

信息学院人工智能专业方向

《脑与认知科学》

认知神经科学基础：感觉和知觉

- 注：本课程部分内容整理自课程教材、参考书籍或公共资源，特此致谢！

知觉的概念

- 知觉是一系列组织并解释外界事物的感觉信息加工过程，包括视觉、听觉、躯体感觉、嗅觉和味觉五种感觉
- 知觉和感觉既有联系、又有区别：
 - 感觉和知觉都由事物作用于感觉器官产生，知觉的产生以感觉信息为前提，并且与感觉同时进行，甚至只要有一种感觉信息出现，都能引起对物体知觉
 - 感觉是对客观事物个别属性的认识，而知觉是通过对各种感觉的结合，形成了对事物的整体认识
 - 感觉不依赖于个人的知识和经验，知觉却受个人知识经验的影响
 - 感觉和知觉都是人类认识世界的初级形式，如果要想揭示事物的本质特征，还必须在感觉、知觉的基础上进行更复杂的心理活动，如记忆、想象、思维等

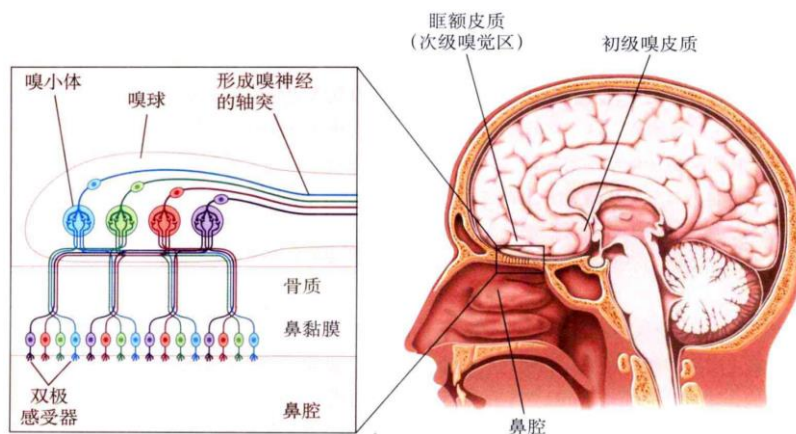
嗅觉

- 嗅觉是最古老的感觉信息，与嗅觉相关的基因占人体全部编码基因的**3%**，表明在人的进化历史中曾经极为重要
- 嗅觉最基本的作用是闻到食物或者感受到周围环境的状况，甚至是危险的靠近
- 嗅觉在大脑中的皮质区域与情绪、恐惧、记忆、快乐等情感皮质区域相同，在影响人们社交能力方面扮演着重要作用



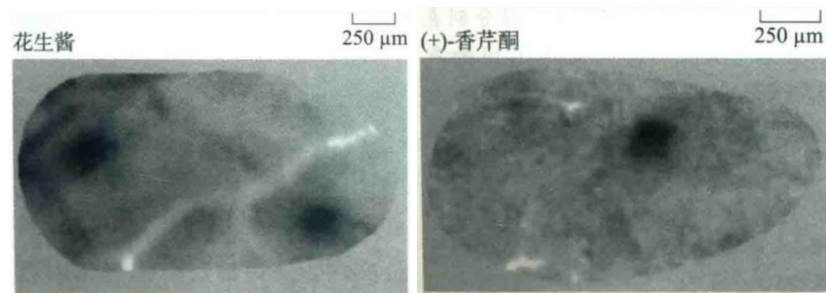
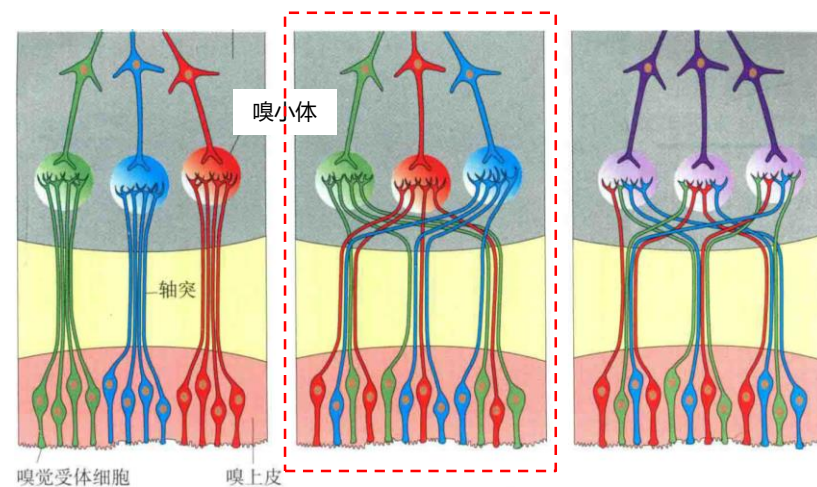
嗅觉

- 嗅觉的特点：1) 感受器直接暴露于外界，2) 嗅神经不经过下丘脑直接到达初级嗅皮质
 - 鼻粘膜中有超过1000种的感受器（双极神经元），所产生的感觉信息传递到嗅球中的嗅小体进行整合，进一步通过嗅神经传递至嗅皮质
 - 初级嗅皮质与探测气味变化相关，而次级嗅皮质与分辨气味类型相关



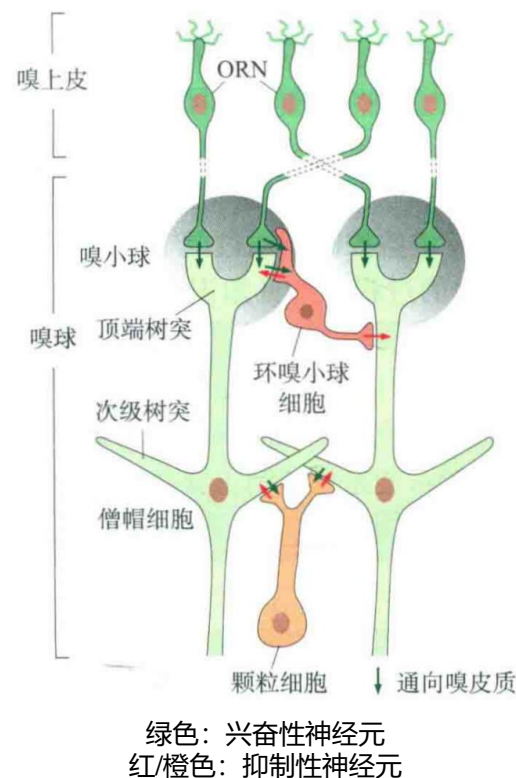
嗅觉信息传递的神经回路

- 嗅觉信息传递的神经回路存在三种可能结构：
 - 感知同种气味的嗅觉神经元，其细胞体在鼻腔内的空间上聚集，并将轴突发送到同一个嗅小体
 - 感知同种气味的嗅觉神经元，其细胞体在鼻腔内的空间上分散，但将轴突发送到同一个嗅小体
 - 感知同种气味的嗅觉神经元，其细胞体在鼻腔内的空间上分散，同时也将轴突发送到多个嗅小体
- 研究显示，每种气味都由特定的嗅小体激活空间模式进行表征



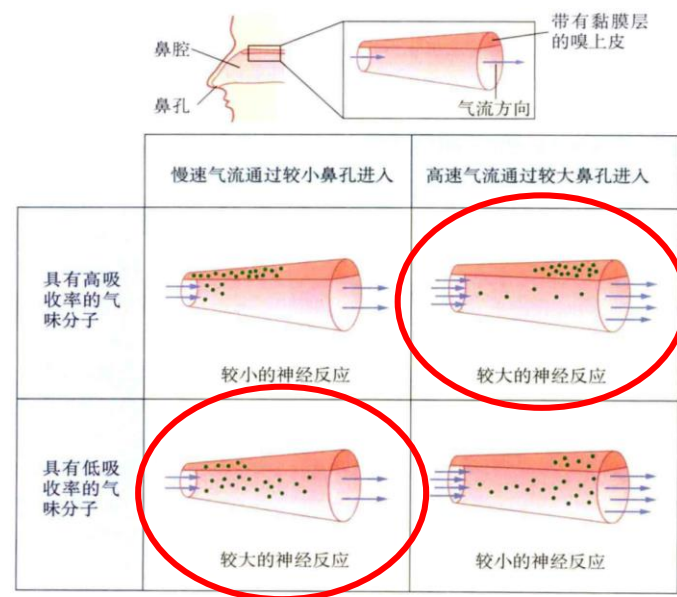
嗅觉信息传递的神经回路

- 嗅觉信息传递过程中有大量局部中间抑制性神经元参与，它们与兴奋性神经元一起构成了侧抑制神经回路
- 嗅觉信息传递中的侧抑制神经回路，可能具有以下功能：
 - 提高对相似气体的分辨率
 - 用于增益控制(通过调节输入和输出的关系，使输出限制在有限的动态范围内)，例如防止因气味强烈导致神经元发放率达到饱和
 - 控制嗅神经动作电位的时间间隔，从而对不同的嗅觉信息（气味类型）进行编码



嗅觉信息处理的特异化现象

- 左、右鼻孔的大小随时间交替变化
- 高气体流速的鼻孔对高吸收率的气味分子更敏感，而低气体流速的鼻孔对低吸收率的气味分子更敏感
- 具备不同气流速度的嗅觉感受系统可以同时感知具有不同吸收率的气味分子



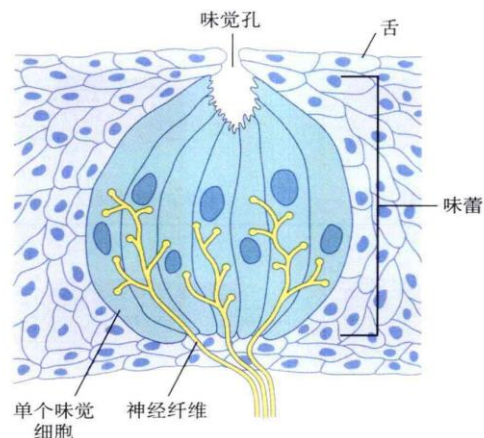
气味和记忆

- 气味与个人记忆存在密切联系，其原因在于嗅皮质与边缘系统的直接连接，而后者是记忆和情绪主要涉及的一个区域
- 海马损伤的病人气味识别能力也严重受损

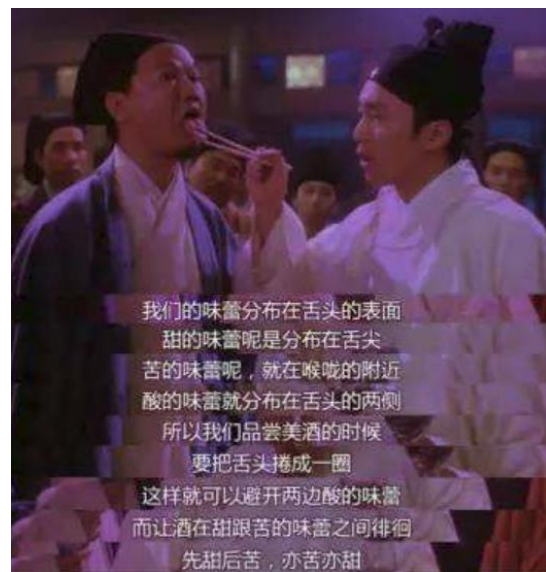


味觉

- 人的口腔中有约10000个味蕾，大部分位于舌头上
- 基本的味觉信息：
 - 咸：矿物质/电解质与水的平衡信息
 - 甜：碳水化合物（能量）
 - 鲜：蛋白质
 - 苦/酸：进化产生的警告信号
 - “辣味”不是味觉，而是痛觉信息~
- 味蕾中的味觉神经元被激活后，味觉信息被传递至丘脑中的腹后内侧核，然后进入初级味觉皮质及次级味觉皮质（眶额皮质），最终形成复杂的味知觉

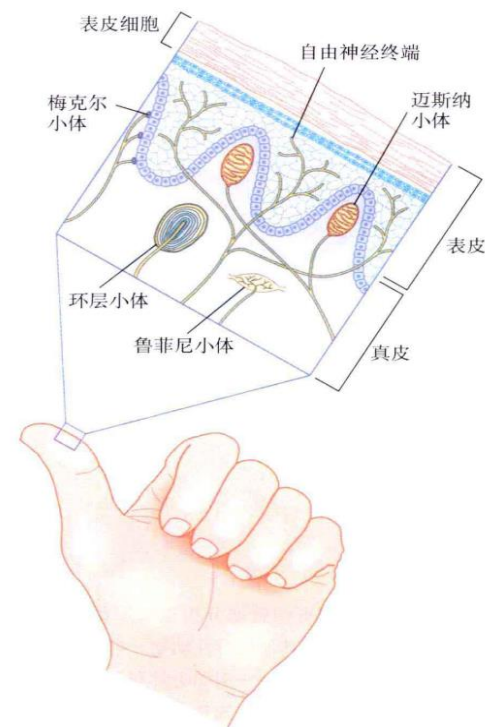


味觉细胞在味蕾上方形成孔隙。每个细胞对于五种基本味觉中的一种敏感：咸、甜、酸、苦和鲜。

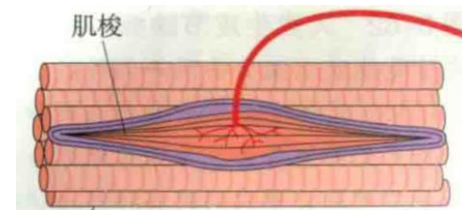


躯体感觉

- 躯体感觉包括触觉、温度、疼痛、本体感觉等信息
- 躯体感觉的信息类型及感受器
 - 一般触觉信息：梅克尔小体
 - 轻微触觉信息：迈斯纳小体
 - 深部压力信息：环层小体
 - 温度信息：鲁菲尼小体
 - 痛觉信息：疼痛感受器（有髓鞘：快速反应，无髓鞘：持续疼痛）
 - 本体感觉信息：肌肉-肌腱连接处的特化神经元

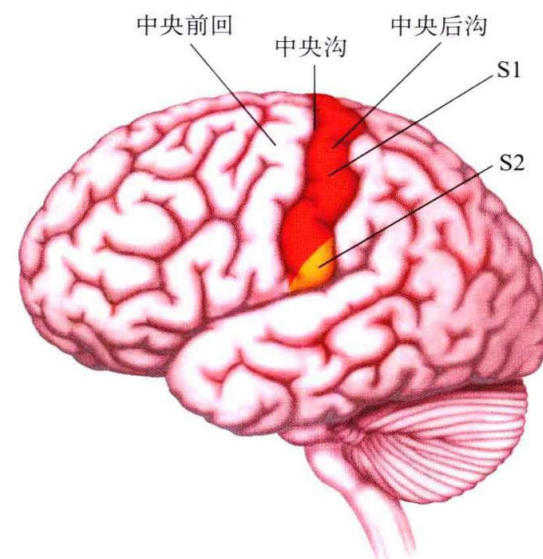


躯体感觉感受器位于皮肤下方。梅克尔小体探测一般的接触；迈斯纳小体探测轻微的联系；环层小体探测深层的压力；鲁菲尼小体探测温度。疼痛感受器（或游离神经末梢）探测疼痛。



躯体感觉

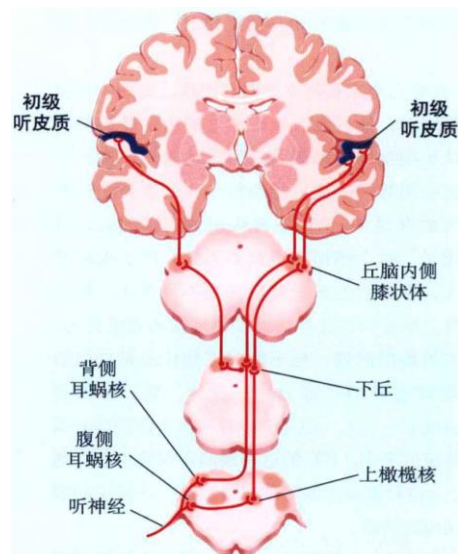
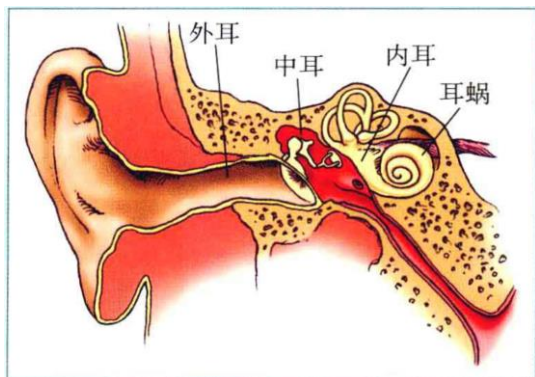
- 躯体感觉信息从感受器产生，通过脊髓、脑干传递至对侧丘脑后，进入初级躯体感觉皮质（S1）、次级躯体感觉皮质（S2）、小脑等多种神经系统组织结构
- 初级躯体感觉皮质的面积取决于相应的躯体感觉信息的重要性
- 次级躯体感觉皮质中的神经元可以编码更复杂的物体纹理和大小等信息



躯体感觉细胞位于中央后回，顶叶的最前部。
S2 区位于 S1 区的腹侧。

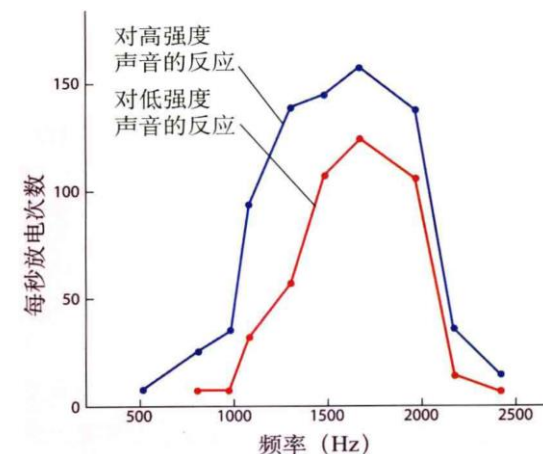
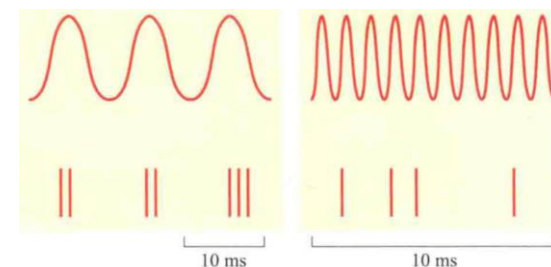
听觉

- 听觉的主要功能包括对环境的感知和同类间的识别交流
 - 声波引起耳鼓振动及内耳中的液体振荡，刺激内耳耳蜗中的初级听觉感受器毛细胞将机械信号转换为动作电位
 - 听觉信息从耳蜗沿听神经传递，通过丘脑的内侧膝状体后到达初级听觉皮质



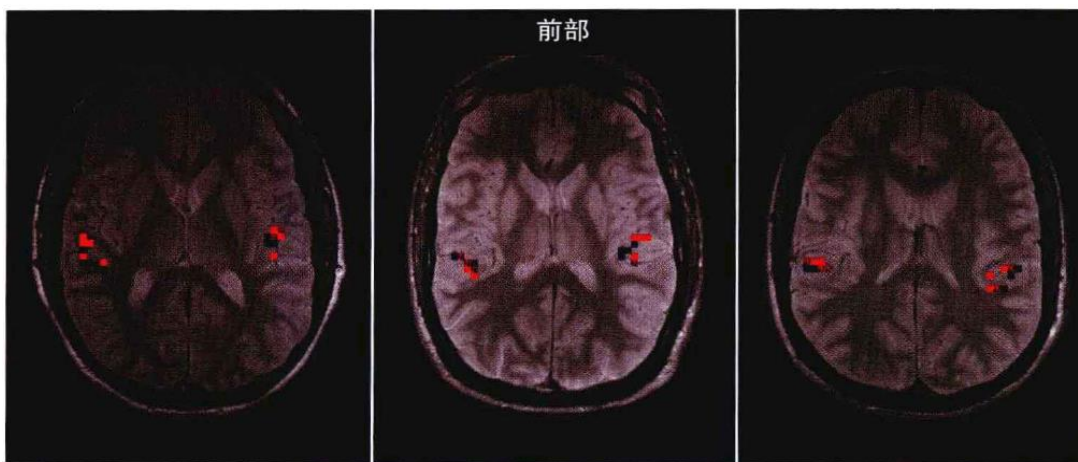
听觉信号的频率编码

- 人类听觉的频率范围20Hz-20000Hz，但是对日常交流中关键的1000Hz-4000Hz最为敏感
- 听觉神经元的动作电位随刺激周期性发放
 - 对于低频信号，动作电位在每个周期都发放
 - 对于高频信号，单个神经元的动作电位只在部分周期内发放
- 单个神经元不能给出精确的频率信息，仅可以对听觉信息进行粗略编码
 - 听觉神经元感受野的频率范围较宽，频率选择特性不好
 - 在听觉信息传递过程中，神经元的频率选择特性会逐渐增强



听觉信号的频率编码

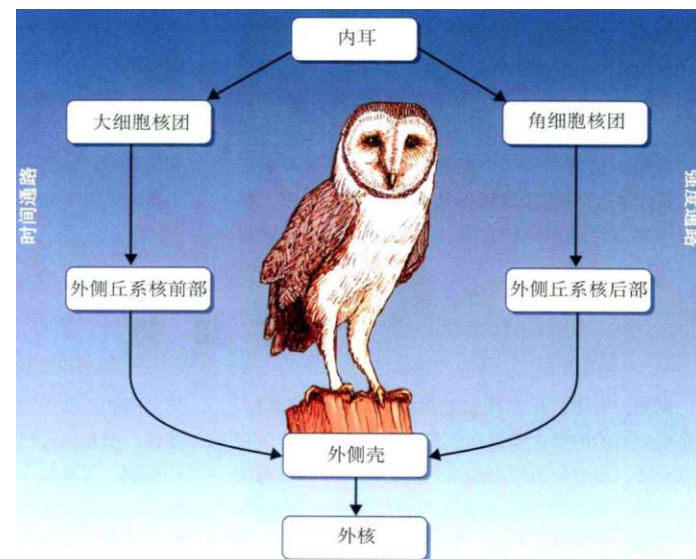
- 听觉信号依赖多个神经元的联合编码
- 听觉区具有特定的频率激活空间模式，有助于听觉神经元的联合编码



通过 fMRI 得到的人类大脑的频率拓扑地形表征。三张水平切面用蓝色表明对低音反应的区域以及用红色表明对高音反应的区域。不同的激活区表明存在多个频率拓扑地形图。

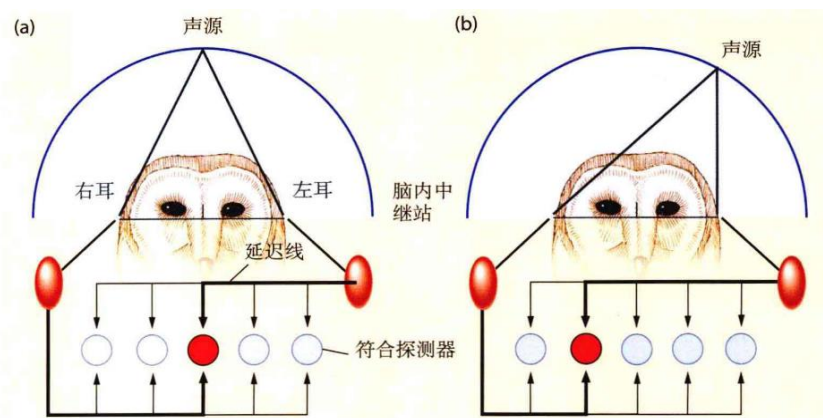
基于听觉的目标定位

- 除对不同频率的声音进行识别外，听觉的另一个重要功能是在进行空间定位
- 基于听觉的空间定位通过双耳信息整合
 - 耳间时差：声音到达两耳的先后顺序和间隔时间
 - 耳间强差：声音在两耳分别产生的不同信号强度



听觉定位的神经编码模型

- 耳间时差检测：时间同步编码
 - 听觉神经系统中存在同步检测器，只有两耳的听觉信号同时输入才能被激活
 - 当声源位于正前方时，这时正中的同步检测器神经元被激活，而当声源位于一侧时，偏离中心的同步检测器神经元被激活



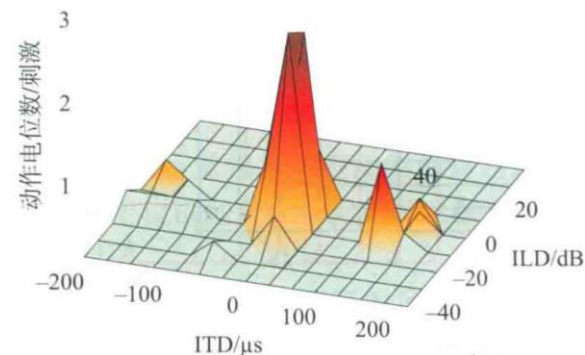
到达两耳时间的轻微不对称性可以被用来定位位于两侧的刺激。(a) 当声源直接位于仓鸮的前方时，刺激会同时到达两耳。由于激活传递通过延迟线，表征中央位置的同步探测器会被两耳同时激活。(b) 当声源位于左侧，声音首先到达左耳。那么偏向相反方向的同步探测器就会被两耳同时激活。

听觉定位的神经编码模型

- 耳间强度检测：信号强度编码
 - 声音强度由神经元的发放频率进行编码,输入信号越强细胞放电频率越高
- 下游神经元结合双耳信号的发放频率编码差异,确定声源的竖直位置

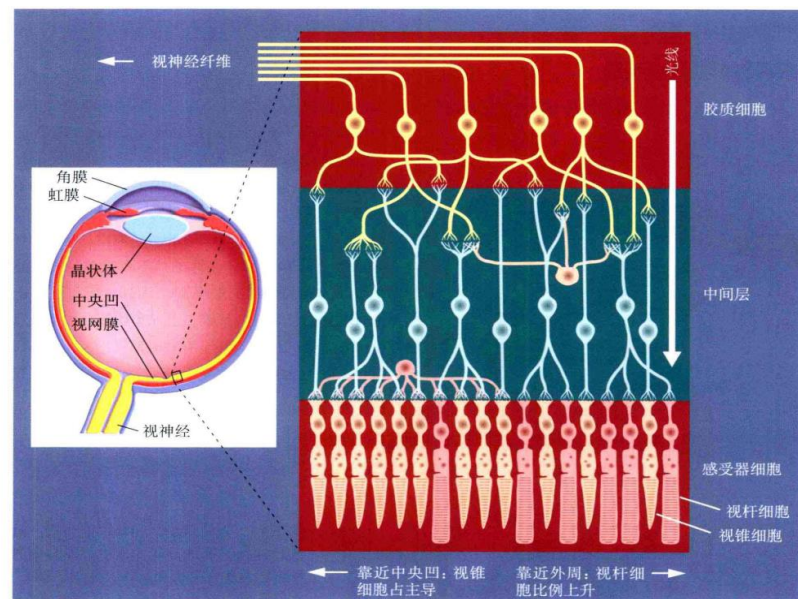
听觉定位的神经编码模型

- 特点总结：
 - 空间信息编码：水平方向为时间同步编码，而垂直方向为信号强度编码
 - 分布式：分别处理听觉的时差和强差信息再进行整合
 - 听觉定位的神经系统位于较为低级的脑干中，仅解决了“在哪里”的问题
 - 对于解决“是什么”、“该如何反应”等问题，需要在更高级的皮质区域进行信息处理



视觉

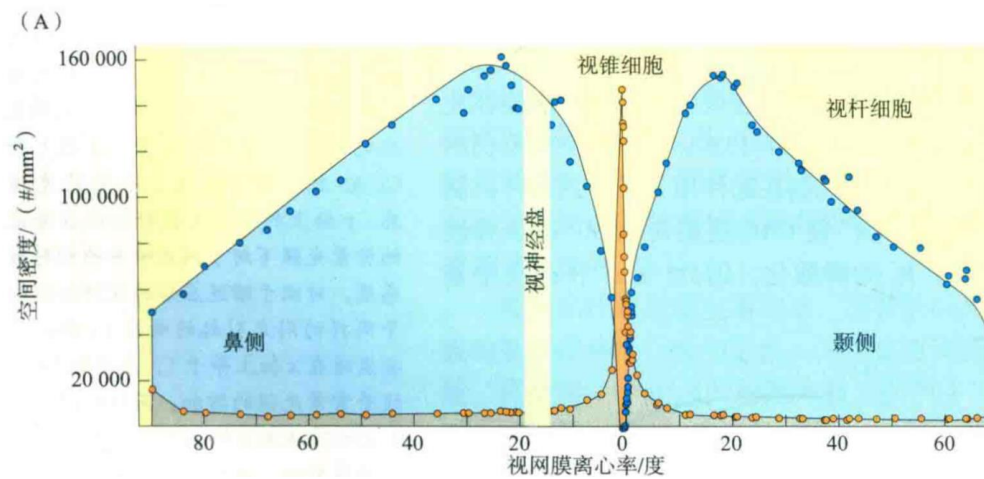
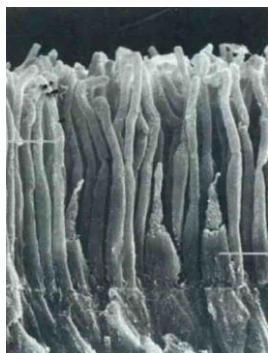
- 视觉是人最为依赖的一种感觉，多数多细胞生物都拥有视觉感知，其主要功能有：
 - 从背景中分辨物体
 - 定位感兴趣的对象
 - 检测运动以及在环境中定向
- 视觉输入首先以光子时空分布的形式被视网膜感光细胞接收并转换为电信号，接着由视网膜上的神经元进行处理，并通过视神经传入大脑



眼睛（左）和视网膜（右）的解剖结构。光线从角膜进入，激活位于视网膜后表面的感光细胞。感光细胞有两种：视杆细胞和视锥细胞。感光细胞的输出在视网膜的中间层进行加工，然后通过视神经（即神经节细胞的轴突）作为中继传入中枢神经系统。

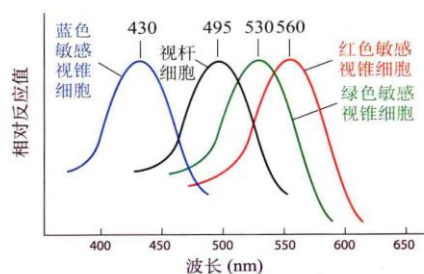
视网膜上的感光神经元

- 视网膜上有两类功能互补的感光神经元：
 - 视杆细胞：分布在整个视网膜上，感受低光刺激，主要在夜间工作，无法区分颜色，产生低精度视觉，响应慢
 - 视锥细胞：集中在中央凹，感受强光刺激，主要在白天工作，对不同颜色敏感，产生高精度视觉，响应快

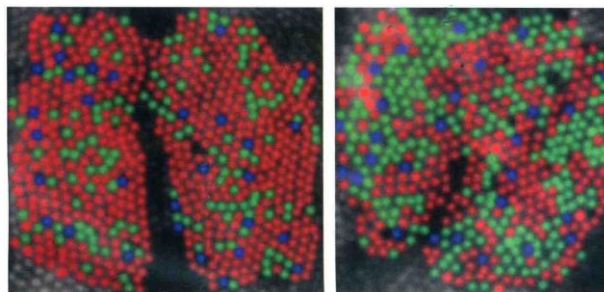


视网膜上的感光神经元

- 视锥细胞根据感光度特异性可进一步分为蓝色、绿色和红色三种视锥细胞
 - 人类视觉对长波光更加敏锐，视网膜中的绿色和红色视锥细胞也占绝大多数，而对短波蓝光的敏感度较低，蓝色视锥细胞占比也很小
 - 红色或绿色视锥细胞功能异常会导致色盲现象



视杆细胞和三种视锥细胞的光敏感度函数。短波（蓝）视锥细胞对波长430nm的光有最大的反应性。中波和长波视锥细胞的感受性峰值移动到了更长的波长。白光如日光可以激活三种感受器，因为它包含了所有的波长。



人视网膜中三种视锥细胞的空间分布

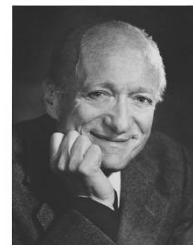


视网膜上的视觉信息处理

- 视网膜上的感光细胞会将外界的光信号转化为随时间变化的电信号，然而这种信号远远不足以准确反映外部世界的复杂信息
- 需要从外界的光信号中提取出有效的特征信息，如物体的运动、深度、形状、大小和颜色信息等
- 人的视觉系统包含大约1亿个感光细胞，但仅有约100万视神经将外界的光信号传递到大脑。因此，在视觉处理的过程中，我们的视觉系统会选择保留有价值的视觉信息，而尽可能多地删除掉不相关的信息

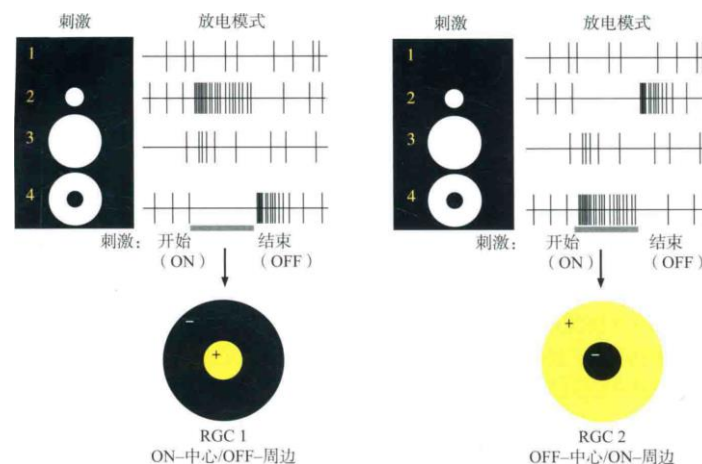
视网膜神经元的感受野

- 感受野 (receptive field)：视觉神经元仅对有限空间区域的光信号产生反应，这个区域被称为该神经元的感受野
- Kuffler通过实验发现，视网膜神经元具有中心-外周类型的圆形感受野，可被光斑信号激活



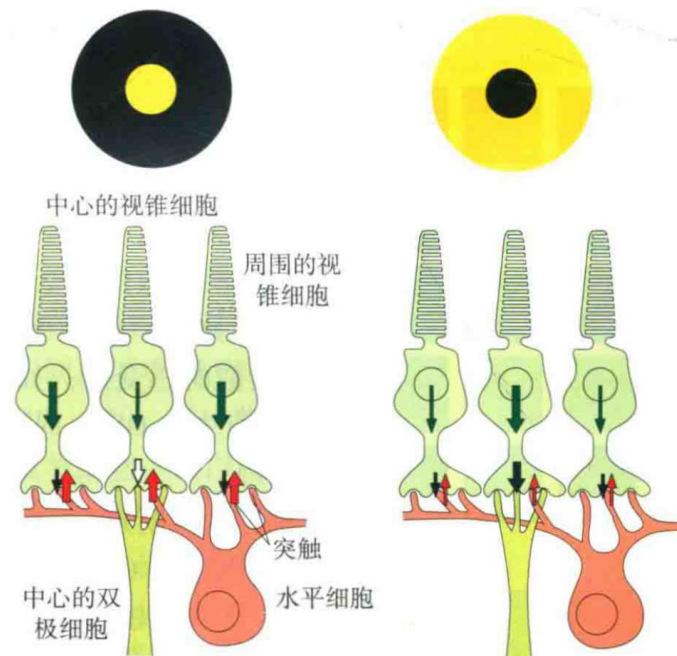
Stephen W. Kuffler

刺激类型	中心兴奋-外周抑制神经元	中心抑制-外周兴奋神经元
无光刺激	随机发放	随机发放
光刺激中心	兴奋性最强	兴奋性被抑制
光刺激中心和外周	兴奋性降低	兴奋性降低
光刺激外周	兴奋性被抑制	兴奋性最强



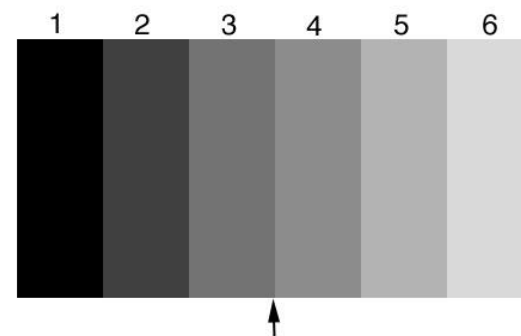
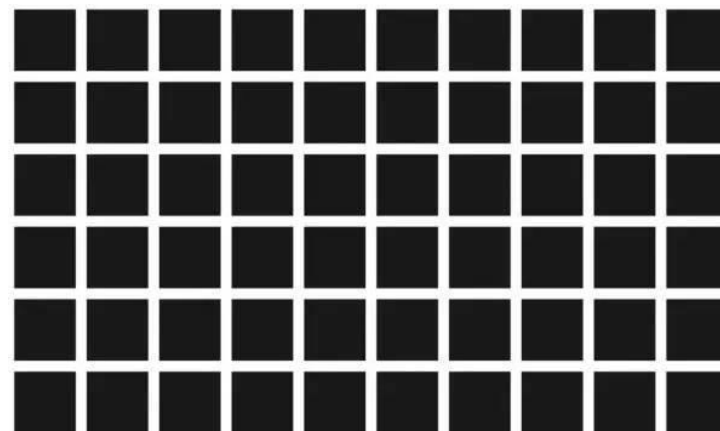
视网膜神经元的感受野

- 受到光刺激的视觉神经元通过侧抑制的神经回路，将抑制信号传输给邻近的视觉神经元突触前末梢
- 这种侧抑制的神经回路，可以放大激活和未激活的感光细胞之间的兴奋性差异，使得下游的神经元能够产生中心-外周型的感受野，从而提高平行输入信号间的差异，提高信噪比



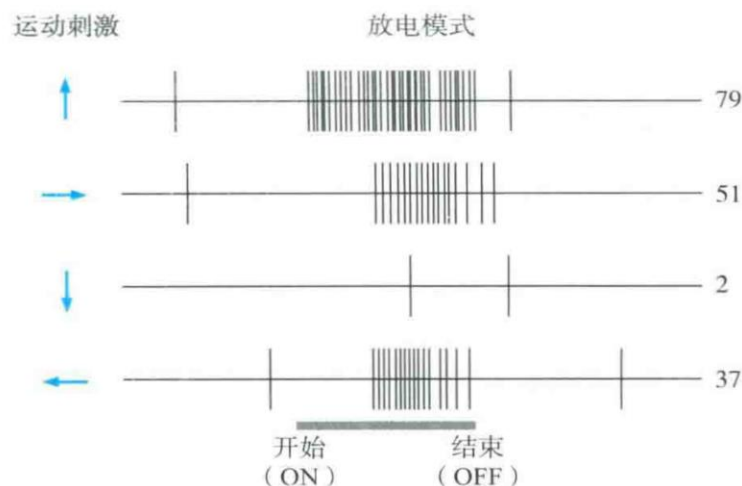
视网膜神经元的感受野

- 视网膜神经元的中心-外周感受野对于理解视觉信息处理有重要启发：
 - 视网膜神经元不仅可感知光信号，还可以对视网膜局部区域中的明暗对比进行感知，从而确定光信号的空间信息
- 这种由侧抑制产生的中心-外周感受野，可以解释很多有趣的视错觉现象，如赫曼方格、马赫带等



视网膜神经元的多样性

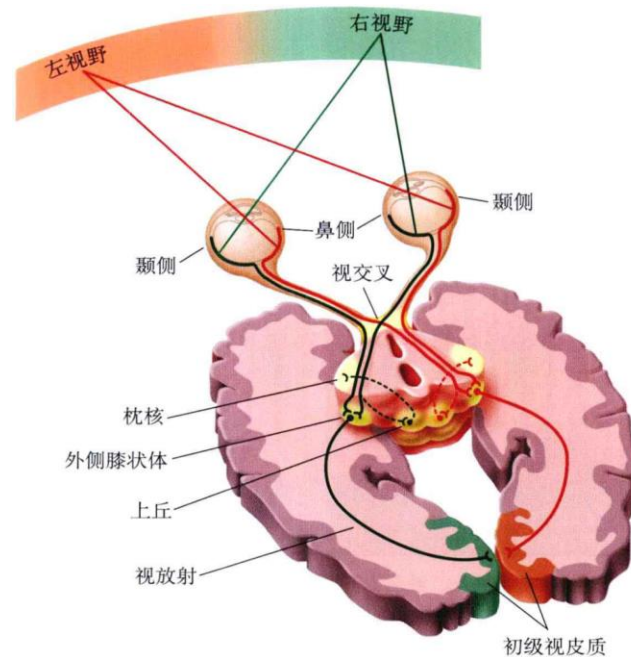
- 除上述类型的神经元以外，视网膜上还有大量其他类型的神经元，彼此形成复杂的神经回路，从而将视觉信息所包含的对比度、大小、运动状态和颜色等视觉信息传递到大脑



方向选择性视网膜神经元的兴奋性模式

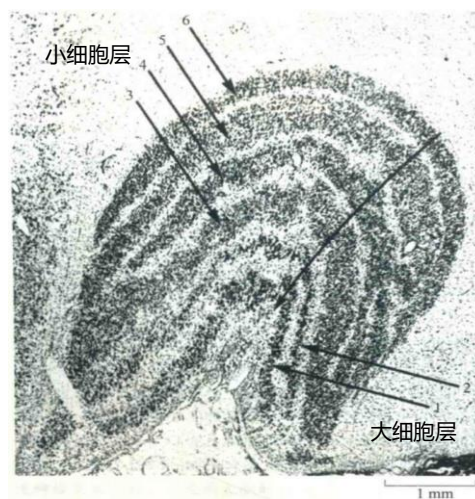
视觉信息传递的视神经通路

- 视神经的颞侧分支沿同侧传递，鼻侧分支交叉到对侧（视交叉）
 - 视交叉使得左视野视觉信息进入右侧大脑半球，右视野视觉传递进入左侧大脑半球
- 视神经进入大脑的两条通路：
 - 视网膜→丘脑的外侧膝状体→初级视皮质，包含了~90%的视神经
 - 视网膜→皮质下结构（丘脑枕核、中脑上丘等），包含~10%的视神经



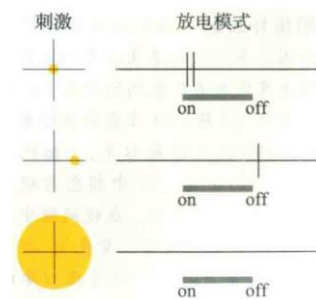
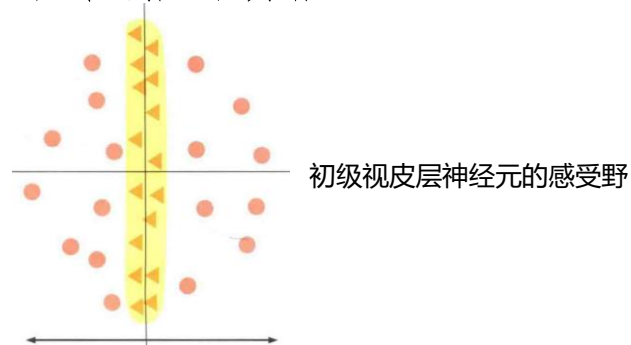
视觉信息传递的视神经通路

- 视神经通路的功能特异化：
 - P通路：视神经→外侧膝状体的小细胞层，神经元感受野小，传递高敏锐度和色觉的视觉信息
 - M通路：视神经→外侧膝状体的大细胞层，感受野大，传递亮度的视觉信息，具有很好的对比和时间分辨率



初级视皮质中的视觉信息处理

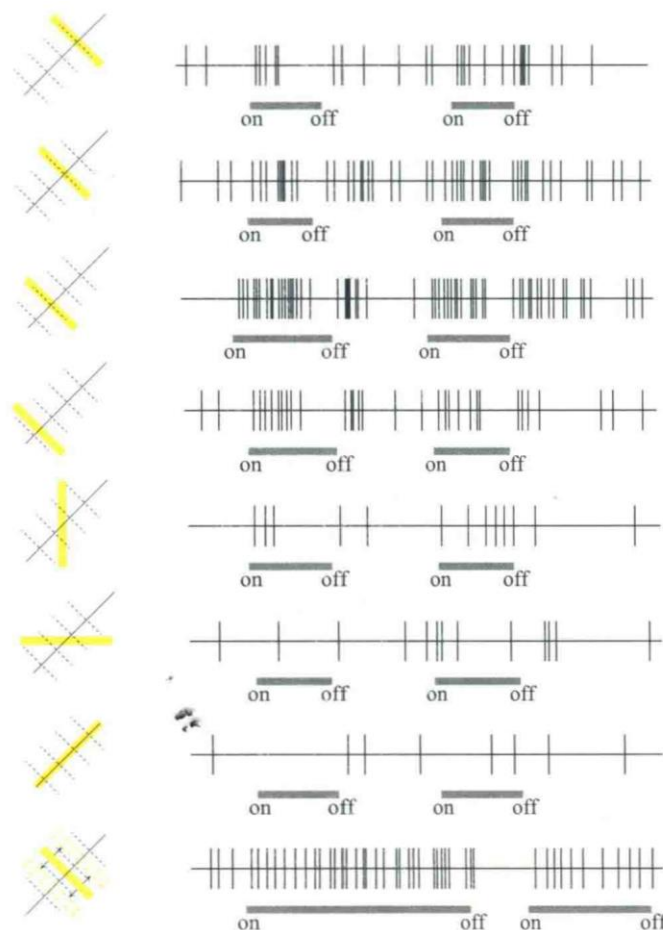
- 外侧膝状体中的神经元具有与视网膜神经元相似的中心-外周感受野，可被圆形光斑信号激活
- 但Hubel和Wiesel研究中发现，初级视皮层神经元不能被圆形光斑信号激活，但可被特定方向的光条激活
- 具有中心兴奋-外周抑制的条状感受野的初级视皮质神经元，被称为简单细胞，具有检测图像中线条和轮廓的功能



初级视皮层神经元的兴奋性模式

初级视皮质中的视觉信息处理

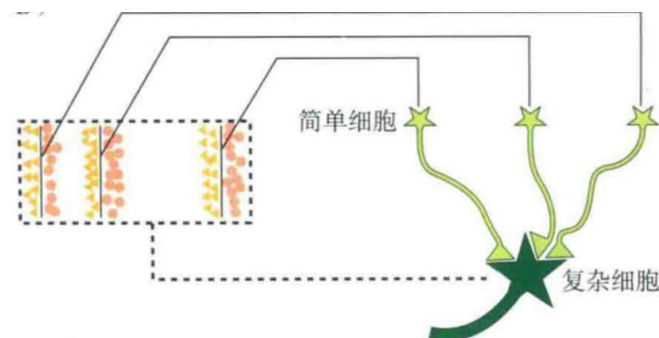
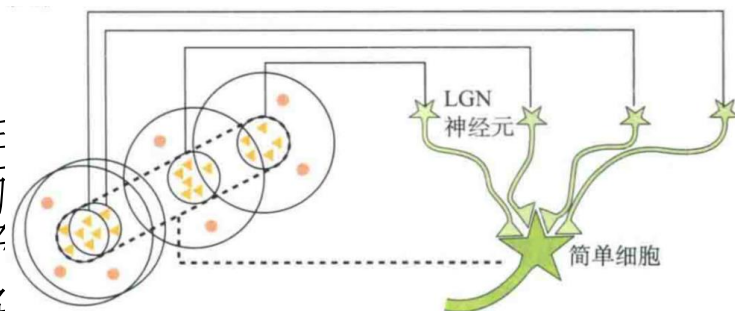
- 除了简单细胞外，初级视皮层中还存在其他类型的神经元
 - 相比简单细胞，复杂细胞具有更大、更复杂的感受野，没有具体的激活-抑制区域，但可被任何位置上特定方向的光条激活
 - 复杂细胞对空间信息进行了进一步整合，能够识别感受野中所有的线条/轮廓，因此比简单细胞具有更抽象的线条和轮廓检测能力



复杂细胞的兴奋性模式

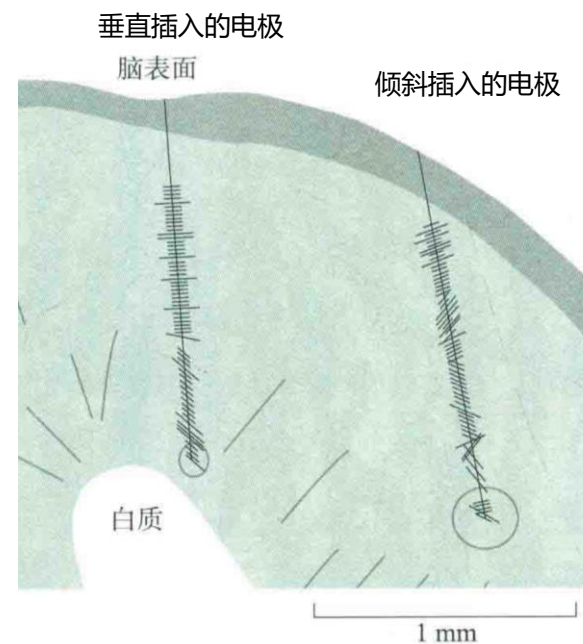
初级视皮质中的视觉信息处理

- 视觉通路神经元的前馈模型假说
 - Hubel和Wiesel认为，外侧膝状体神经元通过复杂的连接，其感受野线性排列后组成了简单细胞的感受野，而相邻区域同向排列的简单细胞感受野组合形成了复杂细胞的感受野，并将其检测到的线条和轮廓信息，进一步传送至更高级的视皮质区域
 - 前馈模型假说：视觉通路上神经元的感受野组织在一起构成层级化的前馈计算模型，每个层级内的神经元都对上个层级内神经元传来的信息进行处理和表征，最终从光信号中提取出重要的视觉信息



初级视皮质中神经元的空间分布

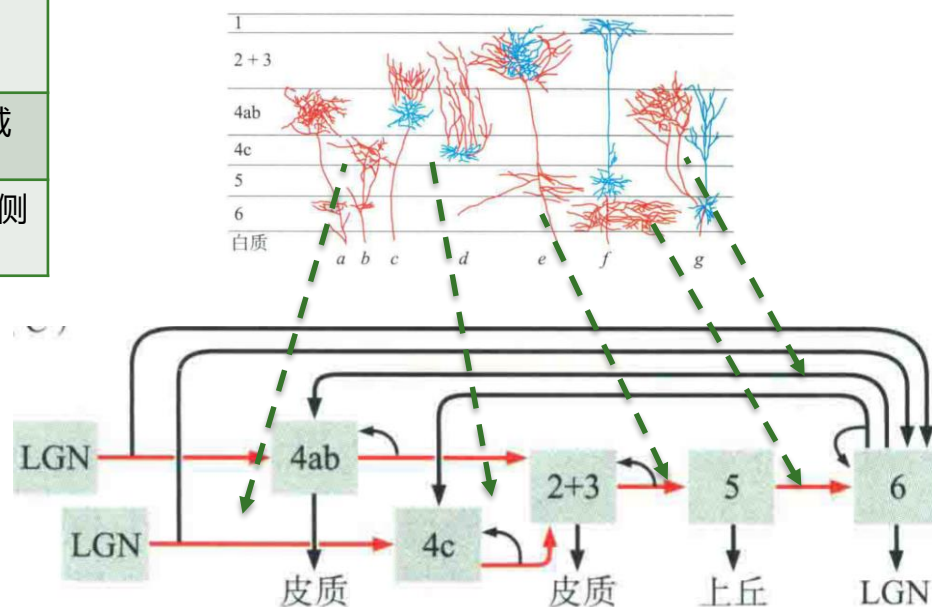
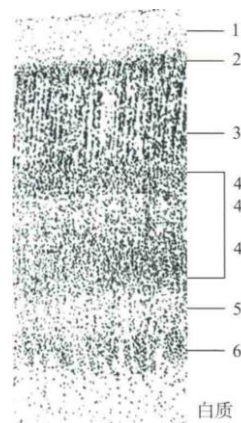
- 初级视皮质的两个组织原则：
 - 视网膜拓扑学映射：视皮质特定部位接受来自视网膜对应部位的信息，视觉信息在感受野的特定部位呈现
 - 功能架构：在一个给定的视网膜拓扑映射区域内，具有相同特性的神经元排在与皮质表面相垂直的轴上
- Hubel和Wiesel的实验结果说明，初级视皮质以垂直的皮质柱为基本单位发挥功能，同一个皮质柱内的神经元具有相似的功能特性



初级视皮质柱内的神经回路

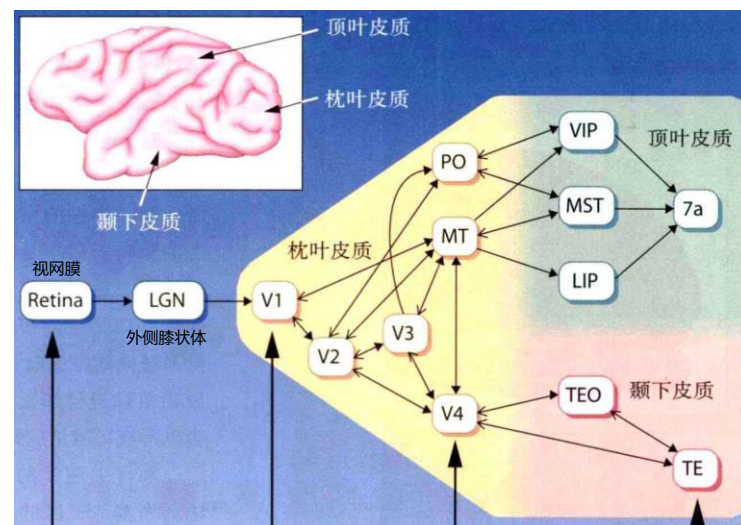
皮质柱层	输入	输出
1		
2	4层	本层、5层、其他视皮质
3	4层	本层、5层、其他视皮质
4	外侧膝状体 (LGN)	本层、2/3层
5	2/3层	6层、其他区域
6	5层、外侧膝状体 (LGN)	本层、4层、外侧膝状体 (LGN)

视皮质根据神经元的结构特点可以分为6层，相应皮质柱内的神经环路大致为LGN→L4→L2/3→L5→L6，并且在新皮质内具有一定的普遍性



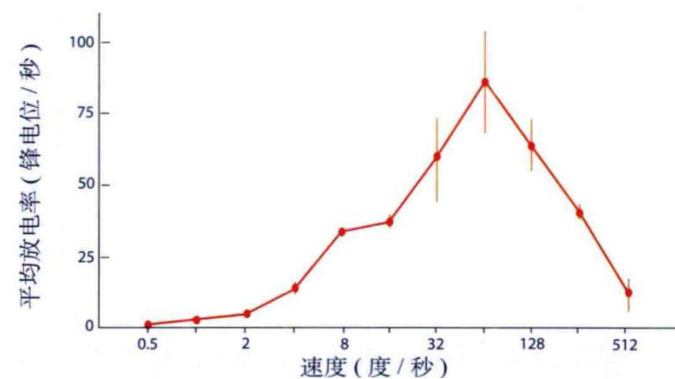
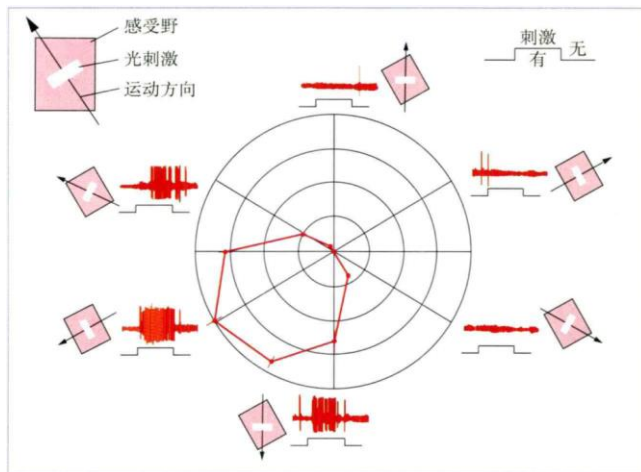
视觉信息的分布式处理假说

- 视觉信息的分布式处理假说
 - 大脑对视觉信息处理具有分布式的特点，不同的视皮质区域从视觉信息中分别形成颜色、运动等知觉，进一步整合形成对事物的全面感知
- 视皮质区域的功能特异化：
 - V1（初级视皮质）：简单视觉
 - V2：图形与物体形状
 - V3：视觉信息传递
 - V4：颜色知觉
 - MT（中颞区，V5）：运动知觉



MT区与运动知觉

- MT区神经元的特点：
 - 被运动信号激活，对颜色不敏感
 - 朝向特定方向运动时，细胞的兴奋性最强
 - 神经元的兴奋性与运动速度有关



MT区与运动知觉

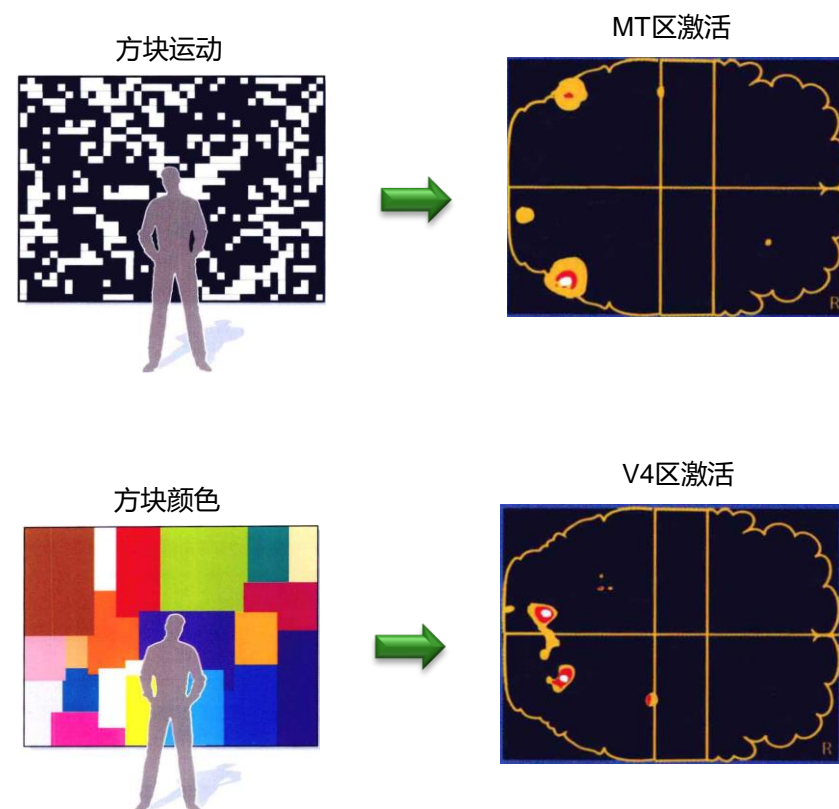
- MT区的损伤可影响运动知觉
 - MT区神经元感受野范围很大，而且包含了左、右两侧视野，因此单侧大脑半球中的MT区损伤对运动知觉影响较小
 - 双侧大脑半球中的MT区损伤则会导致运动知觉的丧失



对于运动盲患者来说，世界看起来就像看闪光灯的照射。他们不会看到液体在茶杯中连续的上升，例如，患者 M.P. 报告看到液体从一个水平面跳到另一个水平面。

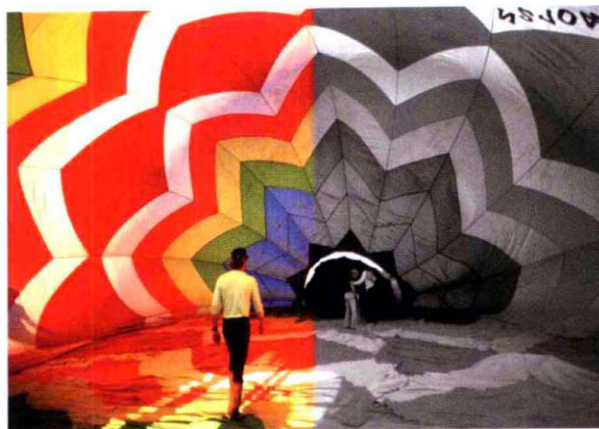
V4区与颜色知觉

- 对正常人的脑功能成像研究显示
 - 输入的运动视觉信息可导致MT区被激活
 - 输入的颜色视觉信息可导致V4区激活
- 上述实验表明大脑对视觉信息的处理符合分布式假说



V4区与颜色知觉

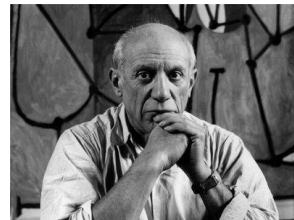
- 与普通色盲不同，全色盲是由中枢神经系统（V4区为主）受损引起的，症状为对所有颜色均无法形成知觉
- 全色盲患者对深度和纹理知觉保持正常，因此仍能辨认出物体



在全色盲患者看来，世界是缺乏色彩的。因为颜色差别通常和明度差别相关，所以场景中的物体可以被区分出来并且看起来是不同的灰色阴影。这张图示意了偏侧色盲患者的世界可能看起来是怎样的。然而在大多数情况下，虽然患者不能区分精细的颜色变化，但是仍然会残留一些颜色知觉。

V4区与形状知觉

- V4区不光与颜色信息处理密切相关，而且是参与形状知觉的次级视觉区
- 颜色可提供物体形状的重要信息
 - 与毕加索相反，莫奈绘画的特点是看不到非常明显的阴影和轮廓



巴勃罗·毕加索

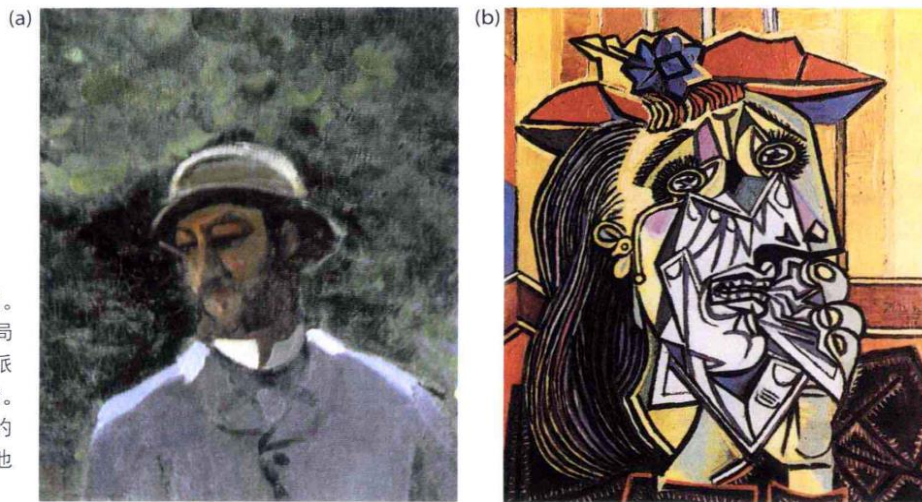


克劳德·莫奈



V4区与形状知觉

- V4区可使用颜色信息作为确定物体形状的线索，因此损伤可导致患者无法辨别渐变颜色上的细微差别，从而丧失了对莫奈作品中人物的形状知觉
- 形状知觉的产生来源于多种类的视觉信息，因此实际中并没有完全丧失形状知觉的“形状盲”现象



两幅肖像画。
(a)《草地上的午餐》局部，1860年法国印象派画家克劳德·莫奈所绘。
(b)巴勃罗·毕加索的《哭泣的女人》，绘于他立体派时期的1937年。

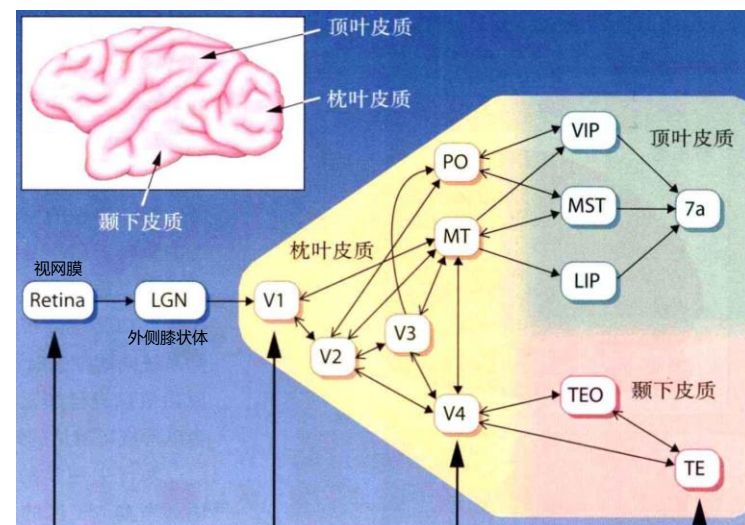
深度知觉

- 深度知觉的产生来源于多种类的视觉信息
 - 双眼视差
 - 运动遮挡
 - 物体在视网膜上成像的大小
- 由于深度知觉存在多种信息来源，因此现实中深度知觉完全丧失的“深度盲”现象极为罕见



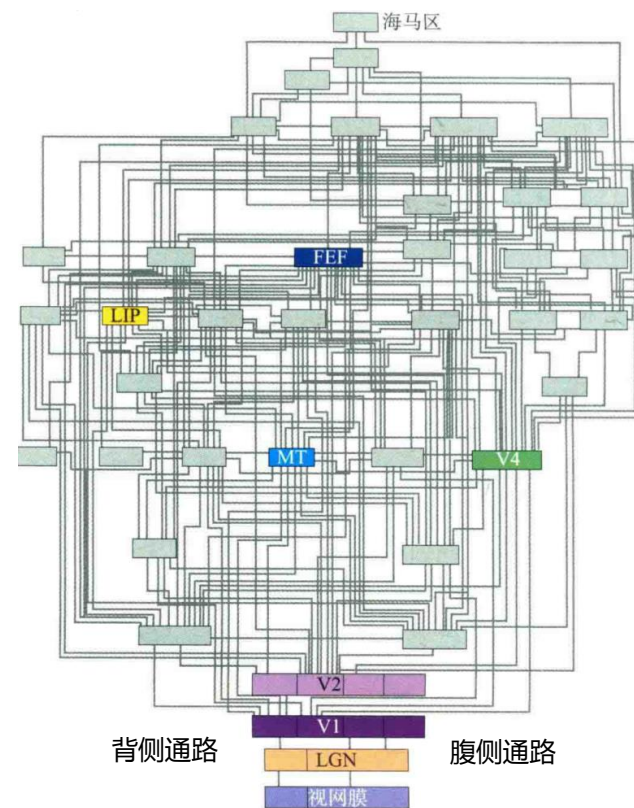
视觉信息处理的皮质通路

- 背侧通路/空间通路(where pathway)
 - 功能：处理运动和深度信息
 - 输入：视神经M通路
 - 途径：V1→V2→V3→MT
 - 输出：顶叶皮质
- 腹侧通路/内容通路(what pathway)
 - 功能：处理形态和颜色信息
 - 输入：视神经M和P通路
 - 途径：V1→V2→V4
 - 输出：颞下皮质



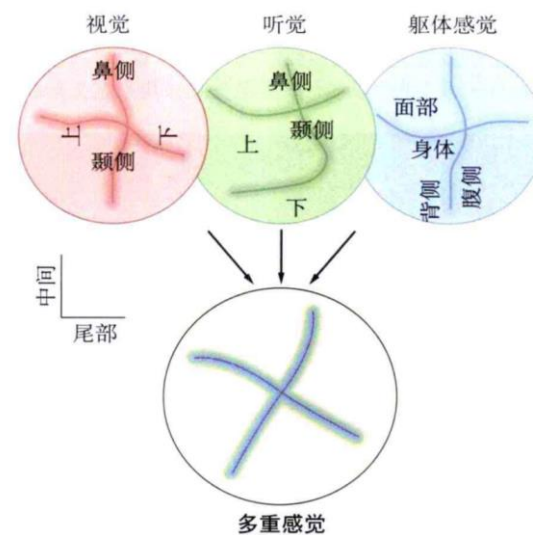
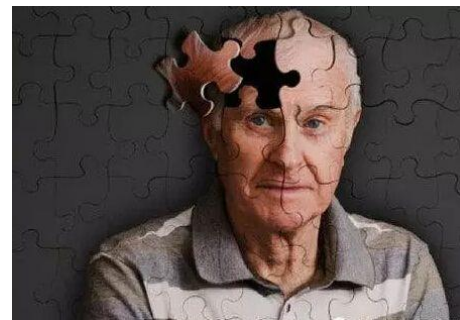
视觉信息处理的皮质通路

- 视觉信息处理的实际皮质通路极为复杂：
 - 目前已知有30多个皮质区域参与视觉信息处理，大部分皮质区域之间存在相互联系，从而形成了一个包含300多个连接的高度复杂层级化视觉信息处理网络



多种感觉信息的整合

- 通过多种感觉信息的整合，形成对外界事物统一的多感觉表征
- 多种感觉信息的整合可以使知觉更加准确、高效
 - 联合视觉、听觉和躯体感觉信息，可使神经元的兴奋性明显增强
 - 在嘈杂的环境中交流时，注视对方的面部动作可以加强语言理解
- 大脑中颞叶、顶叶、额叶、海马等很多皮质区域均参与了多种感觉信息的整合



作业

- 题目1：请根据由侧抑制产生的视网膜神经元中心-外周感受野原理，分析解释马赫带这种视错觉现象的产生原因。
- 题目2：你认为对于仿人机器人来说，针对哪些（不少于2种）人类感觉的模仿最为重要？请给出自己的理由。
- 参考资料：《机器人时代》<https://www.bilibili.com/bangumi/play/ss21850/>