

综述

视觉轮廓整合的神经机制

李雅^{1,*}, 王勇慧¹, 李晟^{2,3,4,5}

¹陕西师范大学心理学院, 西安 710062; ²北京大学²心理与认知科学学院; ³麦戈文脑科学研究所; ⁴行为与心理健康北京市重点实验室; ⁵机器感知与智能教育部重点实验室, 北京 100871

摘要: 视觉轮廓整合是指视觉系统将视野中的离散元素组合为整体轮廓线的加工过程, 是连接初级感觉加工和高级视觉物体知觉间的关键桥梁。对视觉轮廓整合神经机制的研究不仅能促进我们对人类知觉整合的理解, 也有助于启发计算科学领域图形整合和分隔算法的改进。然而, 轮廓整合的神经机制尚无最终定论。当前的争议主要集中在轮廓整合是基于初级视皮层固有水平连接的产物, 还是基于脑区内水平连接及脑区间反馈连接共同作用的产物。本文在回顾这两种理论框架及其研究证据的基础上, 对未来的研究问题和方向进行了展望。

关键词: 知觉整合; 反馈连接; 环路循环加工; 初级视皮层(V1); 经颅磁刺激

中图分类号: B842

The neural mechanism of visual contour integration

LI Ya^{1,*}, WANG Yong-Hui¹, LI Sheng^{2,3,4,5}

¹*School of Psychology, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China;* ²*School of Psychological and Cognitive Sciences;* ³*PKU-IDG/McGovern Institute for Brain Research;* ⁴*Beijing Key Laboratory of Behavior and Mental Health;* ⁵*Key Laboratory of Machine Perception (Ministry of Education), Peking University, Beijing 100871, China*

Abstract: The human visual system efficiently extracts local elements from cluttered backgrounds and integrates these elements into meaningful contour perception. This process is a critical step before object recognition, in which contours often play an important role in defining the shapes and borders of the to-be-recognized objects. However, the neural mechanism of the contour integration is still under debate. The investigation of the neural mechanism underlying contour integration could deepen our understanding of perceptual grouping in the human visual system and advance the development of the algorithms for image grouping and segmentation in computer vision. Here, we review two theoretical frameworks that were proposed over the past decades. The first framework is based on hardwired horizontal connection in primary visual cortex, while the second one emphasizes the role of recurrent connections within intra- and inter-areas. At the end of review, we also raise the unsolved issues that need to be addressed in future studies.

Key words: perceptual grouping; feedback connection; recurrent processing; primary visual cortex (V1); transcranial magnetic stimulation

1 引言

为生存和生活需要, 人们随时需要高效地识别外界环境中的目标物体。视觉物体轮廓线是定义其

形状、边界等的关键信息, 轮廓整合 (contour integration) 是视觉物体识别之前尤为重要的一步^[1]。人类视觉系统可以有效地将离散元素从嘈杂环境中

Received 2018-05-31 Accepted 2018-08-29

Research from the corresponding author's laboratory was supported by the National Key R&D Program of China (No. 2017YFB1002503), the National Natural Science Foundation of China (No. 31470974, 31800910), the Humanity and Social Science Youth Foundation of the Ministry of Education of China (No. 17YJC190015), the China Postdoctoral Science Foundation (No. 2016M602754, 2018T111010) and Major Project of Medicine Science and Technology of PLA, China (No. AWS17J012).

*Corresponding author. Tel: +86-29-85303236; E-mail: yali@snnu.edu.cn

提取并将其整合成为有意义的知觉整体,即轮廓整合过程^[1]。然而,由于早期视皮层神经元的内在固有属性,轮廓线在视觉系统的加工始于碎片式表征,同一个视觉物体的轮廓线会以线段的方式在具有不同朝向调谐属性的神经元群体中进行表征。理论上这会严重破坏视觉信息的完整性,但事实上人们始终能知觉到排列有序的不同物体和背景信息,而不是一堆没有组织结构的局部信息的集合。视觉系统所面临的第一个难题就是,如何从嘈杂的背景中将属于同一个视觉物体的元素进行组合,将其与背景区分开来^[2,3],这也是知觉整合研究的重要问题。该问题的探索可以追溯到格式塔心理学所提出的知觉组织原则^[4,5]。当代视觉领域研究者则通过心理物理学、神经电生理、脑成像及计算模型等方法来定量地探究其潜在的神经机制。

来自多方面研究的证据表明,视觉系统既使用自下而上的刺激物理属性所提供的线索进行整合^[1,6],也使用注意、预期、任务、学习等自上而下信息进行整合^[3]。然而,轮廓整合的神经机制仍存在争议。传统观点认为大脑通过前馈加工的方式逐级表征越来越复杂的刺激特征^[7]。在视觉加工的开始阶段,初级视皮层(primary visual cortex, V1)单个神经元表征局部刺激属性(如朝向)^[8–10];随后,V1将信号逐级传入到更高级视皮层,较高级视皮层(如V4)神经元对其感受野内的信号进行空间整合,进行表征更为复杂的特征^[11,12]。研究者发现V4神经元对轮廓形状和曲率等具有选择性的反应^[13–16],这些结果表明V4脑区参与了轮廓整合过程,支持轮廓整合的前馈加工机制。

然而,越来越多关于复杂场景中轮廓整合的研究结果不能用纯粹的前馈加工机制来解释。有研究表明V1神经元可编码轮廓信息,且神经元的活动强度与轮廓探测任务中行为表现有关,研究者认为纹状皮层(striate cortex)在整合过程中起到了关键作用^[17,18]。脑成像研究显示,轮廓整合加工既涉及纹状视皮层又涉及纹外侧视皮层(extrastriate visual cortex)的参与^[19–21]。然而,各层级视皮层区域仅通过前馈加工的方式无法完成轮廓整合加工,纹状皮层神经元对轮廓信息的表征时程远晚于其对视觉刺激的首次表征时程^[18];而对于具有较大感受野的纹外视皮层,其感受野内的信号具有不确定性,神经元并不能区分性地表征轮廓元素和背景元素。对于视觉系统来说,如何从背景中提取并整合轮廓元素

是一项具有挑战性的任务。但是,鉴于功能磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)较粗糙的时间分辨率,研究者很难根据fMRI的结果推断出轮廓整合所涉及的视皮层区域间的动态加工机制。总的来说,研究者目前认可轮廓整合还依赖环路循环连接(recurrent connection):神经元通过水平连接(horizontal connection)和脑区内神经元产生交互作用,也通过低级和高级脑区间前馈(feedforward connection)和反馈连接(feedback connection)的方式交换信息,但是,不同理论对基于脑区内水平连接和基于脑区间反馈连接的加工在轮廓整合中的相对作用仍存在争议。

2 轮廓整合的环路循环神经加工机制

2.1 联合野模型和固有水平连接

由于自然场景不适合用于定量研究轮廓线整合,Field等人^[1](1993)发明并运用轮廓探测(contour detection)范式定量地考察了影响轮廓整合的关键因素,以此探究轮廓整合的加工机制。轮廓探测范式的巧妙之处在于可以系统控制各种可能的整合线索,保证其它无关属性在实验条件间的一致。研究者认为影响轮廓探测行为表现的因素即反映了视觉系统整合离散元素的加工瓶颈,从而可据此推测大脑是如何将离散的元素信号整合为知觉轮廓的整体。具体来说,实验者会给被试呈现由许多Gabor元素组成的图形刺激,刺激由一群空间上均匀分布的具有随机朝向排布的Gabor元素组成。研究者可以通过操控部分元素间的相对排布方式来定义轮廓整体,这些元素称之为轮廓元素,其他元素则称之为背景元素。研究者可以通过定义如有无轮廓刺激在元素的朝向分布、单个元素的空间大小频率等局部物理属性上的相同,实现对控制条件的严格操控。在实验过程中,实验要求被试迫选包含了轮廓线的图形刺激。研究者运用轮廓探测范式考察了各种刺激物理属性对轮廓探测能力的影响,并结合自下而上的理论模型来探究其背后的加工机制。

Field等人的系列心理物理学研究发现,在排除其他知觉组织线索后,当具有相似朝向的相邻元素在排布方式上满足对齐或近似对齐时,这些离散元素会被知觉为成连续的轮廓线整体,即满足格式塔原则的良好连续性原则的离散元素会被知觉为整体。相反,违反这一排布规则会影响轮廓探测的正确率,比如,当轮廓线上所有元素的朝向旋转90°后,

轮廓线的探测能力会显著降低^[1, 22-24]。研究者据此提出了轮廓整合的“联合野”(association field)模型。联合野是指在经典感受野外一定空间范围内,神经元可以与其他具有相似特征偏好的神经元之间产生相互连接的区域。该理论认为具有相似朝向偏好的神经元之间会产生选择性的相互连接,当这些神经元的排布方式符合共线或共圆模式时,神经元之间会产生促进连接,相邻神经元的排布规则与共线或共圆越相似,促进的强度越大;当排布方式违反这种规则时,这种促进连接会逐渐降低,当他们的排布处于正交排布时,则会产生抑制连接,这些促进和抑制的连接使得大脑完成对轮廓线信息的编码^[1, 25]。

由于长距离水平连接被认为是连接V1中具有相似朝向偏好神经元的基础^[26],研究者默认V1神经元之间的水平连接是轮廓整合加工的固有机制(如文献^[1, 27])。轮廓整合的固有水平连接机制得到了计算模型的支持^[28-30],这些模型可以仅通过模拟V1神经元之间相互连接作用实现对轮廓的编码。神经电生理研究进一步为联合野模型提供了生理学证据^[17, 31]。研究者发现,当V1中神经元的感受野内存在偏好线段时,其活动还会受到感受野外刺激的影响。具体来说,当感受野外的线段与感受野内线段呈共线关系时,神经元的反应会增强,而且感受野外共线线段数量越多,其发放强度越大^[17]。但是,线段呈正交排布则会产生抑制效应^[32, 33]。这些电生理的结果为V1参与轮廓整合机制提供了证据,研究者认为水平连接是轮廓整合加工的实现机制。

2.2 增强整合模型与动态环路循环加工机制

增强整合理论(incremental grouping theory)则提出了涉及水平连接和反馈连接在内的环路循环神经加工机制:视觉刺激通过快速地前馈通路传入高级视觉皮层,高级视皮层对传入的刺激进行粗糙的加工,从而捕获到视觉场景中的要点信息;然后通过反馈通路返回到早期视觉皮层,通过反馈和水平连接的共同作用,使得微弱的图像信号被增强,而背景噪音的信号被降低^[34, 35],最终群体神经元以信号相对增强的方式表征轮廓线整体。在增强整合理论框架下,轮廓整合需要前馈、水平及反馈加工的共同参与,而且可能需要基于前馈、水平以及反馈连接的多次循环加工^[35, 36]。

来自电生理研究的结果为轮廓整合的环路循环加工机制提供了研究证据。前人在猕猴完成轮廓探测的过程中记录其神经活动,发现V1对轮廓线的

表征相比对刺激诱发的初始活动更晚^[8]。而且,研究者还发现知觉学习、注意及任务等自上而下信息都会影响神经元的编码强度,只有当猕猴学会了轮廓任务后,V1神经元才会编码轮廓线信息;而且,即便在学会了轮廓探测任务后,当自上而下信息被削弱后,V1对轮廓线的表征也会受到影响,更为重要的是,在完成知觉学习任务后,麻醉后猴子的V1神经元也不能编码轮廓线信息^[37-39]。近期一项研究通过对同时记录的电生理结果进行条件格兰杰因果分析,结果显示减弱脑区间有效连接会显著降低V1脑区内水平连接的强度,反之亦然^[40]。这些结果提示轮廓整合需要反馈连接的参与,反馈连接所携带的信息会指导某些特定V1神经元之间产生水平连接,从而完成轮廓整合过程。

此外,人类脑电研究显示,C1成分在有无轮廓刺激间并不存在显著差异^[41]。关注该成分是因为,脑电研究发现C1成分不受反馈的调节,C1成分被认为是反映了自下而上的加工^[39-44]。C1成分潜伏期一般始于40~60 ms,上视野呈现的刺激诱发负成分,而下视野呈现的刺激诱发正成分,其发生源定位在枕区^[43]。然而,在轮廓整合研究中,尽管研究者精确调整实验刺激参数使得刺激仅呈现在视野的右下或者左上位置,以此诱发对侧脑区C1成分,但是,研究发现C1成分并不编码轮廓信息^[41]。相反,人类脑电研究一致发现有无轮廓刺激间存在的差异成分的峰潜伏期在150 ms左右,源定位分析发现这个成分发生源在枕叶外侧复合区域(lateral occipital complex, LOC)^[41, 45-48]。综上,这些结果提示轮廓整合与LOC有关,轮廓整合需要高级与低级脑区间的反馈连接,而不能仅通过V1的加工得以完成。fMRI研究发现轮廓整合不仅涉及V1,还涉及较高级纹外侧视皮层的参与^[9, 19-21, 49, 50]。总的来说,电生理和脑成像研究发现高级视皮层也表征轮廓信息,而V1对轮廓表征相对较晚,而且其表征强度受自上而下信息的调节,这些结果暗示轮廓整合涉及自上而下反馈的参与,为增强整合理论提供了研究证据。

2.3 两种理论比较

上述两种理论均认为仅通过前馈加工的方式无法完成轮廓整合加工过程,都认同轮廓整合需要早期视皮层内水平加工的参与。二者的区别主要在于脑区间反馈连接是否是轮廓整合的关键方式。早期理论强调整合通过V1内固有水平连接完成;而增

强整合理论提出, 整合需要脑区内水平连接和脑区间反馈连接的共同参与。增强整合理论得到了脑成像和电生理研究的支持, 最重要的是, 已有 fMRI 研究发现, 早期视皮层和高级视皮层都表征轮廓线。然而, 由于 fMRI 较粗糙的时间分辨率, 研究并不能确定高级视皮层的激活是轮廓整合的因, 还是轮廓整合的果, 因此也并不能回答轮廓整合加工最初发生的皮层位置。受限于这些因素, 研究者很难据此推断出轮廓整合是否涉及视皮层区域间的反馈加工机制。

近期电生理研究为该问题的解决提供了新的实验证据。Chen 等人在猕猴完成轮廓探测任务的过程中, 同时记录了 V1 和 V4 区神经元的反应, 结果显示 V4 神经元对轮廓选择性反应的时间比 V1 神经元更早。研究者据此推测轮廓信息首先在较高级的 V4 皮层进行加工, 然后通过反馈回到 V1 进行进一步的加工^[39]。但是, 这一推测还没有得到因果层面的证据, 为此, 研究者应在 V4 还未将轮廓相关信号反馈回到 V1 之前干扰 V4 神经元的活动, 并测量这一干预是否会干扰轮廓整合加工。经颅磁刺激 (transcranial magnetic stimulation, TMS) 作为一项无创的脑干预新技术, 适合用于探究这一研究问题。

Li 等人结合 fMRI 与双脉冲经颅磁刺激 (double-pulse TMS) 技术, 在刺激出现后的不同时间点对早期视皮层 (V1) 和较高级视皮层 (V3B) 神经活动进行短暂的磁刺激干扰, 从而考察脑区间的反馈连接在轮廓整合的关键作用, 为理论间的争论提供因果研究证据^[51]。该研究选择 V3B 是因为这个区域对应了猴子的 V4 区^[52, 53], 猴子 V4 是知觉整合的关键脑区^[11, 36], 并且, 人类 fMRI 研究发现 V3B 参与了包括轮廓整合在内的知觉整合加工过程^[20, 21, 50, 54–56]。该类研究的逻辑在于, 当高级脑区在关键时间窗受到磁刺激干扰后, 如果低级脑区不再受到磁刺激干扰, 那么结果说明该刺激加工并不需要高级和低级皮层区域间反馈加工的参与; 如果在此之后, 低级脑区还会受到磁刺激的干扰, 那么结果说明高级区域与低级区域间反馈加工机制在轮廓整合过程中起着关键作用。

Li 等人首先通过群体感受野 (population receptive field, pRF) 模型对 fMRI 数据进行建模, 从而在个体层面上定位出 V1 与 V3B 中表征轮廓所在位置的感兴趣区^[51]。然后, 在人类被试完成轮廓探测任务的过程中, 研究者运用 fMRI 引导的实时导航系统,

在实验刺激出现后的不同时间窗对这两个区域实施在线的双脉冲磁刺激干扰, 结果显示 V1/V2 和 V3B 受到磁刺激干扰的关键时间窗存在差异; 更为重要的是, V3B 受干扰的最早关键时间窗 (90~110 ms) 要早于 V1/V2 (120~140 ms) (图 1)。鉴于 V1 神经元表征轮廓元素局部特征 (如方向、空间频率)^[8–10], V4 与轮廓加工密切相关^[11–16], 轮廓整合需要前馈加工是毋庸置疑的。重要的是, V3B 受干扰的最早关键时间窗要早于 V1/V2, 可以推断视觉信息通过前馈传递到较高级视觉皮层之后, 轮廓信息优先在 V3B 上进行表征, 之后通过反馈传递到 V1/V2, 该研究结果说明轮廓整合加工需要较高级视皮层与早期视皮层之间反馈连接的参与。该研究为人脑在视觉轮廓整合中的环路循环加工机制提供了直接的因果性证据。

3 未来研究展望

3.1 反馈加工的内容及来源

当前, 研究者已发现轮廓整合需要涉及前馈、水平及反馈连接加工的参与。然而, 一方面, 高级至低级视皮层的反馈连接所加工的信息内容仍存在争议。粗糙—精细 (coarse-to-fine) 框架下的理论认为, 通过前馈加工, 具有较大感受野的高级视觉皮层会对其感受野内的元素进行整合, 生成刺激的一个粗略模板; 随后, 该模板会通过反馈连接传回到低级视觉皮层, 从而指导早期视觉皮层对轮廓线进行进一步精细加工^[34, 35, 57]。最新研究发现 V4 也仍保留对较高频刺激的选择性反应, 也就是说 V4 可编码精细视觉刺激, 但是其反应慢于对低频刺激的反应, 这些结果支持物体加工的粗糙—精细理论^[11]。但是, 其精细加工的来源还不清楚, 不同层级脑区间反馈连接所完成的加工内容仍需进一步研究。

此外, 合成分析策略 (analysis-by-synthesis strategy) 理论认为, 视觉系统通过前馈加工将信号中的低级线索及知觉组合原则进行结合, 在高级脑区产生一系列关于视觉物体及场景结构的假设及假设的概率分布, 当低级线索提供的信息足够确定时, 视觉系统产生假设足够强, 那么该假设不需要进一步的验证也会被接受; 而当前馈产生的假设不够强时, 则会产生多种概率近似假设, 反馈加工将这些假设传回到低级脑区, 通过直接对比假设备选项与图像之间的差异进一步消除歧义, 从而完成对假设的逐一验证^[58, 59]。

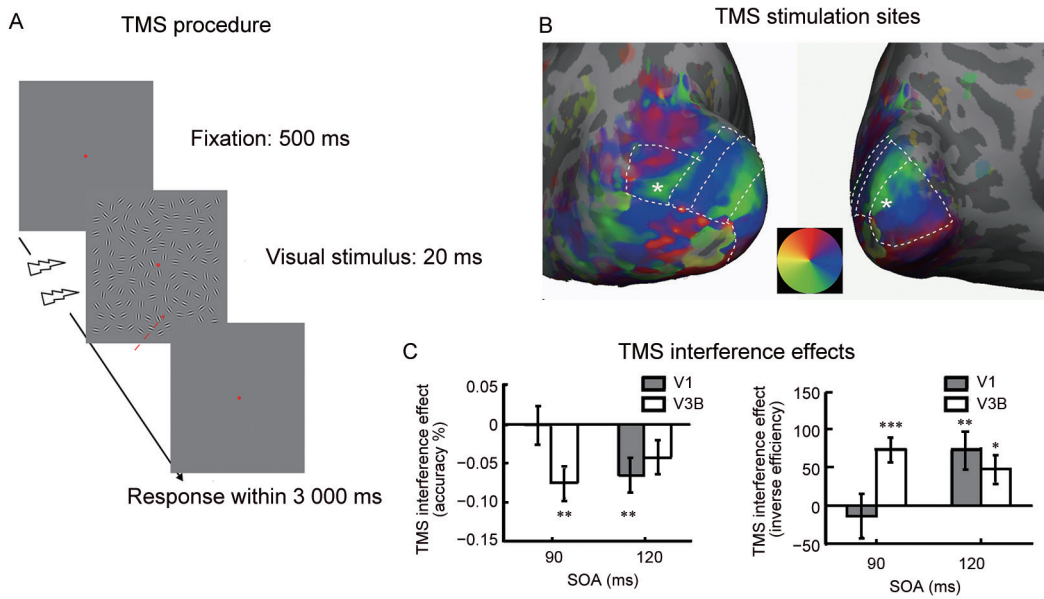


图 1. 脑区间反馈连接在轮廓整合中的关键作用^[51]

Fig. 1. The critical role of feedback connection in the processing of contour integration revealed by the transcranial magnetic stimulation (TMS) experiment^[51]. The results demonstrated that the earliest critical time window at which behavioral detection performance was impaired by TMS pluses differed between V1/V2 and V3B. The first critical window of V3B (90–110 ms after stimulus onset) was earlier than that of V1/V2 (120–140 ms after stimulus onset), thus indicating that feedback connection from higher to lower area was necessary for complete contour integration. *A*: An example trial of the contour detection task in the TMS experiment. *B*: Illustrations of the TMS stimulation sites of one representative participant. *C*: TMS interference effects as the function of stimulus onset asynchronies (SOAs) at V1/V2 and V3B for accuracy and inverse efficiency (i.e., RT divided by proportion correct). Negative value of accuracy or positive value of inverse efficiency represents an interference effect due to TMS stimulation. Error bars represent standard error of mean. The asterisks indicate the time windows in which the TMS interference effect was significantly smaller than zero for accuracy or larger than zero for inverse efficiency indicated by one-sample *t*-tests ($***P < 0.001$, $**P < 0.01$, $*P < 0.05$, Bonferroni-corrected).

近期的一个计算模型则提出，前馈加工通过合成分析的方式处理刺激信号，向上传递信息表征，在高级脑区生成预测表征信息；而反馈加工则传递的是表征和预测信息差异的预测误差项^[60]。该计算模型与预测编码(predictive coding)理论对于前馈和反馈所加工的信息的解释是相反的，后者提出，前馈加工传递预测误差项，而反馈加工传递预测信息^[61–63]。根据预测编码模型，前馈加工传递的是预测误差值，那么，由于预测误差项越来越小，神经活动会随着加工时长的增加而降低，然而，在轮廓整合研究中，电生理和脑成像研究均发现视皮层各区域会对轮廓进行持续性的表征，并不支持预测编码模型^[36, 40, 64]。最新一项研究发现不同脑区间有效连接强度会随着加工时间的增长而降低^[64]，为反馈加工的理论意义提供了指导，未来研究需进一步探究反馈所执行的具体功能。

另一方面，高级至低级视皮层反馈加工的来源在哪也有待进一步揭示。已有研究探究了纹外皮层

V2、V4到V1的反馈连接在轮廓整合中的关键作用^[36, 51, 64]，而且最新研究提示V4在知觉整合过程中起到了承上启下的关键作用^[11]。高级脑区与V4间的反馈连接在轮廓整合中的作用值得进一步研究。脑成像研究发现LOC表征轮廓刺激^[19, 50, 51]，而且TMS研究在因果层面证明LOC与轮廓整合有关^[65, 66]；脑电图(electroencephalograph, EEG)-fMRI同时记录发现右侧顶内沟(intraparietal sulcus, IPS)和左侧LOC的功能连接与轮廓探测能力有关^[67]。未来研究可进一步考察更高级脑区与低级脑区间的交互作用在轮廓整合加工中的作用，从而探究包括轮廓整合在内的知觉整合的神经机制。

3.2 不同知觉整合加工的整合

对于轮廓整合而言，研究者目前大多集中于考察基于良好连续原则的轮廓整合，然而，基于不同组织原则的轮廓整合在加工时程和脑区位置上均存在一定差异^[68–70]，目前还不清楚基于不同组织原则的轮廓整合及其可塑性在多大程度上存在相同和不

同。未来研究可结合多种手段和方法, 从不同层面和角度探究独立于和特异于组织原则的轮廓整合及其可塑性机制。

此外, 纹理分隔是知觉整合领域另一重要研究主题。轮廓整合主要是探测到视觉物体轮廓线线段之间的连续性, 而对物体纹理加工则涉及边界线探测和区域填充, 探测图形和背景间的不连续性, 并将图形区域内的相似特征进行整合。自然场景图像的统计分析发现, 视觉物体轮廓线呈首尾相连的线段对(共线排布)同时出现的概率要远远高于边对边(朝向相似排布)的线段对, 朝向相似更多出现在视觉物体的纹理中^[73, 74]。虽然二者知觉整合过程存在差异, 但是其神经机制都涉及多个皮层区域间相互作用机制, 都需要前馈和反馈加工的共同参与^[36, 64, 74, 75]。鉴于轮廓和纹理特征都是视觉物体探测的重要信息来源, 自然场景下视觉物体的加工既包括轮廓整合又同时包括纹理分割, 未来研究可探索二者同时呈现时, 视觉系统基于何种方式进行知觉整合。这些研究对完善轮廓整合及知觉整合理论都很重要。

参考文献

- 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.
- Robertson LC. Binding, spatial attention and perceptual awareness. *Nat Rev Neurosci* 2003; 4(2): 93–102.
- Gilbert CD, Li W. Top-down influences on visual processing. *Nat Rev Neurosci* 2013; 14(5): 350–363.
- Wertheimer M. Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt, II. Investigations in Gestalt Theory: II. Laws of organization in perceptual forms. *Psychologische Forschung* 1923; 4: 301–350.
- Koffka K. *Principles of Gestalt Psychology*. New York, NY, USA: Harcourt Brace, 1935.
- Hess R, Field D. Integration of contours: new insights. *Trends Cogn Sci* 1999; 3(12): 480–486.
- Riesenhuber M, Poggio T. Hierarchical models of object recognition in cortex. *Nat Neurosci* 1999; 2(11): 1019–1025.
- Hubel, DH, Wiesel TN. Receptive fields of single neurons in the cat’s striate cortex. *J Physiol* 1959; 148: 574–591.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex. *J Physiol* 1962; 160(1): 106–154.
- An X, Gong H, Yin J, Wang X, Pan Y, Zhang X, , Lu Y, Yang Y, Toth Z, Schiessl I, McLoughlin N, Wang W. Orientation-cue invariant population responses to contrast-modulated and phase-reversed contour stimuli in macaque V1 and V2. *PLoS One* 2014; 9(9): e106753.
- Lu Y, Yin J, Chen Z, Gong H, Liu Y, Qian L, Li X, Liu R, Andolina IM, Wang W. Revealing detail along the visual hierarchy: neural clustering preserves acuity from V1 to V4. *Neuron* 2018; 98(2): 417–428.
- Pan Y, Chen M, Yin J, An X, Zhang X, Lu Y, Gong H, Li W, Wang W. Equivalent representation of real and illusory contours in macaque V4. *J Neurosci* 2012; 32(20): 6760–6770.
- Desimone R, Albright TD, Gross CG, Bruce C. Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque. *J Neurosci* 1984; 4(8): 2051–2062.
- Pasupathy A, Connor CE. Shape representation in area V4: position-specific tuning for boundary conformation. *J Neurophysiol* 2001; 86: 2505–2519.
- Pasupathy A, Connor CE. Responses to contour features in macaque area V4. *J Neurophysiol* 1999; 82(5): 2490–2502.
- Pasupathy A, Connor CE. Population coding of shape in area V4. *Nat Neurosci* 2002; 5(12): 1332–1338.
- Kapadia MK, Ito M, Gilbert CD, Westheimer G. Improvement in visual sensitivity by changes in local context: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron* 1995; 15(4): 843–856.
- Li W, Piëch V, Gilbert CD. Contour saliency in primary visual cortex. *Neuron* 2006; 50(6): 951–962.
- Altmann CF, Bu HH, Kourtzi Z. Perceptual organization of local elements into global shapes in the human visual cortex. *Curr Biol* 2003; 13(4): 342–349.
- Schwarzkopf DS, Zhang J, Kourtzi Z. Flexible learning of natural statistics in the human brain. *J Neurophysiol* 2009; 102(3): 1854–1867.
- Zhang J, Kourtzi Z. Learning-dependent plasticity with and without training in the human brain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2010; 107(30): 13503–13508.
- Bex PJ, Simmers J, Dakin SC. Snakes and ladders: the role of temporal modulation in visual contour integration. *Vision Res* 2001; 41(27): 3775–3782.
- Ledgeway T, Hess RF, Geisler WS. Grouping local orientation and direction signals to extract spatial contours: empirical tests of “association field” models of contour integration. *Vision Res* 2005; 45(19): 2511–2522.
- May KA, Hess RF. Effects of element separation and carrier wavelength on detection of snakes and ladders: Implications for models of contour integration. *J Vision* 2008; 8(13): 1–23.
- Hess RF, Hayes A, Field DJ. Contour integration and cortical processing. *J Physiol Paris* 2003; 97(2–3): 105–119.

- 26 Gilbert CD, Wiesel TN. Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex. *J Neurosci* 1989; 9(7): 2432–2442.
- 27 Kapadia MK, Westheimer G, Gilbert CD. Spatial distribution of contextual interactions in primary visual cortex and in visual perception. *J Neurophysiol* 2000; 84(4): 2048–2062.
- 28 Li Z. A neural model of contour integration in the primary visual cortex. *Neural Comput* 1998; 10(4): 903–940.
- 29 Yen SC, Finkel LH. Extraction of perceptually salient contours by striate cortical networks. *Vision Res* 1998; 38(5): 719–741.
- 30 Zhaoping L, May KA. Psychophysical tests of the hypothesis of a bottom-up saliency map in primary visual cortex. *PLoS Comput Biol* 2007; 3(4): e62.
- 31 Polat U, Mizobe K, Pettet MW, Kasamatsu T, Norcia AM. Collinear stimuli regulate visual responses depending on cell's contrast threshold. *Nature* 1998; 391(6667): 580–584.
- 32 Knierim JJ, van Essen DC. Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey. *J Neurophysiol* 1992; 67(4): 961–980.
- 33 Nothdurft HC, Gallant JL, Van Essen DC. Response modulation by texture surround in primate area V1: correlates of “popout” under anesthesia. *Visual Neurosci* 1999; 16(1): 15–34.
- 34 Roelfsema PR. Cortical algorithms for perceptual grouping. *Annu Rev Neurosci* 2006; 29: 203–227.
- 35 Roelfsema PR, Houtkamp R. Incremental grouping of image elements in vision. *Atten Percept Psychophys* 2011; 73(8): 2542–2572.
- 36 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.
- 37 Li W, Gilbert CD, Piëch V. Learning to link visual contours. *Neuron* 2008; 57(3): 442–451.
- 38 Gilad A, Meirovithz E, Slovin H. Population responses to contour integration: early encoding of discrete elements and late perceptual grouping. *Neuron* 2013; 78(2): 389–402.
- 39 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.
- 40 Liang H, Gong X, Chen M, Yan Y, Li W, Gilbert CD. Interactions between feedback and lateral connections in the primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2017; 114(32): 8637–8642.
- 41 Shpaner M, Molholm S, Forde E, Foxe JJ. Disambiguating the roles of area V1 and the lateral occipital complex (LOC) in contour integration. *NeuroImage* 2013; 69(4): 146–156.
- 42 Clark VP, Fan S, Hillyard SA. Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. *Hum Brain Mapp* 1994; 2(3): 170–187.
- 43 Di Russo F, Martínez A, Sereno MI, Pitzalis S, Hillyard SA. Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Hum Brain Mapp* 2002; 15(2): 95–111.
- 44 Foxe JJ, Strugstad EC, Sehatpour P, Molholm S, Pasieka W, Schroeder CE, McCourt ME. Parvocellular and magnocellular contributions to the initial generators of the visual evoked potential: high-density electrical mapping of the “C1” component. *Brain Topogr* 2008; 21 (1): 11–21.
- 45 Machilsen B, Novitskiy N, Vancleef K, Wagemans J. Context modulates the ERP signature of contour integration. *PLoS One* 2011; 6(9): e25151.
- 46 Mathes B, Trenner D, Fahle M. The electrophysiological correlate of contour integration is modulated by task demands. *Brain Res* 2006; 1114(1): 98–112.
- 47 Mijovi B, Vos M De, Vanderperren K, Machilsen B, Sunaert S, Huffel S Van, Wagemans J. The dynamics of contour integration: A simultaneous EEG-fMRI study. *NeuroImage* 2014; 88(3): 10–21.
- 48 Tanskanen T, Saarinen J, Parkkonen L, Hari R. From local to global: Cortical dynamics of contour integration. *J Vision* 2008; 8(7): 1–12.
- 49 Kourtzi Z, Tolia AS, Altmann CF, Augath M, Logothetis NK. Integration of local features into global shapes: Monkey and human fMRI studies. *Neuron* 2003; 37(2): 333–346.
- 50 Kuai S, Li W, Yu C, Kourtzi Z. Contour integration over time: psychophysical and fMRI evidence. *Cereb Cortex* 2016; 27(5): 3042–3051.
- 51 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; 29(1): 17–26
- 52 Tootell RB, Hadjikhani N. Where is “dorsal V4” in human visual cortex? Retinotopic, topographic and functional evidence. *Cereb Cortex* 2001; 11(4): 298–311.
- 53 Tootell RBH, Tsao D, Vanduffel W. Neuroimaging weighs in: humans meet macaques in “primate” visual cortex. *J Neurosci* 2003; 23(10): 3981–3989.
- 54 Ostwald D, Lam JM, Li S, Kourtzi Z. Neural coding of global form in the human visual cortex. *J Neurophysiol* 2008; 99(5): 2456–2469.
- 55 Li S, Mayhew SD, Kourtzi Z. Learning shapes the representation of behavioral choice in the human brain. *Neuron* 2009; 62 (3): 441–452.
- 56 Lestou V, Mi J, Lam L, Humphreys K, Kourtzi Z, Humphreys GW. A dorsal visual route necessary for global form perception: evidence from neuropsychological fMRI. *J Cogn Neurosci* 2014; 26(3): 621–634.
- 57 Epshtein B, Lifshitz I, Ullman S. Image interpretation by a single bottom-up top-down cycle. *Proc Natl Acad Sci U S A*

- 2008; 105(38): 14298–14303
- 58 Yuille A, Kersten D. Vision as Bayesian inference: analysis by synthesis? *Trends Cogn Sci* 2006; 10(7): 301–308.
- 59 Zhaoping L. Feedback from higher to lower visual areas for visual recognition may be weaker in the periphery: Glimpses from the perception of brief dichoptic stimuli. *Vision Res* 2017; 136: 32–49.
- 60 Bastos AM, Usrey WM, Adams RA, Mangun GR, Fries P, Friston KJ. Canonical microcircuits for predictive coding. *Neuron* 2012; 76(4): 695–711.
- 61 Kilner JM, Friston KJ, Frith CD. Predictive coding: an account of the mirror neuron system. *Cogn Process* 2007; 8(3): 159–166.
- 62 Rao RP, Ballard DH. Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nat Neurosci* 1999; 2(1): 79–87.
- 63 Chen R, Wang F, Liang H, Li W. Synergistic processing of visual contours across cortical layers in V1 and V2. *Neuron* 2017; 96(6): 1388–1402.
- 64 Heeger DJ. Theory of cortical function. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2017; 114(8): 1773–1782.
- 65 Bona S, Cattaneo Z, Silvanto J. The causal role of the occipital face area (OFA) and lateral occipital (LO) cortex in symmetry perception. *J Neurosci* 2015; 35(2): 731–738.
- 66 Bona S, Herbert A, Toneatto C, Silvanto J, Cattaneo Z. The causal role of the lateral occipital complex in visual mirror symmetry detection and grouping: an fMRI-guided TMS study. *Cortex* 2014; 51(1): 46–55.
- 67 Hanslmayr S, Volberg G, Wimber M, Dalal SS, Greenlee MW. Prestimulus oscillatory phase at 7 Hz gates cortical information flow and visual perception. *Curr Biol* 2013; 23(22): 2273–2278.
- 68 Li Y, Li S. Contour integration, attentional cuing, and conscious awareness: An investigation on the processing of collinear and orthogonal contours. *J Vision* 2015; 15(16): 1–16.
- 69 Sweeny TD, Grabowecky M, Suzuki S. Awareness becomes necessary between adaptive pattern coding of open and closed curvatures. *Psychol Sci* 2011; 22(7): 943–950.
- 70 Tversky T, Geisler WS, Perry JS. Contour grouping: closure effects are explained by good continuation and proximity. *Vision Res* 2004; 44(24): 2769–2777.
- 71 Elder JH, Goldberg RM. Ecological statistics of Gestalt laws for the perceptual organization of contours. *J Vision* 2002; 2(4): 324–353.
- 72 Geisler WS, Perry JS, Super BJ, Gallogly DP. Edge cooccurrence in natural images predicts contour grouping performance. *Vision Res* 2001; 41(6): 711–724.
- 73 Sigman M, Cecchi G, Gilbert CD, Magnasco MO. On a common circle: natural scenes and Gestalt rules. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2001; 98(4): 1935–1940.
- 74 Poort J, Raudies F, Wannig A, Lamme VA, Neumann H, Roelfsema PR. The role of attention in figure-ground segregation in areas V1 and V4 of the visual cortex. *Neuron* 2012; 75(1): 143–156.
- 75 Poort J, Self MW, van Vugt B, Malkki H, Roelfsema PR. Texture segregation causes early figure enhancement and later ground suppression in areas V1 and V4 of visual cortex. *Cereb Cortex* 2016; 26(10): 3964–3976.