



## 知觉组织在人类视觉皮层的神经机制

毛利华<sup>1</sup>, 韩世辉<sup>1</sup>, 郭春彦<sup>2</sup> and 蒋毅<sup>1</sup> Citation: <u>科学通报</u> **49**, 544 (2004); doi: 10.1360/csb2004-47-6-544 View online: <u>https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb2004-47-6-544</u> View Table of Contents: <u>https://engine.scichina.com/publisher/scp/journal/CSB/49/6</u> Published by the <u>《中国科学》杂志社</u>

#### Articles you may be interested in

<u>局部元素的知觉组织调制整体知觉的神经机制</u> Chinese Science Bulletin **51**, 166 (2006);

<u>Neural mechanisms for visual bistable perception</u> Chinese Science Bulletin **61**, 3464 (2016);

<u>非意识视觉运动知觉启动的脑机制</u> Chinese Science Bulletin **46**, 1709 (2001);

Similar and distinct neural mechanisms of visual and auditory emotion perception Chinese Science Bulletin **64**, 705 (2019);

<u>猫视皮层17,18区神经元对错觉轮廓的反应\*</u> Science in China Series C-Life Sciences (in Chinese) **30**,660 (2000);

# 知觉组织在人类视觉皮层的神经机制

毛利华 韩世辉 \* 郭春彦 蒋毅

( 北京大学心理学系,北京大学脑与认知科学中心,北京 100871; 首都师范大学学习与认知实验室,北京 100037.
\* 联系人, E-mail: <u>shan@pku.edu.cn</u>)

摘要 利用事件相关电位(ERP)研究知觉组织在人类视觉皮层的神经基础. 使用的刺激图形是由局部元 素均匀分布组成的正方形阵列(一致性刺激)和局部元素依据空间相邻性或颜色相似性形成行或列组织 的正方形阵列(知觉组织刺激). 刺激图形随机呈现在视野中的一个象限, 被试做行或列组织的判断, 同 时记录其 ERPs. 实验发现, 一致性刺激与知觉组织刺激都能够诱发 1 个 ERP 早成分 C1, 其幅度在刺激 呈现后 70 ms 左右达到峰值, 并且其极性随刺激所处的上下视野变化. 基于真实脑边界元模型的偶极子 分析结果表明, C1 的源可定位于距状裂皮层, 其幅度受到相邻性知觉组织的调制. 这种知觉组织效应对 于上视野刺激较强, 下视野刺激较弱. 这些结果为人类初级视皮层参与知觉组织的早期过程提供了 ERP 证据.

关键词 距状裂皮层 事件相关电位 知觉组织 相邻性

知觉组织通常发生在视觉加工的早期, 它将局 部元素组织成知觉客体以进行后续的更高水平的注 意加工<sup>[1.2]</sup>. 动物研究发现, 初级视皮层(V1)可能是 最早参与知觉组织过程的神经基础<sup>[3]</sup>. 然而, 在动物 实验中使用的刺激图形远小于人类行为实验中使用 的刺激<sup>[4,5]</sup>。因此我们并不清楚动物实验的结果能够 在多大程度上反映人类被试对于较大图形的知觉组 织加工的神经机制, 在近期的ERP研究中, 给被试呈 现由局部元素均匀分布(一致性刺激)或依据空间相 邻性或相似性而形成行或列组织的刺激图形[6.7].结 果发现,相对干一致性刺激,基于相邻性知觉组织的 刺激在呈现 100~120 ms后在中央枕区诱发出一个正 波,提示中央枕区皮层可能参与知觉组织加工.近期 的脑功能成像研究发现,相对于由随机朝向的局部 元素组成的整体轮廓图形来说,由共线的局部元素 组成的整体轮廓图形会在早期视觉皮层(V1 和V2)引 发更强的神经活动<sup>图</sup>.但是由于时间分辨率的限制, 这些结果无法说明V1 的激活是由视觉信息最初进入 V1 时进行的初始知觉组织过程所引发的还是由高级 视觉区域的反馈所致.

本文从早期ERP成分(C1)是否受知觉组织调制 的角度研究这个问题. 当刺激呈现于经过注视点的 水平线以上时, 枕顶区电极记录到的C1 为负波; 而 刺激处于水平线以下时记录到的C1 为正波, 并且C1 被定位于距状裂皮层<sup>[9,10]</sup>. C1 的峰值在刺激呈现后 50~90 ms最大, 反映视觉刺激所引发的初级视皮层 的最初激活. 在本实验中, 我们使用了与先前工作同 样的刺激图形<sup>[6.7]</sup>.这些刺激随机呈现于视野中的一 个象限,同时记录一致性刺激及知觉组织刺激所引 发的ERPs.我们通过检验C1 成分是否会受知觉组织 的调制来验证初级视觉皮层是否参与知觉组织的最 初加工.

### 1 材料与方法

() 被试、刺激和实验程序. 16 名被试者,年 龄在 19~29 岁之间(平均年龄 24 岁, 8 男 8 女). 被试 者均为右利手,裸眼或校正视力正常,无色盲. 刺激 图形是由局部元素(红色或绿色实心圆)组成的 8 × 8 正方形图形阵列(图 1). 其中一致性刺激是由红色和 绿色实心圆交替均匀分布组成的正方形阵列. 调整 一致性刺激相邻的行或列之间的距离产生出行或列 组织的相邻性组织图形,而相似性组织刺激中相同 颜色的实心圆位于同一行或列. 刺激中的局部元素 及整体正方形阵列的大小与我们先前的工作中使用 的一样<sup>[7]</sup>. 黑色背景亮度为 0.14 cd/m<sup>2</sup>. 屏幕正中始 终呈现白色十字注视点. 刺激图案的亮度为 0.48 cd/m<sup>2</sup>, 红色及绿色实心圆的CIE坐标分别为 0.621/ 0.349 和 0.308/0.587.

以注视点为中心将屏幕分成4个象限,刺激随机 呈现于1个象限,持续200 ms.每个刺激中心到注视 点的视角为 5.7°,并且位于每象限的 45°角分线上. 连续2个刺激之间的间隔在1000~1400 ms之间随机 变化.实验过程中要求被试者始终盯着注视点,通过 按键对呈现刺激做行或列组织的判断,对于一致性

544



图 1 本研究使用的刺激图形

(a) 一致性刺激; (b) 相邻性组织刺激, 其中的局部元素形成列的组织; (c) 相似性组织刺激, 其中的局部元素形成行的组织

刺激不反应. 100 次练习之后, 依据记录的伪迹多少, 被试共进行 10~13 组实验, 总共 2000~2600 次判断. 其中一致性刺激,相邻性组织刺激及相似性组织刺 激分别占 28%, 36%和 36%, 并随机呈现.

() 电生理数据记录和分析. 使用 NeuroScan 系统,用 120 个电极记录脑电(EEG),每个电极的阻 抗都控制在 5 k $\Omega$ 以下,右侧乳突作参考电极.通过 位于被试左眼下的电极记录被试者的眨眼及垂直眼 动. 水平眼动电极放置在离左右眼角 1.5 cm 处. EEG 采样率为 250 Hz, 0.1~70 Hz 带通滤波. 记录完毕后, 将时程(epoch)值定为从刺激前 200 ms 开始到 1000 ms, 对每种刺激条件下的 ERPs 都分别求其平均值. 任何眨眼, 眼动或肌电超过 100 µV(峰-峰值)的刺激 都排除在平均分析之外.

相对于刺激呈现时计算 ERP 峰的潜伏期. 对位于 顶区及枕颞区的以头骨中线对称的成对电极进行统计 分析. 对 ERP 幅度进行重复性测量方差分析(ANOVAs). 因素为知觉组织(相邻性或相似性-一致性刺激)、左右视 野、上下视野和大脑左右半球. 将知觉组织. 左右视野 及上下视野作为独立变量对行为数据及位于头骨中线 电极的 ERP 数据进行 ANOVAs 分析.

使用偶极子模型定位 ERP 成分的源. 首先通过 磁感应三维定位仪对每个被试的电极位置进行测量, 然后根据 5 个被试的核磁共振(MR)图像产生出偶极 子分析中使用的真实脑边界元模型. 分析中将电极 位置测量中使用的3个基准位置与全脑 MR 扫描中的 基准位置校准、从而使得估计出来的偶极子位置是 相对于个体脑解剖结构的位置、然后将估计出的偶 极子映射到单个被试的 MR 图像上得到其相对于脑 解剖位置的源定位,最后通过定位每个被试 MR 图像  $^{100}$  录到的波幅更大 $(F_{(1,15)} = 35.1, P < 0.001)$ . 在相似性知

的前联合及后联合,将每个偶极子的三维坐标转换 到Talairach坐标<sup>111</sup>.

#### 结果 2

#### 2.1 行为数据

被试者反应正确率很高(相邻性刺激: 91.1%; 相 似性刺激: 92.3%). 对相邻性刺激的反应比对相似性 刺激的反应稍快(505±33.2 vs 512±34.6 ms,  $F_{(1,15)} =$ 5.26, P < 0.04). 对左视野刺激的反应比对右视野刺 激的反应快(505±34.8 vs 511±33.4 ms,  $F_{(1,15)} = 12.9$ , P < 0.003),对下视野刺激的反应比对上视野刺激的反 应快(506±34.1 vs 511±34.1 ms,  $F_{(1,15)} = 6.43$ , P < 0.02).

#### 2.2 ERP 数据

在中央顶枕区记录的 ERPs 显示, 上视野刺激在 70 ms 时诱发出 C1, 在 90~130 ms 时诱发出 P1, 随后 在 100~200 ms 时出现 N1. 对下视野刺激, C1 的极性 出现反转并且伴随着 N1(图 2 和 3). 在外侧枕颞区记 录的 ERPs 包含初始的 P1 成分及随后的 N1.

对平均波幅进行的 ANOVAs 分析表明, 在相邻 性知觉组织条件下, 枕顶区电极在 60~80 ms 有显著 的知觉组织主效应( $F_{(115)} = 5.59, P < 0.03$ ). 相对于一 致性刺激,呈现于上视野的相邻性刺激所诱发的负 极性的 C1 波幅较小(负极性减弱); 而呈现于下视野 的相邻性刺激所诱发的正极性的 C1 波幅较大(正极 性增强). 上视野刺激的知觉组织效应比下视野刺激 更强( $F_{(1,15)} = 25.6, P < 0.001$ ). 而且,这种上下视野知 觉组织效应的不对称性在右视野要比左视野更强 (F<sub>(1,15)</sub> = 32.9, P < 0.001). 在 P1 及 N1 时间段内未发 现显著的知觉组织效应. 然而, 在刺激视野对侧的电 极中记录到的 P1 和 N1 波幅要比在其同侧的电极中记





(a) 在枕顶叶电极(POz)记录到的由一致性刺激及知觉组织刺激诱发的 ERPs. (b) 通过一致性刺激在 60~80 ms 时间段内产生的 ERPs 平均波形计 算出来的电压地形图,下视野刺激诱发出的正极性 C1 焦点分布于刺激所在视野的对侧,而这种偏侧效应对于由上视野刺激诱发出的负极性 C1 较弱. Uniform 为一致性刺激; proximity 为相邻性刺激; similarity 为相似性刺激; upper left 为左上视野; upper right 为右上视野; lower left 为左 下视野; lower right 为右下视野(下同)



(a) 在左侧枕叶电极(P7)记录到的由一致性刺激及知觉组织刺激诱发的 ERPs. (b) 通过一致性刺激在 80~100 ms 时间段内产生的 ERPs 平均波形 计算出来的电压地形图, P1 在刺激所在视野的对侧枕区表现出最大波幅



图 4 偶极子模型表明产生 C1 成分的源

C1在 60~80 ms 的最优拟合偶极子定位于距状裂皮层,显示于一个被试的 MR 图像中.偶极子的朝向随刺激位置系统变化.对于上视野刺激来说, 偶极子的正极指向脑内;而对于下视野的刺激来说,算正极指向脑外 觉组织条件下, C1 时间段(60~80 ms)内未发现显著的 知觉组织效应( $F_{(1,15)}$  = 3.05, P > 0.09). 但是在 60~80 ms 知觉组织与上下视野有显著的交互作用( $F_{(1,15)}$  = 25.5, P < 0.001),提示在相似性知觉组织条件下,上视野刺 激比下视野刺激有更强的知觉组织效应.

从电压地形图可以看出, 上视野刺激诱发的 C1 在枕顶区表现出负性焦点, 而下视野刺激诱发的 C1 在枕顶区表现出正性焦点. P1 成分在刺激呈现视野 的对侧枕颞区具有最大波幅, 但与刺激呈现视野 的对侧枕颞区具有最大波幅, 但与刺激呈现的上下 视野无关.通过基于真实头边界元模型的偶极子模 型来估计 60~80 ms 内的 C1 神经源.主成分分析(PCA) 表明, 在这个时间段中, 单个偶极子能够给所有位置 的刺激诱发的 C1 提供最好的解释.最佳 C1 偶极子定 位于距状裂, 其 Talairah 坐标为 *x*, *y*, *z* 分别为–11, –76, –0.3 (右上视野); 7, –72, 14 (左上视野); 23, –78, –6 (左下视野)和 7, –71, –6 (右下视野) (图 4), 其拟合度 分别为 94% (右上视野), 86% (左上视野), 85% (左下 视野)及 86% (右下视野).

3 讨论

本研究表明,无论是一致性刺激还是知觉组织 刺激都能够在刺激呈现后 60~90 ms诱发一个ERPs早 成分. 该成分在枕顶区波幅最大, 并且对于上视野刺 激,其极性为负,而对于下视野刺激,其极性为正. 根据以往的研究,我们可以认为记录到的这个ERP早 成分就是C1<sup>191</sup>. 偶极子模型将 60~80 ms的C1 成分定 位于距状裂附近,表明这个早期的ERP波形可能源自 于初级视皮层. 然而, 根据初级视皮层的交叉模型[12], 呈现于上下视野的刺激会分别诱发距状裂下部和上 部的皮层活动.因此,我们所得到偶极子定位与根据 该模型预测的位置并不完全一致. 另外, 下视野刺激 的偶极子定位较之上视野刺激要差,这可能是因为 我们估计出的偶极子模型信噪比较低的缘故.我们 的结果并不完全符合初级视皮层交叉模型的预测, 可能的原因是由于下视野C1成分与P1的早成分有重 叠. 由于P1 成分的源要比C1 成分的源低(P1 的电压 地形图),在 60~80 ms时间段内我们得出的偶极子可 能反映了C1 与P1 的早成分的共同作用. 这两种成分 的结合导致得出的偶极子位置比实际的C1 源要更低 一些.

相对于一致性刺激来说,相邻性刺激诱发的C1 波幅在上视野更小(负性减弱),而在下视野更大(正 性增强).因此,无论刺激呈现在上视野还是下视野, 相邻性知觉组织都能够对C1 波幅产生正性的调制, 而不仅仅是简单地使C1 的波幅增大.这与先前的 ERP实验结果是一致的<sup>[6,7]</sup>.本实验作为先前工作的 一个补充,通过验证相邻性知觉组织能够对初级视 皮层的活动进行调制为说明知觉组织的神经基础提 供了ERPs证据.人类的知觉组织过程最早在初级视 皮层区域就产生相关的激活.与此一致,在猴子实验 中发现V1 中的神经元反应会受到其感受野内外的刺 激知觉组织加工中都会有初级视皮层的参与.然而, C1 的知觉组织效应的显著性仅表现于相邻性刺激, 而没有表现于相似性刺激.这表明,与相似性相比, 相邻性因素在初级视皮层能够产生更强的知觉组织, 这也许是对相邻性刺激的反应要比对相似性刺激的 反应要快的原因<sup>[4,5]</sup>.

另外,我们发现C1 的知觉组织效应在上视野要 比在下视野更强.先前的假设认为下视野的加工更 注重于整体性并且与个体邻近空间的操作有关;而 上视野的加工主要是针对于局部元素并且是与指向 观察者外部空间的知觉搜索及再认机制有关<sup>1131</sup>.如 果知觉组织反应对刺激的整体特征的加工,那么我 们的结果与上述假设是不相符的,其生态学意义仍 然不清楚.

不同于C1 成分, 在外侧枕区呈现最大波幅的P1 成分以及随后的N1 成分都不受对局部元素的知觉组 织加工的影响.因此, C1 的知觉组织效应反映了靠近 于距状裂区域的特定视觉皮层对于知觉组织的贡献. 而产生P1 的纹外皮层<sup>[9,10]</sup>, 可能在知觉组织过程中并 不起重要的作用.

致谢 本工作为国家自然科学基金(批准号: 30225026)和 国家重大基础研究前期研究专项(批准号: 2002CCA01000) 资助项目.

参考 文献

- Lamy D, Tsal Y. On the status of location in visual attention. European Journal of Cognitive Psychology, 2001, 13: 305~402
- 2 Vecera P V, Behrmann M. Attention and unit formation: A biased competition account of object-based attention. In: Shipley T F, Kellman P J, eds. From Fragments to Objects—Segmentatin and Grouping in Vision. London: Elsevier, 2001. 145~182
- 3 Sugita Y. Grouping of image fragments in primary visual cortex. Nature, 1999, 401: 269~272[DOI]
- 4 Han S, Humphreys G W. Interactions between perceptual organization based on Gestalt laws and those based on hierarchical processing. Perception & Psychophysics, 1999, 61: 1287~1298

- 5 Han S, Humphreys G W, Chen L. Parallel and competitive processes in hierarchical analysis: Perceptual grouping and encoding of closure. Journal of Experimental Psychology: Human Perception Performance, 1999, 25: 1411~1432[DOI]
- 6 Han S, Song Y, Ding Y, et al. Neural substrates for visual perceptual grouping in human, Psychophysiology, 2001, 38: 926~935
- Han S, Ding Y, Song Y. Neural mechanisms of perceptual grouping in humans as revealed by high density event related potentials. Neuroscience Letters, 2002, 319: 29~32[DOI]
- 8 Kourtzi Z, Tolias A S, Altmann C F, et al. Integration of local features into global shapes: Monkey and human fMRI studies. Neuron, 2003, 37: 333~346
- 9 Clark V P, Fan S, Hillyard S A. Identification of early visual

evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. Human Brain Mapping, 1995, 2: 170~187

- 10 Noesselt T, Hillyard S A, Woldorff M G, et al. Delayed striate cortical activation during spatial attention. Neuron, 2002, 35: 575~587
- 11 Talairach J, Tournoux P. Co-Planar stereotaxic atlas of the human brain. New York: Thieme, 1998
- 12 Holmes G. The organization of the visual cortex in man, Proceedings of Royal Society London [Biology], 1945, 132: 348~361
- 13 Previc F H. Functional specialization in the lower and upper visual fields in humans: Its ecological origins and neurophysiological implications. Behavior and Brain Science, 1990, 13: 519~575

(2004-01-05 收稿, 2004-03-01 收修改稿)