

综述

上丘-丘脑枕结节-杏仁核视觉皮层下通路及其生物学意义

王磊^{1,2}, 杨丽川², 孟千力³, 马原野^{2,3,*}

¹云南省药物研究所GLP中心, 昆明 650111; ²中国科学院昆明动物研究所灵长类认知实验室, 昆明 650223; ³中国科学院生物物理研究所脑与认知国家重点实验室, 北京 100101

摘要: 上丘-丘脑枕结节-杏仁核通路是哺乳动物脑内的视觉皮层下通路之一。近来的研究提示这条通路和情绪相关的视觉信息处理有关。本综述提出这条通路可能更多地涉及到个体的警戒而不是简单的早期视觉信息处理, 并且讨论了其生物学意义。在早期视觉过程中, 大脑检测的不是“空间位置”, 也不是“是什么物体”, 而是警告大脑的信号: “有情况出现!”, 使大脑进入一种警戒状态。这种警戒状态对物种生存至关重要。因此, 我们认为在视觉早期, 对物体“出现”和“消失”的检测较之“质地”和“形状”等特征信息收集等更为重要。拓扑知觉和皮层下通路的存在可能就是机体视觉警戒的神经基础。“警戒”可能正是皮层下通路存在的生物学意义之一。

关键词: 脑; 早期视觉; 皮层下通路; 意识; 情绪

中图分类号: R339.14

Superior colliculus-pulvinar-amygdala subcortical visual pathway and its biological significance

WANG Lei^{1,2}, YANG Li-Chuan², MENG Qian-Li³, MA Yuan-Ye^{2,3,*}

¹GLP Center, Yunnan Institute of Materia Medica, Kunming 650111, China; ²Laboratory of Primate Neuroscience Research and Key Laboratory of Animal Models and Human Disease Mechanisms, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ³State Key Laboratory of Brain and Cognition, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Superior colliculus-pulvinar-amygdala pathway is one of the subcortical visual pathways in mammalian brain. Some recent studies suggest that this pathway is involved in processing emotion-related visual information. This review discusses the possibility that this pathway is more related to visual alert rather than simply the early visual information processing. The biological significance of this pathway is also discussed. Instead of detecting “where” or “what” the visual target is, the task of this early visual stage is to send out a warning signal, i.e., “something appears”, so that the brain can be set up in a state of alert, which is important for the survival of animals. Thus, in the early visual information process, detection of new object “emerging” or “disappearing” takes priority over the acquisition of its feature information of “texture” and “shape”, etc. The subcortical pathway may provide the neural basis of early visual warning in topological perception, a biological significance critical for animal survival.

Key words: brain; early visual perception; subcortical pathway; consciousness; emotion

在灵长类, 视觉信息的皮层处理是最主要的视觉信息处理方式。皮层视觉信息处理的第一步发生

在枕叶, 其从同侧丘脑外膝体获取输入信息。20世纪90年代, 一些学者提出视觉信息到达初级视觉

Received 2017-04-25 Accepted 2017-12-22

Research from the corresponding author's laboratory was supported by the National Basic Research Development Program of China (No. 2005CB522801, 2012CB825500).

*Corresponding author. Tel: +86-871-6519308; E-mail: yuanma0716@vip.sina.com

皮层后, 又从初级视觉皮层分出两条通路, 一条是背侧通路, 处理空间的信息; 一条是腹侧通路, 处理物体的非空间信息, 这条处理物体非空间信息的通路被认为和物体识别有关^[1]。一个占主导地位的观点认为无论是空间信息, 还是非空间视觉信息, 从丘脑传导接替后必须先传递到初级视觉皮层, 然后分别在背侧大脑皮层和腹侧大脑皮层进行处理。然而一些研究表明, 除了空间和非空间信息外, 脑内的一些视觉信息并非来自初级视觉皮层, 下面的盲视实验 (blind sight test) 研究结果为这个观点提供了证据。

1 盲视实验

一些患者的部分初级视觉皮层由于中风等原因失去了功能, 他们自述不能看见外界物体, 但此时若给他们呈现一些能引起恐惧的图片, 如失火现场的图片, 同时测量他们的心率, 皮肤电阻等和情绪反应有关的指标, 就会发现他们表现出不自觉的恐惧情绪反应, 这表明即使被试初级视觉皮层受损, 自述不能看见物体, 但仍有一定的物体识别能力^[2]。这类研究称为盲视实验。

牛津大学实验心理学家 Weiskrantz 做过类似的研究, 受试者也是前述的视觉皮层功能障碍者。在英文中, 单词“BANK”是个多义词, 有“水坝”的意思, 也有“银行”的意思。此时在受试者眼前呈现单词“WATER (水)”或者是“MONEY (钱)”, 同时要其解释 BANK 的意思, 非常有趣的是, 尽管这些受试者表示他们什么都没看见, 但若呈现的词是“MONEY”, 他们会有较大的概率将 BANK 解释为银行, 类似地, 若是呈现“WATER”, 他们则较多解释为水坝。显然, 这些“看不见”的信息影响了他们的思维和抉择^[3]。那么这些信息是怎样在脑内进行处理的呢?

2 视觉皮层下通路

近十多年来, 随着脑与意识的研究, 使得科学家花较多的精力来研究那些进入了脑, 但却没有意识到的信息在脑内是怎么处理的, 以及这个过程的脑机制。近年的一些研究表明, 除了经典视觉皮层通路外, 脑内还存在着数条所谓的视觉皮层下通路^[4], 其中一条起自视网膜, 将视网膜的信息传至中脑的上丘 (superior colliculus), 再经丘脑枕结节 (pulvinar) 至杏仁核 (amygdala)^[5-10]。在本文中, 我们所谈的

视觉皮层下通路仅仅是指这条通路。这条通路由三个皮层下核团组成, 包括上丘、丘脑枕结节和杏仁核 (图 1)。

上丘是位于中脑上的一个进化上古老的结构, 是视网膜以后该通路视觉信息处理的第一个核团, 它直接接受来自于视网膜的信息, 主要被低空间频率和情绪相关的视觉刺激所激活。当初级视觉皮层功能异常时, 上丘对于视觉信息的处理不会被干扰, 它还有一个特点, 即对意识下知觉不到的情绪视觉刺激尤其敏感^[7, 10-13]。丘脑枕结节是该通路视觉信息处理的第二个核团, 主要被较强的视觉信息所激活, 但同时也能被意识下的情绪相关视觉信息所激活。丘脑枕结节也和注意的调节有关^[4, 7, 13-16]。丘脑枕结节受损时, 对于意识上的情绪相关视觉刺激导致的注意捕获会受到影响。但目前还不清楚在灵长类, 丘脑枕结节的损伤是否会影响情绪视觉刺激传输到杏仁核。

杏仁核是这个通路的最后一个驿站, 是这条通路中被最广泛研究的脑结构, 它主要负责情绪 (主要是负面情绪, 如恐惧情绪等) 的信息处理, 尤其是意识下的情绪处理^[8, 17-21]。

杏仁核包括 12 个亚核团, 主要接受来自于两方面的信息: 一方面来自于感觉皮层的信息, 一方面来自于皮层下核团的信息^[17]。通常杏仁核被认为可以快速处理外界环境中的一些危险信息^[8, 11, 22]。在猴子上的研究显示, 在 60 ms 内, 杏仁核就可以对复杂物体的视觉信号有反应。Hendler 等利用核磁共振脑成像的技术研究初级视觉皮质、杏仁核等结构的关系, 发现它们有密切的联系, 也有不同的分工^[23]。这对于皮层下通路的存在是一个有力的证据。

视觉皮层下通路在人和一些动物上已经有了较多的研究^[10, 24-28]。大量运用脑成像的临床研究也确

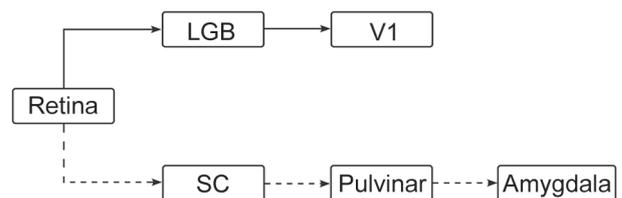


图 1. 视觉皮层下通路(虚线)和经典视觉皮层通路(实线)连接示意图

Fig. 1. Diagrams of visual subcortical pathway (broken line) and primary visual pathway (full line). LGB, lateral geniculate body; V1, primary visual cortex; SC, superior colliculus.

认了皮层下通路对于意识上、意识下视觉信息的快速处理^[29-31]。这条通路的一个特点就是能在意识下处理非精细的视觉信息，而意识之上的，精细的视觉信息处理则依赖于经典皮层视觉通路。研究表明，在大多数的情况下，杏仁核对输入的信息进行快速分析，看是否外界存在危险因子，是否需要迅速做出行为反应^[31-40]。杏仁核对于来自丘脑信息的处理比较快，这种来自于皮层下的信息能迅速对环境中的危险做出反应，这对生存是很重要的。在早期知觉过程中，杏仁核接受了关于情绪的信息，然后投射到感觉皮层进一步调节注意和知觉。有研究显示，当出现新的情绪刺激的时候，视觉皮层的兴奋会加强，而且这种加强的视觉皮层的兴奋和杏仁核的兴奋是相关的。临床研究显示，在杏仁核有损伤的患者身上这种现象就消失了^[41]。

大量情绪相关的视觉研究，特别是对恐惧面孔的研究还提示这条皮层下通路主要处理表情相关的视觉信息，例如人脸的表情^[2, 5, 42, 44, 45]。一些研究利用脑磁图记录了人在快速分析表情时脑的活动，结果显示杏仁核在这种分析中发挥着重要的作用^[45, 46]，其实，这种面孔信息的处理，不仅仅是发生在杏仁核，也发生在上丘和丘脑枕结节上，不像皮层上的面孔神经元对面孔特征有着很精细的编码，上丘和丘脑枕结节对面孔的细节编码则很粗放。在灵长类动物，面孔、表情等信息对个体的生存是很重要的。新近的研究表明，在胚胎期，胎儿就对类似脸的图形产生了偏好。出生若干小时后，新生儿就具有了面孔识别的能力^[47]，而此时的初级视觉皮质还远远没有发育成熟，新生儿对物体局部特征的认识还很差。

3 拓扑视知觉和皮层下通路

这条皮层下通路除了上述功能之外，还有其它什么功能？值得注意的是，Zhuo等的研究显示，在人类，前颞叶是负责一种早期视知觉，即拓扑知觉加工的区域^[48, 49]。这种处理拓扑性质的能力并不需要初级视觉皮质参与^[50-52]。这些研究表明了颞叶的视觉拓扑信息并非仅来自初级视觉皮层，可能还接收来自其它脑结构的信号。在这里，我们将介绍本研究组一些研究成果，这些结果提示皮层下通路在早期视知觉（如拓扑知觉）中可能扮演着重要的角色。

(1) 视觉皮层退化不影响拓扑视知觉：本研究组考察了不同年龄阶段的人对拓扑不变性质（洞、内外关系以及连通性）和局部几何性质的知觉差异。

结果显示，对于拓扑知觉，年龄因素并没有很大的影响，而对于局部几何性质的知觉，随着年龄的增长，辨别能力逐渐低下。这说明人的拓扑知觉依靠的不仅仅是初级视觉皮层，因为随着年龄的增长，初级视觉皮层功能会出现明显的衰退^[53]。

(2) 对“洞”的知觉过程的研究：“洞”是拓扑学中一个重要的概念。一般情况下，拓扑差异最可能表现在“洞”的差异上，比如，“有无洞”和“几个洞”。探讨视觉系统在处理“洞”的信息和处理线段的信息上的异同，可能对我们了解拓扑知觉是重要的^[49]。目前有研究证明，“洞”的视觉性质是一种整体的性质，可以作为一个独立的整体性质被抽提出来，而不是简单各种局部成分的加和。在婴儿上的研究显示，出生两到三天的婴儿就已经可以对于“洞”的性质进行辨别，然而这个时候视觉皮层还远没有发育好^[48]。我们的问题是：“洞”的信息加工是否通过初级视觉皮层？为此，本研究组首先在人类受试者上探讨了个体对“洞”的辨别反应速度，结果显示对“洞”的反应速度远比对线段朝向等局部特征的反应为快；在行为学的基础上，我们利用电生理事件相关电位(event related potential, ERP)的研究方法，探讨“洞”和线段所诱发的脑电特征，结果显示“洞”所诱发的ERP中的N1成分较“非洞”的视觉刺激所引起的为小，而“非洞”的视觉刺激更多地激活初级视觉皮层的N1成分^[52]。在另外一项研究中，我们用经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)技术干扰初级视觉皮层，考察这种干扰是否会影响初级视觉皮层对“洞”和“非洞”的信息处理，结果显示在视觉刺激出现后30或100ms时，干扰视觉皮层的功能并没有影响对“洞”的知觉，而显著地影响了对“非洞”的知觉。该研究结果表明，与“非洞”相比，“洞”的信息处理过程不依赖于初级视觉皮层^[51]。

(3) 视觉皮层功能减弱不影响拓扑视知觉：在另外一项研究中，本研究组利用人类弱视患者初级视觉皮层功能缺陷的特点，来进一步证实初级视觉皮层在拓扑知觉中的非重要性。结果显示，初级视觉皮层受损的弱视儿童辨别局部几何性质的能力要显著低于健康组的儿童。而对于洞的辨别，两组之间没有显著性的差异^[54]。

以上这些证据清晰地说明局部特征检测和拓扑特征检测在脑中是分离的。因此，我们认为皮层下通路的功能并不仅限于对情绪相关的视觉信息处

理, 而是有着更为广泛和基本的功能, 比如对视觉信息的整体性质进行早期的快速加工处理。

4 皮层下通路的生物学意义

那么, 皮层下通路的生物学意义是什么呢? 我们知道非灵长类哺乳动物大脑新皮层发育是相对较差的, 前额叶、颞叶、顶叶分化也不完全。这类动物的视觉也是不发达的, 嗅觉和听觉占了相对主导地位。一些学者认为在侏罗纪, 肉食性的爬行动物, 如恐龙称霸地球, 哺乳动物常常是被捕食的对象, 因为恐龙是昼行性动物, 要避免被恐龙捕食, 哺乳动物采用了昼伏夜出的生存策略。由于这个原因, 视觉在夜行性动物中变得不再重要, 这解释了大多数非灵长类哺乳动物为什么没有完全的三色觉, 甚至是色盲。另外, 同灵长类动物的视网膜结构相比, 非灵长类哺乳动物的视网膜缺乏中央凹, 视杆细胞较多, 而视锥细胞较少。因此, 除了没有完全的色觉外, 这些哺乳动物也缺乏精细视觉^[55]。

非灵长类哺乳动物接收的外界信息也是嗅觉、听觉和视觉信息, 其中嗅觉信息的传输是最慢的, 仅每秒数米, 听觉信息虽然可以达到每秒 300 多米, 但和每秒传输 30 万千米的视觉信息来比, 它依然是很慢的。因此, 对监测外界危险因子的预警功能来说, 最有效的信息, 应该是视觉信息。

拓扑学与几何学的研究范畴不尽相同, 在拓扑数学中, 其计算的对象在尺寸上没有大小、长短这个概念, 在形状上没有方圆之别, 拓扑学实际上研究的是物体在时空变化过程中的不变性和连续性。眼睛在检测环境变化时, 如果背景上出现一个物体, 从拓扑学的定义看, 环境发生了拓扑变化, 相反, 如果背景上消失了一个物体, 也是发生了拓扑变化。而在实际情况中, 环境的变化, 可能意味着危险的到来。所以动物视觉检测拓扑变换的能力实际上是动物天生的一种防御和自我保护的能力。新生儿早就对拓扑变换的敏感实际上是一种自卫的本能。哺乳动物的视觉皮层下通路可能正是承担了这个预警功能。

本研究组的研究表明人类和动物对洞有着一种天生的辨别优势^[52], 按照进化的原理, 这些优先发展的功能一定和个体的生存息息相关。我们考虑这种优势可能和下面几种因素相关: 恐惧、自卫和面孔识别。

在进化上, 各个进化特征都是和物种的生存繁

衍息息相关的, 很少有无关的性状会得到自然的选择, 也许有些现在看来好像是中性的形状, 将来或许会发现该性状是重要的。从视觉通路的演化来看, 人类现有的皮层视觉通路, 即视网膜 - 外膝体 - 初级视觉皮层通路主要是起源于灵长类, 而灵长类起源于 5 000 万年前, 也就是说这条通路只有 5 000 万年的历史, 非灵长类哺乳动物大约有一亿多年的历史, 皮层下通路在非灵长类哺乳动物中已经普遍存在, 因此, 这条通路至少存在了上亿年。如本文前面所述, 非灵长类哺乳类的眼睛不是用来看世界的, 而是用来检测环境变化的, 因为这种变化可能给动物带来杀身之祸。物种为了躲避危险, 在演化中建立了一套防御机制, 这些机制之一就是建立了恐惧感和由于恐惧感而带来的恐惧情绪。那为什么对洞会有惧怕情绪呢? 我们推测在动物生活的环境中, 一个洞, 比如山洞, 里面可能藏着致命的天敌, 所以本能提醒动物对洞要有戒备之心。另外, 洞也可能是一个血盆大口, 当动物看见一个洞的时候, 可能是一个张着血盆大口的动物正向它扑来, 只有最快的反应才能逃脱死亡。在人和动物中, 洞有可能意味着危险, 所以皮层下通路对洞敏感可能是源于恐惧。

另一种可能性就是对洞的敏感源于自卫: 在食物链上, 动物总是处于某个捕食和 / 或被捕食的位置, 在捕食过程中采取什么措施使得自己的损失最小, 而收获得最多, 是物种生存繁衍的关键。在猫科动物中, 动物在捕食时, 总是从被捕食者后面发动进攻, 而避免正面进攻, 即使在从背面进攻过程中, 被捕食者若突然转头后望, 捕食者往往立即中止进攻。那么动物怎么判断它是面对还是背对敌手呢? 显然是观察敌手的面部, 也就是五官, 能看见敌手的五官, 意味着面对面, 意味着危险, 应该马上调整自己的策略, 避免危险和损伤。面对面争斗时, 动物总是睁大眼睛, 张开大口, 这样使自己脸上的“洞”尽量展示出来, 恐吓对方。

第三种可能性是对洞的识别优势和面孔识别有关。如本文前面所述, 新生儿在视觉还十分模糊的时候, 就能清楚地辨别面孔和有洞 / 无洞了, 更有甚者, 最近有研究报道, 人类胎儿在母体中, 就显现出对面孔相似图形的偏好^[56]。考察我们的面部, 概括起来说, 我们的面孔是由 7 个洞所组成的, 其中组成眼睛和嘴的三个洞是面孔的最显著特点。在这三个洞中眼睛是最敏感的。几乎所有哺乳动物最

怕的就是眼对眼的对视。与一只猴子对视时, 将导致猴巨大的恐惧而使其产生攻击行为。在人类, 其眼球分为深色的瞳孔和浅色巩膜, 这样有利于感情的表达, 比如凝视表示关注, 视线转向其它方向表示不关心。而动物的凝视是一种危险的行为, 可能是动物要对你发起进攻, 所以动物的整个眼球都是深色的, 使对方看不清对手是否在注视。

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

综上所述, 在早期视觉过程中, 大脑检测的不是“空间位置”, 也不是“是什么物体”, 而是警告大脑的信号: “有情况出现!”, 使大脑进入一种警戒状态, 这种警戒状态对物种生存至关重要。因此, 我们认为在视觉早期, 对物体“出现”和“消失”的检测较之“质地”和“形状”等特征信息的收集更为重要。拓扑知觉和皮层下通路的存在可能就是机体视觉警戒的神经基础。“警戒”可能正是皮层下通路存在的生物学意义之一。

参考文献

- 1 Ungerleider LG, Haxby JV. 'What' and 'where' in the human brain. *Curr Opin Neurobiol* 1994; 4(2): 57-65.
- 2 Johnson MH. Subcortical face processing. *Nat Rev Neurosci* 2005; 6: 766-774.
- 3 Weiskrantz L. *Blindsight: A Case Study and Implications*. Oxford: Clarendon Press, 1986.
- 4 Chen SS (陈珊珊), Chai HD. Pulvinar involves in multiple pathways of emotion processing. *Adv Psychol Sci (心理学进展)* 2015; 23(2): 234-240 (in Chinese with English abstract).
- 5 Morris JS, Ohman A, Dolan RJ. Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature* 1998; 393: 467-470.
- 6 Morris JS, Friston KJ, Büchel C, Frith CD, Young AW, Calder AJ, Dolan RJ. A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain* 1998; 121(Pt 1): 47-57.
- 7 Morris JS, de Gelder B, Weiskrantz L, Dolan RJ. Differential extrageniculostriate and amygdala responses to presentation of emotional faces in a cortically blind field. *Brain* 2001; 124: 1241-1252.
- 8 Pasley BN, Mayes LC, Schultz RT. Subcortical discrimination of unperceived objects during binocular rivalry. *Neuron* 2004; 42: 163-172.
- 9 LeDoux JE. *The Emotional Brain*. New York: Simon & Shuster, 1996.
- 10 Liddell BJ, Brown KJ, Kemp AH, Barton MJ, Das P, Peduto A, Gordon E, Williams LM. A direct brainstem-amygdala-cortical 'alarm' system for subliminal signals of fear. *Neuroimage* 2005; 24: 235-243.
- 11 Williams LM, Das P, Liddell BJ, Kemp AH, Rennie CJ, Gordon E. Mode of functional connectivity in amygdala pathways dissociates level of awareness for signals of fear. *J Neurosci* 2006; 26: 9264-9271.
- 12 de Gelder B, Morris JS, Dolan RJ. Unconscious fear influences emotional awareness of faces and voices. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2005; 102: 18682-18687.
- 13 de Gelder B, Hadjikhani N. Non-conscious recognition of emotional body language. *Neuroreport* 2006; 17: 583-586.
- 14 Jones EG, Burton H. A projection from the medial pulvinar to the amygdala in primates. *Brain Res* 1976; 104: 142-147.
- 15 Romanski LM, Giguere M, Bates JF, Goldman-Rakic PS. Topographic organization of medial pulvinar connections with the prefrontal cortex in the rhesus monkey. *J Comp Neurol* 1997; 379: 313-332.
- 16 Shipp S. The functional logic of cortico-pulvinar connections. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2003; 358: 1605-1624.
- 17 Phelps EA, LeDoux JE. Contributions of the amygdala to emotion processing: from animal models to human behavior. *Neuron* 2005; 48: 175-187.
- 18 Whalen PJ, Kagan J, Cook RG, Davis FC, Kim H, Polis S, McLaren DG, Somerville LH, McLean AA, Maxwell JS, Johnstone T. Human amygdala responsivity to masked fearful eye whites. *Science* 2004; 306(5704): 2061.
- 19 Critchley HD, Mathias CJ, Dolan RJ. Fear conditioning in humans: the influence of awareness and autonomic arousal on functional neuroanatomy. *Neuron* 2002; 33: 653-663.
- 20 Damasio AR. *Descartes' Error: Emotion, Reason, and the Human Brain*. New York: G. P. Putnam's Sons, 1994.
- 21 Juruena MF, Giampietro VP, Smith SD, Surguladze SA, Dalton JA, Benson PJ, Cleare AJ, Fu CH. Amygdala activation to masked happy facial expressions. *J Int Neuropsychol Soc* 2010; 16: 383-387.
- 22 Krolak-Salmon P, Hénaff MA, Vighetto A, Bertrand O, Mauguière F. Early amygdala reaction to fear spreading in occipital, temporal, and frontal cortex: a depth electrode ERP study in human. *Neuron* 2004; 42: 665-676.
- 23 Hendler T, Rotshtein P, Yeshurun Y, Weizmann T, Kahn I, Ben-Bashat D, Malach R, Bleich A. Sensing the invisible: differential sensitivity of visual cortex and amygdala to traumatic context. *Neuroimage* 2003; 19: 587-600.
- 24 Harting JK, Huerta MF, Hashikawa T, van Lieshout DP. Projection of the mammalian superior colliculus upon the dorsal lateral geniculate nucleus: organization of tectogeniculate

- pathways in nineteen species. *J Comp Neurol* 1991; 304: 275–306.
- 25 Jolkkonen E, Pikkarainen M, Kempainen S, Pitkanen A. Interconnectivity between the amygdaloid complex and the amygdalostriatal transition area: a PHA-L study in rat. *J Comp Neurol* 2001; 431: 39–58.
- 26 Linke R, De Lima AD, Schwegler H, Pape HC. Direct synaptic connections of axons from superior colliculus with identified thalamo-amygdaloid projection neurons in the rat: possible substrates of a subcortical visual pathway to the amygdala. *J Com Neurol* 1999; 403: 158–170.
- 27 Lyon DC, Nassi JJ, Callaway EM. A disynaptic relay from superior colliculus to dorsal stream visual cortex in macaque monkey. *Neuron* 2010; 65: 270–279.
- 28 Ward R, Danziger S, Bamford S. Response to visual threat following damage to the pulvinar. *Curr Biol* 2005; 15: 571–573.
- 29 Glascher J, Adolphs R. Processing of the arousal of subliminal and supraliminal emotional stimuli by the human amygdala. *J Neurosci* 2003; 23: 10274–10282.
- 30 Grieve KL, Acuna C, Cudeiro J. The primate pulvinar nuclei: vision and action. *Trends Neurosci* 2000; 23: 35–39.
- 31 Pessoa L, Adolphs R. Emotion processing and the amygdala: from a ‘low road’ to ‘many roads’ of evaluating biological significance. *Nat Rev Neurosci* 2010; 11(11): 773–783
- 32 Arnold MB. *Emotion and Personality*. New York: Columbia University Press, 1960.
- 33 Lazarus RS. *Psychological Stress and the Coping Process*. New York: McGraw Hill, 1966.
- 34 Lazarus RS. Cognition and motivation in emotion. *Am Psychol* 1991; 46(4): 352–367.
- 35 Ekman P. Biological and cultural contributions to body and facial movement. In: Blacking J, ed. *Anthropology of the Body*. London: Academic Press, 1977, 39–84.
- 36 Ekman P. An argument for basic emotions. *Cogn Emot* 1992; 6: 169–200.
- 37 Leventhal H, Scherer K. The relationship of emotion to cognition: a functional approach to a semantic controversy. *Cogn Emot* 1987; 1(1): 3–28.
- 38 Ellsworth P. Some implications of cognitive appraisal theories of emotion. In: Strongman KT, ed. *International Review of Studies on Emotion*. Kckichester: Wiley, 1991.
- 39 Scherer KR. Criteria for emotion-antecedent appraisal: a review. In: Hamilton V, Bower GH, Fridja NH, eds. *Cognitive Perspectives on Motivation and Emotion*. Dordrecht: Kluwer, 1991, 89–126.
- 40 Aue T, Hoeppli ME, Piguet C, Sterpenich V, Vuilleumier P. Visual avoidance in phobia: particularities in neural activity, autonomic responding, and cognitive risk evaluations. *Front Hum Neurosci* 2013; 31: 7–19.
- 41 Bechara A, Tranel D, Damasio H, Adolphs R, Rockland C, Damasio AR. Double dissociation of conditioning and declarative knowledge relative to the amygdala and hippocampus in humans. *Science* 1995; 269: 1115–1118.
- 42 Xu XD (徐晓东), Liu C. Neural pathways of fearful visual stimulus processing. *Psychol Sci (心理科学)* 2008; 31(3): 609–613 (in Chinese with English abstract).
- 43 Rinn WE. The neuropsychology of facial expression: a review of the neurological and psychological mechanisms for producing facial expressions. *Psychol Bull* 1984; 95: 52–77.
- 44 Tamietto M, de Gelder B. Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nat Rev Neurosci* 2010; 11: 697–709.
- 45 Edmiston EK, McHugo M, Dukic MS, Smith SD, Abou-Khalil B, Eggers E, Zald DH. Enhanced visual cortical activation for emotional stimuli is preserved in patients with unilateral amygdala resection. *J Neurosci* 2013; 3: 11023–11031.
- 46 Kryklywy JH, Nantes SG, Mitchell DG. The amygdala encodes level of perceived fear but not emotional ambiguity in visual scenes. *Behav Brain Res* 2013; 252: 396–404.
- 47 Turati C, Simion F, Zanon L. Newborns’ perceptual categorization for closed and open geometric forms. *Infancy* 2003; 4: 309–325.
- 48 Zhuo Y, Zhou TG, Rao HY, Wang JJ, Meng M, Chen M, Zhou C, Chen L. Contributions of the visual ventral pathway to long-range apparent motion. *Science* 2003; 299: 417–420.
- 49 Chen L. The topological approach to perceptual organization. *Visual Cognit* 2005; 12: 553–637.
- 50 Du XM, Zhou K, Chen L. Different temporal dynamics of topological and projective geometrical perceptions in primary visual cortex: a TMS study. *J Vis* 2011; 11(11): 863.
- 51 Wang B, Zhou TG, Zhuo Y, Chen L. Global topological dominance in the left hemisphere. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2007; 104(52): 21014–21019.
- 52 Zhang J, Zhu W, Ding X, Zhou C, Hu X, Ma Y. Different masking effects on “hole” and “no-hole” figures. *J Vis* 2009; 9(9): 1–14.
- 53 Leventhal AG, Wang Y, Pu M, Zhou Y, Ma Y. GABA and its agonists improved visual cortical function in senescent monkeys. *Science* 2003; 300(5620): 812–815.
- 54 Meng QL (孟千力), Li B, Liu N, Ma YY. Topological perception in people with different age. *Acta Biophys Sin (生物物理学报)* 2006; 22(Suppl. 2): 87 (in Chinese).
- 55 Sagan C. *The Dragons of Eden: Speculations on the Evolution of Human Intelligence*. 1st ed. New York: Random House, 1977.
- 56 Reid VM, Dunn K, Young RJ, Amu J, Donovan T, Reissland N. The human fetus preferentially engages with face-like visual stimuli. *Curr Biol* 2017; 27(12): 1825–1828.e3.