

综述

轮廓加工的认知神经机制

吴苾婵¹, 莫测^{1,2,3,4,5,*}

北京大学¹心理与认知科学学院; ²北京市行为与心理健康重点实验室; ³北京大学-清华大学生命科学联合中心; ⁴机器感知与智能教育部重点实验室; ⁵PKU-IDG麦戈文脑科学研究所, 北京 100871

摘要: 视觉加工的核心是对视觉场景中与认知行为相关的客体进行区分与识别。自然情境下的视觉输入往往由极为复杂的三维场景信息组成, 包含多个视觉客体。一般认为, 视觉轮廓信息是对视觉图像进行划分, 识别客体的重要依据。为此, 视觉科学家们对视觉轮廓加工的认知神经机制进行了大量的研究与探索。然而, 这些研究往往仅仅集中于轮廓加工的某一方面或特定阶段, 迄今尚未有学者针对关于轮廓加工的研究结果进行系统性的总结。我们提出, 视觉轮廓加工共包括轮廓检测、轮廓从属判断、轮廓整合三个相互作用的关键性阶段, 并在综合现有电生理、人类脑成像及脑电研究证据的基础上, 分别对这三个阶段对应的神经生理特性、加工机理与信息交互机制进行探讨。最后, 我们列举了进一步研究轮廓加工认知神经机制所面临的主要挑战。

关键词: 轮廓知觉; 轮廓检测; 轮廓从属判断; 轮廓整合

中图分类号: R338; R318; Q42

The cognitive neural mechanism of contour processing

WU Bi-Chan¹, MO Ce^{1,2,3,4,5,*}

¹School of Psychological and Cognitive Sciences; ²Beijing Key Laboratory of Behavior and Mental Health; ³Peking-Tsinghua Center for Life Sciences; ⁴Key Laboratory of Machine Perception (Ministry of Education); ⁵PKU-IDG/McGovern Institute for Brain Research, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract: The core of visual processing is the identification and recognition of the objects relevant to cognitive behaviors. In natural environment, visual input is often comprised of highly complex 3-dimensional signals involving multiple visual objects. One critical determinant of object recognition is visual contour. Despite substantial insights on visual contour processing gained from previous findings, these studies have focused on limited aspects or particular stages of contour processing. So far, a systematic perspective of contour processing that comprehensively incorporates previous evidence is still missing. We therefore propose an integrated framework of the cognitive and neural mechanisms of contour processing, which involves three mutually interacting cognitive stages: contour detection, border ownership assignment and contour integration. For each stage, we provide an elaborated discussion of the neural properties, processing mechanism, and its functional interaction with the other stages by summarizing the relevant electrophysiological and human cognitive neuroscience evidence. Finally, we present the major challenges for further unraveling the mechanisms of visual contour processing.

Key words: contour perception; contour detection; border ownership assignment; contour integration

1 引言

视觉加工是人类大脑最基础也是最重要的一项认知机能。在自然情境下, 典型的视觉输入信号往

往包含了极为复杂的场景与客体信息。然而, 视觉系统仍然能够在短短数百毫秒的时间内完成对客体的识别。其中, 视觉轮廓 (visual contour) 加工在视

觉系统对客体进行识别的过程中起到了核心作用。所谓视觉轮廓,指的是基于视觉客体边缘构成的二维视觉形状。它既包含了关于客体自身身份的先验信息,也携带了不同客体之间的空间相对位置关系的关键线索(重叠、部分遮挡等)。因此,对视觉轮廓信息的加工一方面可极大地提升客体识别的效率与准确性,另一方面可准确地进行视觉场景的划分,将二维的网膜图像还原为三维空间,帮助我们实现由二维平面到三维立体感知的一次重要跨越。因此,探究视觉系统提取加工视觉轮廓信息的机制,也就成为了视觉科学家们所关注的一个重大科学课题。

随着神经科学技术的发展与进步,学者们对轮廓加工的认知神经机制进行了大量研究,大大加深了人们对轮廓知觉的理解。然而,这些实验研究仅仅关注了轮廓信息加工过程的某一个特定方面或阶段,尚未有人在综合前人研究证据的基础之上,对轮廓加工的认知神经机制进行系统化的探讨和总结。因此,我们很难从前人研究证据中系统地了解轮廓信息加工的认知过程与神经机制。针对这一点,我们提出,视觉轮廓信息的加工共包含了以下三个关键性阶段,分别对应于视觉系统的低、中、高三个处理层级。在视觉加工的早期,视觉系统对网膜输入的特征信息进行初步分析,在局部水平对视觉轮廓进行提取。我们称这一阶段为轮廓检测(contour detection)。随后,视觉系统对所检测到的视觉轮廓的从属关系进行判断,即指定轮廓从属于哪一个视觉对象。这一阶段称为轮廓从属判断(border ownership assignment)。最后,视觉系统结合轮廓从属关系将局部轮廓信息进行整合,形成视觉轮廓的完整表征,并据此进行后继的场景分割和客体识别。这一阶段称为轮廓整合(contour integration)。值得指出的是,这些阶段在流程上并非单向序列进行,相互之间存在着复杂的交互作用。一方面,高级视觉皮层中所进行的轮廓整合取决于中低级视觉皮层中所加工的局部轮廓及其从属关系的前馈输入信息。另一方面,高级皮层在进行轮廓整合时可对低级皮层进行由上至下的反馈调节,促进局部轮廓的检测及其从属关系的判定。本文将综合现有关于轮廓知觉的行为心理学、动物电生理记录、以及人类脑成像研究结果,系统探讨轮廓加工过程中各个关键阶段的认知神经机制。

2 轮廓检测

如前文所述,轮廓检测主要发生在视觉加工的

早期阶段。在大脑皮层中,初级视觉皮层(primary visual cortex,又名纹状皮层,即V1区)是最先接受经外侧膝状体(lateral geniculate nuclei, LGN)传递的视觉输入信号并对其进行加工的区域,是视觉信息在皮层传递通路的起点。此外,V1神经元的功能特点为轮廓检测提供了生理基础。首先,V1区的绝大部分神经元具有很强的朝向选择性。所谓朝向选择性,即神经元仅仅对某一特定朝向的视觉刺激产生较强的反应,而对其他朝向的刺激反应很弱。这些具有朝向选择性的神经元以垂直于脑皮层的方向排列着,形成朝向功能柱(orientation column),同一功能柱内的神经元具有相同的偏好朝向^[1]。强朝向选择性意味着V1神经元的反应对轮廓的局部线条特征信息高度敏感,适于检测图像输入中的视觉轮廓。其次,V1神经元拥有所有皮层视觉神经元中最小的感受野。所谓视觉神经元感受野,即视觉神经元仅对视野中一小部分空间区域中呈现的刺激产生反应^[2]。这意味着V1区神经元对视觉信息的空间表征最为精确,分辨率最高。最后,V1神经元的输入并不仅仅来自于LGN细胞的输入以及高级皮层的反馈,还来自于其相互之间大量的水平连接。这些水平连接多存在于朝向特异性相似的功能柱之间^[3],平均长度约为5~8 mm。由于排列位置相差1.5 mm以上的神经元感受野一般不存在重叠,因此每个V1神经元实际接受到的信号来自于其感受野4~5倍大的空间区域^[4]。Field等人^[5]将V1神经元感受野之外能够接受刺激并整合信息的区域称为联结场(association field, AF)。换言之,一个V1神经细胞的发放不仅取决于感受野内的刺激信息,还同时受到联结场内刺激的调节。这一水平连接的特性使得平滑的轮廓曲线能够较大幅度地激活V1神经元。因此,神经科学家们普遍认为,V1在轮廓检测中扮演了举足轻重的核心角色,这一观点也得到了以下研究证据的证实。

(1) V1神经元的发放强度与局部轮廓信息存在直接关联。在Li等人的研究中^[6],研究者将多个短线段排列在一条直线上构成轮廓刺激,并将轮廓置于由短线段随机排列而成的背景中。通过改变构成轮廓的短线段个数以及排列间隔来改变轮廓的显著性。他们发现,当轮廓处于噪音背景之中时,轮廓显著性的增强提高了V1神经元在150 ms后的发放频率^[6,7]。Gilad等人发现^[8],在刺激呈现后150~250 ms内,猴子V1皮层对应轮廓的区域反应

增强，对应背景的区域与无轮廓条件下相比，反应受到了抑制。进一步，Gilad 等人^[8]还发现，当轮廓的平滑性降低，检测难度增大时，轮廓、背景区域的反应强度差也随之减小。

(2) V1 神经元之间的水平连接与轮廓检测存在相关。Gilbert 等人^[9]在猴子的视野右下方呈现三种知觉显著性水平的轮廓刺激，同时设置两种实验任务：对所呈现的轮廓刺激进行识别（轮廓识别任务）或针对视野左上方呈现的一个刺激进行检测（干扰任务）。他们发现，当轮廓的知觉显著性较低（轮廓识别任务正确率小于 70%）或较高（大于 90%）时，两种任务条件下 V1 神经元的活动差值较小；而当知觉显著性中等时，V1 神经元活动的条件间差异较大。Gilbert 等人假设，如果轮廓检测不涉及水平连接，而主要依赖于由上至下的垂直连接，那么无论轮廓本身性质如何，两种任务条件间的差异（即注意效应）应该都是相同的。反之则说明水平连接与轮廓检测存在相关。而他们的实验结果支持了后者。此外，水平连接多集中于偏好朝向相近的的神经元之间^[10]，能够解释平滑轮廓在视觉加工中的显著性。

(3) V1 神经元的反应中形成了针对轮廓刺激的神经编码。Li 等人发现，通过 V1 神经元的发放频率可以区分被试看到的是轮廓刺激还是噪音刺激，说明轮廓信息的表征存在于 V1。特别地，Li 等人的研究结果还表明，经过知觉学习后，V1 对轮廓信息的表征精确度可以得到显著提升^[7]。此外，V1 神经元还编码了局部轮廓特征的身份信息：当两条线段被识别为同一轮廓的组成部分时，视野两处分别对应的神经元群体的反应强度相同。而当这一连接被切断时，反应强度产生差异^[8]。

如前文所述，轮廓检测并不是一个仅仅由初级视觉区参与的独立过程。相反，轮廓检测和后继加工阶段之间存在着复杂的相互作用过程。来自更高级的视觉皮层的信息会以反馈调控的形式作用于 V1 的神经活动，从而对轮廓检测产生影响。一方面，注意和主观期望等由上至下的认知因素对 V1 在轮廓检测中的活动有调控作用。这些自上而下的反馈信号可能对 V1 的水平连接起到了门控和筛选的作用^[11-14]。在 McManus 等人的研究中^[11]，研究者在猴子的视野左上方、右下方分别呈现随机线段构成的圆形区域，其中包含由 7 条短线段组成的不同形状的轮廓（圆形、正弦形或线形）。每个试次开始

前先给猴子呈现形状线索，让它判断线索形状的轮廓出现在左上方还是右下方，并通过眼动进行反应。他们发现，即使目标轮廓未出现在感受野所在的视野内，V1 神经元对所呈现刺激的反应随着目标轮廓的不同也发生变化：当目标轮廓为线性时，感受野周围线段与感受野内线段共线时反应最强；当目标轮廓为圆形或者正弦形时，感受野外线段与感受野内线段存在角度差时反应最强。这说明观察者的主观期望影响了 V1 在轮廓知觉中的活动。Li 等人^[6]将猴子分为两个训练组，分别进行轮廓识别和侦测对比度变化的知觉训练，在进行后一训练任务时同时让猴子被动地观看轮廓刺激，并记录了 V1 神经元对不同显著程度的轮廓刺激（组成轮廓的线段个数不同）的反应。他们观察到，两个训练组中的猿猴 V1 神经元对不同轮廓的反应均存在差异，且轮廓识别组的差异要高于对比度侦测组。特别地，对猴子进行麻醉手术后，它们被动观看轮廓刺激时 V1 的轮廓反应也消失了。这一结果说明注意也能够对 V1 轮廓知觉产生调节。另一方面，V1 神经元之间的水平连接与来自高级脑区的反馈之间存在着相互依赖的关系^[15, 16]。Chen 等人^[7]系统操纵了轮廓的朝向及位置（恰好在感受野中央至神经元兴奋性仅有 15% 的位置），并同时记录了 V1、V4 区中神经元在检测轮廓时的活动。结果显示，偏离最佳位置和最佳朝向均使得 V4 神经元的轮廓反应减弱；但朝向的改变对 V1 反应没有影响，而感受野外的轮廓刺激抑制了 V1 神经元的活动。这一结果说明 V4 神经元对 V1 神经元进行了反馈，以提升轮廓激活和背景抑制，使 V1 得以提供更精细的输出信息以进行场景分割。这一信息交流形成了一种由粗略到精细的场景信息积累。

人类的脑电和成像研究也表明轮廓检测在多个脑区产生影响。除了在动物实验中被广泛讨论的几个脑区之外，有研究表明人类被试在轮廓/非轮廓的分类任务中，额叶-颞叶神经振荡活动与分类选择有很强的相关^[17]。Al-Subari 等人^[18]采用脑电图 (electroencephalograph, EEG)、功能磁共振成像 (functional magnetic resonance imaging, fMRI) 信号同时记录的方式，分析事件相关模式 (event-related modes, ERM)，发现 P100、N200 在枕区的早期成分、额叶部位的晚期成分都在轮廓、非轮廓条件下表现出了显著差异。同样地使用 EEG-fMRI 联合记录手段，Mijović 等人^[19]则是通过主成分分析，发现在

300 ms 左右的一个事件相关电位 (event-related potential, ERP) 成分从外侧枕叶复合区 (lateral occipital complex, LOC) 传到低级视皮层区域, 他们认为这是反馈信息在进行轮廓识别的确认。使用经颅磁刺激 (transcranial magnetic stimulation, TMS) 手段进行的干扰研究也表明这样的反馈存在^[20]。总体来说, 由于技术手段的限制, 在人类上进行的研究探究的脑区更为广泛, 空间分辨率更低, 但为我们揭示了高级脑区在简单的轮廓检测任务中发挥的作用。

3 轮廓从属判断

当初级视觉皮层完成了轮廓检测之后, 其输出信息沿前馈信息通路到达更高级的纹外视觉皮层 (extrastriate visual cortex) 接受进一步加工。在这一阶段, 更高级的视觉皮层需要对轮廓的从属关系进行判定, 即判断所检测到的轮廓究竟从属于哪一客体。这一过程直接决定了观察者对视觉输入图像中前景 (即目标客体) 和背景的划分。例如对于图 1, 如果观察者把黑-白边界所构成的视觉轮廓判定为从属于白色区域, 那么观察者将把输入图像知觉为一个位于视野中央的白色花瓶, 将黑色区域视作背景; 若把黑-白边界看作黑色区域的轮廓, 我们就知觉到两张相对的脸, 并把白颜色看作背景。

Lamme^[21] 在 1995 年发现了能够编码“图形/背景”信息的神经元, 当图形落在其感受野内时, 相比于背景, 能够在初级视皮层中激活更强的神经

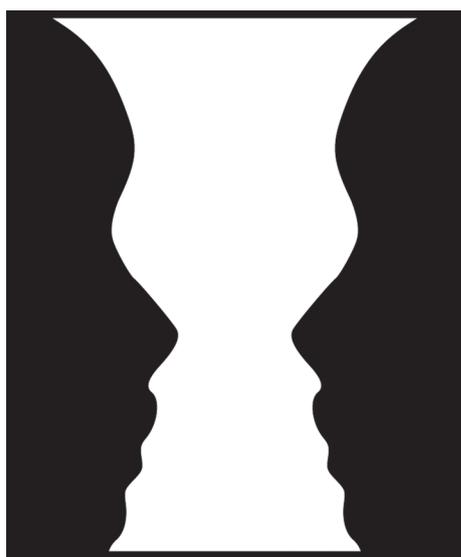


图 1. “花瓶-人脸”两可图形

Fig. 1. Ambiguous figure of “vase-faces”.

元反应。他的实验也启发了后继研究者寻找表征边界从属关系的神经元。以 von der Heydt 为代表的学者^[22–28] 提出, 纹外视觉皮层 (V2, V4) 的神经元具有特殊的生理特性。与上文中所述的较低级的 V1 神经元不同, 这些神经元对局部特征的变化不敏感, 而对视觉图像中边界的从属关系具有高度选择性, 因此又被称为边界从属神经元 (border-ownership neuron)。所谓边界从属关系选择性, 即神经元仅仅在当目标边界被知觉为输入图像中某一客体或区域的一部分时反应得到提升, 而在轮廓边界被知觉为其他客体或区域的一部分时反应很弱。因此, 边界从属关系选择性的存在使得神经元可直接对轮廓从属关系进行编码与表征。

为验证边界从属神经元的存在, von der Heydt 等人^[22] 以猴猴 V1、V2 和 V4 区域的神经元为记录对象, 在保持所记录神经元感受野内输入恒定的同时, 巧妙操纵了图像刺激中轮廓边界的从属关系 (边界从属于前景区域或背景区域)。他们认为, 如果神经元编码了轮廓边界的从属关系, 那么即使图像刺激没有改变, 边界从属关系的改变应当引起神经元活动的变化。反之, 如果神经元仅仅编码了感受野内的图像刺激信息, 那么只要图像刺激保持一致, 不同边界从属条件下所观测到的神经元活动应该相同。von der Heydt 等人^[22] 发现, 当轮廓边界被知觉为前景区域的一部分时, 神经元的活动显著得到提升。而当轮廓边界被知觉为背景区域的一部分时, 神经元活动没有明显增强。这说明这些神经元具有边界从属关系选择性。von der Heydt 等人统计了具有边界从属关系选择性的神经元在三个视觉区域的比例。他们发现, 在纹外视觉皮层 (V2、V4) 中, 半数以上神经元具有边界从属关系选择性, 而在 V1 中, 仅仅有少部分 (18%) 的神经元的活动受到了边界从属关系的影响。随后, 研究者们在更多的刺激类型上验证了他们的研究结果, 例如为前景图形增加黑色边界、将刺激变为立体、使用更复杂的知觉图形、增大矩形面积、使用透明刺激^[26] 和变化的刺激^[28] 等。结果表明, 纹外视觉皮层的边界从属神经元具有稳定的边界从属关系选择性, 不随刺激的具体形式与类型改变而改变。特别地, von der Heydt 等人系统记录了猴猴对基于二维平面的对比度差异形成的轮廓边界及基于三维空间深度线索形成的轮廓边界进行加工的神经元活动^[23]。他们发现, 纹外视觉皮层 V2 区域中存在着两类具有

边界从属关系选择性的神经元，分别针对这两种线索形成的轮廓边界从属关系进行选择反应。当深度线索与对比度差异线索冲突时，前者占主导地位，但后者能对前者的强度进行调节。此外，研究者在人类纹外视觉皮层中也发现了边界从属表征的证据。Fang 等人^[29]向人类被试展示两种相似图形，这两种图形落在感兴趣区感受野的部分是相同的，但轮廓分别属于白色区域或黑色区域。他们发现若向被试重复展示黑轮廓或白轮廓刺激，能够引发适应(adaptation)现象，即重复展示同种刺激时被试 V2 感兴趣区的血氧水平依赖(blood-oxygen-level dependent, BOLD)信号减弱；但若交替展示黑、白轮廓刺激，适应现象消失。这些实验结果说明，人类同样依赖纹外视觉皮层 V2 进行轮廓边界从属判定。这些研究结果共同说明，纹外视觉皮层是对判定视觉轮廓从属关系，对输入图像前景和背景进行划分的核心区域。最为重要的是，纹外视觉皮层对边界从属关系的判定与表征并不仅仅局限于二维的视觉图像，还可以基于三维空间中的视觉轮廓进行。

与轮廓检测相似，纹外视觉皮层在对轮廓归属关系进行判定和表征时，与视觉系统中更高层级中所进行的认知过程同样存在着复杂的交互关系。Craft 等人^[30]在 2007 年提出了产生边界从属信息的神经连接模型。他们认为从自下而上的角度来说，表征端点的超复杂细胞(E 细胞)与侦测轮廓的细胞(C 细胞)形成边界从属基础，而表征轮廓细胞(B 细胞)整合不同 E、C 细胞的信号即能准确地判断感受野内的边界从属。而具有相同感受野而边界从属表征相反的 B 细胞还会将信号传给同一个 G 细胞进行信息整合，并且 G 细胞受注意调节^[24]，能改变 B 细胞反应的特点。Qiu 等人^[24]发现当猿猴的注意力集中于目标客体进行任务时，边界从属神经元活动增强幅度更大，且这一效应发生在刺激出现 50 ms 之后，说明这一效应主要由随意注意的调控信号引起，与视觉信息的前馈传递无关。除了自上而下的注意调控之外，Zhang 和 von der Heydt^[25]使用仅有边界对比度有差异而形成的错觉刺激作为客体，将边界分为不同的部分并进行不同角度的旋转，每个部分对图形知觉的贡献都是相互独立的，并且几乎同时对神经元产生作用。他们提出只有反馈机制才具有这样的特点。Sugihara 等人^[31]在一项实验中调整客体刺激的大小，比较不同条件下边界从属信号的潜伏期，同时根据水平连接纤维的信号

传导速度推断刺激大小与潜伏之间的关系，发现尽管随着客体增大潜伏期变长，但其增大幅度远小于水平连接模型的推断。

4 轮廓整合

如前文所述，在轮廓检测、轮廓从属判断这两个阶段之后，视觉系统要对前两者的信息进行综合，形成目标客体形状的完备表征。一般认为，轮廓整合或者对客体形状的编码主要依赖于 LOC^[32]。一方面，完备轮廓与前文所述的局部轮廓信息相比，往往需要占据更大的空间区域。这就意味着完备轮廓的表征需要感受野较大的神经元以最大化视野空间表征资源的利用率。而 LOC 神经元的感受野面积较大，可接受包括来自对侧视野的信息输入，一定程度上可认为不具有网膜拓扑性，为整合局部轮廓特征信息提供了生理基础。另一方面，LOC 是腹侧视觉通路的重要节点，其上行脑区是纹外视觉皮层 V4，下行脑区是在客体识别过程中起到关键作用的下颞叶(inferior temporal cortex, IT)。这意味着 LOC 在局部轮廓信息和高级客体表征之间构建了一个桥梁。此外，LOC 神经元对抽象水平更高的形状特征(曲度、凹凸)等具有较强的选择性反应，而受局部特征或呈现形式(线条画或是灰度图片)的影响较小^[33]。Connor 等人^[34-36]发现，猿猴的 V4 和 IT 中存在着对形状特征有反应选择性的神经元，其中部分神经元对特定位置特定凹凸程度的形状反应最强。而猿猴的 IT 在功能上对应了人类大脑的 LOC。上述 LOC 神经元的功能特性意味着这一脑区在轮廓整合过程中可能扮演了重要角色。

LOC 参与轮廓整合的神经证据主要来自于视觉科学家们对虚假轮廓(illusory contour, 图 2)加工相关神经活动的研究。虚假轮廓由一系列不连续但彼此之间存在关联的局部特征元素构成。尽管这些局部特征在物理空间上是离散的，视觉系统仍然可在这些离散特征的基础之上形成知觉上平滑连续的轮廓表征。可见，虚假轮廓刺激的知觉过程必然依赖于对局部轮廓信息进行整合。相关 fMRI 研究证据表明，LOC 对重复呈现的虚假轮廓刺激产生了适应现象^[37]，这说明 LOC 针对虚假轮廓形成了特异性的神经表征。Murray 等人^[38]发现，虚假轮廓仅在侧枕叶电极产生了视觉诱发电位(visual evoked potential, VEP)，并且通过溯源分析显示这一反应发生在 LOC。Wokke 等人^[39]使用 TMS 对人类被试

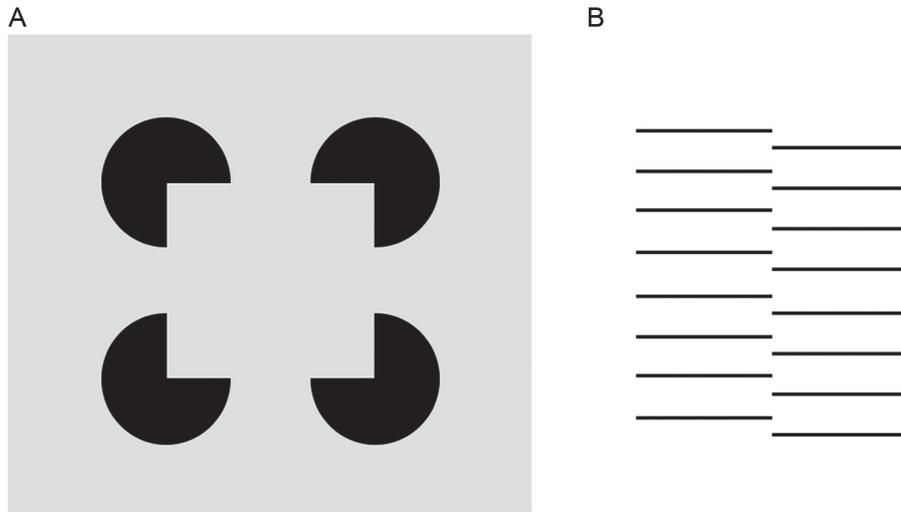


图 2. 虚拟轮廓图例

Fig. 2. Examples of illusory contours. People tend to perceive a rectangle in *A*, and a vertical line in *B*, which physically do not exist.

的 LOC 进行刺激。他们发现，当 LOC 的神经活动受到干扰之后，被试对虚假轮廓的知觉受到影响。虽然研究者在猴的 V1 中也发现了对虚假轮廓产生反应的神经元，但这些 V1 神经元对虚假轮廓的反应强度弱于 LOC，且反应的起始时间更晚^[40]，说明其很可能是由 LOC 的反馈信号引起的。但也有研究者认为 LOC 并非加工了虚假轮廓，而是进行场景分割并将相应信息反馈给 V1、V2 以促进虚假轮廓的加工，Stanley 和 Rubin^[41] 发现对“吃豆人”范式（如图 2A）中的扇形进行圆滑处理，被试不再知觉到虚假轮廓，而仅知觉到突出的区域（salient region），与对照条件（改变扇形开口朝向使得突出区域消失）相比，LOC 的 BOLD 信号也更强，即轮廓并非激活 LOC 的必要条件。

值得强调的是，作为轮廓加工的最后阶段，轮廓信息整合并不仅是一个简单的对局部轮廓信息进行加和的过程，同时也通过反馈调节促进了低级脑区中进行的轮廓加工过程，进一步完善轮廓表征的准确性与完备性。首先，当轮廓组成元素被整合为一个闭合对象时，观察者更容易检测轮廓的存在^[42]。在脑成像实验中，闭合轮廓相比随机线条、放射状刺激所引发的 V1、V4、LOC、FFA 等区域的 fMRI 信号更强^[43, 44]。此外，当被试在模糊刺激图形中检测到轮廓时，V1、V2、V4 在 LOC 的反馈调节下有更高的激活。这为轮廓整合的反馈促进作用提供了最为直接的证据。其次，轮廓整合改变了低级视觉皮层对图像刺激的知觉表征。Kovacs 和

Julesz 发现，当观察者完成了一个椭圆形轮廓的整合时，刺激的知觉显著图（perceptual saliency map）也发生了改变，椭圆焦点位置的敏感度最高^[45]。进一步，He 等人^[46] 发现，当离散的线条被整合为一个知觉上的闭合菱形的时候，线条对应的倾斜后效（tilt aftereffect, TAE）减弱。由于 TAE 一般被认为反映了初级视觉皮层神经元对朝向信息的特异性反应，因此 He 等人的研究结果间接说明了轮廓整合调控了初级视觉皮层对局部朝向信息的神经编码。最后，Drewes 等人从时程上揭示了 LOC 的反馈调节机制^[47]。他们向被试展示小棒组成的猫、大象等简单形状，以 10 ms 为一屏，在形状刺激的重复展示之间插入不同屏数的噪音刺激，以操纵刺激重复的时间间隔长度。他们发现，被试在形状刺激展示间隔为 60 ms 时对形状的知觉最好，且形状知觉表现与间隔时长的关系函数呈单峰状态。Drewes 等人提出，在刺激首次呈现之后，LOC 对刺激中的轮廓信息进行整合并反馈作用于 V1。此时，如果刺激二次呈现的前馈信息与反馈信息同时到达 V1，那么反馈信息会降低 V1 的知觉噪声，促进轮廓检测，被试的知觉任务也会更好。该研究表明，从时程上来看，LOC 对 V1 反馈调节信号到达需要约 60 ms。这一发现得到了 Heinen 等人^[48] 研究结果的支持。他们采用 TMS 对被试的初级视皮层进行干扰，发现当 TMS 刺激时间在 130–160 ms 或 250–280 ms 时被试的背景分割任务表现最差，而这两个时间窗大致对应了刺激的前馈和反馈信号的到达时间。

5 讨论与展望

我们将视觉轮廓知觉过程系统性地划分为轮廓检测、轮廓从属判断和轮廓整合三个相互作用的认知阶段。迄今, 关于视觉轮廓的加工机制仍然存在以下三个关键问题尚待进一步的探索与解决。

(1) 前人研究中的轮廓刺激与自然条件下的轮廓存在较大差异。为控制可能混淆变量的影响, 实验者采用的轮廓往往是基于简单的可参数化的人工刺激形成的, 如线段, 对比度变化等。而在自然场景中, 网膜图像里的轮廓往往更加复杂多变, 涉及到其他特征维度的信息(如颜色)。因此, 如何考察自然场景中轮廓信息加工的神经机制, 是后继研究者需要致力的一个关键方向。

(2) 轮廓加工与客体识别的关系仍然未知。从认知阶段的角度来看, 轮廓信息加工是客体识别的前一个阶段。然而, 客体识别并非仅仅依靠轮廓, 同时还需要从观察者自身的语义知识系统提取相关的信息。然而, 迄今尚未有研究针对这两类信号的处理以及整合机制进行探索。客体表征有多大程度来自于轮廓信息? 是否存在两类不同的神经元分别处理加工这两种信息再进行整合? 因此, 考察轮廓信息与客体识别功能关系, 是一个重要的命题。

(3) 水平连接与反馈这两种生理机制是轮廓信息编码和表征的重要方式, 但并非轮廓知觉的全貌, 有研究证据表明, LGN 中神经元发放不同步, 激活最强的神经元最先发放, 当 V1 通过水平连接完成对轮廓的激活以后, 未能及时接收到 LGN 信息的 V1 神经元(感受野不处于轮廓之上)直接受到抑制, 这样的特点也可以增加轮廓识别的敏感程度^[49]。这启示我们, 对轮廓刺激的神经编码方式可能不仅仅局限于空间, 还可能存在着基于时间关系的神经编码机制。

轮廓知觉是视知觉过程中重要的一环, 对其生理机制的研究不仅有助于我们了解人类的认知过程, 也能在计算机视觉应用中发挥重要的作用。研究者们很早就试图通过机器学习来模拟人类对于自然场景的分割^[50], 近年来结合生理学研究结果, 也产生了不少新的计算模型^[14, 51]。两者相互促进, 使人们对轮廓认知的理解、应用都得到了极大的进步。

* * *

致谢: 本综述受国家自然科学基金项目 (No. 31230029,

31421003, 61621136008, 61527804, 31671168) 与国家科技部项目 (No. MOST 2015CB351800) 资助。

参考文献

- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol* 1968; 195(1): 215–243.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol* 1962; 160(1): 106–154.
- Gilbert CD, Wiesel TN. Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex. *J Neurosci* 1989; 9(7): 2432–2442.
- Yen SC, Finkel LH. Extraction of perceptually salient contours by striate cortical networks. *Vision Res* 1998; 38(5): 719–741.
- Field DJ, Hayes A, Hess RF. Contour integration by the human visual system: evidence for a local “association field”. *Vision Res* 1993; 33(2): 173–193.
- Li W, Piëch V, Gilbert CD. Learning to link visual contours. *Neuron* 2008; 57(3): 442–451.
- Chen M, Yan Y, Gong X, Gilbert CD, Liang H, Li W. Incremental integration of global contours through interplay between visual cortical areas. *Neuron* 2014; 82(3): 682–694.
- Gilad A, Slovin H. Population responses in V1 encode different figures by response amplitude. *J Neurosci* 2015; 35(16): 6335–6349.
- Li W, Piëch V, Gilbert CD. Contour saliency in primary visual cortex. *Neuron* 2006; 50(6): 951–962.
- Stettler DD, Das A, Bennett J, Gilbert CD. Lateral connectivity and contextual interactions in macaque primary visual cortex. *Neuron* 2002; 36(4): 739–750.
- McManus JN, Li W, Gilbert CD. Adaptive shape processing in primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2011; 108(24): 9739–9746.
- Gilbert CD, Sigman M. Brain states: top-down influences in sensory processing. *Neuron* 2007; 54(5): 677–696.
- Gilbert CD, Li W. Top-down influences on visual processing. *Nat Rev Neurosci* 2013; 14(5): 10.1038/nrn3476.
- Piëch V, Li W, Reeke GN, Gilbert CD. Network model of top-down influences on local gain and contextual interactions in visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2013; 110(43): E4108–E4117.
- Chen R, Wang F, Liang H, Gilbert CD. Synergistic processing of visual contours across cortical layers in V1 and V2. *Neuron* 2017; 96(6): 1388–1402.
- Liang H, Gong X, Chen M, Yan Y, Li W, Gilbert CD. Inter-

- actions between feedback and lateral connections in the primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2017; 114(32): 8637–8642.
- 17 Castellano M, Plöchl M, Vicente R, Pipa G. Neuronal oscillations form parietal/frontal networks during contour integration. *Front Integr Neurosci* 2014; 8: 64.
- 18 Al-Subari K, Al-Baddai S, Tomé AM, Volberg G, Hamwöhner R, Lang EW. Ensemble empirical mode decomposition analysis of EEG data collected during a contour integration task. *PLoS One* 2015; 10(4): e0119489.
- 19 Mijović B, De VM, Vanderperren K, Machilsen B, Sunaert S, Van Huffel S, Wagemans J. The dynamics of contour integration: A simultaneous EEG-fMRI study. *Neuroimage* 2014; 88(3): 10–21.
- 20 Li Y, Wang Y, Li S. Recurrent processing of contour integration in the human visual cortex as revealed by fMRI-guided TMS. *Cereb Cortex* 2017; (4): 1–10.
- 21 Lamme VA. The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *J Neurosci* 1995; 10(2): 1605–1615.
- 22 Zhou H, Friedman HS, von Der Heydt R. Coding of border ownership in monkey visual cortex. *J Neurosci* 2000; 20(17): 6594–6611.
- 23 Qiu FT, von der Heydt R. Figure and ground in the visual cortex: V2 combines stereoscopic cues with Gestalt rules. *Neuron* 2005; 47(1): 155–166.
- 24 Qiu FT, Sugihara T, Von Der Heydt R. Figure-ground mechanisms provide structure for selective attention. *Nat Neurosci* 2007; 10(11): 1492–1499.
- 25 Zhang NR, von der Heydt R. Analysis of the context integration mechanisms underlying figure-ground organization in the visual cortex. *J Neurosci* 2010; 30(19): 6482–6496.
- 26 Qiu FT, von Der Heydt R. Neural representation of transparent overlay. *Nat Neurosci* 2007; 10(3): 283–284.
- 27 O'Herron P, von Der Heydt R. Short-term memory for figure-ground organization in the visual cortex. *Neuron* 2009; 61(5): 801–809.
- 28 O'Herron P, von Der Heydt R. Representation of object continuity in the visual cortex. *J Vis* 2011; 11(2). pii: 12. doi: 10.1167/11.2.12.
- 29 Fang F, Boyaci H, Kersten D. Border ownership selectivity in human early visual cortex and its modulation by attention. *J Neurosci* 2009; 29(2): 460–465.
- 30 Craft E, Schutze H, Niebur E, Von Der Heydt R. A neural model of figure-ground organization. *J Neurophysiol* 2007; 97(6): 4310–4326.
- 31 Sugihara T, Qiu FT, Von Der Heydt R. The speed of context integration in the visual cortex. *J Neurophysiol* 2011; 106(1): 374–385.
- 32 Kourtzi Z, Kanwisher N. Representation of perceived object shape by the human lateral occipital complex. *Science* 2001; 293(5534): 1506–1509.
- 33 Grill-Spector K, Kourtzi Z, Kanwisher N. The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Res* 2001; 41(10–11): 1409–1422.
- 34 Pasupathy A, Connor CE. Shape representation in area V4: position-specific tuning for boundary conformation. *J Neurophysiol* 2001; 86(5): 2505–2519.
- 35 Pasupathy A, Connor CE. Responses to contour features in macaque area V4. *J Neurophysiol* 1999; 82(5): 2490–2502.
- 36 Pasupathy A, Connor CE. Population coding of shape in area V4. *Nat Neurosci* 2002; 5(12): 1332–1338.
- 37 Montaser-Kouhsari L, Landy MS, Heeger DJ, Larsson J. Orientation-selective adaptation to illusory contours in human visual cortex. *J Neurosci* 2007; 27(9): 2186–2195.
- 38 Murray MM, Wylie GR, Higgins BA, Javitt DC, Schroeder CE, Foxe JJ. The spatiotemporal dynamics of illusory contour processing: combined high-density electrical mapping, source analysis, and functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 2002; 22(12): 5055–5073.
- 39 Wokke ME, Vandenbroucke AR, Scholte HS, Lamme VA. Confuse your illusion: feedback to early visual cortex contributes to perceptual completion. *Psychol Sci* 2013; 24(1): 63–71.
- 40 Lee TS, Nguyen M. Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2001; 98(4): 1907–1911.
- 41 Stanley DA, Rubin N. fMRI activation in response to illusory contours and salient regions in the human lateral occipital complex. *Neuron* 2003; 37(2): 323–331.
- 42 Kovacs I, Julesz B. A closed curve is much more than an incomplete one: Effect of closure in figure-ground segmentation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1993; 90(16): 7495–7497.
- 43 Altmann CF, Bühlhoff HH, Kourtzi Z. Perceptual organization of local elements into global shapes in the human visual cortex. *Curr Biol* 2003; 13(4): 342–349.
- 44 Wilkinson F, James TW, Wilson HR, Gati JS, Menon RS, Goodale MA. An fMRI study of the selective activation of human extrastriate form vision areas by radial and concentric gratings. *Curr Biol* 2000; 10(22): 1455–1458.
- 45 Kovacs I, Julesz B. Perceptual sensitivity maps within globally defined visual shapes. *Nature* 1994; 370(6491): 644–646.
- 46 He D, Kersten D, Fang F. Opposite modulation of high-and low-level visual aftereffects by perceptual grouping. *Curr Biol* 2012; 22(11): 1040–1045.
- 47 Drewes J, Goren G, Zhu W, Elder JH. Recurrent processing in the formation of shape percepts. *J Neurosci* 2016; 36(1):

- 185–192.
- 48 Heinen K, Jolij J, Lamme VA. Figure-ground segregation requires two distinct periods of activity in V1: a transcranial magnetic stimulation study. *Neuroreport* 2005; 16(13): 1483–1487.
- 49 VanRullen R, Delorme A, Thorpe S. Feed-forward contour integration in primary visual cortex based on asynchronous spike propagation. *Neurocomputing* 2001; 38: 1003–1009.
- 50 Ren X, Malik J. Learning a classification model for segmentation. *Proceedings of Ninth IEEE International Conference on Computer Vision*; 2003 Oct 13-16, Nice, France. doi: 10.1109/ICCV.2003.1238308.
- 51 Zainal ZA, Satoh S. A border-ownership model based on computational electromagnetism. *Neural Netw* 2018; 99: 114–122.