220 ms, 协同性运动减去静止散点的差值在电极 PO4 点最大. 枕叶两侧对暗示性运动加工的偶电极的最大差值在 260~400 ms, 同时这个区域也对真实运动进行加工, 但在时程上比暗示性运动加工早约 100 ms. 暗示性运动比真实运动反应慢得多的延迟, 与表现更高水平的颞叶区域的客体知觉加工对 MT+区域的反馈投射是一致的. Lorteije 等^[14]随后采用方向选择性范式(也即运动后效范式)进一步验证了真实运动与暗示性运动的加工在方向选择性神经元水平上相同. 实验中适应刺激为真实运动(静止的随机点模式及运动朝右或朝左的随机点模式), 测试刺激为朝左或朝右的带暗示性运动和不带暗示性运动的图片. 结果发现, 对于真实运动刺激方向的适应改变了对暗示性运动的反应, 这种改变体现在视觉诱发电位早期成分 P100 及晚期成分 P280 的衰减. 相比于真实运动与暗示性运动方向相反的条件, 当二者方向一致时, P280 显著衰减, 源定位在顶枕叶的纹状区(可能是 MT/MST 区), 表明 P280 是运动敏感神经元中对暗示性运动刺激的方向响应的成分.

4.3 形状如何产生运动

最近, Layher, Giese 和 Neumann(2014)^[69]基于无监督学习方式(the unsupervised learning)提出了一个暗示性运动知觉加工的神经计算模型(图 4), 能够很好地解释以往探讨暗示性运动加工的实验数据. 在该模型中, 视觉信息输入后经过 2 条视觉加工通路, 一条是由 MST/MT 负责加工刺激的运动光流特征(optic flow features)的运动加工通路, 另一条通路是由 IT(inferior temporal cortex)负责形状加工的形状加工通路. 来自这 2 条通路的运动信息和形状信息会在 STS 脑区进行整合. 接下来, STS 脑区的细胞则将整合的信息又自上而下反馈至信息输入的脑区(IT 和 MST). 每一次 STS 脑区都会接收到比较弱的运动信号, 但多次信息上行传入后经过 STS 对运动信号的增益, 即使是没有真实的运动信号, 也使得 MST 接收到的来自 STS 反馈回的信号增强, 从而出现了 MST 脑区的激活. 以往探讨暗示性运动加工的研究采用具有高空间和高时间分辨率的技术发现了暗示性运动在 hMT+/MST 区域的加工. 基于上述神经计算模型, 这种在 hMT+/MST 的加工可能并不是简单地通过背侧通路进行的, 而是通过一条路径更长的、来自于更高级加工

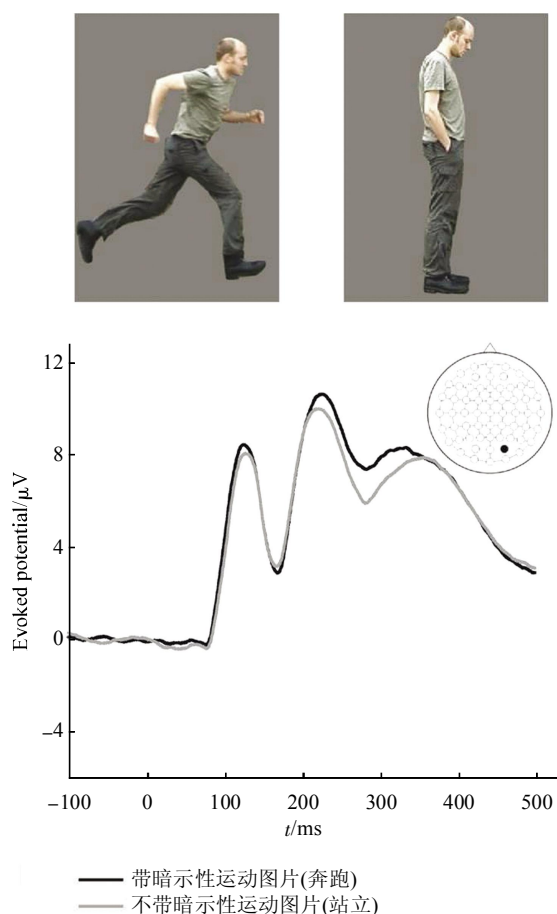


Fig. 3 Visually evoked potential of animate motion from form at PO4^[13-5]

图 3 形状产生运动在 PO4 电极点的视觉相关电位^[13-5]

水平的客体加工区域 STS 脑区对 hMT+/MST 的反馈或投射. 暗示性运动中的形状信息可能首先激活了高级视觉皮层中负责姿态加工的神经元(如 IT 区神经元), “姿态”加工神经元的激活又反过来激活了与姿态方向一致的负责暗示性运动加工的 hMT+ 的神经元, 这种激活增强了对特定运动的知

觉加工. 由此, 会导致带暗示性运动线索的静止客体从其他不带暗示性运动线索的静止客体中“跳跃出来”. 同时, 使观察者为将要发生的运动类型及运动方向的加工做好准备, 这种准备对观察者自身处在运动状态或检测到环境中存在其他生物(如存在攻击行为的熊)是非常有利的.

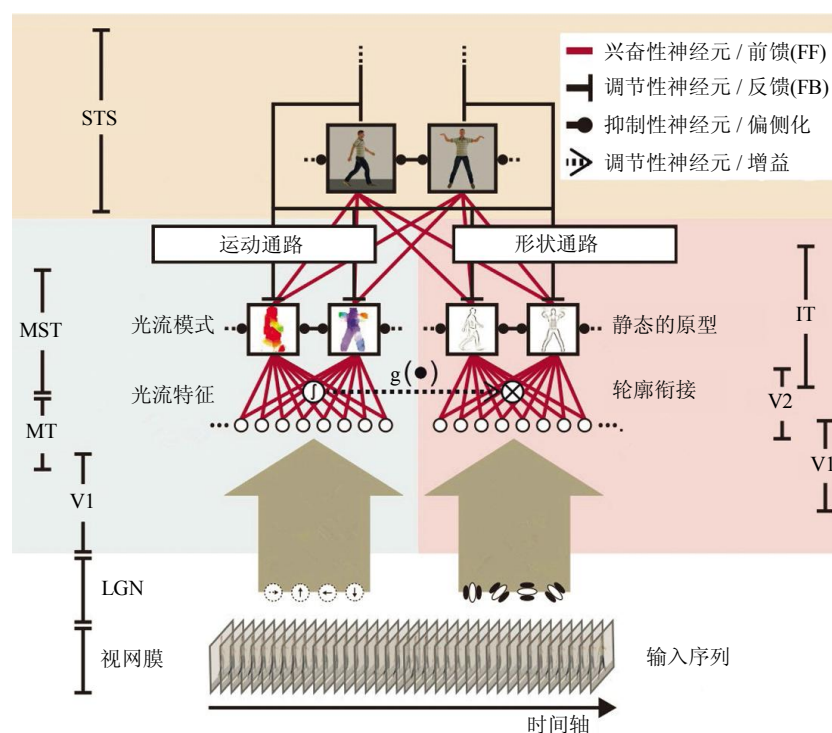


Fig. 4 A neural model of animated implied motion representation^[66]

图4 人体暗示性运动表征的神经模型^[66]

5 总结与展望

综上所述, 暗示性运动来源于对当前图片内容的理解和对下一刻的运动位置或运动路径的推断或预期, 大脑在回答是什么(what)的问题时也回应了在哪里(when)的问题, 是概念驱动的自上而下的加工^[3], 但这种自上而下的加工过程是否需要注意和意识的参与还存在一定的争议. 对暗示性运动认知神经机制的探讨本质上是探讨负责运动加工的背侧通路及负责形状加工的腹侧通路两条视觉加工通路在功能上的相互关系. 尽管早期视觉研究者多采用分离的视觉加工通路模型来解释形状和运动信息的加工, 越来越多的研究者主张“形状与运动信息在视觉加工早期阶段可能存在分离, 也可能存在交

互影响, 但在较高的视觉加工阶段(如 STS 区)进行了两种信息整合输出”^[67-68]. 光点生物运动是探讨运动如何影响形状产生的典型例子^[51, 69], 而暗示性运动则为我们了解形状如何影响运动知觉提供了一个研究角度. 因此, 对暗示性运动信息加工的认知神经机制的探讨, 不仅有助于理解人类视觉运动信息加工的认知神经机制, 而且对于理解整个视觉加工系统都有重要作用. 目前, 对暗示性运动信息加工的认知神经机制, 特别是在神经机制方面还存在较大争议, 未来研究还可从以下四个方面开展.

a. 需要进一步明确暗示性运动加工的目标脑区及目标脑区的作用. 目前, 暗示性运动加工的诸多脑成像研究都发现了 MT 区(V5)的显著激活. 需要注意的是, 以往研究通常是基于前人的研究成果

将 MT 区作为目标区域进行考察, 而很少将其他脑区作为暗示性运动可能激活的目标区来考察, 如 Nelissen, Vanduffel 和 Orban 等^[70]发现猴子的颞上皮质下部(lower superior temporal, LST)、颞上区基底部分(the fundus superior temporal regions, FST)及颞上区中部(the fundus lower superior temporal regions, STPm)等对暗示性运动刺激反应。这些脑区与 MT/MST 区非常接近, 有可能是 MT/MST 的一部分, 也可能是单独的视觉运动知觉脑区。因此, 在未来研究中, 一方面应该进一步探讨当 V5 区域处于失活状态时, 暗示性运动信息是否还能够得到加工, 如可考察 V5 区域受损的运动盲(Akinetopsia)病人对暗示性运动信息的加工, 该区域受损的病人可能会出现暗示性运动表征困难, 另一方面, 脑功能成像技术定位更加精确和精细, 因此应当进一步扩展目标脑区的范围, 考察其他脑区在暗示性运动信息加工中的作用, 如可参照生物运动的相关研究^[71], 通过扫描腹侧通路受损病人的加工暗示性运动刺激时的脑区激活状态, 考察腹侧通路脑区如 V4 和下颞叶皮层在暗示性运动加工中的作用。

b. 需要进一步分析相比于真实运动, 暗示性运动加工反应延迟的原因和机制。一方面, 相比于真实运动, 暗示性运动加工的反应潜伏期延迟了大约 100 ms, 造成这种反应潜伏期延迟的具体原因尚不清楚。另一方面, 以往 EEG 研究对于暗示性运动在颞叶区的加工没有做出很好的解释。在 STS 脑区, 暗示性运动刺激的加工过早地发生在 60~100 ms, 且个体间的一致性比较差。以往 fMRI 研究发现, STS 区能够区分对带暗示性运动刺激和静止刺激的加工^[15], 但 STS 区可能包含多种神经元(对其中一种或两种条件刺激都反应的神经元), 且对低水平(如明度)刺激的加工也可能掩盖了 STS 区对暗示性运动刺激的加工。因此, 在时间加工进程上 STS 区没有能够很好地区分带暗示运动和不带暗示性运动图片刺激的加工。需要做开颅手术治疗病症的癫痫病人为进一步探讨暗示性运动信息加工的负责脑区的神经元群和时间进程提供了新的视角。通过将电极点放置在癫痫病人的特定脑区, 如 MT、MST、STS, 这些电极点可以直接实时记录癫痫病人在观看暗示性运动刺激、真实运动刺激和静止刺激时的目标脑区内的体素变化的时间进程及脑内波的变化, 为研究者进一步探明暗示性运动加工乃至整个视觉系统加工的机制提供新的研

究方法。

c. 暗示性运动捕获注意的神经机制还有待于进一步探讨。尽管以往研究者通过行为实验考察了暗示性运动作为一种特殊的社会性注意线索能够快速诱导注意转移, 但其诱导注意转移的神经机制尚未有研究者进行有效探讨。以往考察眼睛注视和生物运动等社会性线索诱导注意转移的神经机制的研究发现, 早期注意指向负波(the early directing attention negativity, EDAN)和前部注意指向负波(the anterior directing attention negativity, ADAN)能够反映线索诱导注意转移现象^[72-74], 如 Wang 等^[75](2014)采用 ERPs 技术发现早期注意指向负波能够反映生物运动诱导注意转移现象, 溯源定位主要是在双侧枕叶和枕顶叶脑区。本文作者基于 Gervais 等^[29]的实验范式和实验材料, 发现 ADAN 成分能够反映暗示性运动诱导注意转移现象, 主要定位在额叶, 但不带暗示性运动刺激并没有出现 ADAN 成分(结果待发表中), 未来还需要借助脑成像技术探讨暗示性运动诱导注意转移发生的负责脑区, 进一步明确暗示性运动捕获注意的神经机制。

d. 在认知加工机制方面, 视觉运动经验(visuomotor experience)在形状和运动信息交互中的作用有待进一步探讨。一方面, 目前对支持形状和运动信息相互作用的视觉机制是如何形成的尚不清楚。一种解释是对形状形成运动表征的神经元反应(neural responses)源自于日常生活的学习^[5], 如研究发现对暗示性运动刺激的知觉训练学习明显不同于真实运动刺激的知觉训练^[76], 个体更加偏好向右运动的暗示性运动图片刺激^[77]。另一方面, 视觉系统如何将低水平的形状与运动信息输入与先前的经验知识和知觉预期结合在一起, 以及先前经验是否影响通过视觉高级区域反馈到早期视觉区域而实现的形状和运动的交互等, 都是有待于进一步思考和探讨的科学问题。

参 考 文 献

- [1] Cutting J E. Representing motion in a static image: constraints and parallels in art, science, and popular culture. *Perception*, 2002, **31**(10): 1165-1194
- [2] Freyd J J. The mental representation of movement when static stimuli are viewed. *Perception & Psychophysics*, 1983, **33** (6): 575-581
- [3] Kourtzi Z, Kanwisher N. Activation in human MT/MST by static images with implied motion. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2000, **12**(1): 48-55
- [4] Kourtzi Z. But still, it moves. *Trends in Cognitive Sciences*, 2004,

- 8(2): 47–49
- [5] Kourtzi Z, Krekelberg B, Van Wezel R J A. Linking form and motion in the primate brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 2008, **12**(6): 230–236
 - [6] Mishkin M, Ungerleider L G, Macko K A. Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neurosciences*, 1983, **6**: 414–417
 - [7] Logothetis N K, Sheinberg D L. Visual object recognition. *Annual Review of Neuroscience*, 1996, **19**(1): 577–621
 - [8] Van Essen D C, Deyoe E A. Concurrent processing in the primate visual cortex//Gazzaniga M S. *The Cognitive Neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press, 1995: 383–400
 - [9] Kim C Y, Blake R. Brain activity accompanying perception of implied motion in abstract paintings. *Spatial Vision*, 2007, **20**(6): 545–560
 - [10] Krekelberg B, Vatakis A, Kourtzi Z. Implied motion from form in the human visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 2005, **94**(6): 4373–4386
 - [11] Lorteije J A M, Kenemans J L, Jellema T, *et al.* Adaptation to real motion reveals direction-selective interactions between real and implied motion processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2007, **19**(8): 1231–1240
 - [12] Lorteije J A M, Kenemans J L, Jellema T, *et al.* Temporal characteristics of neuronal sources for implied motion perception [Abstract]. *Perception*, 2004, **33**: 100–100
 - [13] Lorteije J A M, Kenemans J L, Jellema T, *et al.* Delayed response to animate implied motion in human motion processing areas. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2006, **18**(2): 158–168
 - [14] Urgesi C, Moro V, Candidi M, *et al.* Mapping implied body actions in the human motor system. *The Journal of Neuroscience*, 2006, **26**(30): 7942–7949
 - [15] Krekelberg B, Dannenberg S, Hoffmann K P, *et al.* Neural correlates of implied motion. *Nature*, 2003, **424**(6949): 674–677
 - [16] Lorteije J A M, Barraclough N E, Jellema T, *et al.* Implied motion activation in cortical area MT can be explained by visual low-level features. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2011, **23**(6): 1533–1548
 - [17] Pavan A, Cuturi L F, Maniglia M, *et al.* Implied motion from static photographs influences the perceived position of stationary objects. *Vision Research*, 2011, **51**(1): 187–194
 - [18] Burr D C, Ross J. Direct evidence that "speedlines" influence motion mechanisms. *The Journal of Neuroscience*, 2002, **22**(19): 8661–8664
 - [19] Umiltà M A, Berchio C, Sestito M, *et al.* Abstract art and cortical motor activation: an EEG study. *Frontiers in human neuroscience*, 2012, 16. doi: 10.3389/fnhum.2012.00311.
 - [20] Thakral P P, Moo L R, Slotnick S D. A neural mechanism for aesthetic experience. *Neuroreport*, 2012, **23**(5): 310–313
 - [21] Glass L. Moire effect from random dots. *Nature*, 1969, **223**(5206): 578–580
 - [22] Proverbio A M, Riva F, Zani A. Observation of static pictures of dynamic actions enhances the activity of movement-related brain areas. *PLoS One*, 2009, **4**(5): e5389
 - [23] Winawer J, Huk A C, Boroditsky L. A motion aftereffect from still photographs depicting motion. *Psychological Science*, 2008, **19**(3): 276–283
 - [24] Kaas J, Collins C E. 17 The resurrection of multisensory cortex in primates: connection patterns that integrate modalities. *The Handbook of Multisensory Processes*, 2004: 285
 - [25] Kass J, Collins C E. The resurrection of multisensory cortex in primates connection patterns that integrates modalities//Calvert G, Spence C, Stein B E. *The Handbook of Multisensory Processes*. Cambridge M A: MIT Press, 2004: 285–293
 - [26] Dorr M, Martinetz T, Gegenfurtner K R, *et al.* Variability of eye movements when viewing dynamic natural scenes. *Journal of Vision*, 2010, **10**(10): 28
 - [27] Mital P K, Smith T J, Hill R L, *et al.* Clustering of gaze during dynamic scene viewing is predicted by motion. *Cognitive Computation*, 2011, **3**(1): 5–24
 - [28] Yantis S, Egeth H E. On the distinction between visual salience and stimulus-driven attentional capture. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1999, **25** (3): 661–676
 - [29] Zhao J, Wang L, Wang Y, *et al.* Developmental tuning of reflexive attentional effect to biological motion cues. *Scientific Reports*, 2014, **4**: 5558
 - [30] Gervais W M, Reed C L, Beall P M, *et al.* Implied body action directs spatial attention. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2010, **72**(6): 1437–1443
 - [31] Posner M I. Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1980, **32**(1): 3–25
 - [32] Shirai N, Imura T. Implied motion perception from a still image in infancy. *Experimental Brain Research*, 2014, **232**(10): 3079–3087
 - [33] Açıık A, Bartel A, König P. Real and implied motion at the center of gaze. *Journal of Vision*, 2014, **14**(1): 1–19
 - [34] Abrams R A, Christ S E. Motion onset captures attention. *Psychological Science*, 2003, **14**(5): 427–432
 - [35] Tononi G. Consciousness as integrated information: a provisional manifesto. *The Biological Bulletin*, 2008, **215**(3): 216–242
 - [36] Dehaene S, Changeux J P. Experimental and theoretical approaches to conscious processing. *Neuron*, 2011, **70**(2): 200–227
 - [37] Koch C, Tononi G. A test for consciousness. *Scientific American*, 2011, **304**(6): 44–47
 - [38] Mudrik L, Breska A, Lamy D, *et al.* Integration without awareness expanding the limits of unconscious processing. *Psychological Science*, 2011, **22**(6): 764–770
 - [39] Faivre N, Berthet V, Kouider S. Nonconscious influences from emotional faces: a comparison of visual crowding, masking, and continuous flash suppression. *Frontiers in psychology*, 2012, **3**: 1–13
 - [40] Kaunitz L, Fracasso A, Melcher D. Unseen complex motion is modulated by attention and generates a visible aftereffect. *Journal of Vision*, 2011, **11**(13): 1–9
 - [41] Mudrik L, Koch C. Differential processing of invisible congruent

- and incongruent scenes: a case for unconscious integration. *Journal of Vision*, 2013, **13**(13): 24
- [42] Faivre N, Koch C. Inferring the direction of implied motion depends on visual awareness. *Journal of Vision*, 2014, **14**(4): 1–14
- [43] Shiffrin R M, Schneider W. Controlled and automatic human information processing: II. Perceptual learning, automatic attending and a general theory. *Psychological Review*, 1977, **84**(2): 127–190
- [44] Goldstein A G, Chance J E, Hoisington M, *et al.* Recognition memory for pictures: Dynamic *vs.* static stimuli. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 1982, **20**(1): 37–40
- [45] Matthews W J, Benjamin C, Osborne C. Memory for moving and static images. *Psychonomic Bulletin & Review*, 2007, **14** (5): 989–993
- [46] Trotto P A, Tracy R J. The effect of implied motion on the recall of interactive pictures. *Imagination, Cognition and Personality*, 1993, **13**(3): 249–258
- [47] McKeown D M. The effects of implied motion on short-term memory for pictures [D]. University of Oregon, 1996
- [48] Grezes J, Fonlupt P, Bertenthal B, *et al.* Does perception of biological motion rely on specific brain regions? *Neuroimage*, 2001, **13**(5): 775–785
- [49] Giese M A, Poggio T. Neural mechanisms for the recognition of biological movements. *Nature Reviews Neuroscience*, 2003, **4**(3): 179–192
- [50] Peuskens H, Vanrie J, Verfaillie K, *et al.* Specificity of regions processing biological motion. *European Journal of Neuroscience*, 2005, **21**(10): 2864–2875
- [51] 蒋 毅, 王 莉. 生物运动加工特异性: 整体结构和局部运动的作用. *心理科学进展*, 2011, **19**(3): 301–311
Jiang Y, Wang L. *Advances in Psychological Science*, 2011, **19**(3): 301–311
- [52] 胡 旻. 运动形式对方向和形状一致性侦测的影响[D]. 浙江理工大学, 2013
Hu H. The influence of motion pattern on direction and form coherence detection [D]. Zhejiang SCI-TECH University, 2013
- [53] Ungerleider L G. Two cortical visual systems. *Analysis of Visual Behavior*, 1982, 549–586
- [54] Sunaert S, Van Hecke P, Marchal G, *et al.* Motion-responsive regions of the human brain. *Experimental Brain Research*, 1999, **127**(4): 355–370
- [55] Goebel R, Khorram-Sefat D, Muckli L, *et al.* The constructive nature of vision: direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery. *European Journal of Neuroscience*, 1998, **10**(5): 1563–1573
- [56] Fawcett I P, Hillebrand A, Singh K D. The temporal sequence of evoked and induced cortical responses to implied-motion processing in human motion area V5/MT+. *European Journal of Neuroscience*, 2007, **26**(3): 775–783
- [57] Osaka N, Matsuyoshi D, Ikeda T, *et al.* Implied motion because of instability in Hokusai Manga activates the human motion-sensitive extrastriate visual cortex: an fMRI study of the impact of visual art. *Neuroreport*, 2010, **21**(4): 264–267
- [58] Alford J L, van Donkelaar P, Dassonville P, *et al.* Transcranial magnetic stimulation over MT/MST fails to impair judgments of implied motion. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 2007, **7**(3): 225–232
- [59] Senior C, Barnes J, Giampietroc V, *et al.* The functional neuroanatomy of implicit-motion perception or 'representational momentum'. *Current Biology*, 2000, **10**(1): 16–22
- [60] Hein G, Knight R. Superior temporal sulcus—it's my area: or is it? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2008, **20**(12): 2125–2136
- [61] Pyles J A, Garcia J O, Hoffman D D, *et al.* Visual perception and neural correlates of novel 'biological motion'. *Vision Research*, 2007, **47**(21): 2786–2797
- [62] Barraclough N E, Xiao D, Oram M W, *et al.* The sensitivity of primate STS neurons to walking sequences and to the degree of articulation in static images. *Progress in Brain Research*, 2006, **154**: 135–148
- [63] Jellema T, Perrett D I. Cells in monkey STS responsive to articulated body motions and consequent static posture: a case of implied motion?. *Neuropsychologia*, 2003, **41**(13): 1728–1737
- [64] Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, *et al.* Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 1996, **3**(2): 131–141
- [65] 胡晓晴, 傅根跃, 施臻彦. 镜像神经元系统的研究回顾及展望. *心理科学进展*, 2009, **17**(1): 118–125
Hu X Q, Fu G Y, Shi Z Y. *Advances in Psychological Science*, 2009, **17**(1): 118–125
- [66] Layher G, Giese M, Neumann H. Learning representations of animated motion sequences—a neural model. *Topics in Cognitive Science*, 2014, **6**(1): 170–182
- [67] Beck C, Neumann H. Interactions of motion and form in visual cortex—a neural model. *Journal of Physiology-Paris*, 2010, **104**(1): 61–70
- [68] Mather G, Pavan A, Marotti R B, *et al.* Interactions between motion and form processing in the human visual system. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 2013, **7**: 65 (DOI: 10.3389/fncom.2013.00065)
- [69] 陈婷婷, 蒋长好, 丁锦红. 生物运动知觉的神经基础. *应用心理学*, 2012, **17**(3): 265–274
Chen T T, Jiang C H, Ding J H. *Chinese Journal of Applied Psychology*, 2012, **17**(3): 265–274
- [70] Nelissen K, Vanduffel W, Orban G A. Charting the lower superior temporal region, a new motion-sensitive region in monkey superior temporal sulcus. *The Journal of Neuroscience*, 2006, **26** (22): 5929–5947
- [71] Gilaie-Dotan S, Saygin A P, Lorenzi L J, *et al.* Ventral aspect of the visual form pathway is not critical for the perception of biological motion. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, **112**(4): E361–E370
- [72] Anton-Erxleben K, Carrasco M. Attentional enhancement of spatial resolution: linking behavioral and neurophysiological evidence. *Nature Reviews Neuroscience*, 2013, **14**(3): 188–200
- [73] Rombough A H, Barrie J N, Iarocci G. Social cueing elicits a distinct form of visual spatial orienting. *Cognitive science*,

- development, and psychopathology: Typical and atypical developmental trajectories of attention, 2012: 221–250
- [74] Nummenmaa L, Calder A J. Neural mechanisms of social attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 2009, **13**(3): 135–143
- [75] Wang L, Yang X, Shi J, *et al.* The feet have it: local biological motion cues trigger reflexive attentional orienting in the brain. *NeuroImage*, 2014, **84**: 217–224
- [76] Vasefi A. The effects of implied motion training on general cortical processing [D]. Arizona State University, 2014
- [77] Walker P. Depicting visual motion in still images: forward leaning and a left to right bias for lateral movement. *Perception*, 2015, **44**(2): 111–128

Cognitive and Neural Mechanisms of Implied Motion*

LI Kai-Yun^{1,2)}, XU Li-Hui^{1,2)}, XUAN Yu-Ming^{1)**}, FU Xiao-Lan^{1)**}

⁽¹⁾ State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

²⁾ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Implied motion is defined as extraction of motion information from a stationary photo. With low-level and high-level stimuli, researchers usually employ four paradigms (*i.e.*, freeze-frame, passively viewing, motion aftereffect, and fMRI adaption) to investigate implied motion. The role of attention and awareness in implied motion and the memory representation of implied motion are key issues in previous studies. Researchers also focus on the various activated brain regions engaged in implied motion, including medial temporal cortical areas (MT/MST), superior temporal sulcus, and mirrorneuron system. Future studies are needed to further explore the cognitive and neural mechanisms of implied motion in order to clarify whether motion and form processing in human visual system, especially the neural network for motion from form, are dissociated or integrated.

Key words implied motion, form, motion, cognitive mechanism, neural mechanism

DOI: 10.16476/j.pibb.2015.0063

* This work was supported by a grant from National Basic Research Program of China(2011CB302201) and The National Natural Science Foundation of China(61375009).

**Corresponding author.

XUAN Yu-Ming. Tel: 86-10-64846950, E-mail: xuanym@psych.ac.cn

FU Xiao-Lan. Tel: 86-10-64873518, E-mail: fuxl@psych.ac.cn

Received: March 11, 2015 Accepted: April 22, 2015