

综述

群感受野技术在感知觉的脑机制研究领域的应用

叶静¹, 方方^{2,3,4,5,6}, 何东军^{7,*}

成都医学院¹药学院; ⁷四川应用心理学研究中心, 成都 610500; 北京大学²心理与认知科学学院; ³行为和心理健康北京市重点实验室; ⁴机器感知与智能教育部重点实验室; ⁵北京大学-清华大学生命科学联合中心; ⁶麦戈文脑科学研究所, 北京 100871

摘要: 体素(功能性磁共振成像的基本单元)的群感受野是指体素内所有神经元的联合感受野。通过使用非侵入式的群感受野技术, 研究者可以获得人类大脑里每个体素的群感受野参数(包括: 群感受野的位置和大小参数)。这些群感受野参数为研究感知觉的脑机制提供了一个很好的研究基础。虽然群感受野技术最近几年发展非常迅速, 也已经广泛应用于感知觉的各个研究领域, 但相关的综述类文章仍然缺乏。针对这一现状, 本文首先对群感受野技术的研究方法进行了简单的介绍, 其次对群感受野技术在感知觉的脑机制研究领域的应用进行了重点、详细的总结, 然后分析了群感受野技术的应用优势和局限, 最后结合我们的理解对群感受野技术的未来应用方向给出了建议。虽然, 群感受野技术在感知觉的脑机制研究领域已经发挥了重要的作用, 但这仅仅是这种技术应用的开始, 未来它还将在感知觉的脑机制研究领域发挥更重要的作用。

关键词: 群感受野; 功能性磁共振成像; 感知觉的脑机制; 注意野

中图分类号: B841; B842

Applications of the population receptive field technique in the field of neural mechanisms of sensory perception

YE Jing¹, FANG Fang^{2,3,4,5,6}, HE Dong-Jun^{7,*}

¹School of Pharmacy; ⁷Sichuan Research Center of Applied Psychology, Chengdu Medical College, Chengdu 610500, China; ²School of Psychological and Cognitive Sciences; ³Beijing Key Laboratory of Behavior and Mental Health; ⁴Key Laboratory of Machine Perception (Ministry of Education); ⁵Peking-Tsinghua Center for Life Sciences; ⁶IDG/McGovern Institute for Brain Research, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract: The population receptive field (pRF) of a voxel is the joint receptive field of the population of neurons within the voxel. Using a non-invasive pRF technique, researcher can estimate the pRF position and size parameters of each voxel in human brain. These pRF parameters provide an excellent research basis to study neural mechanisms of sensory perception. Although the pRF technique has developed very rapidly in recent years and been widely used in the field of neural mechanisms of sensory perception, related review article is still absent. Here, we provide an overview of the pRF technique. First, we briefly introduce research methods of this technique. Next, we focus on applications of this technique in the field of neural mechanisms of sensory perception. Then, we discuss advantages and limitations of the pRF technique in practical application. In the end, we give some suggestions on the future application direction of the pRF technique. The pRF technique has played an important role in the research of neural mechanism of sensory perception, and it would play a more important role in the future.

Key words: population receptive field; functional magnetic resonance imaging; neural mechanism of sensory perception; attentional field

Received 2018-04-25 Accepted 2018-08-22

Research from the corresponding author's laboratory was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (No. 31230029, 31421003, 61621136008, 61527804, 31671168 and 31800965), the Ministry of Science and Technology of China (No. 2015CB351800) and the National Undergraduate Innovative and Entrepreneurship Training Program of China (No. 201813705013).

*Corresponding author. Tel: +86-28-62739708; E-mail: hedongjun@cmc.edu.cn

神经元的感受野 (receptive field, RF) 是视觉系统信息处理的基本结构和功能单元。它是指一个神经元在视野里起反应的区域。要了解神经元的加工过程, 首先就是要了解神经元的感受野, 进而才能明确神经元所接收到的外界物理信息。神经元的感受野一般是通过动物电生理实验获得。而在人类脑成像研究中, 由于功能性磁共振成像 (functional magnetic resonance imaging, fMRI) 的分辨率在毫米量级, 一个体素 (voxel, fMRI 的基本单元) 中就包含着成千上万个神经元。体素接收到的外界物理信息就不能简单地用单个神经元的感受野来进行推理, 必须对群体的感受野进行刻画, 由此产生了体素的群感受野 (population receptive field, pRF) 这个名词^[1-4]。换句话说, pRF 是指体素内的一群神经元在视野里起反应的区域。而从计算角度来说, 体素的 pRF 是指一个 fMRI 体素内神经元群体对刺激的累计反应的一个量化模型。在视觉研究领域, 体素的 pRF 模型能够很好地被用于解释和预测单个体素对刺激位于不同视野位置时的反应。

pRF 模型目前主要通过 fMRI 实验获得, 这种技术被叫做基于 fMRI 的 pRF 技术。基于 fMRI 的 pRF 技术最近几年发展非常迅速。它在技术上的最大优势在于研究者可以通过这种非侵入式的技术获得人类大脑里每个体素的 pRF 信息, 这些 pRF 信息包括: pRF 的位置和 pRF 的大小^[1, 4-9]。这些信息为我们研究感知觉的脑机制提供了一个很好的基础, 可以极大地扩展我们的研究内容, 提供新的研究思路。虽然, 基于 fMRI 的 pRF 技术最近几年才发展起来, 但已经在感知觉的脑机制研究领域得到了广泛的应用^[4-6, 8-29]。值得注意的是, 虽然 pRF 技术起源并主要用于视觉研究领域, 但它已经开始应用于其它感知觉领域 (例如: 听觉, 详见后文 2.4 节“听觉的 pRF 技术”部分)^[25]。

考虑到 pRF 技术已经广泛应用于脑认知的各个研究领域, 但相关的综述类文章仍然缺乏, 本文首先对基于 fMRI 的 pRF 技术的研究方法进行了简单的介绍, 再重点对它的应用领域进行了详细的分类和总结, 然后分析了 pRF 技术的应用优势和局限, 最后结合自己的理解对 pRF 技术的未来应用方向给出了建议。

1 pRF 技术的研究方法

从估计体素的 pRF 模型的实际操作来说, 基于 fMRI 的 pRF 技术是指, 基于一系列不同的刺激所

激发的血氧水平依赖 (blood-oxygen level dependent, BOLD) 信号, 我们估计大脑中每个体素能够最好地解释它的 BOLD 信号变化时的 pRF 参数 (包括 pRF 的位置参数和 pRF 的大小参数)。估计体素的 pRF 模型的具体操作如下。

1.1 刺激及程序

用于估计 pRF 的视觉刺激常见的有: 楔形刺激、圆环刺激或者棒刺激 (图 1)。实际上, 使用其它形状的视觉刺激也可以, 只要这些刺激通过移动能够覆盖所要测量的视野区域即可^[13, 20]。而估计 pRF 模型的实验程序也很简单, 只要刺激不断地出现在所要研究的视野的不同位置即可^[1, 13, 20]。与视觉的 pRF 技术不同, 听觉的 pRF 技术所使用的刺激是不同频率的声音^[25]。

1.2 数据分析

正如前面所述, 基于 fMRI 的 pRF 技术的核心是估计大脑中每个体素能够最好地解释它的 BOLD 信号变化时的 pRF 参数。所谓最好地解释, 实际上是指每个体素的真实 BOLD 信号变化 $[y(t)]$ 与根据 pRF 模型预测的 BOLD 信号变化 $[p(t)]$ 之间的残差平方和 (residual sum of squares, RSS) 最小。pRF 模型的估计过程参见 Dumoulin 和 Wandell 的文章^[1]。

首先, 对于每一个体素, 我们先假定一个 pRF 模型 $[g(x, y)]$, 这个模型一般使用二维高斯函数, 有 3 个参数, 其中 2 个参数表示 pRF 的位置信息: x_0 和 y_0 , 另一个则表示 pRF 的大小信息: σ 。

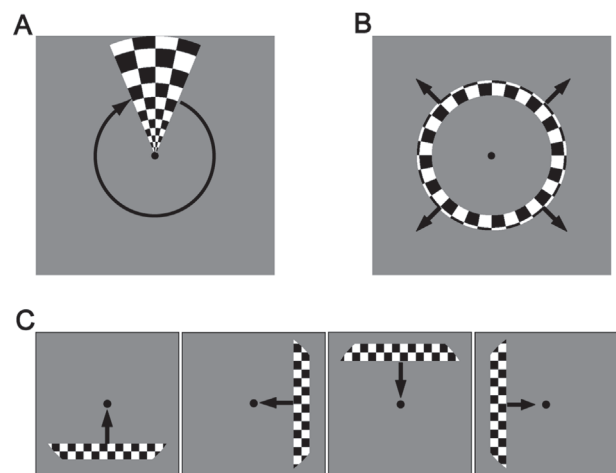


图 1. 用于估计群感受野的视觉刺激

Fig. 1. Illustration of the stimuli which were used to estimate population receptive fields (pRFs) of voxels. A: Rotating wedge. B: Expanding ring. C: Drifting bar.

$$g(x, y) = e^{-\left[\frac{(x-x_0)^2+(y-y_0)^2}{2\sigma^2}\right]}$$

其次, 我们定义一个有效刺激函数 $[s(x, y, t)]$ 。这个有效刺激函数表示: 在每个时间段内, 刺激在视野里的位置。并且这个有效刺激函数是一个简单的二元指标函数, 刺激覆盖的位置赋值为 1, 没有刺激的位置赋值为 0。

然后, 我们根据假定的 pRF 模型 $[g(x, y)]$ 、有效刺激函数 $[s(x, y, t)]$ 计算刺激和这个体素的 pRF 在视野里的重叠随时间的变化 $[r(t)]$:

$$r(t) = \sum_{x,y} s(x,y,t)g(x,y)$$

接着, 利用被试的血氧动力学反应函数 (hemodynamic response function, HRF) $h(t)$ 跟 $r(t)$ 做卷积, 得到这个体素在这个 pRF 模型下的预测 BOLD 信号变化 $[p(t)]$:

$$p(t) = r(t) * h(t)$$

最后, 如前所述, 我们计算这个体素在这个 pRF 模型下的预测 BOLD 信号变化 $[p(t)]$ 和这个体素的真实 BOLD 信号变化 $[y(t)]$ 之间的 RSS:

$$RSS = \sum_t (y(t) - p(t))^2$$

通过不断重复前面几个步骤, 找出 RSS 最小的那个 pRF 模型。此 pRF 模型的参数即是这个体素在视野里的 pRF 参数。

2 pRF技术的应用

如前所述, 基于 fMRI 的 pRF 技术虽然最近几年才发展起来, 但它已经在感知觉的脑机制研究领域的许多方面得到了广泛的应用。本文对近几年来 pRF 技术的应用进行了总结和分类, 它的应用大体上可以分为以下几个方面: 基于 pRF 位置信息的应用^[1, 9, 14, 21, 22]、基于 pRF 大小信息的应用^[8, 10, 13, 20]、基于 pRF 位置和大小双重信息的应用^[6, 23, 28, 29]以及 pRF 技术的泛化应用(包括: 非视觉的 pRF 技术^[25]、注意野技术^[24]和群调谐技术^[18, 19, 26])。

2.1 基于pRF位置信息的应用

第一个方面, 基于 fMRI 的 pRF 技术可以允许研究者使用每个体素的 pRF 的位置信息, 用于划分视觉各个皮层的边界, 绘制大脑的视野图 (visual field map)^[1, 9, 14, 21, 22]。这也是基于 fMRI 的 pRF 技术最初应用的领域。在 pRF 技术出现之前, 一般都是使用视网膜皮层映射图实验 (retinotopic mapping experiment) 去绘制大脑的视野图^[30–33]。而 pRF 技术的出现, 为研究者绘制大脑的视野图提供了一个新的选

择。更重要的是, 使用这种新方法比传统的 Sereno 等和 Engle 等使用的视网膜皮层映射图实验能够更精细地划分视觉各个皮层的边界^[32, 33]。这种方法对于中央凹的表征也能划分地很清楚^[1]。

2.2 基于pRF大小信息的应用

第二个方面, 基于 fMRI 的 pRF 技术可以允许研究者使用每个体素的 pRF 的大小信息, 考察视觉皮层的 pRF 大小与其它认知功能之间的关系, 从一个全新的角度研究认知的脑机制^[8, 10, 13, 17, 20, 27]。比如, 在 Schwarzkopf 等人^[8]的研究中, 他们使用了基于 fMRI 的 pRF 技术去测试自闭症人群和人口统计学匹配的正常人群的视觉皮层的反应特性。具体来说, 他们测量了自闭症人群和正常人群的早期视觉皮层内每个体素的 pRF 大小。经过研究, 他们发现自闭症人群的纹外皮层的 pRF 比正常人群的相应皮层的 pRF 显著地增大。并且, pRF 的大小与个体的自闭症严重程度也有显著的相关: 自闭症程度越严重, pRF 越大; 反之, pRF 越小。基于这些发现, 他们推测自闭症人群的视觉皮层功能可能与纹外皮层的超兴奋性 (hyperexcitability) 或者注意的分配 (attentional deployment) 有关。这个研究从 pRF 大小的角度, 为理解自闭症的脑机制提供了新的参考。

2.3 基于pRF位置和大小双重信息的应用

第三个方面, 基于 fMRI 的 pRF 技术还可以允许研究者同时使用每个体素的 pRF 的位置和大小信息, 从而精细考察不同空间位置上刺激的激活^[6, 23, 28]。比如, 在 Kok 和 de Lange 的研究中, 他们通过使用基于 fMRI 的 pRF 技术, 结合视觉形状错觉研究了形状知觉在早期视觉皮层的神经机制^[6]。具体来说, 他们首先使用 pRF 技术获得早期视觉皮层 (V1) 内每个体素的 pRF 的位置和大小参数, 并且使用这些信息进一步分离了只对错觉图形区域 (figure region) 或诱导刺激区域 (inducer region) 反应的体素。其中, 只对错觉图形区域反应的体素是指这些体素的 pRF 的中心位于图形区域 (基于 pRF 的位置参数), 并且 pRF 不会覆盖到诱导刺激所在区域 (基于 pRF 的位置及大小参数); 而只对诱导刺激区域反应的体素是指这些体素的 pRF 的中心位于诱导刺激区域, 并且 pRF 不会覆盖到图形区域。然后, 他们同时测量了被试知觉到错觉形状时, 这两类体素的神经活动变化。经过研究, 他们发现形状知觉 (被试能知觉到错觉形状) 一方面会增强对错觉形状区域反应的体素的神经活动, 同时另一方面会降低对诱导刺

激区域反应的体素的神经活动。通过使用 pRF 技术,研究者获得的这些研究成果有助于我们理解形状知觉的脑机制。

2.4 pRF技术的泛化应用(非视觉的pRF技术、注意野技术和群调谐技术)

第四个方面,基于 fMRI 的 pRF 技术还可以根据研究需要产生不同的变式,满足不同的研究需求。比如,把已经广泛应用于视觉研究领域的 pRF 技术应用到听觉研究领域,发展出听觉的 pRF 技术^[25];把视知觉领域的 pRF 技术扩展到高级的注意领域,发展出注意野 (attentional field, AF) 技术^[24];甚至可以把广泛应用于研究视野图的 pRF 技术应用到对非空间特征 (颜色,数量等) 的地形学表征 (topographic representation) 的研究中^[18, 19, 26], 这种变式可以称为群调谐技术 (population tuning)。

首先,关于听觉的 pRF 技术。听觉的 pRF 技术是视觉的 pRF 技术跨感觉通道的扩展应用。pRF 技术在听觉领域的应用逻辑非常简单明了,但与视觉领域的 pRF 技术也有两处重要的变化之处:第一,听觉领域的 pRF 技术所使用的刺激是不同频率的声音 (声音刺激变化的是频率而非视野位置);第二,听觉领域的 pRF 模型是一维高斯模型 (声音频率是一维信息而非二维信息)。Thomas 等人首先在听觉领域使用了 pRF 技术的这种变式^[25],他们使用 pRF 技术的这种变式测量了初级听觉皮层 (primary auditory cortex, PAC) 的频率地形图以及频带宽度图。

其次,关于注意野技术。基于 fMRI 的注意野技术是 Puckett 等人在近年来的研究中所提出的^[24]。众所周知,为了用有限的认知资源处理巨量的外部信息,注意在认知过程中显得尤为重要。而空间注意则是注意的最重要形式之一。目前,针对空间注意,研究者提出了许多不同的空间注意模型。许多研究者也在积极地通过各种实验方法试图去验证或区分这些模型。而视觉注意的空间地形学分布就是检验不同空间注意模型的重要特征之一。Puckett 等人^[24]为了检验注意的空间地形学分布,基于 Dumoulin 和 Wandell 提出的 pRF 技术^[1],提出了 fMRI 的注意野技术。用于估计注意野的视觉刺激与用于估计感受野的视觉刺激不同,用于估计注意野的视觉刺激一般会占据要研究的整个视野 (而不是一个小的视觉刺激在视野中移动)。但是要求被试完成不同视野位置上的任务,这相当于被试的注意会依次出现在不同的视野位置上,以此便于估计体素的注意

野分布。体素的注意野的估计步骤是在 pRF 数据分析的基础上进行的,AF 的估计过程参见 Puckett 等人的文章^[24]:首先,基于假定的 AF 模型 $[DOG(x,y)]$ 、已经估算得到的 pRF 模型 $[g(x,y)]$ 和血氧动力反应函数 $[h(t)]$ 得到一个体素在这种 AF 模型下的预测 BOLD 信号;并计算这一预测信号与实验所得的该体素真实 BOLD 信号之间的 RSS,通过不断变化 AF 模型参数,找出使得 RSS 最小的 AF 模型。此 AF 模型的参数即是这个体素在视野里的 AF 参数。值得注意的是,虽然 pRF 和注意野能够分别通过模型估计获得,但 pRF 和注意之间实际存在很强的联系。已经有多项研究对 pRF 和注意之间的关系进行了探讨,研究者发现 pRF 的偏好位置和大小都会受到注意的调控^[22, 34]。例如, Sprague 和 Serences 的研究表明,空间注意会使得体素的 pRF 变大^[34];而 Klein 等人的研究表明空间注意会吸引 pRF 的偏好位置,使得所有体素的 pRF 的偏好位置发生偏移^[22]。并且,他们第一次发现不同皮层上的注意效应差异主要是由于皮层的 pRF 大小差异所导致。这些研究也体现了 pRF 技术的重要应用价值。

最后,关于群调谐技术。这种 pRF 技术的变式是 Harvey 等人在研究人类大脑对数量表征 (numerosity) 的研究中第一次提出和使用的^[18, 19]。数量主要是用来表示一组物体的个数大小。在成人、婴儿和动物的研究中都发现被试具有相当的数量加工能力,尤其是对较小的数量。这种加工能力,与抽象符号能力无关,而与初级感知觉更为类似。因此,数量的表征在大脑中的组织可能与视知觉、运动皮层类似,以地形图的形式存在。为了研究这个问题,在 Harvey 等人^[19]的研究中,他们通过基于 fMRI 的群调谐技术,研究了数量大小在顶叶皮层的地形学表征。pRF 是指体素在视野内起反应的区域,而群调谐概念与 pRF 类似,它是指体素对数量大小反应的范围。他们发现,数量大小在人类的顶叶皮层上确实存在地形学表征 (地形图)。越外侧的体素的偏好数量越大;反之,越内侧的体素的偏好数量越小。而且越外侧的体素对数量大小的反应范围越大;反之,越内侧的体素对数量大小的反应范围越小。

3 pRF技术的应用优势和局限

到目前为止,基于 fMRI 的 pRF 技术在认知神经科学领域已经得到了广泛的应用。这主要是由于

它有以下几点优势：首先，基于 fMRI 的 pRF 技术是一种非侵入式的技术。这种技术通过使用非侵入式的 fMRI 来收集数据，进行模型估计，这极大地方便了研究者对人类大脑的机制进行广泛、大量的研究，而不需要担心对人类被试的大脑造成损伤；其次，通过使用 pRF 技术，研究者可以很容易地获得大脑内每个体素的 pRF 信息，包括 pRF 的位置和大小。这些信息对于我们研究大脑的机制具有非常重要、广泛的作用。它们的重要性类似于动物电生理研究中感受野信息的重要价值；此外，pRF 技术的可靠性也已经得到了相关证据的支持。在 Dumoulin 和 Wandell 的研究中，他们比较了使用这种技术获得的 pRF 和使用传统方法（电生理研究）获得的感受野、pRF 之间的关系。他们发现，这两类技术的测量结果无论是在绝对值水平，还是在变化趋势上都非常相似、一致^[1]。

虽然，基于 fMRI 的 pRF 技术已经得到了广泛的应用，并受到了越来越多研究者的关注，但这种技术在应用上也有其局限性。它在应用上的局限，主要来源于 pRF 模型的估计过程。在本文第 1 节“pRF 技术的研究方法”部分，我们介绍了 pRF 技术的模型估计过程。其中，pRF 模型估计的第一步，就是对于每一个体素，我们先假定一个 pRF 模型 $[g(x,y)]$ ，这个模型一般使用二维高斯函数。但事实上，并非所有神经元的感受野都是这种经典的二维高斯模样（例如：拮抗感受野不仅中央存在一个兴奋区，在兴奋区外还存在一个抑制区）^[9]。此外，不同脑区内体素的 pRF 也可能存在差异，特别是高级脑区的 pRF 更为复杂。所以，这种二维高斯函数的 pRF 模型假定本身过于简单，有其不足之处。这一不足之处目前也已经受到了研究者的关注，有的研究者已经在使用其它 pRF 模型（比如：拮抗 pRF 模型、椭圆 pRF 模型、椭圆旋转 pRF 模型）来估计体素的 pRF 参数^[9, 35, 36]；还有的研究者试图发展无模型（model-free）方法（也就是不用先假定体素的 pRF 的形状）去估计体素的 pRF^[37]。虽然二维高斯函数作为 pRF 模型有其局限性，但目前绝大部分使用 pRF 技术的研究仍然选择它来进行模型估计。主要是因为，目前绝大部分研究都是使用简单刺激估计早期感觉皮层的 pRF。当然，在使用复杂刺激，需要估计高级皮层的 pRF 时，我们应当考虑使用不同的 pRF 模型或者无模型进行估计。

4 总结和展望

总的来说，虽然基于 fMRI 的 pRF 技术在应用上有一些限制，但它为我们研究感知觉的脑机制提供了一个很好的基础。使用这种技术，我们可以非常方便地获得视觉皮层内每个体素的 pRF 信息，从而极大地扩展我们的研究内容，提供新的研究思路。在未来的研究中，我们应当积极地使用 pRF 技术去探索感知觉的脑机制，特别是在以下四个应用方面。

首先，在基于 pRF 位置信息的应用方面，除了应用这种技术去绘制常见皮层的视网膜映射图外，这种技术实际上还可以用于探索未知的具有视网膜拓扑性的皮层（比如：大脑的皮下结构，先天性失能的感觉皮层等）。这种应用得益于 pRF 技术的高灵敏性和刺激呈现方式的自由性。甚至，通过使用超高强场（7T）的磁共振仪，利用其空间分辨率超高的特点（体素的边长可以小于 1 mm），我们还可以研究大脑皮层的不同亚结构（功能柱以及构成大脑皮层的 6 层神经元结构）的视网膜拓扑性。

其次，在基于 pRF 大小信息的应用方面，我们不仅可以研究更多的与认知相关的疾病是否与 pRF 的大小有关，从而加深我们对这些疾病的理解。而且，我们还可以研究认知的各个过程是否与 pRF 的大小有关，从而有助于我们深入地理解认知的神经机制。比如，虽然 Flom 等人早在 1963 年就基于他们的经典研究，提出视觉拥挤效应（visual crowding effect，是指当一个目标物体周围有其它物体呈现时，对这个目标物体的辨别会变得困难）可能跟神经元的感受野大小有关^[38]。但到目前为止，仍然没有直接的证据支持这一假设。而我们使用基于 fMRI 的 pRF 技术就可以很容易地去验证这一假设。

再次，在基于 pRF 位置和大小双重信息的应用方面，我们可以在 pRF 技术的帮助下，通过 pRF 的位置和大小信息去分离对不同视野位置反应的体素，从而可以精准地考察不同视野位置上刺激的激活。使用这种方法，我们可以去研究许多曾经想做但没办法去做的想法。比如，虽然已有许多研究者对视觉拥挤效应的神经机制做了大量的研究^[39–44]，但到目前位置，视觉拥挤效应的神经机制仍然存在较大的争论。最主要的问题就是，以前的研究都很难分离目标刺激和旁侧刺激（干扰刺激）的信号，只能观察到它们的总信号。而通过使用 pRF 技术，基于 pRF 的位置和大小，我们可以分别获得只对目

标刺激或旁侧刺激反应的体素,从而分别考察两种刺激的神活动。

最后,在 pRF 技术的泛化应用方面,我们不仅可以把 pRF 技术应用到对其它感觉信息(例如:味觉,嗅觉等)的皮层表征的研究中,还可以研究 pRF 和注意野之间的关系,以及注意的认知神经机制。甚至,可以使用 pRF 技术的变式研究其它刺激特征(例如:物体的大小、颜色、复杂刺激的构成等)的拓扑地形学表征。

参考文献

- Dumoulin SO, Wandell BA. Population receptive field estimates in human visual cortex. *Neuroimage* 2008; 39(2): 647–660.
- Smith AT, Singh KD, Williams AL, Greenlee MW. Estimating receptive field size from fMRI data in human striate and extrastriate visual cortex. *Cereb Cortex* 2001; 11(12): 1182–1190.
- Victor JD, Purpura K, Katz E, Mao B. Population encoding of spatial frequency, orientation, and color in macaque V1. *J Neurophysiol* 1994; 72(5): 2151–2166.
- Wandell BA, Winawer J. Computational neuroimaging and population receptive fields. *Trends Cogn Sci* 2015; 19(6): 349–357.
- Baseler HA, Gouws A, Haak KV, Racey C, Crossland MD, Tufail A, Rubin GS, Cornelissen FW, Morland AB. Large-scale remapping of visual cortex is absent in adult humans with macular degeneration. *Nat Neurosci* 2011; 14(5): 649–655.
- Kok P, de Lange FP. Shape perception simultaneously up- and downregulates neural activity in the primary visual cortex. *Curr Biol* 2014; 24(13): 1531–1535.
- Lee S, Papanikolaou A, Logothetis NK, Smirnakis SM, Kelliris GA. A new method for estimating population receptive field topography in visual cortex. *Neuroimage* 2013; 81(11): 144–157.
- Schwarzkopf DS, Anderson EJ, De HB, White SJ, Rees G. Larger extrastriate population receptive fields in autism spectrum disorders. *J Neurosci* 2014; 34(7): 2713–2724.
- Zuiderbaan W, Harvey BM, Dumoulin SO. Modeling center-surround configurations in population receptive fields using fMRI. *J Vis* 2012; 12(3): 1–10.
- Anderson EJ, Tibber MS, Schwarzkopf DS, Shergill SS, Fernandezgea E, Rees G, Dakin SC. Visual population receptive fields in people with schizophrenia have reduced inhibitory surrounds. *J Neurosci* 2016; 37(6): 1546–1556.
- Benson NC, Butt OH, Datta R, Radoeva PD, Brainard DH, Aguirre GK. The retinotopic organization of striate cortex is well predicted by surface topology. *Curr Biol* 2012; 22(21): 2081–2085.
- Binda P, Thomas JM, Boynton GM, Fine I. Minimizing biases in estimating the reorganization of human visual areas with BOLD retinotopic mapping. *J Vis* 2013; 13(7): 1–13.
- Cai P, He D, Fang F. The size of population receptive field in V2 and crowding effect. *J Vis* 2014; 14(10): 769–769.
- Desimone K, Viviano JD, Schneider KA. Population receptive field estimation reveals new retinotopic maps in human subcortex. *J Neurosci* 2015; 35(27): 9836–9847.
- Gomez J, Natu V, Jeska B, Barnett M, Grillspector K. Development differentially sculpts receptive fields across early and high-level human visual cortex. *Nat Commun* 2018; 9(1): 788.
- Haak KV, Cornelissen FW, Morland AB. Population receptive field dynamics in human visual cortex. *PLoS One* 2012; 7(5): e37686.
- Harvey BM, Dumoulin SO. The relationship between cortical magnification factor and population receptive field size in human visual cortex: constancies in cortical architecture. *J Neurosci* 2011; 31(38): 13604–13612.
- Harvey BM, Fracasso A, Petridou N, Dumoulin SO. Topographic representations of object size and relationships with numerosity reveal generalized quantity processing in human parietal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2015; 112(44): 13525–13530.
- Harvey BM, Klein BP, Petridou N, Dumoulin SO. Topographic representation of numerosity in the human parietal cortex. *Science* 2013; 341(6150): 1123–1126.
- He D, Fang F. Perceptual learning reduces crowding effect and the size of population receptive field in V2. *J Vis* 2015; 15(12): 107.
- He D, Mo C, Wang Y, Fang F. Position shifts of fMRI-based population receptive fields in human visual cortex induced by Ponzo illusion. *Exp Brain Res* 2015; 233(12): 3535–3541.
- Klein BP, Harvey BM, Dumoulin SO. Attraction of position preference by spatial attention throughout human visual cortex. *Neuron* 2014; 84(1): 227–237.
- Mo C, He D, Fang F. Attention priority map of face images in human early visual cortex. *J Neurosci* 2018; 38(1): 1206–1217.
- Puckett AM, Deyoe EA. The attentional field revealed by single-voxel modeling of fMRI time courses. *J Neurosci* 2015; 35(12): 5030–5042.
- Thomas JM, Huber E, Stecker GC, Boynton GM, Saenz M, Fine I. Population receptive field estimates of human auditory cortex. *Neuroimage* 2015; 105: 428–439.
- Welbourne LE, Morland AB, Wade AR. Population receptive

- field (pRF) measurements of chromatic responses in human visual cortex using fMRI. *Neuroimage* 2018; 167: 84–94.
- 27 Zhang X, Fang F. Cortical magnification factor and population receptive field size in human V1 predict the bottom-up saliency map. *J Vis* 2014; 14(10): 537. DOI: 10.1167/14.10.537.
- 28 Zhu Z, He D, Fang F. Crowding suppresses cortical responses to the target in human early visual cortex. *J Vis* 2015; 15(12): 101.
- 29 Zuiderbaan W, Harvey BM, Dumoulin SO. Image identification from brain activity using the population receptive field model. *PLoS One* 2017; 12(9): e0183295.
- 30 Deyoe EA, Carman GJ, Bandettini P, Glickman S, Wieser J, Cox R, Miller D, Neitz J. Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1996; 93(6): 2382–2386.
- 31 Dumoulin SO, Hoge RD, Baker CL Jr, Hess RF, Achtman RL, Evans AC. Automatic volumetric segmentation of human visual retinotopic cortex. *Neuroimage* 2003; 18(3): 576–587.
- 32 Engel SA, Glover GH, Wandell BA. Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cereb Cortex* 1997; 7(2): 181–192.
- 33 Sereno MI, Dale AM, Reppas JB, Kwong KK, Belliveau JW, Brady TJ, Rosen BR, Tootell RB. Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science* 1995; 268(5212): 889–893.
- 34 Sprague TC, Serences JT. Attention modulates spatial priority maps in the human occipital, parietal and frontal cortices. *Nat Neurosci* 2013; 16(12): 1879–1887.
- 35 Silson EH, Reynolds RC, Kravitz DJ, Baker CI. Differential sampling of visual space in ventral and dorsal early visual cortex. *J Neurosci* 2018; 38(9): 2294–2303.
- 36 Zeidman P, Silson EH, Schwarzkopf DS, Baker CI, Penny W. Bayesian population receptive field modelling. *Neuroimage* 2017; pii: S1053-8119(17)30746-2. doi: 10.1016/j.neuroimage.2017.09.008.
- 37 Greene CA, Dumoulin SO, Harvey BM, Ress D. Measurement of population receptive fields in human early visual cortex using back-projection tomography. *J Vis* 2014; 14(1): 1–7.
- 38 Flom MC, Heath GG, Takahashi E. Contour interaction and visual resolution: Contralateral effects. *Science* 1963; 142(3594): 979–980.
- 39 Anderson EJ, Dakin SC, Schwarzkopf DS, Rees G, Greenwood JA. The neural correlates of crowding-induced changes in appearance. *Curr Biol* 2012; 22(13): 1199–1206.
- 40 Bi T, Cai P, Zhou T, Fang F. The effect of crowding on orientation-selective adaptation in human early visual cortex. *J Vis* 2009; 9(11): 1–10.
- 41 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.
- 42 Fang F, He S. Crowding alters the spatial distribution of attention modulation in human primary visual cortex. *J Vis* 2008; 8(9): 1–6.
- 43 Freeman J, Donner TH, Heeger DJ. Inter-area correlations in the ventral visual pathway reflect feature integration. *J Vis* 2011; 11(4): 74–76.
- 44 Millin R, Arman AC, Chung ST, Tjan BS. Visual crowding in V1. *Cereb Cortex* 2013; 24(12): 3107–3115.