生理学报 *Acta Physiologica Sinica*, February 25, 2019, 71(1): 33–44
DOI: 10.13294/j.aps.2018.0091 http://www.actaps.com.cn


综 述

# 视觉特征绑定的神经机制

张砚雨*

麦吉尔大学眼科学系视觉研究中心，蒙特利尔，魁北克 H3G 1A4，加拿大

**摘 要**：特征绑定问题(the binding problem)是物体识别的一个基本问题，也是视觉科学研究的最重要问题之一。视觉系统在加工物体信息的过程中，需要将在早期加工阶段中彼此独立编码的视觉特征整合成完整统一的物体，这一加工过程被称为视觉特征绑定。本文首先介绍了视觉特征绑定的基本概念以及绑定机制是否存在于视觉系统中的理论及实验争论。尽管大量研究发现在视觉系统中存在同时加工两种及以上特征的神经元，但这些证据并不能证明特征绑定是基于这些双选择或多选择神经元的一种完全自动化、自下而上的加工过程，错误绑定现象的存在更加证明了特征绑定涉及更复杂的编码加工过程。其次，本文回顾了关于视觉特征绑定神经机制的研究及理论争论。视觉系统对特征的绑定，尤其是主动绑定过程(例如特征错误绑定过程)不仅需要自下而上的信息输入，更加依赖于自上而下的反馈调节信息的调控。近年来，越来越多的研究开始关注神经振荡与特征绑定的关系，这些研究发现神经同步振荡可能直接决定视觉特征的绑定过程。最后，本文总结并讨论了以往研究的局限并展望了这一领域未来的研究方向。

**关键词**：视觉特征绑定；神经机制；早期视觉皮层；颞顶叶皮层；自上而下的反馈调节；神经振荡
**中图分类号**：R339

# Neural mechanisms of visual feature binding

ZHANG Yan-Yu*

*McGill Vision Research, Department of Ophthalmology, McGill University, Montreal, Quebec H3G 1A4, Canada*

**Abstract:** Integrating different visual features into a coherent object is a central challenge for the visual system, which is referred as the binding problem. Firstly, this review introduces the conception of the binding problem and the theoretical and empirical controversies regarding whether and how the binding processes are implemented in visual system. Although many neurons throughout the visual hierarchy are known to code multiple features, feature binding is recruited by visual system. Feature misbinding (or illusory conjunction) is probably the most striking evidence for the existence of the binding mechanism. Next, this review summarizes some critical issues in feature binding literature, including early binding theories, late binding theories, neural synchrony theory, the feature integration theory and re-entry processing theory. Feature binding is not a fully automatic or bottom-up processing. Reentrant connection from higher visual areas to early visual cortex (top-down processes) plays a critical role in feature binding, especially in active feature binding (i.e. feature misbinding). In addition, with electrophysiology, electroencephalography (EEG), magnetoencephalography (MEG) and transcranial electric stimulation (tEs) approaches, recent studies explored both correlational and causal relations between brain oscillations and feature binding, suggesting that brain oscillations are of great importance for feature binding. Finally, this review discusses some potential problems and open questions associated with visual feature binding mechanisms which need to be addressed in future studies.

**Key words:** visual feature binding; neural mechanisms; early visual cortex; temporal and parietal cortex; recurrent processing; brain oscillations

在我们的视觉空间内包含有各种各样的物体，这些物体通常由多种视觉特征组成，例如颜色、运动、形状、朝向等。以往的研究表明，在人类视觉系统的早期加工阶段，视觉特征是彼此相对独立地

Received 2018-06-01 Accepted 2018-08-21
*Corresponding author. Tel: +1-514-6777789; E-mail: yanyu.zhang@mail.mcgill.ca

进行加工编码的。比如，颜色信息最初通过外侧膝状体 (lateral geniculate nucleus, LGN) 的小细胞通路 (P pathway) 传递，之后主要在腹侧视觉区域 (V4, VO) 进行表征，而运动信息则是通过 LGN 的大细胞通路 (M pathway) 传递，之后主要在背侧的视觉加工区域 (V5) 进行表征 [1, 2]。然而，对于正常人来说，我们对物体的知觉总是一个统一的整体，而非一堆零散的视觉特征。那么，视觉系统是在哪个加工阶段以及如何将视觉特征进行绑定，组合成完整的物体知觉的？这一问题被称为特征绑定问题 (the binding problem)，是视觉科学乃至整个脑科学领域中最令人费解的核心问题之一。

在日常生活中，视觉特征的绑定，物体知觉的形成，对于我们来说似乎是不费吹灰之力，可以完全自动化完成的事情。但这对于视觉系统来说并非易事，甚至是个巨大的挑战。尤其是当同一视觉空间中同时存在多个物体时，这个问题就会变得非常困难。视觉系统不仅需要将处于不同复杂背景的目标物体及其组成特征提取出来，还需要精确地将属于同一物体的特征组合在一起，而不能随意搭配视觉空间中的其他特征，形成事实上并不存在的物体。例如，视野内同时有一个向左滚动的红色圆球和一个静止的绿色短棒。视觉系统首先对其进行特征分析编码，解构为颜色维度的红色和绿色；运动维度的向左运动与静止不动；形状维度的条形和圆球形。如果单纯从特征的组合方式来看可以有 8 种不同的组合，但是视觉系统最终却能够成功地排除其它不存在的特征组合方式，将这些在早期加工阶段彼此相对独立编码的基本特征进行绑定，重新组合得到和原本刺激一样的正确表征。我们的日常生活情境中往往有各种各样的物体，每个物体又包含多种特征，其组合方式数量之大，是我们难以想象的。那么，我们的视觉系统究竟是如何完成这一具有挑战性的加工过程的？特征绑定的神经机制到底是什么？

## 1 特征绑定问题

特征绑定的神经机制问题一直都是研究的焦点，许多理论模型和实验研究都试图揭开这一过程的神秘面纱。但是，也一直存在有质疑的声音表示特征绑定机制其实并不存在 [3]。之所以会有这样的质疑是因为一些研究表明，在我们的视觉皮层上存在大量的神经元，他们并非只对单一的特征敏感，事实上，他们可以同时表征两种及以上的特征 [4–8]。Gegenfurtner 等人 [4] 就发现 V1 中就存在有既对运动方向信息敏感，又对大小信息敏感的神经元。Leventhal 等人 [6] 也发现在 V1 和 V2 存在许多类似这样的双选择神经元，他们同时对颜色 - 运动，颜色 - 朝向或者运动 - 朝向信息敏感。并且，在 V2 存在的对两种及以上特征同时敏感的神经元要远远地多于 V1 [9, 10]。基于神经元的这样一种性质，部分研究者们开始怀疑特征绑定是否真的存在于视觉加工过程中。他们倾向于认为特征绑定其实是由于这些多选择神经元依照自己的反应特性，对特征组合自动化的编码。

除了来自神经元层面的证据，也有研究者发现原本被认为是特异于加工某一种视觉特征的脑区，其实也可以表征其它的视觉特征。比如 Mandelli 和他的同事 [11] 就发现，V4 在表征颜色信息的同时也可以表征形状信息。这些研究结果无疑表明了不同特征的加工过程并非是彼此完全独立的模块化加工。原本被认为特异于加工某一特征的神经元或是脑区中其实表征的已经是两种甚至是多种特征的组合 [12, 13]。因此，他们认为所谓的特征绑定问题并不存在，视觉系统并不需要一种特殊的绑定机制去完成视觉特征的绑定加工。我们的知觉之所以不是一堆散乱的特征，正是由于大量的双选择或者多选择神经元及脑区对多种特征的同时表征 (co-occurrence)，使得特征之间彼此自动组合在一起，最终形成对物体单一的完整的表征。

但是，更多研究者认为这种质疑并不成立。我们的视觉场景里包含有数目繁多的物体，这些物体又有各种各样的特征，这些特征之间几乎有无限种可能的组合方式。如果对于特征的整合完全是依靠神经元或脑区对于多种特征的同时表征，那么视觉皮层可能需要无限多的神经元或脑区才能完成对复杂视觉场景的加工和表征，但是事实上我们并没有那么多的神经元或脑区来表征如此繁多的特征组合 [14, 15]。除了上述理论上的推论，也有很多实际的研究证据支持特征绑定加工确实存在于视觉系统中，而不仅仅是依靠神经元或脑区的多选择或同时表征特性所能解释的。这些实验证据主要是来自于对脑损伤病人的研究和对于特征错误绑定现象的研究。比如有研究发现双侧顶枕叶损伤的病人 [16] 或丘脑枕核喙部损伤的病人 [17] 无法正确地将形状和颜色特征进行绑定。双侧后顶叶皮层 (posterior parietal cortex, PPC) 损伤的病人会报告知觉到一些实际中不存在

的特征组合方式[18]。除了对脑损伤病人的研究，也有用经颅磁刺激 (transcranial magnetic stimulation, TMS) 诱发的暂时性脑功能改变的研究支持特征绑定问题的存在。比如 Braet 与 Humphreys [18] 在脑损伤病人研究的基础上，用 TMS 刺激健康被试大脑与脑损伤病人损伤位置相似的 PPC，发现被试将视觉特征错误绑定的比例明显上升。

除了上述研究证据外，特征的错误绑定 (feature misbinding/illusory conjunction) 也有力地反驳了对特征绑定机制是否存在的质疑，Treisman 等人 [19] 认为特征错误绑定可以证明绑定问题及其机制确实存在，统一的完整的物体知觉并非是不同特征同时表征的结果。比如，被广泛关注的 Wu 及其同事 [20] 发现的颜色 - 运动错误绑定，如果特征绑定的加工是基于双选择或者多选择的神经元或脑区，那么个体知觉就应该完全基于刺激的物理属性，而不应该出现错误绑定知觉。如图 1 所示，如果特征绑定机制不存在，我们对于特征组合的加工完全是自下而上自动化的，基于加工多种特征的神经元或脑区的同时表征，那么在右侧较小的效应区域 (effect part)，我们就应当知觉到一些向下运动的红色点和向上运动的绿色点，在左侧较大的诱导区域 (induction part)，则是一些向下运动的绿色点和向上运动的红色点，而不会出现 Wu 等人研究中报道的稳定的整个视野内所有绿色点都向下运动，所有红色点都向上运动的错误绑定知觉。

特征的错误绑定既有可能发生在空间维度上也可能发生在时间维度上。我们对物体形成的错误表征，可能是将同一空间属于不同物体的特征之间进行了错误绑定，也可能是将原本在同一空间但是不同时间呈现的物体特征之间进行了错误绑定 [21]。特征错误绑定表明了特征之间的整合并不总是非常准确，特征的整合不是一个自动化的同时表征过程。这就表明了确实存在一个将物体的特征整合起来的过程，也就是特征绑定的过程。对于特征错误绑定的研究非常重要，通过对特征错误绑定的研究可以帮助我们揭开特征绑定神经机制的神秘面纱。在过去的几十年间，越来越多的研究者通过对特征错误绑定的研究，丰富了我们对特征绑定神经机制的认识 [19, 22–27]。

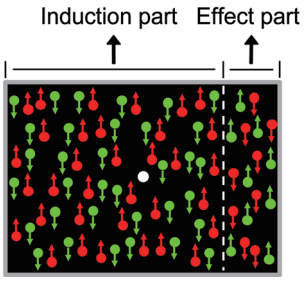


图 1. Wu等人[20]发现的颜色-运动特征错误绑定刺激的示意图

Fig. 1. The color-motion misbinding stimulus described by Wu and his colleagues [20]. The stimulus contains both the induction part and the effect part. The dashed line is for illustration purpose only; it was not shown in the experiments.

## 2 特征绑定的神经机制

### 2.1 早期视皮层在特征绑定中的作用

在对特征绑定机制的研究过程中，有的研究者认为特征绑定发生在视觉加工的早期阶段，早期视皮层的活动与特征绑定有密切关系 [23–27]。例如，Seymour 等人 [24] 借助磁共振成像技术，通过多体素模式分析的方法，发现早在初级视皮层 V1，颜色和运动信息就可以被绑定在一起。Zhang 等人 [26] 借助 Wu 等人 [20] 发现的颜色 - 运动错觉绑定刺激，结合视觉适应的实验范式，测量皮层的颜色依赖性运动后效及其适应效应的大小，来考察在皮层的哪个位置可以表征颜色 - 运动特征错误绑定。正如前文所述，对于特征错误绑定的研究更加能说明特征绑定机制确实存在于我们的视觉加工系统中。研究显示人类视皮层 V1~V5 可以表征颜色 - 运动特征错误绑定，但这种表征是基于知觉到的特征绑定，即特征的错误绑定知觉，而非刺激实际的物理属性。其中 V2 的颜色依赖性运动后效的效应量要显著地大于其它脑区，表明 V2 对于颜色 - 运动两种特征的绑定过程具有更加重要的作用 ( 如图 2*A* 所示 )。还有许多功能性磁共振成像 (functional magnetic resonance imaging, fMRI) 的研究也得到了类似的结果，这些研究发现颜色与运动 [28]、颜色与朝向 [29]、颜色与形状 [30] 等视觉特征的绑定均发生在早期视觉加工阶段。来自脑电 (electroencephalogram, EEG) 的研究结果也支持早期视觉加工阶段在特征绑定中的重要作用，例如，Zhang 等人 [27] 采用颜色 - 运动特征错误绑定刺激，通过测量颜色依赖性适应效应，来考察视觉相关的事件相关电位 (event-related potentials, ERP) 与特征绑定的关系。研究显示，颜色依赖性适应效应，即特征的动态绑定过程主要体现在脑电

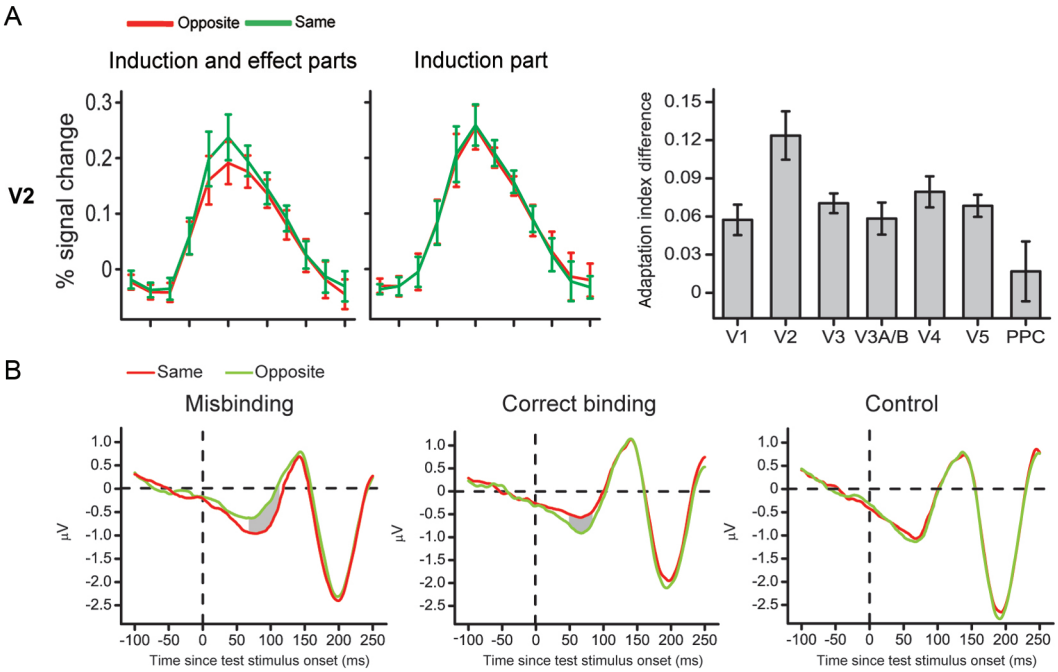


图 2. 支持特征绑定早期加工理论的研究证据

Fig. 2. Evidence for early binding mechanisms. *A*: Left panel: fMRI results in V2. Event-related BOLD signals for the same and opposite trials in the two adaptation conditions (the induction and effect parts *versus* the induction part only). Right panel: fMRI adaptation index differences in V1–V5 and posterior parietal cortex (PPC) between the two adaptation conditions. And the index difference in V2 was significantly larger than those in V1, V3, V4, V5, V3A/B, and PPC [26]. *B*: C1, the the earliest event-related potential (ERP) component, in response to the test stimuli in the color-motion misbinding, color-motion correct binding, and control conditions (the induction part only). The C1 adaptation effects showed that subjects' perception of the direction of the tests was biased opposite to the perceived (rather than the physical) direction of the adapting dots [27].

C1 成分上的差异 ( 如图 2*B* 所示 )。并且，对于特征错误绑定刺激的适应效应依赖于被试知觉到的特征错误绑定，而非刺激的物理属性。C1 成分被认为是最早期的视觉相关成分，发生在刺激呈现后的 70 ms 左右 [26, 27, 31]，信号主要来自于初级视觉皮层，即 Brodmann 17 区和 18 区 [32, 33]。

除了上述的脑成像和电生理证据之外，一些心理物理学实验的结果也支持特征绑定发生在视觉加工的早期阶段。特征依赖性后效的存在表明了特征绑定的早期加工，比如颜色依赖性后效 [34]、运动依赖性后效 [35]、朝向依赖性后效 [36–38] 等。例如，有研究者 [36] 发现当给被试适应了红色的水平朝向光栅与绿色的竖直朝向光栅后，再给被试呈现黑白光栅，被试会知觉到竖直的白色光栅部分呈现淡红色，而水平的白色光栅部分呈现淡绿色。并且，特征依赖性后效具有视野特异性更加证明了其处于视觉加工的早期阶段，即两眼信息尚未整合的阶段 [39]。此外，即使适应刺激处于无意识状态，依然能够诱发特征依赖性后效，这也有力地证明了特征绑定发生在视觉加工的早期阶段，即具有较高的时空分辨率的阶段 [40, 41]。综合以上这些研究结果，我们不难看出早期视觉加工阶段在特征绑定的加工过程中具有至关重要的作用。

### 2.2 晚期视觉加工在特征绑定中的作用

也有研究者并不认为特征绑定在视觉加工的早期阶段，比如在初级视觉皮层就能完成。这些研究者更倾向于支持特征绑定的晚期加工理论，认为顶颞叶 (temporo-parietal cortex) 等更为高级的认知加工脑区在特征绑定中扮演着重要角色。首先，从视觉加工的层级结构来看，随着加工阶段不断靠后，相应的更为高级的脑区参与进来，这些高级脑区拥有更大的感受野可以整合更多的视觉输入信息，脑区内的神经元的反应模式也越来越复杂 [42–44]。因此从理论上讲，特征绑定更有可能发生在这些较为高级的脑区。fMRI 研究也为特征绑定的晚期加工理论提供了支持，比如，Pollamnn 等人 [45] 发现右侧

颞顶联合区 (temporo-parietal junction, TPJ) 对颜色与空间频率的绑定起到重要作用。

此外，脑损伤或是 TMS 的研究结果也支持特征绑定发生在视觉加工的晚期阶段，这些研究证实了顶颞叶皮层在特征绑定过程中具有重要作用。比如，双侧 PPC 损伤的病人会知觉到一些实际中不存在的特征组合方式 [18]。类似的，右侧顶颞叶损伤的病人相比于正常被试会出现更多的错误绑定 [21]。当施加 1 Hz 的重复性经颅磁刺激 (rTMS) 在被试的右侧顶内沟 (intraparietal sulcus, IPS) 时，被试知觉到更少的错误绑定 [46]。类似的研究还有很多，综合这些研究结果可以发现顶颞叶对于特征绑定有着极其重要的作用 [47, 48]。脑损伤发生在这些区域的病人会表现出对视觉特征的异常绑定，甚至无法将视觉特征进行绑定进而整合成更加完整的客体。

心理物理研究也为特征绑定的晚期加工理论提供了支持。这些研究发现特征绑定的加工要晚于特征检测，并且注意对于特征绑定有重要作用。通过对比对单个特征的视觉搜索任务的反应时与特征结合的视觉搜索任务的反应时，研究者发现当增加基于特征结合的搜索任务的分心物时需要更长的反应时，而单个特征的搜索任务中反应时并不会随着分心物数量的增加而变长，需要对特征进行绑定后的视觉搜索不同于单个特征的搜索，特征绑定后的搜索需要更长的加工时间，更有可能发生在加工的晚期阶段。并且注意在基于特征结合的视觉搜索过程中起到非常重要的作用 [49–51]。

### 2.3 特征整合论与反馈连接

最早由 Treisman 等人 [49] 提出的特征整合理论 (feature integration theory, FIT) 系统地揭示了视觉特征绑定的机制问题。该理论是试图解释特征绑定机制问题的理论中最为重要也是最有影响力的理论之一。FIT ( 图 3) 认为对于视觉特征的加工分为两个阶段，一个是特征检测 (feature detection)，一个是特征结合 (feature conjunction)。特征检测发生在视觉加工的早期阶段，不需要注意的参与，也可以称之为前注意阶段。在这个阶段，特征分布在一个具有空间位置拓扑性的特征地图上，各个特征彼此独立加工。特征结合发生在视觉加工的晚期阶段，需要注意的参与。在这个阶段，自上而下的注意像聚光灯在特征地图上移动，从特征地图上选取与当前注意位置有关的特征进行加工，而其他的处于注意聚光灯之外的特征就被排除在意识之外。FIT 强调

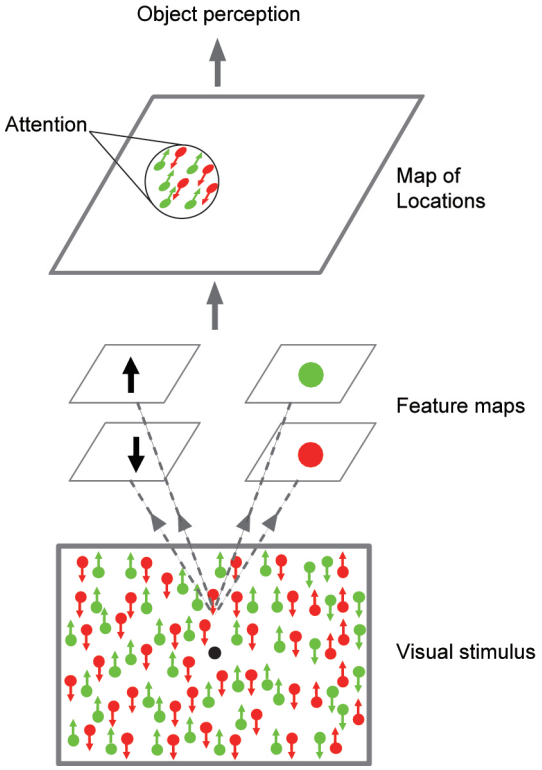


图 3. 特征整合理论示意图

Fig. 3. A model indicating the feature integration theory (FIT). A visual stimulus is initially separated into different visual features, i.e., color (red/green) and motion (upward/downward) information. All these features and their locations are saved within the master map of locations. Visual attention, like a spotlight, moves within the map and selects whatever features are currently linked to the attended location. The attended features can be encoded and bound together for further object representation. However, all the other features are excluded from further processing, if they fall outside the attentional spotlight.

注意在特征绑定的中的作用，也就是说没有注意的参与，特征就仍然处于独立的未绑定状态。错觉性结合现象 (illusory conjunctions) 的存在正是由于在特征结合阶段，注意的缺失或过载，导致原本独立的特征彼此之间无法在正确的位置上进行结合，使不属于同一物体的特征之间发生错误的结合，组合出原本不存在的物体 [19]。

FIT 提出之后，Treisman 又进行了进一步的补充，强调了自上而下的反馈信息对特征绑定的作用 [28]。Treisman 认为 [52] FIT 理论模型有三种不同的空间选择机制可以解释特征绑定问题：基于空间注意模型对处于注意焦点的特征进行选择，对处于注意焦点之外的无关特征的抑制，以及自上而下的

反馈对于包含有目标物体的位置的选择性激活。这个理论模型需要依靠一种高级加工脑区到 V1 或者 V2 这样的初级视觉加工区域的再连接 (reentrant connections)[53, 54]。这种到 V1 或 V2 的再连接可能来自 PPC 通过调节空间注意的方式，或者来自特定的外纹状皮层调节基于特征的注意，也有可能来自 IT 区通过调节基于物体的注意这三种方式，将信息反馈给 V1 或 V2。在 V1 或 V2 这样的早期视觉加工皮层，保持着视觉输入的基本信息，包括空间位置的拓扑对应关系等。因此，为了确保特征绑定的准确性，特征绑定的加工过程需要有这样一个到 V1 或 V2 的再连接 [53, 55]。

反馈连接在特征绑定中的重要作用也得到了研究证据的支持，Bouvier 和 Treisman [28] 通过后掩蔽阻断再连接的信息反馈，来探索反馈连接对颜色 - 朝向绑定的作用。他们在屏幕上不同位置给被试短暂地呈现多个正交的短棒，一条白色，另一条彩色，在刺激消失后，要求被试报告彩色短棒的朝向，被试需在正确绑定颜色朝向信息的基础上才能准确地完成任务。他们发现当没有后掩蔽刺激时，即使非常短暂地呈现刺激，被试也能够非常准确地报告出彩色短棒的朝向，但当在刺激呈现后增加了不同的后掩蔽刺激阻断反馈信息时，被试的反应正确率显著降低。因此他们认为，再连接反馈信息对于特征绑定具有重要的作用，当这个反馈连接被阻断时，特征的绑定就会出现错误。除了心理物理学的证据，脑成像研究也为反馈连接提供了证据支持。Zhang 等人 [26] 借助特征错误绑定刺激通过使用动态因果模型进行功能连接分析，发现 V2 可以表征知觉到的颜色 - 运动特征绑定模式，但这种在 V2 的基于实际知觉的特征绑定表征与编码是由于 V4 和 MT+ 到 V2 的反馈连接增强 ( 如图 4 所示 )，因此研究者认为，特征的动态绑定离不开高级视觉加工区域对初级视觉加工区域的反馈连接，这种再连接正如 Treisman 在其对 FIT 的补充中所介绍的，初级视觉加工区域，如 V2，保存着最初的视觉特征信息，当视觉信息加工过程中高级的加工区域，如 V4 和 MT+，无法形成统一的知觉时，就会再连接初级视觉区域去提取早期的基本信息，该研究为 Treisman 的反馈连接理论提供了直接的证据支持。此外，Koivisto 与 Silvanto [48] 也从加工时程的角度，为反馈连接理论提供了有力的支持。该研究采用了与 Bouvier 和 Treisman [28] 研究中类似的颜色 - 朝向刺激，他们在刺激呈现后的不同时间点给 TMS 刺激来干扰特征绑定的加工过程，测量被试对颜色 - 运动特征绑定知觉状态的改变。他们发现在特征绑定的过程中有两个关键的时间窗分别对应于特征的检测和绑定两个阶段，较为早期的 90~120 ms 对应于特征检测阶段，之后较为晚期的 150~240 ms 对应于特征绑定阶段。当被试完成不需要绑定过程参与的简单任务时，用 TMS 在较为晚期的加工时间点刺激角回 (angular gyrus)，被试行为反应并不受影响；但是当任务基于特征绑定加工时，给同样的 TMS 刺激，被试就无法在将颜色 - 朝向特征正确绑定的基础上完成辨别任务。因此他们认为来自角回的反馈信息对特征绑定具有重要重用，该研究直接验证了 FIT 及反馈连接理论。随着研究的不断推进，成果的不断丰富，单纯的依靠早期视觉加工或者晚期视觉加工可能都不是真正的特征绑定机制。特征的绑定离不开早期视觉皮层的加工编码，也需要有来自晚期视觉加工阶段的反馈连接，这种更为整合的观点更加有可能是视觉特征绑定过程背后的神经机制。

### 2.4 神经振荡在特征绑定中的作用

除了 FIT 之外，解释特征绑定机制问题的重要

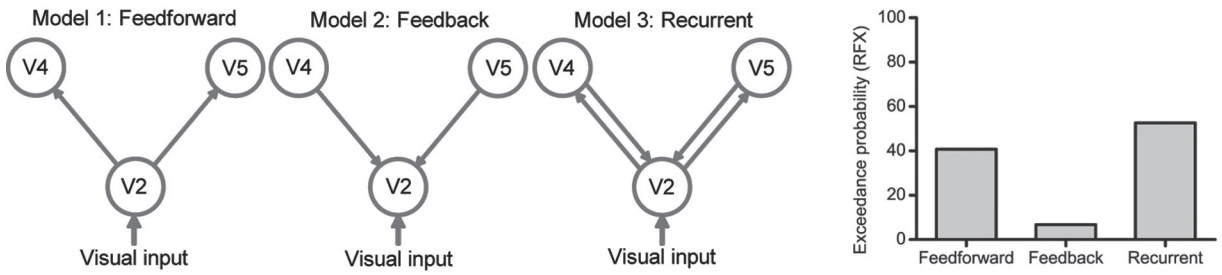


图 4. 颜色-运动特征绑定中再连接加工过程的功能连接分析图

Fig. 4. Dynamic causal modeling of connectivities between V2 and V4 and between V2 and V5 (feedforward, feedback, and recurrent models). The recurrent model had the highest exceedance probability, suggesting that the recurrent model best explained the overall data [26].

理论还有神经同步振荡理论。其实神经振荡与特征绑定有关很早就有研究者提出[56]，并且在被提出后也得到了许多证据支持[57–63]。该理论最早的支持证据来自于电生理研究[64, 65]，认为从属于同一个物体的特征通过同步振荡区别于其他的无关特征，特征之间的绑定是由于神经活动的同步性造成的[15]。虽然以往的研究在整个视觉皮层中都发现了神经元同步振荡活动，但是神经同步活动的具体机制和功能还并不十分明了[66, 67]。当有外界的刺激输入时，神经元接受到刺激会放电并传输输入的信号，而同步振荡可以使这些分散的输入信号整合在一起，进行进一步加工进而形成统一的知觉[68, 69]。由此可见，神经同步振荡对于感知觉加工非常重要，但是其对于特征绑定的作用，在特征绑定过程中所扮演的角色我们还知之甚少。

早期的研究显示，特征绑定可能是来自于gamma频段 (30~100 Hz) 的神经同步振荡[59–62, 64, 65]。例如，当给麻醉动物呈现视觉刺激时，特征选择细胞之间通过gamma频段的同步发放来将信号整合到一起形成特征绑定知觉，Eckhorn等人[64]在麻醉猴的早期视觉加工区域记录到30~85 Hz的同步发放，Gray等人[65]在麻醉猫的视觉皮层记录到40~60 Hz的同步发放，他们发现不同位置，即不同的特征选择细胞之间，通过锁相的神经振荡，标记出视觉刺激相关的特征，通过神经同步振荡实现特征之间的绑定。同样的，人类被试在完成自下而上的绑定任务时，通过对记录到的脑电信号进行时频分析，发现gamma频段的活动与绑定密切相关，其中主要以40 Hz的同步振荡为主[59, 70, 71]。但是，来自神经同步振荡方面的研究结果往往较为分散，且争议较大[72]。甚至有研究表明神经元的同步振荡并非是特征绑定的神经机制[73, 74]。对于这种观点也有研究者表示支持[72, 75]，他们认为神经元的时间分辨率和空间分辨率都是有限的，在我们的视觉空间内存在有各种各样的物体，以及许许多多的特征组合方式，对这么多特征组合的编码都通过神经同步振荡的方式来实现是非常没效率的。因此，他们认为并非所有的特征绑定过程都需要神经同步振荡的参与[76, 77]。赞同神经同步振荡与特征绑定无关的研究者们认为，神经元的同步振荡是一个耗费时间的加工过程，但是我们对特征的绑定往往能在极短的时间内完成，因此，神经同步振荡可能并不是特征绑定的真正机制。但与之相反，von der Malsburg和Singer等人却认为[78, 58]神经同步振荡反而是更加经济的编码方式，通过调节有不同调谐特性但又存在功能重叠的神经元群的同步振荡，可以初步将同一维度的信息提取出来[79]。由此，我们不难看出，神经同步振荡与特征绑定之间的关系似乎一直处于扑朔迷离的状态。

近期，随着非侵入式脑刺激技术 (non-invasive brain stimulation) 的广泛应用[80]，开始有越来越多的研究者认为，alpha频段的神经振荡活动与特征绑定密切相关[81, 82]。其实，根据以往的研究结果，可以推知alpha频段更有可能与特征绑定加工过程有关[81]。正如我们在前文所讲到的，特征绑定的加工过程需要反馈调节的参与，需要多脑区的协作才能完成。以往研究显示，gamma频段的活动更多的局限于局部的脑活动[83]，而alpha频段的活动与远距离的信息传输关系更加密切[84]。此外，也有研究表明，gamma频段的活动与自下而上的信息传递有关，而alpha频段的活动与自上而下的反馈调节有关[83, 85, 86]。此外，比如在以往的借助特征错误绑定来探索绑定机制的研究中[20, 26, 27]，刺激往往并非是稳态的，被试的知觉常在不同的绑定状态之间切换，这就给我们提供了很好的研究特征主动绑定的手段，而主动绑定中不同知觉状态的切换，可能与alpha频段的活动有着密切的关系[87]。这些研究结果都暗示了alpha频段的活动更有可能与特征绑定有关，而非之前的研究者所认为的gamma频段的活动。除了以上的理论推论，也有来自于经颅交流电刺激 (transcranial alternating current stimulation, tACS) 的研究证据直接表明，alpha频段的神经振荡与特征整合有直接的因果关系，比如Cecere等人[82]发现给被试施加alpha频段的tACS时，可以有效地改变被试的视听整合过程。关于老年人认知功能下降的研究也显示[88]，给老年被试呈现包含颜色 - 朝向信息的刺激，要求被试报告某种颜色的刺激朝向时，认知功能有所下降的老年被试会出现更多的错误绑定，而alpha频段的tACS可以有效地减少老年人的错误绑定知觉。这些研究无疑都为alpha频段神经振荡与特征绑定的关系提供了证据。但是，神经振荡与特征绑定问题的关系到底是怎样的，比如，特征绑定的加工过程与一个频段的神经振荡活动有关，还是这其中有多个频段的活动共同参与；这些不同频段的神经振荡活动究竟是如何影响甚至决定特征绑定的，等等，这些问题依然有待于我们去回答。

## 3 总结与展望

以上我们回顾了以往对于视觉特征绑定的神经机制的研究，包括了早期加工理论与晚期加工理论之间的争论，特征整合理论及反馈连接的重要作用，以及神经振荡在特征整合中的作用。我们对特征绑定问题已经有了相当多的了解，但从上述回顾的研究中，不难看出绑定的机制问题一直处于争论之中。作为视觉神经科学中最具有挑战性的问题之一，特征绑定的机制问题依然不甚明了。以往对特征绑定的研究似乎并没能真正地回答这一问题，甚至一些研究的实验设计本身存在一定的问题，因此特征绑定的神经机制依然存在着巨大的争议 [26]。

在以往的研究中，有的研究者采用同时呈现不同视觉特征的方式来直接考察特征绑定的加工过程，比如 Treisman 等人 [49] 在其系统地阐释 FIT 的文章中，采用了一种同时呈现不同颜色字母的方式，通过被试的反应时和正确率的变化来考察空间注意在特征绑定中的作用。类似的，Seymour 等人 [24, 30] 结合脑成像技术来探究特征绑定在视觉区域的表征。他们在研究中采用了组块设计，将包含颜色 - 运动特征，或颜色 - 形状特征的不同组合方式的刺激分别呈现给被试，通过比如多体素模式分析的方法，来考察大脑的哪个区域可以区分不同的特征组合方式。他们的这种同时呈现特征组合的实验设计，看似简单直接，但是这样设计的问题在于，刺激的特征同时呈现并重叠在一起，这就使得我们很难区分，这究竟是真正的特征绑定过程，还是仅仅源于视觉皮层中能同时编码多种特征的神经元对这些特征的同时表征，这也会引发我们在本文开始部分介绍到的特征绑定机制是否存在的争论 [3, 89]。然而，特征错误绑定这一现象的存在非常强有力地说明了特征并非自动化地组合在一起，有时特征会被错误地绑定在一起，形成不同于刺激物理属性的错觉。错误绑定是证明特征绑定加工过程确实存在于视觉加工中的强有力证据 [19]。因此，在过去的几十年间，越来越多的研究者采用特征错误绑定来研究特征绑定的神经机制 [19, 22, 24, 30]。但是，这些研究也存在着一些问题，比如，Treisman 等人在一系列研究中采用了一种特征错误结合的范式来探索绑定的机制 [19, 28, 49]。他们在研究中给被试短暂地呈现有颜色的字母，比如蓝色的 O 和红色的 X，然后要求被试报告知觉到字母和颜色的组合，或类似地给被试呈现正交的颜色 - 朝向刺激，比如水平的白色短棒和竖直的绿色短棒，要求被试报告之前呈现的竖直短棒的颜色，类似的范式被广泛采用 [48, 49, 90–92]。这样的研究范式往往采取短暂呈现刺激、迅速变换刺激等方法来引发特征错误绑定，这就混淆了记忆、注意、预期等无关变量的影响 [93]。比如在 Bouvier 等人 [28] 的研究中，短暂地在屏幕上呈现 6 个正交短棒刺激之后要求被试报告某个位置的某种颜色短棒的朝向或者某朝向短棒的颜色。这时候我们就很难区分，被试的错误绑定究竟是特征绑定过程的失败，还是工作记忆负载的不足，或者后掩蔽刺激影响了记忆的提取等其他因素造成的。再比如一个针对阿尔茨海默症病人的研究中，发现早期阿尔茨海默症病人会知觉到更多的错误绑定 [94]，他们在研究中也采用了类似的方法，他们给被试呈现颜色 - 形状绑定刺激，在短暂的记忆滞留阶段 (retention) 之后要求被试报告知觉到的颜色 - 形状的绑定与之前的刺激是否相同。因为阿尔茨海默症病人在对测试刺激的判断出现了较多的错误绑定，因此被认为其特征绑定加工过程受损。但是在这个实验设计中我们也不难看出，任务中有记忆这个混淆因素的存在，因为很难判定这个错误绑定知觉的出现是否真的是特征绑定加工过程出了问题，还是仅仅是由于记忆提取的错误。于是，新的一种的错误绑定刺激被广泛地应用于特征绑定机制问题的研究中，这种范式基于 Wu 等人 [20] 在《自然》期刊上报道了一种新的颜色 - 运动特征错误绑定刺激。这种刺激可以长时、稳定地诱发特征的错误绑定知觉，很好地避免了上述无关因素的影响，为进一步研究特征绑定的机制问题提供了有效的途径 [26, 27, 95]。除了以上的研究范式，还有研究者倾向于通过脑损伤病人或者通过 TMS 干预的方式来探究特征绑定的机制问题，一些支持晚期加工理论的研究证据正是基于对脑损伤病人的研究 [18, 22, 46]。但是这种研究方式也存在一定的问题，首先脑损伤病人的损伤程度和位置均不可控，且个案之间差别较大，因为损伤的区域往往较大，我们就很难区分，被试无法将特征进行绑定，是信息传递的过程出现了问题，还是绑定的过程出现了问题。也许有的病人是能够进行特征绑定的加工，只是在传输绑定后的输出信息时，由于脑损伤造成了信息无法传递，导致行为或者知觉受到影响。

正如我们在本文开始部分所提到的，由于处于初级视觉加工阶段的神经元的感受野较小，我们的视觉系统在加工的早期首先要对视觉空间中的物体

进行分解，将其拆分成为简单的视觉特征进行编码。不同种类的特征在大脑的不同位置进行表征。其次，我们需要对这些被拆散的特征进行整合，将属于同一物体的特征进行绑定。实际上，特征之间的组合有很多种，从以上所回顾的研究中，我们不难发现，这些研究大多基于特征两两之间的组合，比如颜色 - 形状，运动 - 形状，朝向 - 颜色，颜色 - 运动等等，但是对于更进一步的加工过程的研究还较为欠缺。我们并不知道这些特征组合的神经机制之间是否存在重叠，还是有一个更加细分的层级加工结构，这对于我们理解物体的识别非常重要。

此外，也有越来越多的研究证据表明反馈连接在特征绑定中起着重要的作用 [26, 28, 48, 96]。虽然已有不少研究证据直接支持这种观点 [18, 26, 48]，但这些研究往往依据前人研究的成果来选取感兴趣区域，而所采用的刺激也往往局限在两两的特征组合，因此，这些研究成果往往局限在较小的范围内。而特征绑定作为物体识别过程中的重要环节，其背后极有可能需要一个更大的神经网络，不仅需要自下而上的信息输入，更需要自上而下的反馈调节协同合作。而我们目前所知，只见局部，未观全貌，这还有待于在未来的研究中继续探讨。

## 参考文献


1 Fellaman DJ, Van Essen DC. Distributed hierarchical processing in the primate visual cortex. Cereb Cortex 1991; 1: 1–47.

2 Livingstone MS, Hubel DH. Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology and perception. Science 1988; 240: 740–749.

3 Di Lollo V. The feature-binding problem is an ill-posed problem. Trends Cogn Sci 2012; 16: 317–321.

4 Gegenfurtner KR, Kiper DC, Fenstemaker SB. Processing of color, form, and motion in macaque area V2. Vis Neurosci 1996; 13(01): 161–172.

5 Gegenfurtner KR, Kiper DC, Levitt JB. Functional properties of neurons in macaque area V3. J Neurophysiol 1997; 77(4): 1906–1923.

6 Leventhal A, Thompson K, Liu D, Zhou Y, Aul S. Concomitant sensitivity to orientation, direction, and color of cells in layers 2, 3, and 4 of monkey striate cortex. J Neurosci 1995; 15(3): 1808–1818.

7 Friedman HS, Zhou H, Heydt R. The coding of uniform colour figures in monkey visual cortex. J Physiol 2003; 548(2): 593–613.

8 Johnson EN, Hawken MJ, Shapley R. The orientation selectivity of colorresponsive neurons in macaque V1. J Neurosci 2008; 28(32): 8096–8106.

9 Burkhalter A, Van Essen DC. Processing of color, form and disparity information in visual areas VP and V2 of ventral extrastriate cortex in the macaque monkey. J Neurosci 1986; 6(8): 2327–2351.

10 Tamura H, Sato H, Katsuyama N, Hata Y, Tsumoto T. Less segregated processing of visual information in V2 than in V1 of the monkey visual cortex. Eur J Neurosci 1996; 8(2): 300–309.

11 Mandelli MJ, Kiper DC. The local and global processing of chromatic Glass patterns. J Vis 2005; 5(5): 405–416.

12 Bartels A. Visual perception: converging mechanisms of attention, binding and segmentation? Curr Biol 2009; 19(7): R300–R302.

13 Shipp S, Adams DL, Moutoussis K, Zeki S. Feature binding in the feedback layers of area V2. Cereb Cortex 2009; 19(10): 2230–2239

14 O'Reilly RC. Six principles for biologically based computational models of cortical cognition. Trends Cogn Sci 1998; 2(11): 455–462.

15 von der Malsburg C. The what and why of binding: the modeler's perspective. Neuron 1999; 24(1): 95–104.

16 Robertson LC, Treisman A. Parietal contributions to visual feature binding: evidence from a patient with bilateral lesions. Science 1995; 269(5225): 853–855.

17 Ward R, Danziger S, Owen V, Rafal R. Deficits in spatial coding and feature binding following damage to spatiotopic maps in the human pulvinar. Nat Neurosci 2002; 5(2): 99–100.

18 Braet W, Humphreys GW. The role of reentrant processes in feature binding: Evidence from neuropsychology and TMS on late onset illusory conjunctions. Vis Cogn 2009; 17(1–2): 25–47.

19 Treisman A, Schmidt H. Illusory conjunctions in the perception of objects. Cogn Psychol 1982; 14(1): 107–141.

20 Wu DA, Kanai R, Shimojo S. Vision: Steady-state misbinding of colour and motion. Nature 2004; 429(6989): 262–262.

21 Arend I, Rafal R, Ward R. Temporal feature integration in the right parietal cortex. Neuropsychologia 2011; 49(7): 1788–1793.

22 Friedman-Hill SR, Robertson LC, Treisman A. Parietal contributions to visual feature binding: evidence from a patient with bilateral lesions. Science 1995; 269(5225): 853–855.

23 Holcombe AO, Cavanagh P. Early binding of feature pairs for visual perception. Nat Neurosci 2001; 4(2): 127–128.

24 Seymour K, Clifford CW, Logothetis NK, Bartels A. The coding of color, motion, and their conjunction in the human visual cortex. Curr Biol 2009; 19(3): 177–183.

25 Kanai R, Sereno M, Vincent W. Representations of physical and perceived colour motion conjunction in early visual cortex. J Vis 2010; 10(7): 919, 919a.
26 Zhang X, Qiu J, Zhang Y, Han S, Fang F. Misbinding of color and motion in human visual cortex. Curr Biol 2014; 24(12): 1354–1360.
27 Zhang Y, Zhang X, Wang Y, Fang F. Misbinding of color and motion in human early visual cortex: Evidence from event-related potentials. Vision Res 2016; 122: 51–59.
28 Bouvier S, Treisman A. Visual feature binding requires reentry. Psychol Sci 2010; 21: 200–204.
29 Sumner P, Anderson EJ, Sylvester R, Haynes JD, Rees G. Combined orientation and colour information in human V1 for both L–M and S-cone chromatic axes. Neuroimage 2008; 39(2): 814–824.
30 Seymour K, Clifford CWG, Logothetis NK, Bartels A. Coding and binding of color and form in visual cortex. Cereb Cortex 2010; 20(8): 1946–1954.
31 Jeffreys DA, Axford JG. Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. I. Component of striate cortical origin. Exp Brain Res 1972; 16: 1–21.
32 Chen J, He Y, Zhu Z, Zhou T, Peng Y, Zhang X, Fang F. Attention dependent early cortical suppression contributes to crowding. J Neurosci 2014; 34(32): 10465–10474.
33 Ales JM, Yates JL, Norcia AM. V1 is not uniquely identified by polarity reversals of responses to upper and lower visual field stimuli. Neuroimage 2010; 52(4): 1401–1409.
34 Favreau OE, Emerson VF, Corballis MC. Motion perception: A color contingent aftereffect. Science 1972; 176(4030): 78–79.
35 Hepler N. Color: A motion-contingent aftereffect. Science 1968; 162(3851): 376–377.
36 McCollough C. Color adaptation of edge-detectors in the human visual system. Science 1965; 149(3688): 1115–1116.
37 Held R, Shattuck SR. Color- and edge-sensitive channels in the human visual system: Tuning for orientation. Science 1971; 174(4006): 314–316.
38 Vul E, MacLeod DI. Contingent aftereffects distinguish conscious and preconscious color processing. Nat Neurosci 2006; 9(7): 873–874.
39 Mayhew JEW, Anstis SM. Movement aftereffects contingent on color, intensity, and pattern. Perception Psychophysics 1972; 12(1): 77–85.
40 Humphrey GK, Goodale MA. Probing unconscious visual processing with the McCollough effect. Conscious Cogn 1998; 7(3): 494–519.
41 Chen J, Chen Y, Liu Y. Color-motion feature binding occurs unconsciously. Neurosci Lett 2018; 675: 54–58.
42 Felleman DJ, Kaas JH. Receptive-field properties of neurons in middle temporal visual area (MT) of owl monkeys. J Neurophysiol 1984; 52(3): 488–513.
43 Maunsell J, Newsome WT. Visual processing in monkey extrastriate cortex. Ann Rev Neurosci 1987; 10(1): 363–401.
44 Grill-Spector K, Malach R. The human visual cortex. Ann Rev Neurosci 2004; 27: 649–677.
45 Pollmann S, Zinke W, Baumgartner F, Geringswald F, Hanke M. The right temporo-parietal junction contributes to visual feature binding. Neuroimage 2014; 101: 289–297.
46 Esterman M, Verstynen T, Robertson LC. Attenuating illusory binding with TMS of the right parietal cortex. Neuroimage 2007; 35(3): 1247–1255.
47 Huk AC, Shadlen MN. Neural activity in macaque parietal cortex reflects temporal integration of visual motion signals during perceptual decision making. J Neurosci 2005; 25(45): 10420–10436.
48 Koivisto M, Silvanto J. Visual feature binding: The critical time windows of V1/V2 and parietal activity. Neuroimage 2012; 59(2): 1608–1614.
49 Treisman A, Gelade G. A feature-integration theory of attention. Cogn Psychol 1980; 12(1): 97–136.
50 Nakayama K, Silverman GH. Serial and parallel processing of visual feature conjunctions. Nature 1986; 320(6059): 264–265.
51 Desimone R, Duncan J. Neural mechanisms of selective visual attention. Ann Rev Neurosci 1995; 18: 193–222.
52 Treisman A. The binding problem. Curr Opin Neurobiol 1996; 6(2): 171–178.
53 Damasio AR. Time-locked muftfragional retroectlvation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition. Cognition 1989; 33: 25–62.
54 Tononi G, Sporns O, Edelman G. Reentry and the problem of integrating multlple cortical areas: simulation of dynamic integration in the visual system. Cereb Cortex 1992; 2: 310–335.
55 Wolfe JM. Visual search in continuous, naturalistic stimuli. Vision Res 1994; 34: 1187–1195.
56 Milner PM. A model for visual shape recognition. Psychol Rev 1974; 81(6): 521–535.
57 Gray CM. The temporal correlation hypothesis of visual feature integration: still alive and well. Neuron 1999; 24(1): 31–47.
58 Singer W. Neuronal synchrony: a versatile code for the definition of relations? Neuron 1999; 24(1): 49–65.
59 Elliott MA, Müller HJ. Synchronous information presented in 40-Hz flicker enhances visual feature binding. Psychol Sci 1998; 9(4): 277–283.
60 Usher M, Donnelly N. Visual synchrony affects binding and segmentation in perception. Nature 1998; 394(6689): 179–

182.
61 Kaiser J, Bühler M, Lutzenberger W. Magnetoencephalographic gamma-band responses to illusory triangles in humans. Neuroimage 2004; 23(2): 551–560.
62 Rose M, Sommer T, Büchel C. Integration of local features to a global percept by neural coupling. Cereb Cortex 2005; 16(10): 1522–1528.
63 Isbister JB, Eguchi A, Ahmad N, Galeazzi JM, Buckley MJ, Stringer S. A new approach to solving the feature-binding problem in primate vision. Interface Focus 2018; 8(4): 20180021.
64 Eckhorn R, Bauer R, Jordan W, Brosch M, Kruse W, Munk M, Reitboeck HJ. Coherent oscillations: A mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat. Biol Cybern 1988; 60(2): 121–130.
65 Gray CM, König P, Engel AK, Singer W. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. Nature 1989; 338(6213): 334.
66 Usrey WM, Reid RC. Synchronous activity in the visual system. Ann Rev Physiol 1999; 61(1): 435–456.
67 Singer W. Neuronal oscillations: unavoidable and useful? Eur J Neurosci 2018; 48(7): 2389–2398.
68 deCharms RC, Merzenich MM. Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing. Nature 1996; 381: 610–613.
69 Fries P, Roelfsema PR, Engel AK, Konig P, Singer W. Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry. Proc Natl Acad Sci U S A 1997; 94: 12699–12704.
70 Eckhorn R, Frien A, Bauer R, Woelbern T, Kehr H. High frequency (60-90 Hz) oscillations in primary visual cortex of awake monkey. Neuroreport 1993; 4(3): 243–246.
71 Tallon-Baudry C, Bertrand O. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. Trends Cogn Sci 1999; 3(4): 151–162.
72 Shadlen MN, Movshon JA. Synchrony unbound: a critical evaluation of the temporal binding hypothesis. Neuron 1999; 24(1): 67–77.
73 Thiele A, Stoner G. Neuronal synchrony does not correlate with motion coherence in cortical area MT. Nature 2003; 421(6921): 366–370.
74 Palanca BJ, DeAngelis GC. Does neuronal synchrony underlie visual feature grouping? Neuron 2005; 46(2): 333–346.
75 Ghose GM, Maunsell J. Specialized representations in visual cortex: a role for binding? Neuron 1999; 24(1): 79–85.
76 Fahle M, Koch C. Spatial displacement, but not temporal asynchrony, destroys figural binding. Vision Res 1995; 35(4): 491–494.
77 Kiper DC, Gegenfurtner KR, Movshon JA. Cortical oscillatory responses do not affect visual segmentation. Vision Res 1996; 36(4): 539–544.
78 von der Malsburg C. Binding in models of perception and brain function. Curr Opin Neurobiol 1995; 5(4): 520–526.
79 Treisman A. Solutions to the binding problem: progress through controversy and convergence. Neuron 1999; 24(1): 105–125.
80 Polanía R, Nitsche MA, Ruff CC. Studying and modifying brain function with non-invasive brain stimulation. Nat Neurosci 2018; 21(2): 174–187.
81 Jensen O, Gips B, Bergmann TO, Bonnefond M. Temporal coding organized by coupled alpha and gamma oscillations prioritize visual processing. Trends Neurosci 2014; 37(7): 357–369.
82 Cecere R, Rees G, Romei V. Individual differences in alpha frequency drive crossmodal illusory perception. Curr Biol 2015; 25(2): 231–235.
83 Von Stein A, Chiang C, König P. Top-down processing mediated by interareal synchronization. Proc Natl Acad Sci U S A 2000; 97(26): 14748–14753.
84 van Driel J, Knapen T, van Es DM, Cohen MX. Interregional alpha-band synchrony supports temporal cross-modal integration. Neuroimage 2014; 101: 404–415.
85 Fries P. Rhythms for cognition: communication through coherence. Neuron 2015; 88: 220–235.
86 Michalareas G, Vezoli J, Van Pelt S, Schoffelen JM, Kennedy H, Fries P. Alpha-beta and gamma rhythms subserve feedback and feedforward influences among human visual cortical areas. Neuron 2016; 89(2): 384–397.
87 Piantoni G, Romeijn N, Gomez-Herrero G, Werf YD, Someren EJ. Alpha power predicts persistence of bistable perception. Sci Rep 2017; 7(1): 5208.
88 Borghini G, Candini M, Filannino C, Hussain M, Walsh V, Romei V, Zokaei N, Cappelletti M. Alpha oscillations are causally linked to inhibitory abilities in ageing. J Neurosci 2018; 38(18): 4418–4429.
89 Whitney D. Neuroscience: toward unbinding the binding problem. Curr Biol 2009; 19: 251–253.
90 Nishida SY, Johnston A. Marker correspondence, not processing latency, determines temporal binding of visual attributes. Curr Biol 2002; 12(5): 359–368.
91 Hong SW, Shevell SK. Resolution of binocular rivalry: Perceptual misbinding of color. Vis Neurosci 2006; 23(3–4): 561–566.
92 Schneegans S, Bays PM. Neural architecture for feature binding in visual working memory. J Neurosci 2017; 37(14): 3913–3925.

93 Wolfe JM, Cave KR. The psychophysical evidence for a binding problem in human vision. Neuron 1999; 24(1): 11–17.

94 Koppara A, Frommann I, Polcher A, Parra MA, Maier W, Jessen F, Klockgether T, Wagner M. Feature binding deficits in subjective cognitive decline and in mild cognitive impairment. J Alzheimers Dis 2015; 48(s1): S161–S170.

95 Suzuki M, Wolfe JM, Horowitz TS, Noguchi Y. Apparent color-orientation bindings in the periphery can be influenced by feature binding in central vision. Vision Res 2013; 82: 58–65.

96 Juan CH, Walsh V. Feedback to V1: a reverse hierarchy in vision. Exp Brain Res 2003; 150(2): 259–263.