主动感知：对感觉信息获取的控制

Neeli Tummala[1,3] 和 Mitra J. Hartmann[1,2,*]

[1]西北大学机械工程系，美国伊利诺伊州埃文斯顿[2]西北大学生物医学工程系，美国伊利诺伊州埃文斯顿[3]现工作地址：芝加哥大学神经外科系，美国伊利诺伊州芝加哥 *通讯作者。电子邮箱：hartmann@northwestern.edu

arXiv:2611.29886v1 [q-bio.NC] 23 Nov 2026

摘要

“主动感知”一词广泛用于神经科学和工程学领域，用于描述各种感知行为，但对于何种特征使感知具有“主动性”，尚未达成共识。我们认为，归入这一标签下的行为，最好被理解为对感觉信息获取的控制形式，并提出了一个区分三种相互作用控制形式的框架。机制控制在物理上构造感觉输入，策略控制通过适应性和注意性过程在闭环中调节感知，而能动控制涉及智能体可用的感知策略，以及其在这些策略中进行选择的权限。这些控制形式可以分别发生，也可以结合发生，并对感觉输入、知觉、行为和性能产生不同影响。该框架通过考察控制的对象、方式以及控制者，澄清了主动—被动比较，并为分析生物、工程和混合感知系统提供了共同基础。

1 引言

“主动感知”一词广泛用于神经科学和工程学领域，以强调动物和机器人并非只是接收刺激；相反，它们会参与决定可用于知觉和动作的感觉信号。然而，归入主动感知的行为涉及对感觉信息获取的不同控制形式，每种形式都会对感知系统提出不同要求，并对知觉和动作产生不同后果。在回声定位或电定位中，感知主体发出探测信号，并感知环境如何对其进行变换[1,2]。在视觉搜索过程中，智能体会调整眼睛、头部和身体运动，以获取信息[3,4]。在鸡尾酒会问题中，智能体优先处理一种听觉输入，并过滤掉相互竞争的信号[5]。在远程操作过程中，智能体选择机器人的运动方式，从而决定智能体和机器人所接收的感觉反馈[6]。在这些行为中，智能体以不同方式影响可用于知觉和动作的感觉信息：通过发出能量、进行运动、在闭环中调节动作或处理过程，或选择感知的实施方式。

在此，我们提出，“主动感知”这一统称下的各种行为，最好被描述为三种相互作用的对感觉信息获取的控制（图1A）：

1. **机制控制**：智能体投入能量，以物理方式构造到达传感器的信号。这种构造可通过异动控制实现，即智能体改变环境到传感器的映射；也可通过稳态控制实现，即智能体发射能量，由环境对其进行转换，再由智能体重新检测。

2. **策略控制**：智能体根据感觉输入和内部状态，以闭环方式调节感知。这种调节可通过自适应控制实现，即通过机制控制形成闭环；也可通过注意控制实现，即通过内部状态形成闭环，动态分配处理资源以处理选定的感觉信号。

3. **能动控制**：智能体选择如何进行感知，包括如何运用机制控制和策略控制。能动控制将对感知过程的决策权与感知执行区分开来，使这一框架能够涵盖远程操作等情形。感知决策权可以由一个智能体掌握，也可以由多个智能体共享；同时，它也可能受到智能体可用感知策略范围的限制。

图 1B 概述了不同形式的控制如何相互作用。机制控制作用于传感器—环境界面，在此，感知动作会以物理方式塑造到达传感器的信号。策略控制作用于该界面之上，依据感觉反馈和智能体的内部状态调节机制控制和内部处理资源。能动控制作为最高层级的控制环绕这一架构。在这一层级，智能体会选择在感知过程中如何部署策略控制和机制控制。

在这一框架下，我们认为，主动感知不能还原为任何单一形式的控制。机制控制、策略控制和能动控制可以分别运行，也可以协同运行；每种形式对知觉和行为都有不同的计算需求与影响。在动物中，区分这些控制形式有助于厘清运动、反馈、注意以及感知策略选择各自所发挥的作用，同时也有助于理解这些底层计算如何在神经系统中实现协调。在工程系统中，同样的区分有助于评估任务需要哪些控制形式、它们应如何协调，以及何时其计算成本会超过所带来的收益。将“主动感知”界定为相互作用的多种控制形式，有助于解释灵活且稳健的感知如何在生物系统和工程系统中产生。

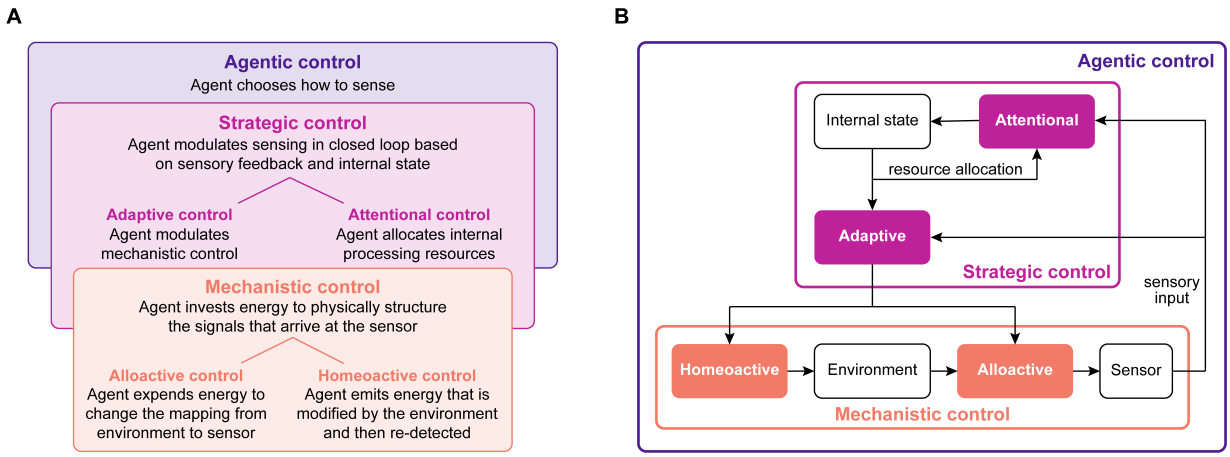

图1. 主动感知是对感觉信息获取的控制。(A) 主动感知通过机制控制、策略控制和能动控制实现。机制控制通过异稳态控制和稳态控制，在物理层面塑造感觉输入。策略控制则基于感觉反馈和内部状态，以闭环方式调节感知。它通过自适应控制来调节机制控制的实施方式，并通过注意控制动态分配内部处理资源。能动控制决定感知如何进行，并明确机制控制和策略控制的实施方式。**(B)** 该框架展示了三种控制形式如何相互作用。机制控制作用于传感器—环境界面。在这一界面之上，策略控制基于感觉反馈和内部状态，以闭环方式调节感知过程。能动控制涵盖这一架构；在这一层面，智能体通过机制控制和策略控制来选择如何进行感知。这种决定权可以与其他智能体共享，也可能受到可用感知策略的限制。

2 机制控制

在机制控制过程中，智能体通过物理方式构造到达传感器的信号。遵循 Zweifel 和 Hartmann[7,8]，我们区分两种机制控制形式：

- **异动控制**：智能体控制环境中的信号如何到达传感器，例如改变传感器的位置、方向或形状。
- **稳态控制**：智能体控制信号的发射，该信号经环境转换后，再由智能体重新检测到。

异动控制和稳态控制是智能体在物理上塑造输入感官流的两种不同方式。这些控制形式可以单独或同时发生，感知也可以在两者都不存在的情况下发生。图2 展示了这四种可能性，并为每种情况提供了典型的生物学和工程实例。

2.1 异动控制

在异动控制过程中，智能体改变环境到传感器的映射，从而改变到达传感器的信号。图2A 展示了改变这种映射的两种方式。智能体可以通过改变传感器的位置、方向或形状直接作用于传感器，例如眼睛或摄像机的运动，或镜片形状和焦点的变化。或者，智能体可以在信号到达传感器之前改变信号，例如用手遮挡眼睛。嗅闻就是后一种机制的例子：鼻腔气流的变化会重塑气味分子传输，进而改变到达嗅上皮的气味浓度时空模式[9,10]。异动控制的定义性特征在于，智能体消耗能量来塑造感觉信号到达传感器的方式。

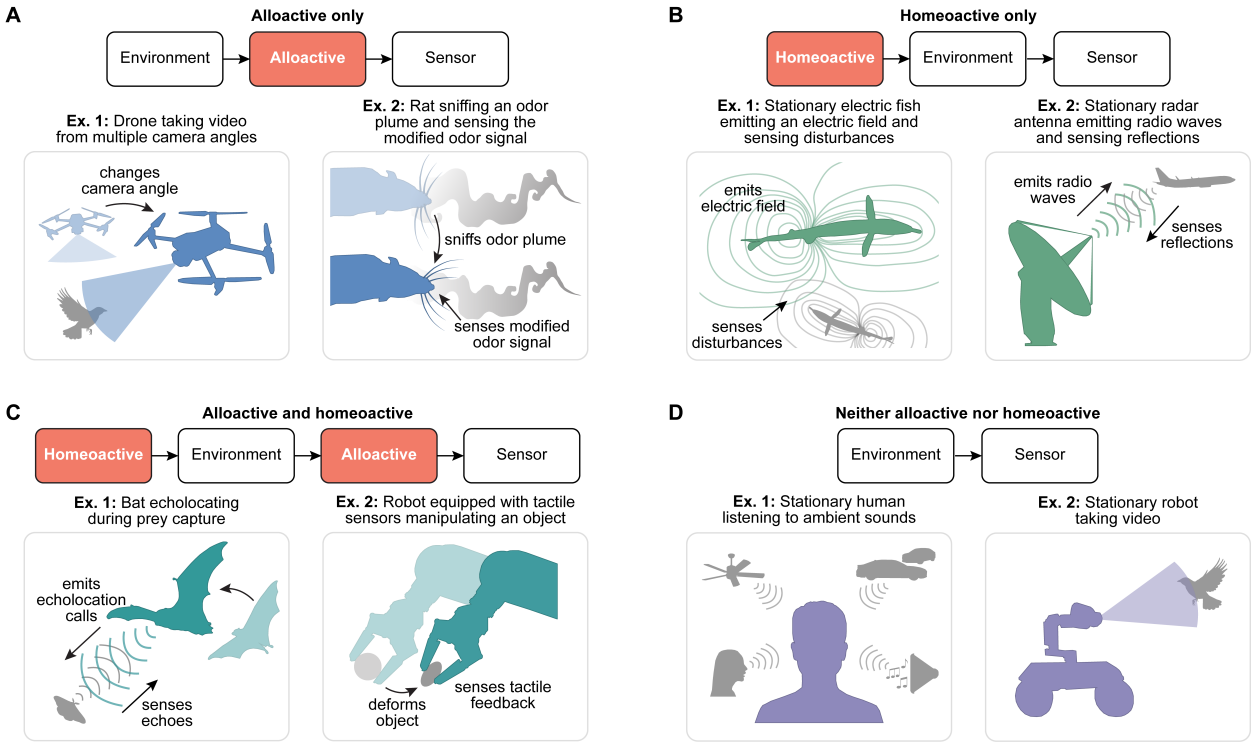

图2. 机制控制的模式。（**A**）仅异活式。示例*1*：一架配备摄像机的无人机绕着一只鸟飞行，从多个视角获取视觉信息。示例*2*：一只大鼠嗅闻气味羽流，改变局部流场，从而改变到达其嗅觉受体的气味信号。在这两个例子中，智能体改变了环境到传感器的映射，但没有生成探测信号。（**B**）仅稳态式。示例*1*：一条静止的弱电鱼发出电场，并感知附近物体或同种个体对电场造成的扰动。示例*2*：一根静止的雷达天线发射无线电波，并感知来自环境的反射信号。在这两个例子中，智能体生成探测信号，该信号经环境变换后又被智能体重新探测到，而环境到传感器的映射保持不变。（**C**）兼具稳态式和异活式。示例*1*：一只蝙蝠在飞行时发出回声定位叫声，并感知来自环境的回声。示例*2*：一台配备触觉传感器的机器人操纵物体，在施加力的同时改变接触几何。在这两个例子中，智能体发出能量，经环境变换后又被智能体重新探测到，同时还改变了环境到传感器的映射。（**D**）既非稳态式也非异活式。示例*1*：一个静止的人类聆听来自环境的环境声音。示例*2*：一台静止的机器人获取环境中的视觉信息。在这两个例子中，智能体既不生成探测信号，也不改变环境到传感器的映射。这些例子不涉及机制控制，但仍可能涉及策略控制（第3节）或能动控制（第4节）。

在重塑感觉信号的时空结构时，异动控制至少提供了两种不同的计算和知觉优势[11]。首先，异动控制可以揭示从固定传感器状态下无法观察到的环境信息。例如，光学传感器位置或方向的变化可以支持深度估计[12,13]；头部运动有助于消除声源位置的歧义[14]；而嗅觉采样（例如通过嗅闻或头部位置调整）可以将复杂的气味羽流转换为支持气味源定位的时间信号[15,16]。

其次，异动控制可以为感觉输入施加时间结构，使感觉编码围绕离散的采样事件组织起来[17]。例如，嗅闻[18,19]，、咀嚼和舔舐[19]，等间歇性或有节律的采样行为，以及扫视眼球运动[20]，会使感觉输入与采样周期对齐，而非将其表征为连续流。这种时间结构可以为感觉编码提供相位参照坐标系，例如相对于嗅闻[21]或舔舐周期[22]，的尖峰时序；它还可以牵引支持相位依赖性处理的振荡性神经动力学[23]。

异动控制也带来了计算挑战。首先，智能体必须保持对

传感器状态的估计。其次，智能体必须利用这一估计来解释其自身动作所产生的感觉影响（再传入），从而将这些影响与由外部事件引起的感觉输入（外传入）区分开来。在生物系统中，这些挑战通过本体感受反馈和前庭反馈，以及利用运动指令信号（即副传出放电或传出副本）来预测智能体动作所产生感觉后果的前向模型得到解决[24]。同样，工程系统也通过测量传感器或身体状态来应对这些挑战，例如使用编码器或惯性测量单元获取的测量值，以及包括状态估计、前向建模和里程计在内的计算方法。

2.2 稳态控制

在稳态控制中，智能体发射能量以生成探测信号，该信号经环境调制后，再由智能体重新探测。图 2B 展示了两个纯粹稳态控制的例子，在这两个例子中，感觉输入完全由智能体通过信号发射来构建：静止的弱电鱼进行电感知[2,25]，以及静止天线进行雷达感知[26]。稳态控制的其他典型例子包括蝙蝠和齿鲸的回声定位[1,8],，以及工程系统中的声呐、激光雷达和超声[27–29]。

稳态控制具有显著的计算和知觉优势，因为智能体能够发起并塑造探测信号。智能体无需依赖外部生成的感觉信号到达传感器，而是可以在需要时主动采样周围世界，即使身处黑暗或安静的环境也不例外。通过调节振幅、频率、方向性和相位等发射参数，智能体能够塑造可用于感知的信息[27,30]。例如，蝙蝠会调节回声定位叫声的强度和持续时间，以探测不同距离的目标[1],；在超声成像中，调节探测信号的频率会影响图像深度和分辨率[29]。

与此同时，稳态控制带来了两大计算挑战：检测与推断。智能体必须检测回波信号，即使存在持续的自发发射以及其他智能体产生的信号也是如此；还必须根据回波信号推断有关环境的信息[8,27,30–32]。在生物系统和工程系统中，波束形成、调节探测信号的时序与频率以减少与其他智能体所产生信号的重叠、将候选回波信号限定在发射后的合理延迟范围内，以及在发射期间衰减感觉反应，都有助于检测。推断则通过提取回波信号相对于已知探测信号的特征来实现，包括飞行时间、衰减、频率和相移；这些特征承载着环境中物体的信息，例如距离、运动或材料属性。在生物系统中，副传出放电或传出副本信号可为自发发射提供内部参照[24],，与之相辅的还有对特定特征（如特定回波延迟或频率）具有选择性调谐的神经元[30,31]。

2.3 联合异稳态与稳态主动控制

在实践中，异稳态控制与稳态控制常常整合在同一种行为中，使智能体能够同时控制发出的探测信号和环境到传感器的映射。这种整合扩展了智能体的机制控制空间：传感器状态的变化可以与探测信号的发射相协调，从而改善感觉信息获取。例如，蝙蝠在捕获猎物时会随着自身相对于猎物的位置变化而调节回声定位叫声，从而提高检测和定位能力（图 2C，例 1）[1,8]。同样，采用基于激光雷达的同步定位与建图（SLAM）的移动机器人，会结合移动与激光测距来构建环境地图，并确定自身在其中的位置[33]。当异稳态控制与稳态控制在闭环中协调并加以调整时，便构成了自适应控制的一个例子（第 3 节）。

主动触摸是一个特殊情况，因为异动控制和稳态控制必然在

接触界面处相互耦合。当智能体操控物体时，同一动作既会改变触觉传感器与物体之间的关系（异动控制），同时也会提供产生感知到的力、振动和形变所需的机械能（稳态控制）（图2C，例2）。因此，触摸交互既会改变传感器与环境之间的映射，也会提供转化为触觉输入的能量。

2.4 无机制控制的主动感知

图 2D 展示了不涉及机制控制的感知：静止的人聆听环境声音，或静止的机器人录制环境的视频。在这两种情况下，智能体都没有通过身体动作来组织感觉输入。然而，没有机制控制并不意味着感知是被动的。聆听者可能会有意保持静止，以减少自生成噪声，或选择性地注意环境中的特定声源。同样，机器人也可能保持静止，以免扰动周围环境，或在其固定视觉场内启动注意机制。因此，这些行为虽不涉及机制控制，但仍可能包含策略性控制或能动控制。

2.5 机制控制的知觉效应

相同的感觉输入可能产生不同的知觉，具体取决于它是由智能体的机制控制所致，还是由外部施加。根据任务不同，机制控制可以改善知觉、几乎没有影响，或损害知觉。当运动相关信号有助于消除感觉输入中的歧义时，知觉可能得到改善。例如，与向静止观察者重放相同运动相比，自生成的视网膜运动能够支持更准确的距离判断[34] 和表面朝向判断[35] 。听觉距离知觉[36] 和触觉形状知觉[37]也有类似的益处报告。相反，机制控制可能对知觉几乎没有影响，例如触觉粗糙度判断[38,39]，；也可能损害知觉，例如触觉感知二维图案时[40,41]。这些缺失或负面的知觉效应可能反映了运动相关的感觉门控[42]，或运动控制带来的认知负荷[43]。这种认知负荷可能体现了能动控制的影响，我们将在第 4.2 节进一步讨论。

3 策略控制

在策略控制过程中，智能体根据感觉反馈和内部状态，以闭环方式调节感知，从而实现目标。此处，内部状态包括智能体的期望、信念、不确定性及其他情境变量；这些因素会影响感觉信号的解读方式，以及如何利用这些信号来控制后续感知。此处定义的内部状态不包括生理和感觉运动状态变量。我们区分两种策略控制形式：

- **自适应控制**：智能体利用感觉输入作为反馈，调整运动、传感器配置或能量发射，从而改变后续感觉输入的物理获取方式。

- **注意控制**：智能体通过分配内部处理资源，根据当前内部状态和感觉输入闭合内部状态构成的回路，从而决定处理哪些信号。经过处理的信号会更新内部状态，进而改变后续的资源分配。

适应性与注意控制可以服务于两类行为目标：工具性目标和认知目标[44]。工具性目标由结果驱动，旨在实现或维持特定的任务结果，或智能体或环境的某种期望状态，例如稳定姿势或握持、移动到特定位置、注意某个特定刺激，或使用工具。在生物系统中，工具性目标还可以

包括通过内感受驱动行为调节生理或情感状态，例如进食、体温调节、梳理行为或自我安抚；这些行为在工程系统中几乎没有直接对应物。认知目标由知识驱动，旨在改善信念、减少不确定性或最大化信息增益。重要的是，改善状态估计或减少不确定性的感知行为不一定由认知目标驱动；这类信息收益也可能服务于工具性目标[45]。

尽管适应性与注意控制常常同时发生，但将二者区分开来，有助于我们在框架中考察更广泛的感知行为。适应性控制可以在没有注意控制的情况下发生，例如前庭反馈通过反射调节眼位，以稳定视觉输入。反之，注意控制也可以在没有适应性控制的情况下发生，例如静止的听者在嘈杂的房间里选择性地注意某个声音。本节将先分别考察这两种控制形式，再考察二者的结合，最后考察二者均未发生的情形，如图 3A-D 所示。

3.1 自适应控制

自适应控制是基于感觉反馈对机制控制进行的闭环调节，如图 3A 的流程图所示。在没有注意控制的情况下，自适应控制通过反射性、自动或低级反馈通路实现，且几乎总是服务于某个工具性目标[46]。例如，跑步者可能会自动利用来自下肢的触觉和本体感觉反馈来调整步幅并稳定运动，而无需注意这些感觉输入；机器人则可能利用力反馈来调整抓握力，以维持对物体的抓握，而不更新内部状态（图 3A）。在这两个例子中，感觉反馈直接改变机制控制，以实现工具性目标，而不会经过选择性加工，通过注意控制来更新智能体的内部状态。内部状态可以通过改变感觉反馈对机制控制的影响来调节这些行为，例如改变反馈增益。

自适应控制降低了智能体准确预测自身动作将如何影响自身及环境的需求。通过利用感觉反馈来调整机制控制，智能体即使面对不确定且不断变化的条件，也能保持鲁棒性和灵活性[47,48]。然而，这种对反馈的依赖也给智能体带来了若干挑战，包括根据含有噪声且存在延迟的感觉输入，估计自身及环境的物理状态；确定适当的纠正动作；以及维持稳定控制[49,50]。因此，在环境变化、噪声和延迟存在的情况下，自适应控制以降低对精确预测的依赖为代价，换来了状态估计和稳定反馈控制方面的要求。

3.2 注意控制

注意控制通过内部状态形成闭环，如图3B 的流程图所示。处理资源依据当前感觉输入和内部状态进行分配，而处理后的信号会更新内部状态，进而调节后续的资源分配。因此，资源分配既受内部状态（自上而下）的影响，也受传入感觉信号（自下而上）的影响。在生物系统和工程系统中，都存在不涉及自适应控制的注意控制实例（图3B）。一个典型的生物学实例是鸡尾酒会问题：在嘈杂的房间里，静止的听者专注于某个特定声音，同时屏蔽其他噪声[5]。与之对应的工程实例是静止机器人的视觉注意：机器人有选择地处理视觉场中与任务相关或显著的区域，同时过滤掉其他视觉信息[51,52]。这些实例表明，注意控制可以独立于自适应控制运行，通过在可用的感觉信号之间重新分配内部处理资源来发挥作用，而不改变这些信号在物理上被获取的方式。本文所定义的注意控制不要求具备意识。

当感觉输入争夺有限的处理资源时，注意控制尤为有用。选择性资源分配可以增强对优先感觉信号的处理，例如，通过

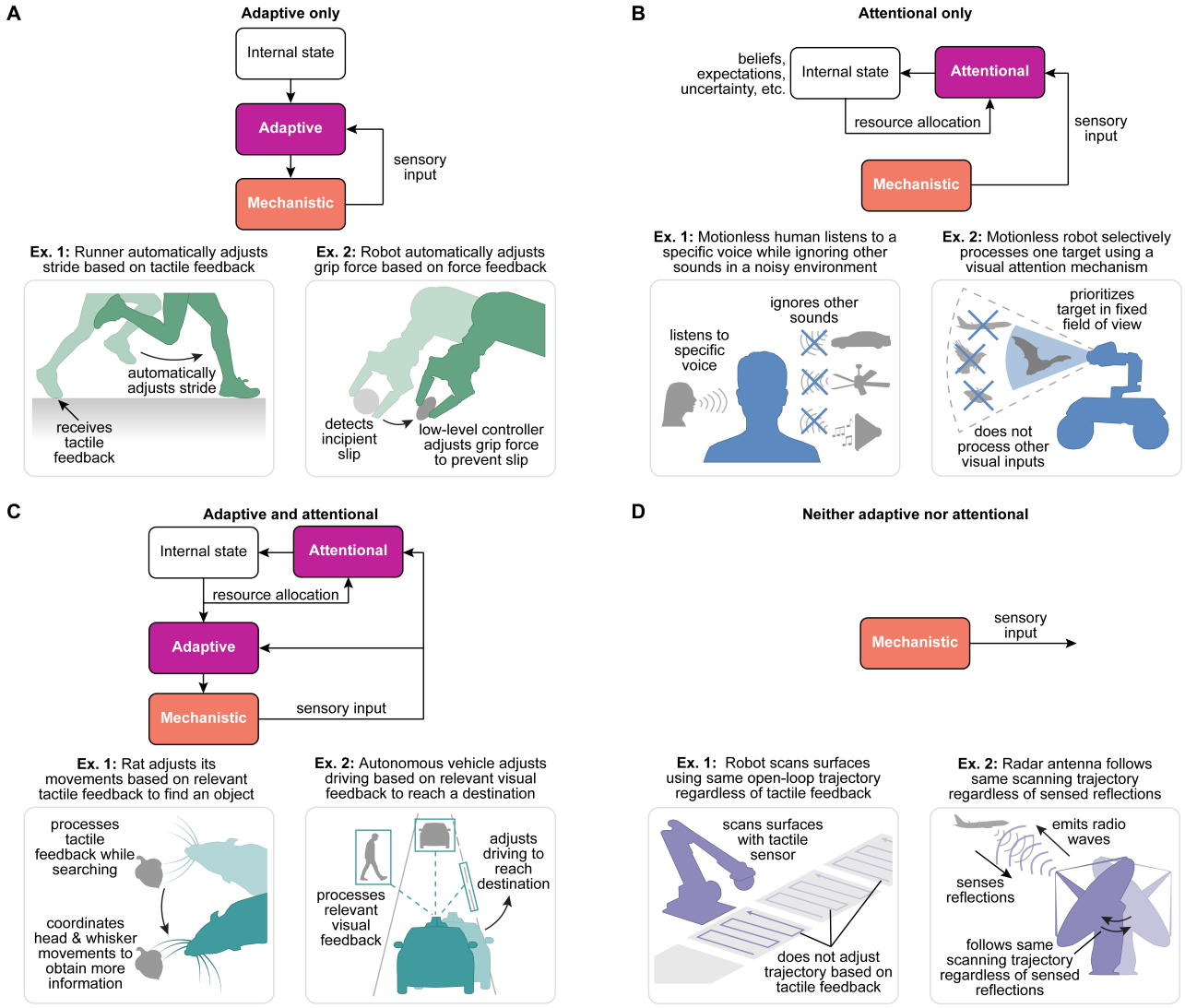

图 3. 策略控制的模式。(A) 仅具适应性。示例 *1*：跑步者根据触觉反馈自动调整步幅，以保持稳定运动。示例 *2*：机器人通过低级控制器利用力反馈调整抓握力，以持续抓握物体。在这两个示例中，感觉反馈通过低级反馈调节机制控制，而无需分配内部处理资源来更新内部状态。**(B)**仅具注意性。示例 *1*：静止的人类在嘈杂的环境中选择性地聆听一个人的声音，同时忽略其他声音。示例 *2*：静止的机器人选择性地处理视觉场中的一个目标，同时过滤掉其他视觉信息。在这两个示例中，智能体动态分配内部资源来处理选定的感觉信号，但不改变机制控制。**(C)** 兼具适应性和注意性。示例 *1*：大鼠在寻找并识别物体时，利用触觉反馈调整头部和触须运动。示例 *2*：自动驾驶车辆选择性地处理相关视觉信息，包括车道标线、附近车辆和行人，并调整转向、制动和加速，以安全抵达目的地。在这两个示例中，智能体选择性地处理任务相关感觉反馈，并利用它来调节机制控制。**(D)** 既无适应性，也无注意性。示例 *1*：机器人使用相同的开环轨迹扫描每个表面，不受扫描过程中接收到的触觉反馈影响。示例 *2*：雷达天线无论接收到何种回波，都会重复相同的扫描模式。在这两个示例中，机制控制对感觉输入进行组织，但机制控制和感觉处理均不会根据感觉反馈或内部状态进行调整。

提高对比敏感度、空间分辨率、时间分辨率或处理速度，同时降低计算需求[4,52–55]。注意控制还可以改善学习和预测准确性，尤其是在不确定或动态的环境中，即使处理能力并非主要限制因素[56]。与此同时，注意控制也带来了计算方面的挑战：需要为相互竞争的感觉输入分配优先级，并随着环境和智能体内部状态的变化动态更新这些优先级[55]。此外，它也有忽略包含相关信息的信号的风险[57]。因此，注意控制以分配并持续更新优先级所需的工作为代价，更有选择地利用处理资源，同时也伴随着可能遗漏相关信号的风险。

3.3 适应性与注意控制的结合

当适应性控制与注意控制同时发生时，它们会形成耦合闭环：经过选择性处理的感觉信息更新内部状态，内部状态与感觉反馈共同影响后续的感知动作，而这些动作又产生新的感觉输入。感觉处理与感觉信息获取之间的这种耦合关系见图3C 的流程图，它也是生物系统和工程系统中许多关于主动感知和主动知觉的描述的基础[3, 4, 58–60]。

同时运用注意性控制与适应性控制的感知过程，既可服务于认识目标，也可服务于工具性目标（图 3C）。啮齿动物触须运动提供了一个认识层面的例子：啮齿动物会选择性地处理与任务相关的触觉信号，并利用这些信号调整头部和触须的运动，从而提取与行为相关的信息，例如物体的位置、方向和形状[61–63]。同样，人类会根据想要获取的物体属性（如大小或重量）调整探索程序[64]。自动驾驶提供了一个工具性层面的例子：自动驾驶车辆会选择性地提取并处理相关信息，例如车道标线、附近车辆、行人和交通信号灯，并利用这些信息调整转向、制动和加速，在保持车道位置并避免碰撞的同时抵达目的地[65]。

如第2节所述，策略控制可以在闭环中调节异动控制和稳态控制，根据任务需求和环境条件协调运动与能量发射。例如，智能体可以将运动与能量发射结合起来，以扩大空间覆盖范围或支持追踪；但如果提高信噪比或减轻干扰更为重要，则可以减少运动。在追逐移动猎物时，蝙蝠会共同调整飞行轨迹和耳廓运动（异动控制），同时调整回声定位叫声的时机、持续时间、频率和强度（稳态控制）[66]。当猎物静止且无声时，蝙蝠则会尽量减少运动，同时继续发出回声定位叫声[67]。

3.4 无策略控制的主动感知

在我们的框架中，智能体可以进行主动感知，而不涉及策略控制。请看图中所示的例子。3D：机器人沿固定轨迹移动触觉传感器，对表面进行扫描以查找缺陷；或者雷达天线无论接收到什么回波，都遵循相同的扫描模式。在这两种情况下，感知都是开环进行的：感觉输入和内部状态都不会改变智能体获取后续输入的方式。尽管如此，智能体仍会通过机制控制在物理层面对这些输入进行组织。此类没有策略控制的机制控制实例可能主要局限于工程系统，因为即使是动物刻板的感知行为，通常也会受到感觉反馈或注意的影响。

尽管策略控制具有重要优势，尤其是在不确定且复杂的环境中，但与开环感知策略相比，它也带来更高的计算需求。在受控或可预测的环境中，经过精心设计的开环策略可能同样有效。因此，工程系统可以根据任务需求，选择是否采用策略控制，

计算资源和环境复杂性[68]。选择是否以及如何部署策略控制，体现了对感知过程的一种独特控制形式：能动控制。

4 能动控制

行使能动控制时，智能体会选择如何感知，包括何时、何地以及如何运用机制控制和策略控制。能动控制的程度取决于智能体可采用的感知策略，以及其在这些策略中进行选择的权限。智能体可以独立决定如何感知，也可以与其他智能体共享这项控制权；它可能在限制可选方案的约束下行动，也可能几乎或完全没有实质性的选择权。

能动控制涵盖了仅靠机制控制和策略控制无法体现的主动感知方面。首先，它将决定如何感知与执行感知动作区分开来：选择如何感知的智能体不一定亲自执行感知动作，例如远程操作或监督控制。其次，它考虑了智能体之间共同作出感知决策的情形，如人机交互；也考虑了感知决策受到约束的情形，例如规定的运动轨迹、任务规则或物理固定。在这些情况下，智能体或许能够行使机制控制或策略控制，却不能自由决定如何运用这些控制。反过来，智能体也可能行使能动控制，却不直接行使机制控制或策略控制，例如选择保持静止、采用开环感知策略，或指示另一个智能体实际执行感知任务。因此，能动控制将框架的关注点从感知如何进行拓展到由谁选择感知如何进行。

4.1 能动控制可以受到约束、共享或委托

当智能体拥有完全的能动控制时，它会在自身固有的物理与计算能力范围内，独立决定如何部署机制控制和策略控制。外部约束会限制可用的策略集合、智能体从这些策略中进行选择的权限，或两者兼有限制，从而降低能动控制。

对机制控制施加的物理约束会直接限制智能体构建感觉输入的方式，从而间接缩小策略控制可选的范围。例如，限制移动可以约束异动控制，而限制智能体能够发出的探测信号，则可以约束稳态控制（图 4A）。同样，对策略控制施加的约束会直接限制智能体调整感知动作或分配处理资源的方式，从而间接限制实际部署的机制动作。例如，规定如何进行感知的指令或训练可以限制自适应控制；而内部处理资源面临的竞争性需求（例如次要任务或干扰信号）则可能限制注意控制（图 4B）。

能动控制也可以由多个智能体共同分担。例如，可以在时间上分担：机器人自主导航，但遇到复杂地形时将控制权交给人类操作员；也可以按层级分担：人类选择要检查的位置，而无人机自主执行抵达并检查该位置所需的低层级动作（图4C）。在这些情况下，能动控制分布于多个智能体之间，而非由单个智能体独立行使。能动控制还可以通过委托感知来实现，即智能体选择如何感知，但将执行工作委托给另一个智能体，例如远程操作（图4D）。与共享控制不同，委托感知使智能体能够保留对感知的控制权，但这并不意味着所有期望的感知策略都能得到实施。执行系统的约束或通信限制，例如时间延迟、有限带宽或不完整的感官反馈，都可能限制智能体可用的感知策略。在极端情况下，智能体几乎没有或完全没有能力行使能动控制，例如机器人接到指令后执行特定轨迹（图4E）。

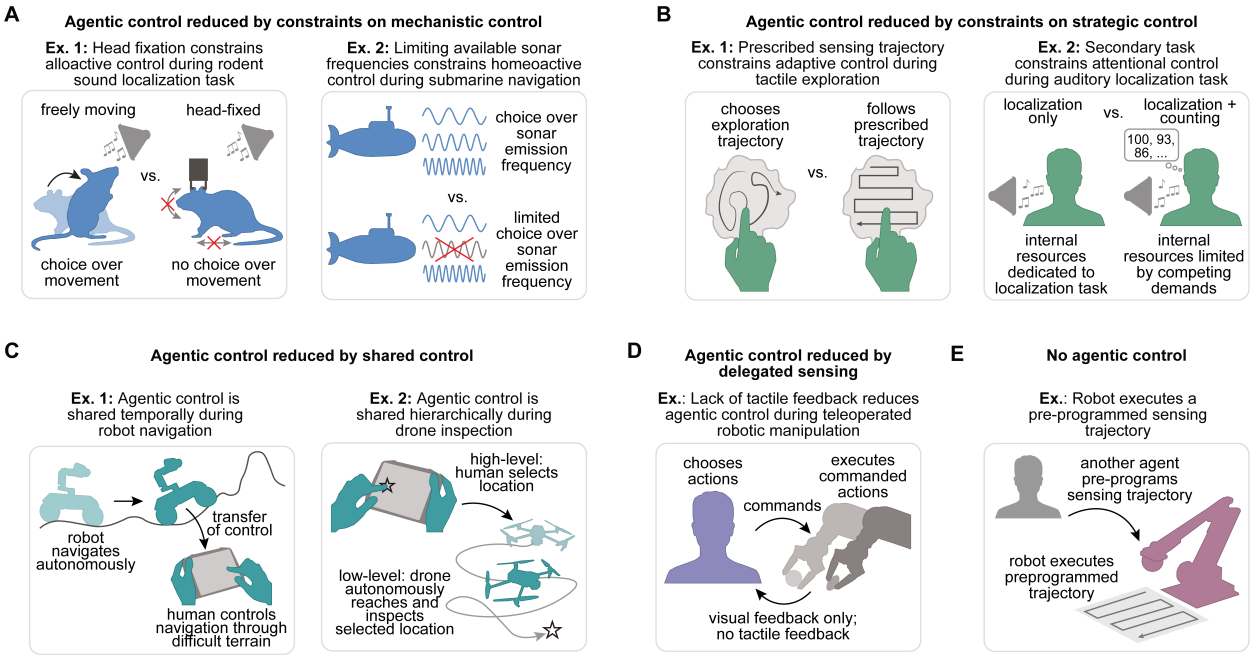

图4. 能动控制的形式与约束。(A) 机制控制的约束。示例*1*：在声源定位任务中，头部固定的大鼠无法通过头部、耳朵或身体运动来组织听觉输入，因此异动控制受到限制。示例*2*：在导航过程中，受限于部分声呐频率的潜艇可用的探测信号较少，因此稳态控制受到限制。这两个例子中，物理约束都减少了可用于组织感觉输入的运动或发射信号的范围。**(B)** 策略控制的约束。示例*1*：在触觉探索过程中，参与者可以移动手指，但必须遵循预设轨迹，这限制了其根据触觉反馈调整探索方式的能力，进而约束了自适应控制。示例*2*：在听觉定位任务中，同时进行的计数任务会争夺内部处理资源，从而约束注意控制。这两个例子中，约束都限制了智能体在感知过程中调整感知动作或分配处理资源的方式。**(C)**共享施动控制。示例*1*： 机器人自主导航，直到在复杂地形中将控制权移交给人类操作员，从而在时间上划分能动控制。示例*2*： 人类选择检查地点，而无人机自主执行抵达该地点并进行检查所需的低层级动作，从而在层级上划分能动控制。这两个例子中，都没有单个智能体决定感知过程的所有方面。**(D)** 委托感知。示例：在遥操作机器人操控过程中，人类选择感知动作，并将其执行委托给机器人。返回给人类的反馈存在局限，可能会限制人类可采用的感知策略。例如，只有视觉反馈而没有关于接触力或滑移的触觉信息，会限制人类调整后续感知动作的能力。**(E)** 无施动控制。示例： 机器人沿着另一智能体预先指定的感知轨迹运行，因此不会选择如何进行感知。

4.2 施动控制减弱会改变行为和知觉

降低能动控制会改变感知行为，因为这会限制机制控制和策略控制的实施方式。当身体约束限制机制控制时，这种现象尤为明显。例如，与自由活动条件下相比，头部固定的大鼠会以不同方式摆动胡须[69]；头部固定的小鼠较少表现出某些嗅探行为[70] ，眼球运动幅度更小，且双眼协调性更强[71]；受限蝙蝠发出的回声定位叫声比自由飞行蝙蝠更弱、方向性更差[72,73]。指令或训练降低能动控制时，也会引发行为变化。感知行为的这些变化继而会改变可用于知觉的感觉信息。

能动控制的减弱因此会改变知觉。第2节已经介绍了一些案例：当自生成感知被外部施加的感官输入取代时，知觉会发生变化；但这些例子同时移除了机制控制和能动控制。有些实验可以区分这两种控制形式。例如，在一项触觉形状辨别任务中，当参与者

选择探索性运动、但由实验者移动他们的手时，其性能优于参与者沿着实验者选定的轨迹自行移动手时[74]。这一结果表明，对感知过程的控制会影响知觉，而不取决于实际执行感知运动的是谁。

即使保留机制控制，但限制智能体决定如何运用这种控制的能力，也会产生知觉后果。例如，与规定嗅闻次数和时间相比，人类参与者采用自然嗅闻模式时，气味检测和强度判断通常更好[75]；与按固定频率咀嚼相比，参与者自由咀嚼时的味觉知觉有所不同[76]；而在触觉知觉任务中，如果参与者被要求使用不同于其自发选择的探索程序来判断物体属性[64],，或被限制只能用一根手指而非整只手进行操作[77]，其性能就会下降。

然而，能动控制程度更高并不总能改善知觉或任务性能。例如，在触觉迷宫跟随任务中，与沿着外部预设的轨迹行进相比，由参与者自行选择如何通过迷宫时，其表现更差[78]。在其他情况下，由人类与机器共享控制权（例如在自动驾驶或远程操作过程中），则可以提升性能并减轻控制负担[79,80]。因此，能动控制会带来何种后果，取决于选择如何进行感知所带来的益处是否超过做出并实施这些选择的负担。

4.3 对行为与神经实验的启示

由于减少能动控制会改变行为和知觉，因此对行为与神经实验具有重要影响。在受限条件下测得的神经反应和知觉结果，可能会受到实验环境如何改变感觉信息获取的显著影响，这使得人们难以确定哪些发现能够推广到不受约束的行为[81,82]。比较受限与不受约束条件下研究结果的研究，表明将能动控制视为实验变量具有重要价值。将这类比较拓展到不同任务和实验环境中，有助于区分哪些机制能够跨条件推广，哪些机制则取决于能动控制受到限制的方式。神经行为学领域的进展，包括量化自然行为、记录自由活动动物的神经活动以及设计更自然主义实验范式的新方法，正使人们越来越有可能在更少限制能动控制的情况下理解主动感知与知觉[83,84]。

4.4 对人机交互的启示

能动控制是人机系统中的一项重要设计考量，例如自动驾驶车辆、远程操作平台、脑机接口和辅助设备。在这些系统中，感知的控制权可以由用户和机器共享，也可以与感知动作的执行相分离。[6]共享控制权或委托执行可以拓展感知能力，减轻复杂任务带来的负担，并弥补身体或计算能力方面的局限。然而，这些益处取决于控制权与执行能否得到有效协调。用户意图、机器动作与用户可获得的感觉反馈之间若不匹配，便可能妨碍对感知过程的有效控制，进而影响知觉、认知、任务性能和安全性[85,86]。因此，一项核心设计问题是，如何在不同任务和条件下分配并调整能动控制，以及如何评估系统：不仅要考察任务性能，还要考察系统对知觉、认知和安全性的影响。机器人学、人机交互、神经工程学及相关领域的研究正在建立相应框架，以在人类与机器之间有效分配控制，同时兼顾这些更广泛的影响[87–89]。

5 结论

“主动感知”并非指某个单一过程或某一类独特的感知，而是反映了涉及感觉信息获取控制方式各异的一系列行为。与其追问某种感知行为是否属于“主动”感知，不如探究它带来了哪些控制问题，以及解决这些问题需要进行哪些计算。

5.1 控制的计算需求与协调

区分机制性控制、策略性控制和能动控制，有助于明确它们在生物系统和工程系统中的计算需求及潜在实现方式。异动控制需要估计传感器状态、预测与运动相关的感觉后果，并在不同参考框架之间转换感觉表征。稳态控制则依赖这样的回路：通过比较发出的探测信号及其返回信号，从中提取环境信息。适应性控制需要利用感觉输入来调整感知动作的感觉运动反馈通路，而注意控制依赖于根据不断变化的优先级选择性地增强或抑制信号的机制。能动控制需要选择感知策略，而选择策略与执行策略可以是相互独立的过程。总之，这些控制形式引出了一个更广泛的问题：不同的计算过程如何在单一的感知行为中协调起来?

在生物系统中，这些对感觉信息获取的控制形式并不一定对应于不同的神经回路或解剖层级[90]。相反，这些控制形式背后的计算过程可能分布于相互作用的感觉运动通路之中，这与异层级控制的概念相符。在异层级控制中，相对自主的过程彼此影响，却不按固定层级组织[91,92]。例如，果蝇的感觉运动回路包含通过上行和下行通路相互作用的局部反馈环路[93]。这种协调可能有助于实现灵活而稳健的感知：局部感觉运动过程能够对环境变化作出响应，同时仍能关注更广泛的行为目标。

在工程系统中，尽管单个传感器、控制器和决策算法各自运行时都能表现良好，但要将这些组件整合起来，使其具备生物系统的灵活性和鲁棒性，仍然颇具挑战[47,87,94–96]。启用多种控制方式未必有益，因为它们可能增加计算需求，却无法提升性能[68]。因此，工程学面临的一项核心挑战是确定启用哪些控制方式、如何协调这些方式，以及何时应优先采用更简单的感知策略。对于某些任务，具身系统可以利用与环境的物理交互来简化感知和控制，从而减少对更复杂计算策略的需求[97]。例如，具有被动顺应性的触觉传感器能够适应接触几何和形状的变化，并塑造由此产生的感觉信号，从而减少对反馈驱动的修正的需求。其他任务，尤其是涉及不可预测的环境条件或不断变化的感知目标的任务，可能受益于对感觉信息获取进行适应性调整，并在选择感知策略时拥有更大的灵活性。

5.2 对实验设计和自然情境感知的启示

区分感觉信息获取中涉及的不同控制形式，对于主动感知实验的设计和结果解读具有重要意义。传统的“主动—被动”比较往往会同时操纵多种控制形式，因此难以将观察到的知觉或行为差异归因于某个单一过程。更有信息价值的实验方法是分别操纵这些控制形式，或以经过谨慎控制的组合方式加以操纵。例如，在触觉感知过程中，可以通过分别操纵由谁选择探索轨迹以及由谁执行动作，将机制控制与能动控制区分开来[74]。工程系统提供了另一种区分控制形式的途径，因为通常可以在同一系统中启用或禁用特定的控制能力

此类实验有助于区分不同控制形式对感觉输入、知觉、行为和性能产生的个体影响与交互影响。

自然情境实验提供了一种互补的方法，使这些控制形式能够在不受约束的行为中相互作用。记录自由活动动物神经活动并量化其行为的方法不断进步，使研究者日益能够探究在自然情境下，感知动作、感觉反馈、注意和决策如何协调[81–84]。整合神经控制、生物力学、感觉获取和环境交互的计算模型，或能进一步帮助识别这种协调背后的机制[98]。结合受控实验与自然情境研究，有助于阐明各类控制形式如何促进感知，以及它们之间的相互作用如何支持灵活而稳健的行为。

致谢

本研究由美国国立卫生研究院授予 M.J.H. 的 R01 NS-116277 和 R56 NS-093585 项目资助。我们感谢 Matthew Tresch 提供的宝贵意见。

利益冲突声明

作者声明不存在任何竞争性利益。

生成声明 在稿件准备过程中使用人工智能和人工智能辅助技术

在准备这项工作期间，作者使用 OpenAI ChatGPT 协助检验概念上的区分，尤其是通过寻找反例，并对稿件文本进行编辑，使其更加清晰简洁。作者根据需要审阅并编辑了生成内容，并对已发表文章的内容承担全部责任。

参考文献

1. Moss, C. F., Ortiz, S. T., and Wahlberg, M.（2023）。蝙蝠和齿鲸在动态声景中的适应性回声定位行为。《实验生物学杂志》*226*，jeb245450。https://doi.org/10.1242/jeb.245450。2. Heiligenberg, W.（1977）。《电鱼的电定位与干扰规避原理》。第1卷。《脑功能研究》。柏林，海德堡：施普林格。ISBN：978-3-540-08367-2。https://doi.org/10.1007/978-3-642-81161-6。3. Bajcsy, R.（1988）。主动知觉。《*IEEE*会刊》*76*。4. Bajcsy, R., Aloimonos, Y., and Tsotsos, J. K.（2018）。重新审视主动知觉。《自主机器人》*42*，177–196。https://doi.org/10.1007/s10514-017-9615-3。5. McDermott, J. H.（2009）。鸡尾酒会问题。《当代生物学》*19*，R1024–R1027。https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.09.005。6. Parasuraman, R., Sheridan, T., and Wickens, C.（2000）。人机自动化交互类型与层级模型。《*IEEE*系统、人类与控制论汇刊*A*辑：系统与人类》*30*，286–297。https://doi.org/10.1109/3468.844354。7. Zweifel, N. O. and Hartmann, M. J. Z.（2020）。通过分析感知能量学界定“主动感知”：稳态主动感知与异态主动感知。《神经生理学杂志》*124*，40–48。https://doi.org/10.1152/jn.00608.2019。

8. Jones, T. K., Allen, K. M., and Moss, C. F.（2021）。主动感知动物与自身、朋友和敌人的交流。《实验生物学杂志》*224*，jeb242637。https://doi.org/10.1242/jeb.242637。9. Crimaldi, J., Lei, H., Schaefer, A., Schmuker, M., Smith, B. H., True, A. C., Verhagen, J. V., and Victor, J. D.（2022）。动态嗅觉世界中的主动感知。《计算神经科学杂志》*50*，1–6。https://doi.org/10.1007/s10827-021-00798-1。10. Koehl, M. A. R., Koseff, J. R., Crimaldi, J. P., McCay, M. G., Cooper, T., Wiley, M. B., and Moore, P. A.（2001）。龙虾嗅探：气味羽流中的触角设计与信息流体动力学过滤。《科学》*294*，1948–1951。https://doi.org/10.1126/science.1063724。11. Ahissar, E. and Arieli, A.（2001）。通过时间推断空间。《神经元》*32*，185–201。https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00466-4。12. Santini, F. and Rucci, M.（2007）。在模拟人类眼球运动的机器人系统中主动估计距离。《机器人与自主系统》*55*，107–121。https://doi.org/10.1016/j.robot.2006.07.001。13. Kim, H. R., Angelaki, D. E., and DeAngelis, G. C.（2016）。运动视差深度知觉的神经基础。《皇家学会哲学汇刊*B*辑：生物科学》*371*，20150256。https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0256。14. Wightman, F. L. and Kistler, D. J.（1999）。通过听者和声源运动消解空间听觉中的前后歧义。《美国声学学会杂志》*105*，2841–2853。https://doi.org/10.1121/1.426899。15. Kowadlo, G. and Russell, R. A.（2008）。机器人气味定位：分类体系与综述。《国际机器人研究杂志》*27*，869–894。https://doi.org/10.1177/0278364908095118。16. Baker, K. L., Dickinson, M., Findley, T. M., Gire, D. H., Louis, M., Suver, M. P., Verhagen, J. V., Nagel, K. I., and Smear, M. C.（2018）。跨物种嗅觉搜索算法。*Journal ofNeuroscience 38*，9383–9389。https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1668-18.2018。17. Schroeder, C. E., Wilson, D. A., Radman, T., Scharfman, H., and Lakatos, P.（2010）。主动感知与知觉选择的动态过程。《神经生物学当前观点》*20*，172–176。https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.02.010。18. Wachowiak, M.（2011）。一切尽在一次嗅闻中：作为主动感知模型的嗅觉。《神经元》*71*，962–973。https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.08.030。19. Halpern, B. P.（1983）。作为主动探索性感觉过程的味觉与嗅觉。《美国耳鼻咽喉科学杂志》*4*，246–249。https://doi.org/10.1016/S0196-0709(83)80066-0。20. Amit, R., Abeles, D., Bar-Gad, I., and Yuval-Greenberg, S.（2017）。以自定步调过程解释扫视的时间动态。《科学报告》*7*，886。https://doi.org/10.1038/s41598-017-00881-7。21. Shusterman, R., Smear, M. C., Koulakov, A. A., and Rinberg, D.（2011）。精确的嗅觉反应遍布整个嗅闻周期。《自然-神经科学》*14*，1039–1044。https://doi.org/10.1038/nn.2877。22. Neese, C., Bouaichi, C. G., Needham, T., Bauer, M., Bertram, R., and Vincis, R.（2022）。主动舔舐塑造皮层味觉编码。*Journalof Neuroscience 42*，8658–8669。https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0942-22.2022。23. Schroeder, C. E. and Lakatos, P.（2009）。作为感觉选择工具的低频神经元振荡。《神经科学趋势》*32*，9–18。https://doi.org/10.1016/j.tins.2008.09.012。24. Crapse, T. B. and Sommer, M. A.（2008）。遍及动物界的副传出放电。《自然综述：神经科学》*9*，587–600。https://doi.org/10.1038/nrn2457。25. Emde, G. von der（1999）。弱电鱼对物体的主动电定位。《实验生物学杂志》*202*，1205–1215。https://doi.org/10.1242/jeb.202.10.1205。26. Skolnik, M. I.（2008）。《雷达手册》第三版。麦格劳-希尔教育。ISBN：978-0-07-148547-0

27. He, H., Li, J. 和 Stoica, P.（2012）。《主动感知系统的波形设计：一种计算方法》。剑桥大学出版社。ISBN：978-1-107-23946-3。28. Fujii, T. 和 Fukuchi, T.（2005）。《激光遥感》。CRC出版社。ISBN：978-1-4200-3075-4。29. Carovac, A., Smajlovic, F. 和 Junuzovic, D.（2011）。超声在医学中的应用。Acta Informatica Medica 19, 168–171。https://doi.org/10.5455/aim.2011.19.168-171。30. Nelson, M. E. 和 MacIver, M. A.（2006）。主动感知系统中的感觉信息获取。Journal of Comparative Physiology A 192, 573–586。https://doi.org/10.1007/s00359-006-0099-4。31. Ulanovsky, N. 和 Moss, C. F.（2008）。蝙蝠的声音告诉蝙蝠的大脑什么。美国国家科学院院刊 105, 8491–8498。https://doi.org/10.1073/pnas.0703550105。32. Patole, S. M., Torlak, M., Wang, D. 和 Ali, M.（2017）。汽车雷达：信号处理技术综述。IEEE信号处理杂志 34, 22–35。https://doi.org/10.1109/MSP. 2016.2628914。33. Huang, L.（2021）。“基于激光雷达的同步定位与地图构建技术综述”。2021年信号处理与机器学习国际会议（CONF-SPML），163–168。https://doi.org/10.1109/CONF- SPML54095.2021.00040。34. Panerai, F., Cornilleau-Pérès, V. 和 Droulez, J.（2002）。自运动过程中视网膜外信号对物体距离标定的贡献。Perception & Psychophysics 64, 717–731。https: //doi.org/10.3758/BF03194739。35. Boxtel, J. J. A. van, Wexler, M. 和 Droulez, J.（2003）。对自生成和被动观察的视流中平面方向的知觉。Journal of Vision 3, 1。https://doi.org/10.1167/3.5.1。36. Genzel, D., Schutte, M., Brimijoin, W. O., MacNeilage, P. R. 和 Wiegrebe, L.（2018）。听觉运动视差的心理物理学证据。美国国家科学院院刊 115, 4264–4269。https://doi.org/10.1073/pnas.1712058115。37. Smith, A. M., Chapman, C. E., Donati, F., Fortier-Poisson, P. 和 Hayward, V.（2009）。通过主动触觉与被动触觉知觉模拟局部形状。Journal of Neurophysiology 102, 3519–3529。https://doi.org/10.1152/jn.00043.2009。38. Lederman, S. J.（1981）。通过主动触觉与被动触觉感知表面粗糙度。Bulletin of the Psychonomic Society 18, 253–255。https://doi.org/10.3758/BF03333619。39. Yoshioka, T., Craig, J. C., Beck, G. C. 和 Hsiao, S. S.（2011）。触觉系统中纹理粗糙度的知觉恒常性。Journal of Neuroscience 31, 17603–17611。https://doi.org/10.1523/ JNEUROSCI.3907-11.2011。40. Schwartz, A. S., Perey, A. J. 和 Azulay, A.（1975）。对模式辨别中主动触觉与被动触觉的进一步分析。Bulletin of the Psychonomic Society 6, 7–9。https : / /doi . org / 10 . 3758 / BF03333128。41. Magee, L. E. 和 Kennedy, J. M.（1980）。以触觉探索图像。《自然》283, 287–288。https: // doi.org/10.1038/283287a0。42. Chapman, C. E.（1994）。主动触觉与被动触觉：影响躯体感觉信号传递至初级躯体感觉皮层的因素。Canadian Journal of Physiology and Pharmacology 72, 558–570。https://doi.org/10.1139/y94-080。43. Van Doorn, G. H., Dubaj, V., Wuillemin, D. B., Richardson, B. L. 和 Symmons, M. A.（2012）。“认知负荷可以解释主动触觉与被动触觉之间的差异”。《触觉技术：感知、设备、移动性与通信》。P. Isokoski 和 J. Springare 编。柏林，海德堡：施普林格，91–102。ISBN：978-3-642-31401-8。https://doi.org/10.1007/978-3-642-31401-8_9。44. Hartmann, M. J. Z.（2009）。主动触觉、探索性运动与感觉预测。Integrative and Comparative Biology 49, 681–690。https://doi.org/10.1093/icb/icp107。45. Lamperski, A., Biswas, D., Fortune, E. S., Guckenheimer, J., Hoffman, K. 和 Cowan, N. J.（2026）。“主动感知服务于任务层级控制”。arXiv:2605.22988 [q-bio.NC]。https://doi.org/10. 48550/arXiv.2605.22988。

46. Razavi, S.（2025）。什么是主动触觉？Synthese 205, 68。
https://doi.org/10.1007/s11229-025-04918-7。47. Madhav, M. S. 和 Cowan, N. J.（2020）。神经科学与控制理论的协同：神经系统为控制领域的重大挑战提供启发。《控制、机器人与自主系统年度评论》3, 243–267。https://doi.org/10.1146/annurev-control-060117-104856。48. Todorov, E.（2004）。感觉运动控制中的最优性原则。《自然-神经科学》7, 907–915。https://doi.org/10.1038/nn1309。49. Franklin, D. W. 和 Wolpert, D. M.（2011）。感觉运动控制的计算机制。《神经元》72, 425–442。
https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.006。50. Bays, P. M. 和 Wolpert, D. M.（2007）。最大限度降低不确定性与变异性的感觉运动控制计算原理。《生理学杂志》578, 387–396。
https://doi.org/10.1113/jphysiol. 2006.120121。51. Begum, M. 和 Karray, F.（2011）。机器人认知的视觉注意：综述。《IEEE自主心理发展汇刊》3, 92–105。
https://doi.org/10.1109/TAMD.2010.2096505。52. Frintrop, S., Rome, E. 和 Christensen, H. I.（2010）。计算视觉注意系统及其认知基础：综述。《ACM应用感知汇刊》（TAP）7, 6:1–6:39。
https://doi.org/10.1145/1658349.1658355。53. Carrasco, M.（2014）。“空间隐蔽注意：知觉调节”。《牛津注意力手册》。A. C.（ Nobre 和 S. Kastner 编。牛津大学出版社。ISBN：978-0-19-967511-1。
https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199675111.013.004。54. Itti, L., Koch, C. 和 Niebur, E.（1998）。用于快速场景分析的基于显著性的视觉注意模型。《IEEE模式分析与机器智能汇刊》20, 1254–1259。https: //doi.org/10.1109/34.730558。55. Tsotsos, J. K., Culhane, S. M., Kei Wai, W. Y., Lai, Y., Davis, N. 和 Nuflo, F.（1995）。通过选择性调谐对视觉注意进行建模。《人工智能》。计算机视觉专刊78, 507–545。https://doi.org/10.1016/0004-3702(95)00025-9。56. Dayan, P., Kakade, S. 和 Montague, P. R.（2000）。学习与选择性注意。《自然-神经科学》3, 1218–1223。
https://doi.org/10.1038/81504。57. Simons, D. J.（2000）。注意捕获与非注意盲视。《认知科学趋势》4, 147–155。https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01455-8。58. Ahissar, E. 和 Assa, E.（2016）。知觉是一种闭环收敛过程。《eLife》5。D. Kleinfeld 编，e12830。
https://doi.org/10.7554/eLife.12830。59. Yang, S. C.-H., Wolpert, D. M. 和 Lengyel, M.（2016）。主动感知的理论视角。《行为科学最新观点》。计算建模11, 100–108。https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.06.009。60. Aloimonos, J., Weiss, I. 和 Bandyopadhyay, A.（1988）。主动视觉。《国际计算机视觉杂志》1, 333–356。https://doi.org/10.1007/BF00133571。61. Hartmann, M. J.（2001）。大鼠触须系统的主动感知能力。《自主机器人》11, 249–254。
https://doi.org/10.1023/A:1012439023425。62. Mitchinson, B., Grant, R. A., Arkley, K., Rankov, V., Perkon, I. 和 Prescott, T. J.（2011）。啮齿动物和有袋动物的主动触须感知。《皇家学会哲学汇刊B辑：生物科学》366, 3037–3048。https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0156。63. Schroeder, J. B. 和 Ritt, J. T.（2016）。目标导向的主动触觉过程中头部与触须协调策略的选择。《神经生理学杂志》115, 1797–1809。https://doi.org/10.1152/jn. 00465.2015。64. Lederman, S. J. 和 Klatzky, R. L.（1987）。手部运动：了解触觉物体识别的窗口。《认知心理学》19, 342–368。
https://doi.org/10.1016/0010-0285(87)90008-9。

65. Pendleton, S. D., Andersen, H., Du, X., Shen, X., Meghjani, M., Eng, Y. H., Rus, D., 和 Ang, M. H.（2017年）。自动驾驶车辆的感知、规划、控制与协调。《Machines》5，6。https://doi.org/10.3390/machines5010006。 66. Corcoran, A. J. 和 Moss, C. F.（2017年）。嘈杂世界中的感知：听觉专家——回声定位蝙蝠带来的启示。《实验生物学杂志》220，4554–4566。https://doi.org/10.1242/jeb. 163063。 67. Geipel, I., Jung, K., 和 Kalko, E. K. V.（2013年）。采集型蝙蝠小耳小叶蝠通过回声定位感知植被上的静止且不动的猎物。《英国皇家学会学报B辑：生物科学》280，20122830。https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2830。 68. Tsotsos, J. K.（1992）。论主动与被动视觉搜索的相对复杂性。《国际计算机视觉杂志》7，127–141。https://doi.org/10.1007/BF00128132。 69. Wallach, A., Deutsch, D., Oram, T. B., 和 Ahissar, E.（2020）。预测性触须运动学揭示依赖情境的感觉运动策略。《PLOS生物学》18，e3000571。https://doi.org/10.1371/ journal.pbio.3000571。 70. Barrett, J. M., Tapies, M. G. R., 和 Shepherd, G. M. G.（2020）。小鼠处理食物时的手部灵巧性涉及拇指和一组快速基本动作。《PLOS ONE》15，e0226774。https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226774。 71. Payne, H. L. 和 Raymond, J. L.（2017）。小鼠磁性眼动追踪。《eLife》6。编辑：G. Schoenbaum，e29222。https://doi.org/10.7554/eLife.29222。 72. Brinkløv, S., Jakobsen, L., Ratcliffe, J. M., Kalko, E. K. V., 和 Surlykke, A.（2011）。飞行中的短尾果蝠 Carollia perspicillata（叶口蝠科）的回声定位叫声强度和方向性。《美国声学学会杂志》129，427–435。https://doi.org/10.1121/1.3519396。 73. Surlykke, A., Boel Pedersen, S., 和 Jakobsen, L.（2008）。回声定位蝙蝠在自然环境中发射高度定向的声呐声束。《英国皇家学会学报B辑：生物科学》276，853–860。https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1505。 74. Landrigan, D. T. 和 Forsyth, G. A.（1974）。探索识别表现中运动效应的调节与产生。《实验心理学杂志》103，1124–1130。https: // doi.org/10.1037/h0037356。 75. Laing, D. G.（1983）。自然嗅闻使人类获得最佳气味感知。《Perception》12，99–117。https://doi.org/10.1068/p120099。 76. Khramova, D., Vityazev, F. V., Zueva, N. V., Chistiakova, E. A., 和 Popov, S.（2025）。意志控制咀嚼频率会影响食物口腔加工和质地感知。《口腔康复杂志》52，871–882。https://doi.org/10.1111/joor.13944。 77. Lederman, S. J. 和 Klatzky, R. L.（2004）。常见物体的触觉识别：限制手动探索过程的影响。Perception & Psychophysics 66，618–628。https : //doi.org/10.3758/BF03194906。 78. Richardson, B. L., Wuillemin, D. B., 和 Mackintosh, G. J.（1981）。被动触摸能否优于主动触摸？主动与被动触觉迷宫学习的比较。《英国心理学杂志》72，353–362。https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1981.tb02194.x。 79. Mulder, M., Abbink, D. A., 和 Boer, E. R.（2012）。触觉共享控制：从手动控制到自动控制的无缝驾驶员支持。《人为因素》54，786–798。https://doi.org/10.1177/ 0018720812443984。 80. Boessenkool, H., Abbink, D. A., Heemskerk, C. J., Helm, F. C. van der, 和 Wildenbeest, J. G.（2013）。远程操纵中触觉共享控制益处的任务特定分析。《IEEE触觉汇刊》6，2–12。https://doi.org/10.1109/TOH.2012.22。 81. Parker, P. R. L., Brown, M. A., Smear, M. C., 和 Niell, C. M.（2020）。感觉区中的运动相关信号：在自然行为中的作用。《神经科学趋势》43，581–595。https://doi.org/10. 1016/j.tins.2020.05.005。

82. Lanzarini, F., Maranesi, M., Rondoni, E. H., Albertini, D., Ferretti, E., Lanzilotto, M., Micera, S., Mazzoni, A., 和 Bonini, L.（2025）。自由活动猴子的自然行为神经行为学。《科学》387，214–220。https://doi.org/10.1126/science.adq6510。 83. Miller, C. T., Gire, D., Hoke, K., Huk, A. C., Kelley, D., Leopold, D. A., Smear, M. C., Theunissen, F., Yartsev, M., 和 Niell, C. M.（2022年）。自然行为是大脑的语言。《当代生物学》32，R482–R493。https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.03.031。 84. Datta, S. R., Anderson, D. J., Branson, K., Perona, P., 和 Leifer, A.（2019）。计算神经行为学：行动倡议。《神经元》104，11–24。https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.09.038。 85. Wen, W. 和 Imamizu, H.（2022）。知觉、行为与人机交互中的能动感。《自然评论：心理学》1，211–222。https://doi.org/10.1038/s44159-022-00030-6。 86. Endsley, M. R.（2017）。从此迈向自主：人类自动化研究的经验教训。《人为因素》59，5–27。https://doi.org/10.1177/0018720816681350。 87. Seminara, L., Dosen, S., Mastrogiovanni, F., Bianchi, M., Watt, S., Beckerle, P., Nanayakkara, T., Drewing, K., Moscatelli, A., Klatzky, R. L., 等（2023）。面向人在回路中机器人手的层级感觉运动控制框架。《科学机器人》8，eadd5434。https : / / doi . org / 10 . 1126 / scirobotics.add5434。 88. Abbink, D. A., Carlson, T., Mulder, M., Winter, J. C. F. de, Aminravan, F., Gibo, T. L., 和 Boer, E. R.（2018）。共享控制系统的拓扑——在多样性中寻求共同点。《IEEE人机系统汇刊》48，509–525。https : / / doi . org / 10 . 1109 / THMS. 2018 . 2791570。 89. Losey, D. P., McDonald, C. G., Battaglia, E., 和 O'Malley, M. K.（2018）。实体人机交互中共享控制的意图检测、仲裁与通信方面综述。《应用力学评论》70。https://doi.org/10.1115/1.4039145。 90. Herculano-Houzel, S.（2026）。"通过新颖的可供性实现大脑演化：动物行为灵活性（即智力）兴起的新叙事"。《神经系统演化》。J. H. Kaas 和 S. Herculano-Houzel 编。第3版，第1卷。伦敦：爱思唯尔，1–17。ISBN：978-0-443-27381-0。https://doi.org/10.1016/B978-0-443-27380-3.00078-6。 91. Cohen, A. H.（1992）。异层级控制在中枢模式发生器演化中的作用。《大脑、行为与进化》40，112–124。https://doi.org/10.1159/000113907。 92. Bechtel, W. 和 Bich, L.（2021）。认知的基础：生物学中的异层级控制机制。《皇家学会哲学汇刊B辑：生物科学》376，20190751。https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0751。 93. Bates, A. S., Phelps, J. S., Kim, M., Yang, H. H., Matsliah, A., Ajabi, Z., Perlman, E., Delgado, K. M., Osman, M. A. M., Salmon, C. K., 等（2026）。跨脑与脊髓连接组的分布式控制回路。《自然》656，957–970。https://doi.org/10.1038/s41586-026-10735-w。 94. Ahissar, E., Assa, E., Mizrachi, N., Nelinger, G., Ben-Joseph, T., Saraf-Sinik, I., Geiger, S., 和 Rivkind, A.（2025）。闭环感知：人工智能与生物学之间的差距。《行为科学最新观点》65，101572。https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2025.101572。 95. Burden, S. A., Libby, T., Jayaram, K., Sponberg, S., 和 Donelan, J. M.（2024）。动物为何能跑赢机器人。《科学机器人》9，eadi9754。https://doi.org/10.1126/scirobotics.adi9754。 96. Loeb, G. E., Brown, I. E., 和 Cheng, E. J.（1999年）。感觉运动控制模型的层级基础。《实验脑研究》126，1–18。https : / / doi . org / 10 . 1007 / s002210050712。 97. Pfeifer, R. 和 Maris, M.（2000）。「廉价设计：利用系统与环境交互的动力学。关于导航的三个案例研究」。《前理性智能：无符号与逻辑的适应行为和智能系统》。H. Cruse、J. Dean 和 H. Ritter 编。第2卷。《认知系统研究》。多德雷赫特，荷兰：克吕韦尔学术出版社，367–384。ISBN：0-7923-6670-0。https://doi.org/10.1007/978-94-010-0870-9_52。

98. Wang-Chen, S. and Ramdya, P. (2026). 具身脑：以生物真实感神经力学模型连接大脑、身体与行为。《神经生物学当前观点》*100*，103244。 https://doi.org/10.1016/j.conb.2026.103244。