

V1 和 V2 层环路的上下层敏感性联系：感知分组、注意力和方向对比的统一模型

Context-sensitive binding by the laminar circuits of V1 and V2:

A unified model of perceptual grouping, attention, and
orientation contrast

Rajeev D.S. Raizada and Stephen Grossberg

Department of Cognitive and Neural Systems, Boston University, USA

accepted: August 2001 by Visual Cognition

(translated by zang jie)

摘要：一个详细的神经模型展示了视觉皮层区域 V1 和 V2 的层流电路如何实现上下层敏感的绑定过程，例如感知分组和注意力。该模型提出了特定的层流回路如何允许视觉皮层神经元的反应不仅由其经典感受野内的刺激决定，而且还受到超经典环境中刺激的强烈影响。这种上下文敏感的视觉处理可以极大地增强对视觉场景的分析，尤其是那些包含低对比度、部分遮挡或被干扰物拥挤的目标的场景。我们展示了前馈、反馈和水平电路的交互如何使用共享的层流电路同时实现多种类型的上下层处理。特别是，我们提出了计算机模拟，表明自上而下的注意力和前注意感知分组是视觉绑定的两个基本过程，如何相互作用，注意力增强选择性地沿着真实和虚幻轮廓的分组传播，从而展示如何注意可以选择性地增强对象表示。这些模拟还说明了注意力如何对低对比度刺激产生比对高对比度刺激更强的促进作用，以及如何从方向对比度中弹出。该模型为皮质层提出的特定功能作用允许做出几个可测试的神经生理学预测。此处呈现的结果仅模拟成人皮质结构的边界分组系统。然而，我们也讨论了如何这种模式有利于一个较大的神经理论的愿景是表明如何皮层内和皮层间反馈帮助中的这些稳定发展和学习皮层电路。尽管反馈起着关键作用，但响应明确的信息，仍可能进行快速前馈处理。模型电路能够快速同步，但先前事件的上下文敏感持久性会影响同步的发展方式。尽管这些结果集中在斑点间皮层处理流如何控制边界分组和注意力上，斑点皮层处理流的相关建模表明了可见表面是如何形成的，而运动流的建模表明了对风景变化的瞬态响应如何控制长时间的范围明显的运动，也吸引空间注意力。

1、引言：视觉皮层中的上下层效果和联系

本文继续开发神经模型，旨在统一解释视觉皮层区域 V1 和 V2 的层流回路如何与 LGN 相互作用以控制皮层发育、学习、感知分组和注意力（Grossberg, 1999a; Grossberg, Mingolla 和 Ross, 1997 年; Grossberg 和 Raizada, 2000 年; Grossberg 和 Williamson, 2001 年; Ross, Mingolla 和 Grossberg, 2000 年）。特别是，该模型已经开始阐明前注意和注意感知机制如何在视觉皮层的层流回路中密切相关，特别是自下而上、自上而下和水平的皮层连接如何在皮层内相互作用。为此，我们定量地模拟了有关视觉轮廓处理，对比敏感分组和注意以说明模型的预测能力的多种现象。在这方面，人们早就知道，神经元对其经典感受野 (CRF) 内刺激的反应会受到周围外部刺激的强烈影响（例如，Blakemore & Tobin, 1972; Maffei & Fiorentini, 1976; Nelson & 弗罗斯特 (Frost, 1978)）。然而，直到最近，这些上下文效果对现实世界视觉处理的功能重要性才得到广泛认可（例如，Allman, Miezin, & McGuinness, 1985; Gilbert & Wiesel, 1990; Grossberg, 1994; Grossberg & Mingolla, 1985; Kapadia, Ito, Gilbert, & Westheimer, 1995; Knierim & Van Essen, 1992; Lamme, 1998; Polat, Mizobe, Pettet, Kasamatsu, & Norcia, 1998; Sillito, Grieve, Jones, Cudeiro, & Davis, 1999; Sugita, 1999; von der Heydt, Peterhans, & Baumgartner, 1984)。

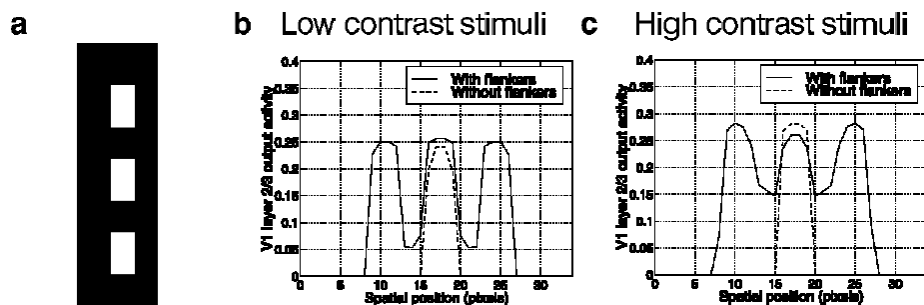


图 1. 初级视觉皮层中对比度依赖的 t 感知分组, 显示共线侧翼如何在低刺激对比度下具有净促进作用, 但在高对比度下“交叉”成为净抑制。(a) Kapadia 等人使用的那种刺激示例。(1998 年), 由三个相等对比度的条组成: 一个中心目标条和两个共线的侧翼。此处显示的图像是呈现给模型网络的实际刺激。(b) 模型中 V1 层 2/3 神经活动的横截面, 响应低对比度条形刺激。实线显示了当目标和侧翼同时出现时的活动, 对每个条的响应对应于横截面中活动的“驼峰”。高于阈值的层 2/3 组在共线条之间形成, 如填充条间空间的非零活动区域所示。虚线显示了对中央目标条的神经反应, 没有任何侧翼。可以看出, 当侧翼存在时, 目标条会引发更多活动, 这表明分组在这种低刺激对比度下具有净促进作用。(c) 与 (b) 中相同的一组 V1 层 2/3 横截面, 但现在所有三个条都以高对比度呈现。条形之间形成了强烈的高于阈值的共线分组, 但侧翼对目标的净效应仍然是抑制性的。通过“净抑制”, 我们的意思是当侧翼存在时中枢刺激引起比侧翼不存在时更弱的反应, 而“净促进”则相反。因此, 图 (b) 中侧翼的净促进作用可以通过以下事实看出: 有侧翼的实线活动轨迹高于无侧翼的虚线。在 (c) 中, 这两条线的相对位置已经切换, 表明侧翼现在已经“越过”成为净抑制。

上下文效应的一个特别生动的例子是定向刺激的共线分组，它增强了对分组目标（Kapadia 等人，1995 年；Polat 和 Sagi，1993 年）和平滑轮廓（Field、Hayes 和 Hess，1993 年）的检测；Kovacs & Julesz, 1993），当诱导刺激也导致共线组两侧的亮度差异时，这也会引起幻觉轮廓的感知（Kanizsa, 1979）（Grossberg, 1994；Grossberg 和 Mingolla，1985 年）。心理物理学证据表明，分组发生时不需要自上而下的关注（Moore & Egeth, 1997）。检测目标特别需要感知分组机制被干扰物包围或对比度低的。皮层区域 V1 的最新神经生理学研究进一步说明了对比度与此类分组的相关性，该研究表明，上下文效应是与对比度相关的，共线侧翼有利于低对比度目标，而高对比度目标则受到压制，如图 1 所示（Kapadia、Westheimer 和 Gilbert，1998 年；Polat 等人，1998 年）。

自上而下的注意力也可以被视为一种上下文处理的形式，因为当目标被干扰物包围时它起着重要作用，但当目标单独呈现时，它的影响可能要小得多（De Weerd, Peralta, Desimone 和 Ungerleider，1999 年；Motter，1993 年）。在整个视觉皮层中都观察到了注意力效应，包括最近对 V1 中注意力的许多研究（例如，Brefczynski 和 DeYoe，1999 年；Ito 和 Gilbert，1999 年；Roelfsema、Lamme 和 Spekreijse，1998 年；Somers、Dale、Seiffert 和 Tootell，1999 年；渡边、佐佐木、尼尔森、泷野和三川，1998 年）。与共线分组一样，注意力在目标对比度较低时也具有最大的促进作用，如 De Weerd 等人的研究所示。

（1999 年；数据如图 2c 所示）。此外，注意力以重要的方式与其他上下文效果相互作用，尤其是分组：注意力可以沿着视觉分组传播（Davis & Driver，1997；He & Nakayama，1995），并且可以沿着真实和虚幻的轮廓传播（Moore, Yantis, & Vaughan, 1998；Roelfsema & Spekreijse, 1999），如图 4 和图 5 所示。 - 快速学习（Grossberg, 1980, 1999a, b；Grossberg & Williamson, 2001）。

另一个重要的上下文效应是方向对比，其中方向与其相邻元素不同的元素从背景中“弹出”。在 V1 中已经在心理物理学和神经生理学上观察到了这种影响（Knierim & Van Essen，1992；Nothdurft，1991；Nothdurft、Gallant 和 Van Essen，1999；Sillito 等，1995）。与分组一样，这种机制对于挑选出被干扰物包围的目标特别有用，如图 3 所示。

视觉绑定的过程与这些上下文过程密切相关；当视觉场景杂乱无章时，也是最需要的。实际上，当显示器中只有单个视觉元素时，就不会出现绑定问题。因此，许多关于绑定的实验研究都集中在先前讨论的影响上，尤其是分组和注意力（最近的评论，参见 Gray，1999，关于绑定和格式塔分组之间的关系，以及 Reynolds & Desimone，1999，以及 Treisman，1999 年，关于约束力和注意力）。

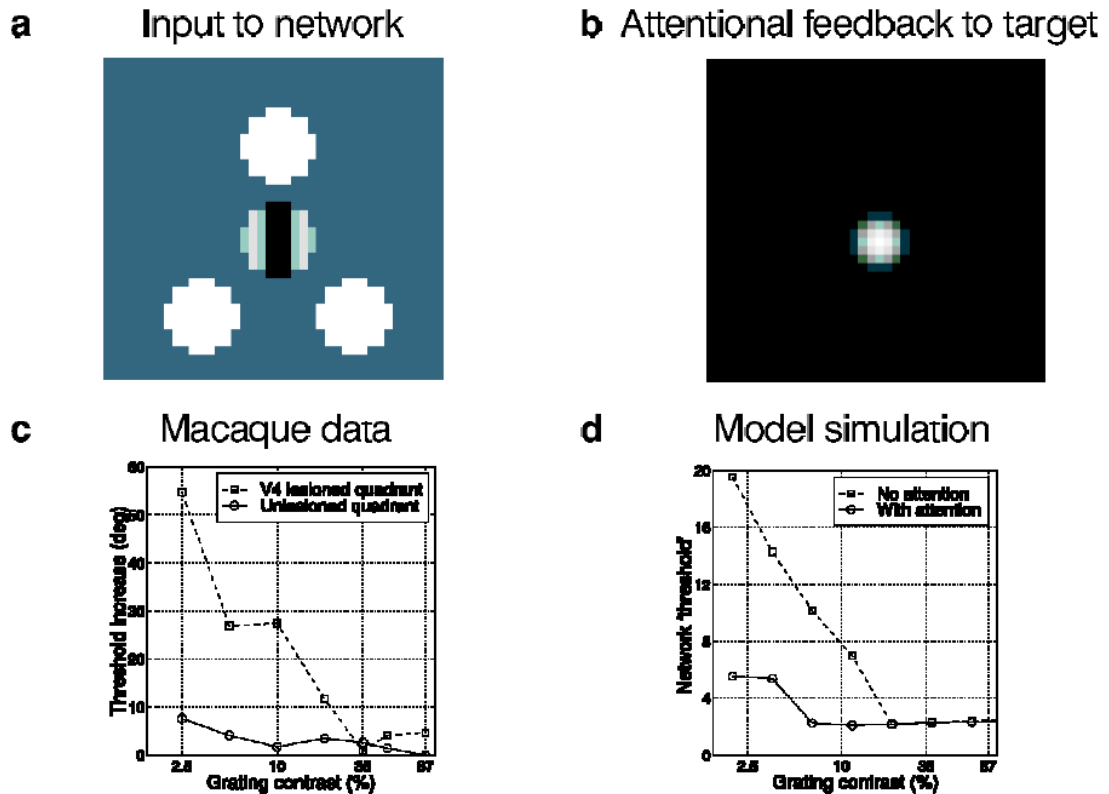


图 2. 注意力对低对比度刺激的促进作用比高对比度刺激更强，如 De Weerd 等人的研究所示。(1999) 及其模型的模拟。(a) De Weerd 等人使用的那种刺激示例，包括一个由三个分散盘包围的可变对比度定向光栅。此处显示的图像是呈现给模型网络的实际刺激。(b) 模型中指向目标光栅位置的注意力反馈，简单地作为皮质皮质反馈活动的漫反射高斯实现。(c) 来自猕猴研究的数据，经 De Weerd 等人许可复制。(1999 年，图 3b)。带圆圈的实线显示了当目标和干扰物出现在未受损的视觉象限时猴子的方向辨别阈值，因此具有完整的自上而下的注意力。在所有条件下的任务性能都非常好，即使目标光栅的对比度非常低。带方块的虚线表明，当刺激呈现在 V4 已受损的视觉象限时，因此削弱了自上而下的注意力，任务性能在高光栅对比度下仍然良好，但随着对比度的降低而显著下降。因此，自上而下的注意力对低对比度刺激的影响更大。(d) De Weerd 等人的模型模拟。数据。在该模型中，注意力可以简单地打开和关闭，而不必损伤任何更高级别的皮质区域。事实上，这些更高的任务编码区域，大概在前额叶和下颞叶皮层，在目前的模型中没有被模拟，它只考虑了 V1 和 V2。因此，通过在仿真计算机程序中指定目标高斯坐标，而不是通过模拟的较高皮质区域进行操纵，将注意力高斯定位在目标光栅上方。网络的“行为阈值”被简单地操作为 V1 层 2/3 导向活动的倒数，因为这些是将有关光栅方向的信息向前传递到更高区域的单元。

关于结合的神经过程的讨论通常有些模糊。在本文中，我们将尝试通过为两个视觉过程（即注意力和分组）提出特定的和可测试的神经生理学基质来解决这个问题，这两个视觉过程是结合的基础。特别是，我们建议在 V1 和 V2 中使用详细的层流电路来实现这些过程，并提出它们可以相互交互以及与其他视觉上下文机制交互的方式。将展示来自该架构的神经网络实现的计算机模拟，展示所提议方案的可行性并说明其操作的细节。虽然这里提出的模型主要集中在绑定的

空间方面，而不是与时间现象（如神经同步）的可能关系，但其他地方已经表明，该模型的变体能够在两个过程中快速同步它们的紧急状态。知觉分组和注意力集中；参见 Grossberg 和 Grunewald（1997）和 Grossberg and Somers（1991）。本模型还解决了视觉绑定的一个重要但经常被忽视的方面——信息如何分布在不同的皮层区域以及同一区域内的不同皮层层的问题，可以绑定在一起。我们建议皮质间和皮质内反馈的特定机制，允许皮质的不同层和区域相互影响甚至同步它们的视觉处理。另一方面，我们的结果还说明了如果视觉刺激足够明确，那么通过皮层非常快速的自下而上的信息扫描就足够了。

同时进行不同类型的上下文处理：皮层和皮层模型的前注意/注意接口问题

前面提到的神经生理学研究提供了令人信服的证据，即在同一个皮质区域（即 V1 和 V2）中，前瞻性知觉分组和自上而下的视觉注意过程并存。

我们想争辩说，大脑皮层在相同的大脑区域内同时执行这些不同的上下文过程的能力是一项比广泛认可的更重要的功能壮举。特别是，尽管单独考虑执行注意力和感知分组（如幻觉轮廓分组）的单个任务可能相对容易处理，但在同一个皮层回路中同时执行这两个过程的任务提出了区分前注意的困难问题。从注意力，外在和内在：皮层必须能够区分传达环境中物体信息的活动与纯粹由于自上而下的皮层处理而产生的活动之间的区别。

需要注意的是，这个问题如下：自上而下的注意可以增强已经活跃的细胞的放电，但是如果它在没有任何自下而上的视网膜输入的情况下产生阈值以上的活性，那么大脑会有产生幻觉的危险——V1 和 V2 中的活动无论是何种引起的，都会传递到更高的区域，而这些更高的区域将无法区分内部和外部产生的信号。事实上，其他地方已经提出了这一过程的中断如何导致幻觉，例如在精神分裂症的阳性症状期间（Grossberg, 2000）。

四种可能的机制似乎都可以为该问题提供合理的解决方案。然而，我们会争辩说它们都失败了，必须使用利用皮质层状结构的更微妙的解决方案。首先，皮层似乎可以确保自上而下的注意力本身不会产生超过阈值的活动，只要保持注意力反馈非常弱即可。然而，许多生理学研究表明，注意力可以在视觉皮层中发挥极其强大的作用，例如将 MST 细胞的活性调节 113% (Treue & Maunsell, 1996)。除了具有很强的促进作用外，注意力还具有很强的抑制作用，即使神经元的感受野包含刺激物，否则会引起最佳反应，从而导致神经元反应微弱（Reynolds, Chelazzi, & Desimone, 1999）。

其他计算模型经常采用的第二种可能性是使自上而下的反馈对皮层放电具有纯粹的乘法效应（例如，Neumann & Sepp, 1999），例如通过让反馈专门作用于 NMDA 通道，该通道打开仅当突触后细胞处于活动状态时（例如，Lumer、

Edelman 和 Tononi, 1997)。这将确保只有已经存在的活动才能得到加强。然而, 这种可能性并不能解释前面提到的注意力可以是抑制性的, 也可以是促进性的。特别是, 有心理物理学和神经生理学证据表明, 注意力具有促进中心和抑制性的外环绕形式 (Caputo & Guerra, 1998; Downing, 1998; Mounts, 2000; Smith, Singh, & Greenlee, 2000; Vanduffell, Tootell, & Organ, 2000)。此外, 有证据表明皮质皮质反馈轴突同时作用于非 NMDA 和 NMDA 通道 (Cauler & Connors, 1994)。

解决前注意/注意接口问题的第三种可能方法是, 如果皮层执行简单的规则, 即只允许那些 CRF 包含视觉刺激的细胞处于活动状态。然而, 在这里同时实现多种类型的上下文处理的功能困难开始变得明显。对 Kanizsa 型幻觉轮廓做出反应的神经元不遵守这种可能的规则。这样的神经元在其 CRF 中没有任何视觉刺激的情况下给出高于阈值的反应, 并且已知存在于 V2 (Peterhans & von der Heydt, 1989; von der Heydt et al., 1984) 中, 也可能存在于 V1 (Nguyen & 李, 1999)。在 V1 中也发现了对偏移光栅引起的虚幻轮廓的响应 (Grosf, Shapley, & Hawken 1993; Redies, Crook, & Creutzfeldt, 1986; Sheth, Sharma, Rao, & Sur, 1996)。尽管对这种刺激作出反应的神经元的感受野并不完全是空的, 但由于它们包含行尾, 因此它们不包含任何与虚幻轮廓本身具有相同方向的刺激。

因此, 皮层面临着确保自上而下的注意力只能对自下而上的刺激产生调节作用的问题, 即使像虚幻轮廓这样的分组可以在不接受自下而上输入的位置产生超阈值响应。那么, 第四种可能的解决方案可能只是确保在皮层处理中将注意力和知觉分组牢固地分开。然而, 正如前面提到的和图 4 和图 5 所示, 存在神经生理学和心理物理学证据表明注意力实际上沿着真实和虚幻的轮廓分组传播 (He & Nakayama, 1995; Moore 等, 1998; Roelfsema 等, 1998; Roelfsema & Spekreijse, 1999)。因此, 注意力和分组在同一神经回路内紧密相连。这就是我们将其称为接口问题的原因。那么, 它们是如何在适当设计的皮层界面上产生不同的, 甚至明显矛盾的特性的?

Moore 等人的实验。(1998) 提供了一个特别优雅的证明, 注意力可以沿着虚幻的轮廓流动。他们向受试者展示了两个“吃豆子”刺激, 它们共同诱导了一个虚幻的 Kanizsa 矩形。也就是说, 两个 pacmen 被视网膜上未受刺激的空间隔开, 但由于连接它们的虚幻轮廓而被认为共同形成了一个单一的物体。Moore 等。然后通过短暂闪烁其中一个 pacmen 来提示对幻觉条的一端的注意, 并发现对出现在条另一端的探针刺激的反应时间有所改善, 表明注意力的速度增强效应已经扩散从虚幻轮廓的一侧到另一侧。在虚幻轮廓被阻止但刺激的所有其他方面保持不变的控制条件下, 反应时间优势现在仅限于提示的吃豆诱导器。因此,

当且仅当它们已经被预先形成的虚幻轮廓分组连接起来时，注意力才能够扩散到视网膜上未受刺激的空间，将 *pacmen* 分开。因为注意力并没有创造任何新的分组，而只是增强了诱导物已经形成的分组，所以它的前注意/注意界面约束保持不变。

那么，假设以上针对注意力/注意力界面问题考虑的候选解决方案全部失败，那么皮质如何成功？皮质确实成功解决了这个问题，这一事实可以从自上而下注意和前注意感知分组的两个关键上下文效应在 V1 和 V2 内的共存和相互作用中得到证明。我们建议，皮质如何整合这些不同且看似相互冲突的任务的问题必须通过任何描述性足够的上下文处理计算模型来解决。

我们现在提出了 V1 和 V2 的神经模型，该模型使用皮质层流设计的已知特性提出了针对该问题的特定解决方案，并在计算机模拟中显示了注意力、感知分组和方向对比的上下文效应如何同时存在实施的。该模型建立在并扩展了 Grossberg (1999a)、Grossberg 等人的先前工作的基础上。(1997) 以及 Grossberg 和 Raizada (2000)。

2、模型神经网络

本模型的层流结构由两个基本构建块构成：从第 6 层运行到第 4 层的中心外环绕电路，以及第 2/3 层的内在水平连接，它执行共线集成和感知分组。这两个子电路中的每一个都赋予了它明确的功能角色，并由具有经验确定的连通性和生理特性的模型神经元构建而成，如表 1 所示。V1 和 V2，如图 6 所示，形成了一个皮层网络，其特性可以从功能性子电路的相互作用中理解，但其行为比单独采取的任何子电路的行为要丰富得多。

模型中的注意力由一种我们称为折叠反馈的新机制介导(Grossberg, 1999a)，由此来自较高皮层区域以及 V1 超颗粒层的信号向下传递到 V1 层 6，然后“折叠”回前馈流通过第 6 层 @ 4 层中心外环绕路径（图 6b），从而以中心外环绕形式给予注意力，增强注意刺激并抑制那些被忽略的刺激。

该模型的一个关键预测是 6 @ 4 路径的中心是调节性的（或启动，或亚阈值），这与第 6 层刺激引起的第 4 层 EPSP 比刺激引起的 EPSP 弱得多的发现一致。LGN 轴突或相邻第 4 层位点的轴突 (Stratford, Tarczy-Hornoch, Martin, Bannister, & Jack, 1996)，并且双眼第 6 层神经元突触到两种眼睛类型的单眼第 4 层细胞上，而不会减少这些细胞的事实。单眼性（卡拉威，1998 年，第 56 页）。我们建议通过重叠和更广泛的外环绕将中心激发抑制为调制。因此，尽管中心激励是弱的，但是非环绕抑制的抑制效果可能是强的。因为注意力兴奋通过 6 @ 4 路径，它继承了这条路径的特性：中心注意力是调节性的，能够增强现有活动，但在没有视觉输入的情况下只能略微提高神经元的基线放电率

(Luck, Chelazzi, Hillyard, & Desimone, 1997), 但非环绕可以强烈选择对抗无人照管的刺激。如果第 6 层刺激可以产生第 4 层中的弱超阈值兴奋反应, 只要这些反应满足关键条件, 即它们太弱而不能导致水平连接内发生超阈值分组, 则该模型仍将得到支持 2/3 层。

如表 1 所示, 来自较高皮层的反馈可以通过多种途径到达 V1 第 6 层。图 6b 说明了反馈信号进入第 1 层的途径, 其中大部分 V2 反馈轴突终止 (Rockland & Virga, 1989), 然后刺激第 5 层锥体细胞的顶端树突, 其轴突将侧枝细胞发送到第 6 层 (Gilbert & Wiesel, 1979; Lund & Boothe, 1975), 在那里注意力信号被“折叠”回第 6 层 4 个中心外环绕声。猴子 V2 的可逆失活研究表明, 从 V2 到 V1 的反馈确实具有中心外环绕形式 (Bullier 等, 1996), 此外, 通过切断 V2 反馈, 激活减少最多的 V1 层是第 6 层 (Sandell & Schiller, 1982)。

我们建议也使用折叠反馈机制来帮助选择最终的第 2/3 层分组。如果进入大脑的视觉信息是明确的, 那么原则上, 正确的分组可能是由于第 2/3 层水平连接的第一次传入激活波而形成的。但是, 响应具有多种分组可能性的场景或图像, 可能需要修剪在第 2/3 层中形成的初始分组以选择正确的分组。就像来自高级皮层的注意力信号一样, 在第 2/3 层开始形成的分组也反馈到 6@4 路径(图 6c), 以通过中心的 6@4 增强它们在第 4 层中的位置, 并且通过 6@4 环绕声抑制对其他分组的输入。猕猴 V1 中存在直接的第 2/3 层 @ 6 层连接, 以及通过第 5 层的间接路由(表 1)。通过第 2/3 层 @ 6 @ 4 @ 2/3 层反馈, 第 2/3 层分组之间的这种竞争会导致选择最强的分组, 同时抑制较弱的分组、未分组的干扰项和噪音。层间反馈还将皮质层结合在一起形成功能柱。

注意力和感知分组共享增强弱刺激和抑制来自附近竞争对手输入的信号的特性的事实因此可以通过两个过程共享 6@4 折叠反馈路径的假设来简洁地解释。这种层状结构还解决了前面描述的 pre-attention-attention 接口问题, 因为尽管它们具有共同的属性并且在 V1 和 V2 中并排共存, 但是在没有自下而上的视觉刺激的视觉空间部分中, 注意力和分组的行为却大不相同。阈值以上的边界分组可以在没有自底向上支持的区域(例如, 虚幻的轮廓)上形成。这些分组在第 2/3 层中形成。然而, 自上而下的注意力信号进入第 2/3 层的唯一方法是首先通过一个通路, 在该通路中, 重叠的兴奋和抑制的平衡将注意力反馈抑制为亚阈值或启动。因此, attention 只能调制第 2/3 层, 而不能自行引起高于阈值的激活, 从而解决其内部/外部问题。

在 Grossberg 和 Raizada (2000) 提出的该模型的早期版本中, 注意力可以进入第 2/3 层的唯一途径是前面所述的折叠反馈层 6@4@2/3 电路。由于来自较高皮

质区域的大多数反馈轴突终止于 V1 第 1 层 (Rockland & Virga, 1989), 我们还讨论了注意信号可以通过刺激第 2 层的第 1 层顶端树突更直接地调节第 2/3 层的可能性。3 个金字塔。Lund 和 Wu (1997) 表明第 2/3 层猕猴 V1 中存在抑制性中间神经元, 第 1 层中也有树突。因此, 我们认为可能还存在激发和抑制的平衡, 保持这种直接进入第 2/3 层调制或亚阈值的注意力路径, 就像第 6 层 $\textcircled{4}$ 外环绕与中央 6 $\textcircled{4}$ 重叠并平衡。除了之前的这篇论文, 我们现在已经在当前的模拟中实现了这些连接 (参见附录中的方程 20 和 21)。正如稍后将讨论的, 包含这些解剖连接的扩展模型仍然能够在第 2/3 层内保持自上而下反馈的促进作用, 纯粹是调节性的。

活动是亚阈值或调节性的概念在模型方程中给出了一个简单的实例: 低于固定值 G 的第 2/3 层活动不会从该层中的细胞产生任何输出。当输入活动开始超过 G 时, 输出开始以相同的速率从零攀升, 如等式 13 (见附录) 中所述。在 V1 和 V2 中, 对于所有执行的模拟, G 均固定为 0.2。因为这个第 2/3 层信号函数是连续的, 并且输出与输入相同的增益, 所以如果 G 改变, 网络的行为会连续且可预测地改变: 较小的值倾向于允许形成更强的第 2/3 层双极分组, 对于示例允许 V1 分组跨越比其他分组稍大的视觉差距。较大的值会略微削弱分组, 并意味着需要更大的自上而下的注意信号来影响确实形成的分组。

我们还在另一个方面扩展了 Grossberg 和 Raizada (2000) 中提出的模型的网络动态。在该研究中, 我们展示了该模型如何模拟 Polat 等人的发现。 (1998) 猫 V1 中的神经元对低对比度目标 Gabor 刺激做出反应, 由于共线的侧翼 Gabor 斑块的存在而得到了促进, 但是当目标是高对比度时, 侧翼的效果“交叉”到被净抑制。Grossberg 和 Raizada (2000) 论文中的模拟表明, 侧翼元素之间的远程 V2 分组反馈了一个亚阈值素数到中心目标 Gabor 的 V1 位置, 通过将其提高到阈值以上来促进它在低-对比。然而, 从侧翼分流 6 $\textcircled{4}$ 抑制也对神经对目标的反应产生分裂影响, 降低了它们的增益并导致侧翼的净效应在高目标对比度下受到抑制。因此, 该模拟显示了对比度依赖的感知分组如何作为网络行为的结果出现, 而无需考虑对比度对单个兴奋性和抑制性神经元的可能不同影响。

然而, 大量的神经生理学证据表明, 在高刺激对比度下, 抑制开始占主导地位, 这是多种因素的综合结果: 抑制性中间神经元在高对比度下比兴奋性锥体细胞具有更高的增益 (McCormick、Connors、Lighthall 和 Prince, 1985), 抑制性突触的抑制作用低于兴奋性突触 (Varela, Song, Turrigiano, & Nelson, 1999), 从抑制性中间神经元到锥体的突触实际上是积极促进的 (Markram, Wang, & Tsodyks, 1998; Reyes et al., 1998 年; 汤姆森, 1997 年)。这种突触前和突触后因素的复杂混合无法完全捕获, 除非使现有模型非常复杂。我们通过将群体抑制活性传递

给 S 形信号函数来近似对抑制的总净效应，如等式 16 和 17 所示（见附录）。这种信号函数从低值开始，然后随着更高的对比度刺激导致更高水平的抑制激活而迅速增加。由于网络金字塔随着对比度的增加逐渐饱和，净效应是抑制开始占主导地位（参见 Grossberg, 1970; Grossberg & Kelly, 1999; Somers et al., 1998; Stemmler, Usher, & Niebur, 1995）。通过以这种方式扩展先前的模型，该模型可以捕获更广泛的对比敏感分组效果。一个例子是对 Kapadia 等人最近数据的模拟。（1998）如图 1 所示。

3、结果

这里介绍的模型捕获了视觉上下文处理的多个方面。以下模拟和解释说明了皮层的层状结构如何导致这种行为。

注意对低对比度刺激有更大的影响

正如引言中所述，当视觉目标由于被干扰物包围或对比度低而显著性低时，最需要自上而下的注意。因此，对注意力提供对低对比度目标的强烈提升在功能上是有利的，但在高对比度时具有相对较弱的效果。这正是 De Weerd 等人最近在猕猴行为研究中观察到的。（1999）。猴子的任务是辨别被干扰物包围的可变对比度光栅贴片的方向。这种刺激被呈现给模型网络，如图 2a 所示。德威德等人。将刺激置于未受损伤的视觉象限，或已对皮质区域 V4 或 TEO 造成损伤的象限，众所周知，这两个区域在视觉注意中都起着重要作用。他们的发现（如图 2c 所示）是，当目标光栅对比度较低时，这些注意力区域的缺失严重损害了猴子的表现，但当目标对比度较高时，影响相对较小。从图 2d 中可以看出，模型模拟产生了非常相似的行为。在这里，网络的“行为阈值”被简单地操作为响应垂直方向的 V1 层 2/3 细胞活动的倒数。由于该模型仅模拟 V1 和 V2，而不是前额叶皮层等较高区域（可能控制猕猴做出的行为反应），因此该网络实际上并没有“行为阈值”。然而，响应垂直方向的第 2/3 层神经元是将有关光栅方向的信息传递到更高区域的细胞。这些细胞的活动越大，传递的信息就越强，因此越容易辨别。由于高可辨别性将导致较低的行为阈值，反之亦然，因此在方程式中体现此过程的最简单方法是求倒数。不必损伤更高的皮质区域，我们可以简单地在模型中打开和关闭注意力；注意力被实现为指向目标位置的无定向皮层反馈的漫反射高斯分布。

在该模型中，注意力通过中心的第 6 层 @ 4 层以及通过直接注意力投射到第 2/3 层来增强目标的神经表征来帮助区分。它还抑制了干扰因素，这些干扰因素会落入注意力的第 6 层 @ 4 环绕声中。然而，仅这些事实不足以解释为什么注意力比高对比度目标更容易促进低对比度目标。这种行为源于两个密切相关

的网络现象：分流抑制和神经饱和。高对比度刺激会在它们自己的位置诱导强烈的 6×4 中心激发，但也会带来来自重叠的 6×4 外环绕的分裂分流抑制，从而降低它们自身的对比度增益。因此，较低的对比度刺激具有较高的增益，因此可以通过注意力得到更多的提升。类似地，神经饱和的简单事实意味着，远低于其最大速率的细胞可以通过注意力显着增强，但被高对比度刺激推近饱和的细胞则不能。

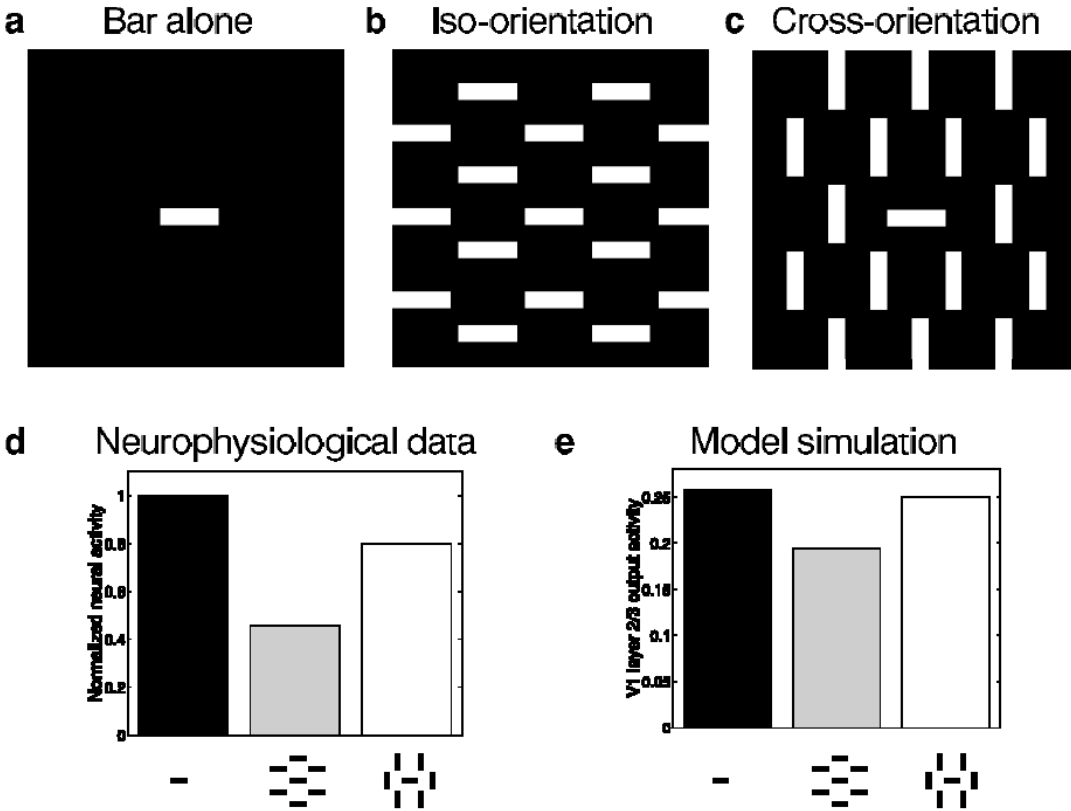


图 3. V1 和神经模型中的方向对比。(a-c) Knierim 和 Van Essen (1992) 使用的那种刺激。记录由孤立条引起的神经反应，然后与将同一条嵌入等向或交叉方向纹理环绕时的反应进行比较。此处显示的图像是呈现给模型网络的实际刺激。(d) 来自猕猴 V1 的神经生理学数据，经 Knierim 和 Van Essen 许可改编 (1992, 图 10)。x 轴上的图标表示所呈现的刺激分别属于 (a)、(b) 和 (c) 中所示的种类。可以看出，与单独呈现条形时相比，两种纹理环绕对神经活动都有抑制作用，但正交环绕产生的抑制较少。这与条形似乎从正交背景 d 但不是从等方向环绕“弹出”的感知效果一致。(e) 方向对比效应的模型模拟。从这里也可以看出，两种环绕声都具有净抑制效果，而横向环绕声的抑制作用较小。

方向对比

模型网络表现出的另一个重要的上下文效应是方向对比，其中嵌入正交定向纹理周围的刺激被视为“弹出”，而等方向周围的刺激则不会 (Knierim & Van Essen, 1992; Nothdurft, 1991; Northdurft 等, 1999; Sillito 等, 1995)。这种感知效应反映在 V1 神经元的活动中：虽然等向和交叉方向的环绕对孤立条的

神经反应具有净抑制作用，但交叉定向环绕的抑制作用明显较小（Knierim & Van 埃森，1992 年；数据见图 3d）。Knierim & Van Essen 使用的刺激类型示例如图 3a-c 所示。这些图像实际上是作为对模型网络的刺激呈现的。如图 3e 所示，模型 V1 神经元表现出相同的定性行为模式。对此的解释很简单，在模型中，第 6 层至第 4 层的等取向非环绕抑制作用比交叉取向抑制作用强。关键问题是：这种抑制是如何形成的？等向和交叉方向抑制投影场的相对强度不是手工指定的，而是在 Grossberg 和 Williamson (2001) 的发展层流模型中自组织的，该模型使用与当前模型相同的层流结构，但没有皮质皮质注意连接。在该模型的自组织发展过程中，突触跟踪呈现给网络的视觉输入的统计数据。这些输入包含视觉结构，尤其是直边，这会导致沿边长度定位的神经元之间存在等向相关性。抑制性突触跟踪这些等向相关性，结果是等向抑制比交叉方向的抑制更强。

注意力沿着真实和虚幻的轮廓流动

正如引言中所述，注意力沿着真实和虚幻的轮廓流动的能力对视觉皮层处理施加了重要的限制。注意力必须能够沿着已经预先注意活动的轮廓分组流动，但不能单独引起高于阈值的活动。注意力确实沿着分组流动的事实不仅仅是表观现象，而是早期视觉皮层中将空间注意力和基于对象的注意力结合起来的关键机制。特别是，注意力因此可以通过沿其边界传播来选择性地增强整个对象。

Grossberg 和 Raizada (2000) 模拟了 Roelfsema 等人的研究 (1998)，包括注意力增强的延迟时间过程，这是由注意力沿着曲线表示传播所需的时间引起的。在这里，我们更详细地展示了沿着真实或虚幻曲线的注意力空间分布，如图 4 和图 5 所示。在这两种情况下，指向线刺激一端的漫反射注意力反馈的高斯引起兴奋，而不仅仅是增强直接参与的位置，但也沿线的某些长度扩展，即使线在物理上不连续但被认为形成共线组（见图 5）。

这种注意力激发的横向传播是由 V1 和 V2 的第 2/3 层中的远程水平连接进行的。正如本节前面所述，后面有两条路径可以让注意力进入第 2/3 层。主要路径是注意力进入第 6 层，然后折回第 6 层 @ 4 层中心外环绕路径，其中中心激发和重叠的外环绕抑制之间的平衡确保了注意力然后可以进入第 2/3 层的增强纯粹是亚阈值。第二条路线是直接注意连接到第 2/3 层，如图 6e 所示，并在等式 20 和 21 中描述（见附录）。模型第 2/3 层包含抑制性中间神经元和兴奋性锥体细胞，以通过第 2/3 层水平连接和注意反馈突触来控制分组的形成，再次提供抑制性和促进性的平衡力，确保注意力增强保持亚阈值。虽然这个亚阈值信号本身不能完全激活第 2/3 层，但它仍然可以增强沿线刺激形成的预先形成的共线组，并且在虚线的情况下，跨越视网膜未受刺激的空间。请注意，在这两种情况下，由于神经活动的衰减，注意力增强随着距离注意力焦点的

距离而逐渐下降。由于在较高区域发现了更远距离的 2/3 层水平连接, V2 中随距离衰减的速率小于 V1 (Amir 等, 1993)。

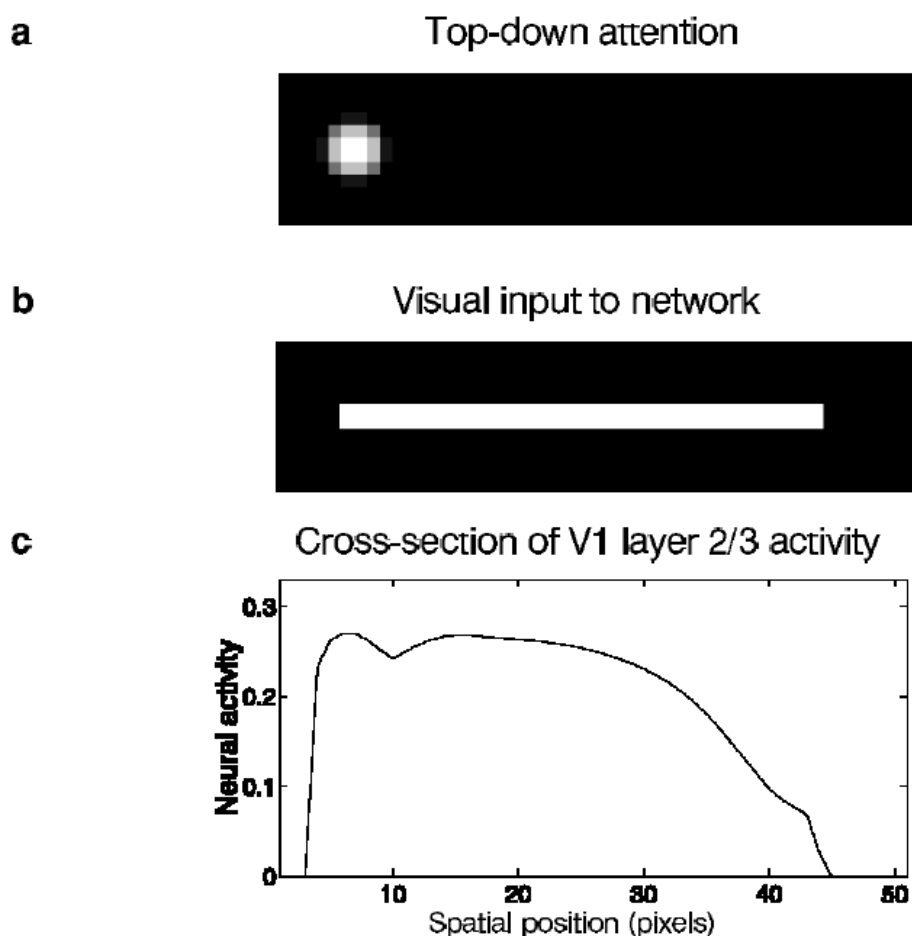


图 4. 注意力沿着神经模型 V1 中视觉边界的神经表征流动的演示。Roelfsema 等人在神经生理学上发现了类似的结果。(1998) 和 Roelfsema 和 Spekreijse (1999)。(a) 指向行尾的自上而下注意力的扩散高斯分布, (b), 作为模型网络的视觉输入呈现。(c) 线视觉刺激引起的 V1 层 2/3 活动的横截面, 注意力集中在最左端。注意力可以通过两种途径进入第 2/3 层, 这两种途径都通过兴奋和抑制的平衡呈现注意力增强亚阈值。在一种途径中, 注意力反馈传递到第 6 层, 被折叠回调制中心外环绕第 6 层 $\text{6} \rightarrow 4$ 路径, 然后向上传递到第 2/3 层。在第二条路线中, 注意力反馈到 V1 第 1 层, 在那里它被第 2/3 层锥体细胞的顶端树突收集, 也被第 2/3 层的抑制性中间神经元的树突及其胞体和轴突收集, 但是第 1 层中的树突 (Lund & Wu, 1997)。可以看出, 注意力增强了它所指向的一端, 但是这种增强沿着线的长度流动, 超出了注意力高斯本身的范围, 随着距离逐渐衰减。这种横向流动来自第 2/3 层锥体的远程水平轴突携带。最左端最大增强区域旁边的神经活动略有下降, 这是由于注意力也诱导的外环绕层 $6 \rightarrow 4$ 抑制。

对比敏感分组和抑制

情境效应可以是促进性的，也可以是抑制性的，这取决于刺激对比。特别是，共线侧翼对目标的影响可以“交叉”，从低对比度下的净兴奋到高对比度下的净抑制，或者当中心目标单独变化时（Polat 等人，1998 年），或者当目标和侧翼的对比度都不同时。正如本节前面所讨论的，几个突触前和突触后因素可能有助于在更高的刺激对比度下抑制对兴奋的支配作用，尽管单独的网络水平效应就足以解释 Polat 等人。（1998）数据，如我们之前的论文（Grossberg & Raizada, 2000）所示。

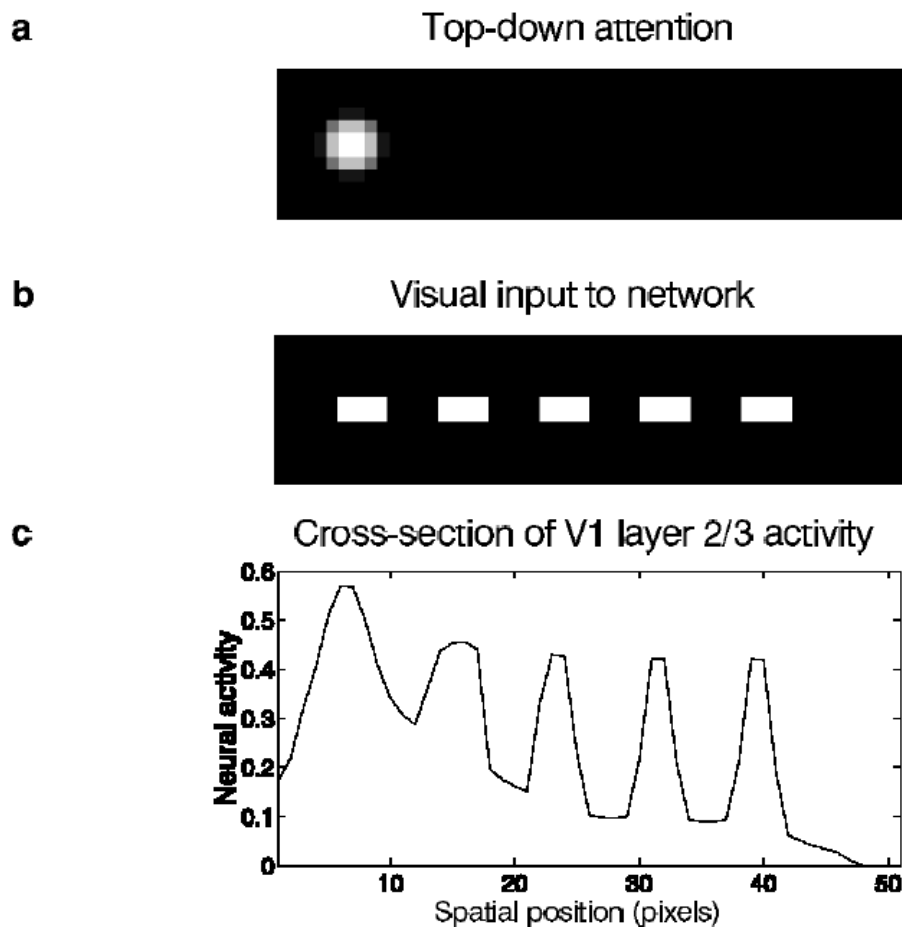


图 5 示范的关注流沿着所述神经表示的一个虚幻轮廓在 V1 的的神经模型。甲类似结果被证明 psychophysically 由摩尔等人（1998）。（a）中甲漫高斯的自顶向下的注意力引导到所述端的一个点线，（b）中，其被呈现为视觉输入到所述模型的网络。（c）中横截面的 V1 层 2/3 活性引起由所述虚线视觉刺激和所述关注涉及到的最左端。注意该区域的上述 threshold 层 2/3 活性形式之间的段的所述虚线，preattentively 完成的神经旋转 90° 的的边界轮廓。如在图 4 中，关注流沿着所述神经表示的所述 CON 组游，由远程层进行 2/3 水平轴突连接的锥体细胞，其被烧制上述阈值。注意的是没有了前注意完成的该层 2/3 边界表示，关注它自己就已经被能只以提供一个亚阈值主要以在神经元，其经典感受野落上的虚线的空白。注意增强功能远远超出了自上而下的反馈高斯本身的范围。

图 1 显示了使用三个相同对比度的条形图的交叉效果，正如 Kapadia 等人通过实验证明的那样 (1998)。侧翼条对中心靶点产生兴奋和抑制作用。在低对比度下，第 6 层 @ 4 抑制 sigmoidal 信号函数仍然取低值，并且抑制比共线层 2/3 激发弱，产生净促进效应（图 1b）。在较高的刺激对比度下，抑制总量开始下降到 sigmoidal 抑制信号函数的快速增长部分，允许来自侧翼的抑制压倒他们也提供的兴奋，使其净效应具有抑制性（图 1c）。

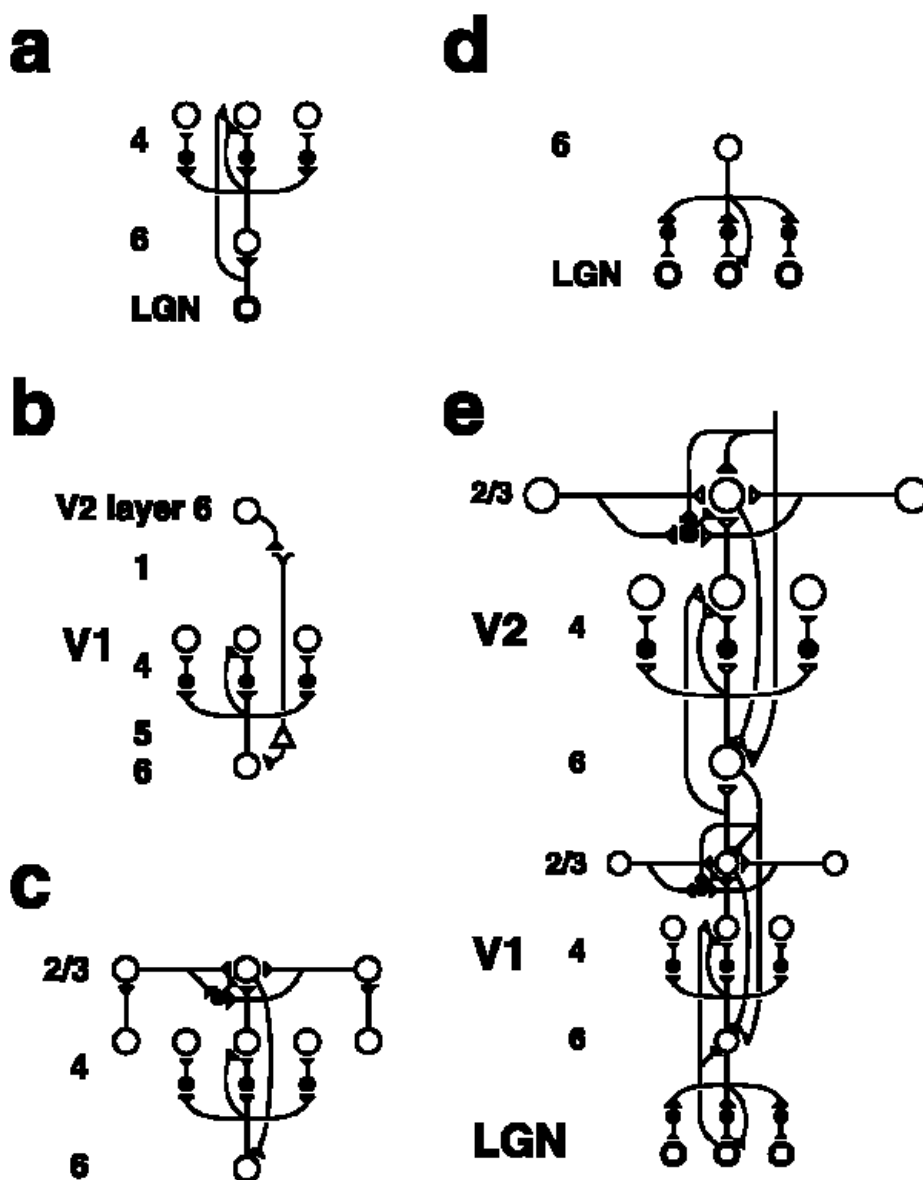


图 6. 已知的皮质连接如何连接第 6 层 @ 4 层和第 2/3 层构建块以形成整个 V1/V2 层流模型。抑制性中间神经元显示为填充。(a) LGN 通过两条路线为第 4 层提供自下而上的激活。首先，它直接与第 4 层建立强连接。其次，LGN 轴突将侧支发送到第 6 层，从而也通过 6 @ 4 中心外环绕路径激活第 4 层。因此，自下而上的 LGN 通路的综合效果是通过中心外环绕刺激第 4 层，这提供了第 4 层细胞反应的分裂对比度归一化 (Grossberg, 1973, 1980; Heeger, 1992) (参见附录)。(b) 折叠反馈通过调制 6 @ 4 路径将注意力

信号从较高皮质传送到 V1 的第 4 层。皮质皮质反馈轴突倾向于优先起源于较高区域的第 6 层并终止于较低皮质的第 1 层 (Salin & Bullier, 1995, p. 110), 在那里它们可以激发轴突发送的第 5 层锥体细胞的顶端树突络脉进入第 6 层 (图中三角形代表这样的第 5 层锥体细胞)。存在反馈可以传递到 V1 第 6 层的其他几种路径 (参见表 1 以供参考)。到达第 6 层后, 反馈通过 6@4 中心外环绕路径被“折叠”回前馈流 (Bullier、Hupé、James 和 Girard, 1996 年)。(c) 将中心外环绕的 6@4 连接到第 2/3 层分组电路: 具有相反对比极性的同向第 4 层简单单元在产生半波整流输出之前竞争 (未显示) 会聚到它们上方列中的第 2/3 层复杂单元格上。与来自高级皮层的注意力信号一样, 在第 2/3 层内形成的分组也将激活发送到折叠反馈路径, 以通过中心的 6@4 增强它们在其下方第 4 层中的位置, 并抑制对其他分组的输入通过 6@4 外环境。猕猴 V1 中存在直接的第 2/3 层 @ 6 层连接, 以及通过第 5 层的间接路由 (表 1)。(d) 从 V1 第 6 层到 LGN 自上而下的皮质原性 e 反馈也具有中心外环绕解剖结构, 类似于 6@4 路径。中心反馈选择性地增强与其引起的激活一致的 LGN 细胞 (Sillito、Jones、Gerstein 和 West, 1994), 而外环绕有助于长度敏感 (终止) 响应, 促进垂直于行结束。(e) 整个 V1/V2 电路: V2 重复 V1 电路的层流模式, 但在更大的空间尺度上。特别是, 水平层 2/3 连接在 V2 中具有更长的范围, 允许在更宽的间隔诱导刺激之间形成高于阈值的感知分组 (Amir、Harel 和 Malach, 1993)。V1 第 2/3 层投射到 V2 第 6 和 4 层, 就像 LGN 投射到 V1 的第 6 和 4 层一样。较高的皮质区域将反馈发送到 V2, 最终到达第 6 层, 就像 V2 反馈作用于 V1 的第 6 层一样 (Sandell & Schiller, 1982)。从较高皮质区域直接进入 V1 (未显示) 的反馈路径可以补充和增强从 V2 到 V1 的反馈。

4、讨论

这里展示的神经模型展示了视觉皮层如何同时实现多种类型的上下文处理, 并允许它们进行交互。在这样做时, 它建立并扩展了 Grossberg 等人提出的模拟。(1997)、Grossberg 和 Raizada (2000) 以及 Grossberg 和 Williamson (2001)。此外, 该模型提出了已知层流电路的特定功能角色以执行上下文处理, 并建议注意和感知分组如何在层流电路中相互作用以解决预注意/注意接口问题。

据我们所知, 没有其他现有模型通过尝试模拟皮层同时执行注意力和感知分组的能力来应对这个问题的挑战。尽管自上而下注意的功能重要性是显而易见的, 但乍一看, 虚幻轮廓的形成似乎是看似更基本的共线促进过程的附带现象。然而, 虚幻的轮廓可以执行一项关键的任务, 而单纯的促进却无法做到: 它们可以主动地封闭不完整的边界, 这一过程要求具有不受刺激的 CRF 的细胞仍然可以活跃。这种边界闭合可以指导表面重建、由盲点和视网膜静脉引起的视觉间隙的完整边界, 还可以为部分遮挡物体的识别提供增强的信息 (Grossberg, 1994)。V1 中的其他几种共线分组模型会产生促进作用, 但不会产生虚幻的轮廓, 因此无法捕捉皮层处理的这一重要方面 (Li, 1998; Sommers 等, 1998; Stemmler 等, 1995; Yen & Finkel, 1998)。那些确实实现了虚幻轮廓的模型要么忽略了自上而下的皮层反馈 (Heitger、von der Heydt、Peterhans、Rosenthaler 和 Kubler, 1998 年; Williams 和 Jacobs, 1997 年), 要么未能捕捉到中心偏离- 通过将

自上而下的反馈视为具有纯粹的兴奋性乘法效应（Neumann & Sepp, 1999），或者将来自较高区域的“重入”反馈信号“视为来自真实的信号”来处理注意力的环绕形式。通过“4Ca 进入的外围轮廓”（Finkel & Edelman, 1989, 第 3197 页），从而产生知觉幻觉的风险。相反，许多视觉处理中自上而下的反馈模型没有实现感知分组（例如，Harth、Unnikrishnan 和 Pandya, 1987 年；Mumford, 1992 年；Olshausen、Anderson 和 Van Essen, 1993 年；Rao 和 Ballard, 1999 年；Tsotsos (et al., 1995; Ullman, 1995; Usher & Niebur, 1996) 因此，我们建议保留塑造皮层功能层流结构的关键设计约束。

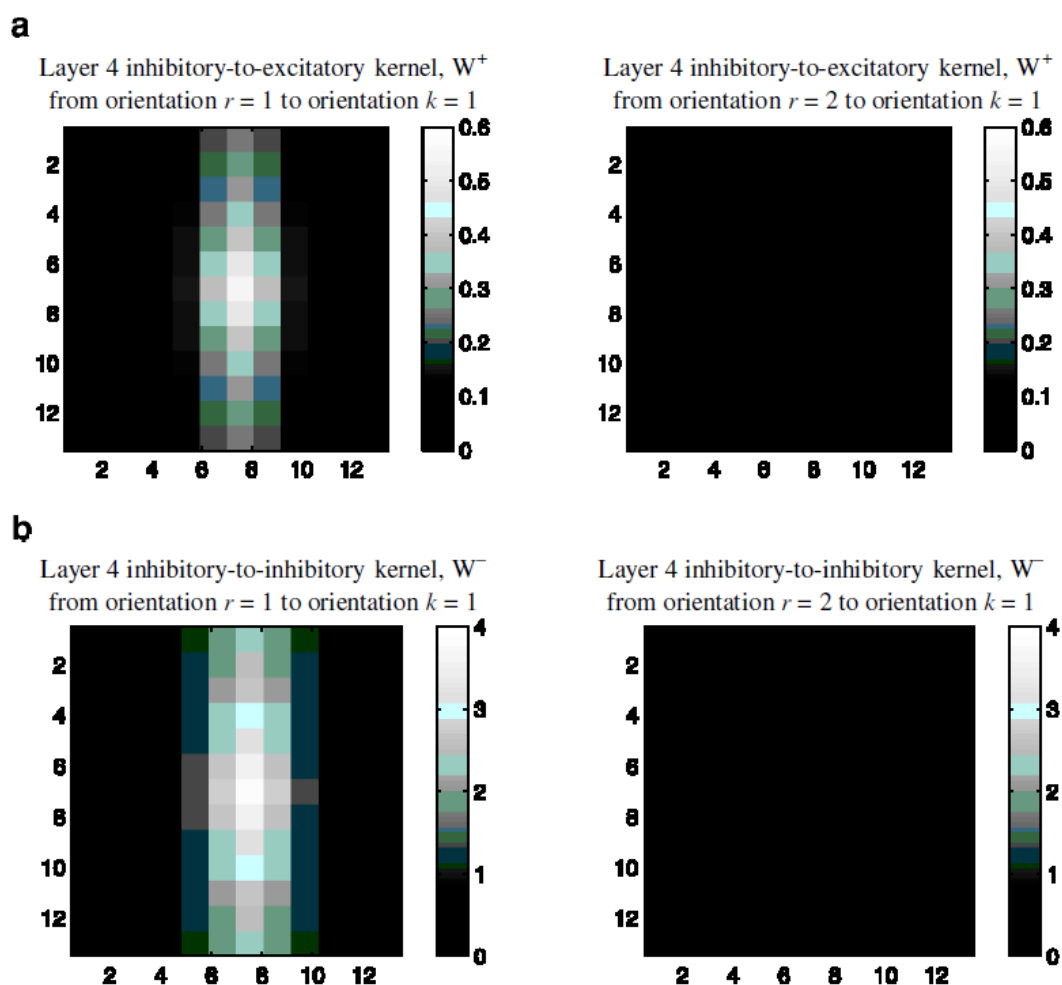


图 7.(a) 第 4 层 W^+ 中的抑制-激发器 y 外环绕内核。只显示了在垂直方向上运行的内核，因为在水平方向上运行的内核是相同的，但旋转了 90° 。(b) 第 4 层 W^- 中的抑制-抑制物 y 外环绕内核。同样，仅显示了垂直内核。

在我们之前的论文 (Grossberg & Raizada, 2000) 中，我们展示了该模型早期版本的模拟，与当前版本的不同之处仅在于缺少与第 2/3 层和第 6 层 4 层的直接注意连接抑制信号功能。在早期的论文中模拟了三种类型的行为：注意保护目标免受侧翼的抑制作用（Reynolds 等人, 1999），注意力沿着曲线流动的时间过程（Roelfsema 等人, 1998）和 Gabor 块的对比敏感感知分组（Polat 等,

1998)。从当前论文中提供的模拟中可以看出，这些属性在模型的扩展版本中仍然保持不变，尽管在这里它们被应用于不同但相关的刺激集。因此，模型的新扩展保持并扩展了其先前的定性行为模式，尽管由于添加了新电路，确切的定量行为并不相同。

这些建模结果还涉及有关皮层编码的其他问题。例如，响应明确的视觉信息，边界分组可以开始非常迅速地形成以响应从第 4 层到第 2/3 层的信号前馈扫描。因此，皮层反馈的存在并不排除快速的皮层处理（Thorpe、Fize 和 Marlot, 1996）。当图像或场景的多个分组成为可能时，预计皮质内反馈将变得越来越重要。即使在这里，模型对最终分组的选择通常可以在第 4 层 @ 2/3 @ 6 @ 4 层之间的一个或至多几个反馈循环内收敛。当注意力必须选择某些提示组合而不是其他提示组合时，可能需要皮质间反馈，基于关于高阶约束。该模型显示了原则上非常高阶的约束如何通过第 6 层跨多个皮层区域传播来调制低阶特征检测器，而无需完全激活它们在第 2/3 层中的分组。一个开放的实验问题涉及这种传播的启动效应是否以及如何作为穿过的皮质区域数量的函数减弱。还模拟了这些分组和注意力回路如何快速同步，甚至在某些条件下产生快速同步振荡

（Grossberg & Grunewald, 1997; Grossberg & Somers, 1991）。

然而，所有这些陈述都需要限定。例如，先前分组图像的上下文相关持久性可能会干扰后续分组的同步，如 Francis、Grossberg 和 Mingolla (1994) 的模型所示。此外，注意力引起的放电率增加可以沿着感知分组传播（见图 4 和图 5），从而选择性地增强对象表示这一事实表明，并非在所有情况下都需要通过注意力同步激活对象（Roelfsema 等人，1998 年）。最后，需要强调的是，之前提出的所有解释和模拟，以及早期论文中关于这种不断发展的皮层模型的解释和模拟，都只涉及视觉皮层内斑点流中的视觉边界处理，而不是对表面的处理。blob 流中的人脸亮度和颜色。在没有表面特征信息的情况下，interblob 流中的边界分组被预测为不可见或无模态。因此，这一系列论文中的所有结果都严格地只关注边界分组的显着性，而不是这些边界所包围的表面的感知。可见性被预测为 blob 流中表面表示的一种属性，这些表面的出现是由于在 blob 流中形成的封闭边界组内填充了亮度和颜色（Grossberg, 1994）。虽然轮廓显着性和可见性通常是共变的，但情况并非总是如此：例如，玻璃图案 (Glass, 1969) 包含高度显着的同心轮廓组，但不会引起任何亮度差异，从而导致明亮的类似 Ehrenstein 的圆形表面可见。本模型的另一个限制是它没有描述对变化或移动刺激的瞬态响应如何快速吸引视觉注意力。这种机制的一个主要途径可能是“哪里”背侧皮质流。最近的运动处理模型阐明了这些瞬态响应的关键作用（Baloch、Grossberg、Mingolla

和 Nogueira, 1999 年; Chey、Grossberg 和 Mingolla, 1997 年、1998 年), 以及它们如何吸引视觉注意力 (Grossberg, 1998 年)。

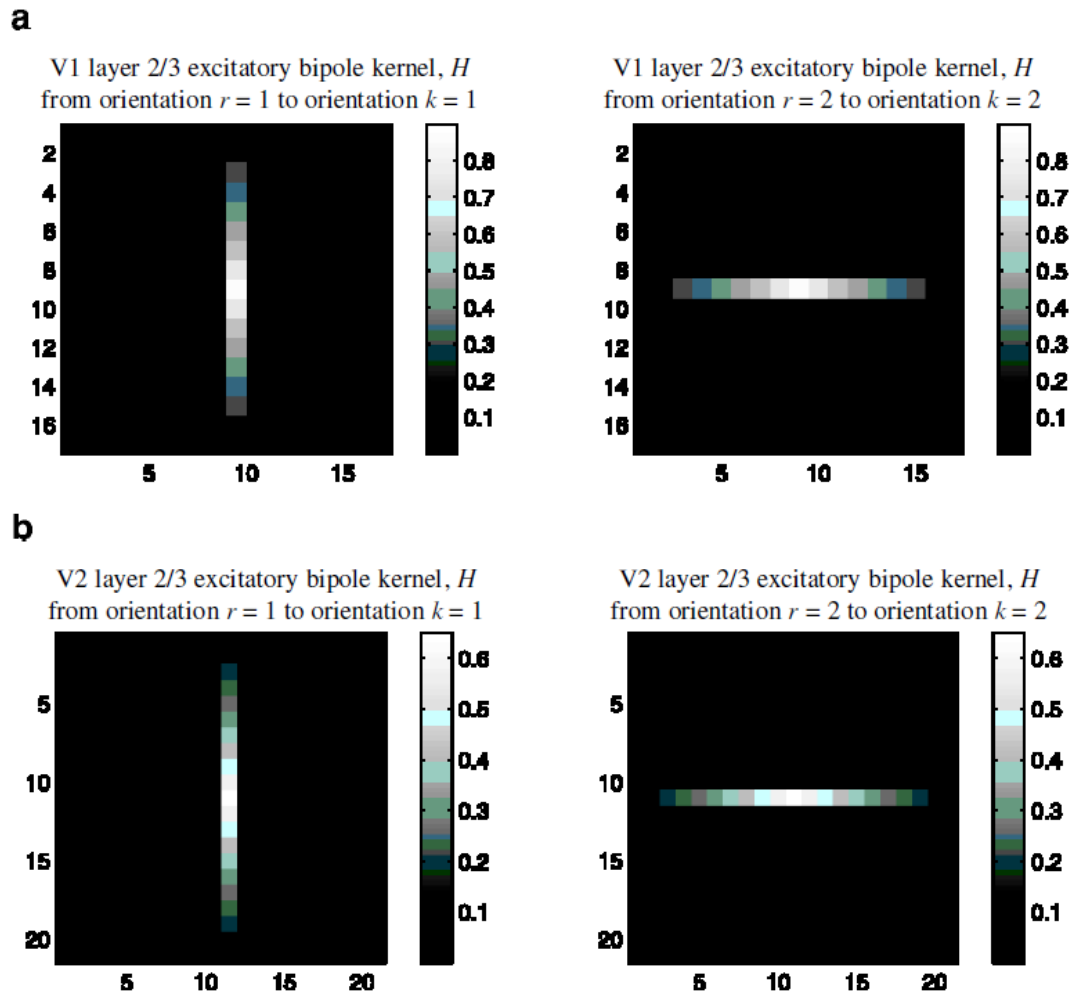


图 8. (a) V1 层 2/3、 H 中的双极分组内核。由于双极易化是共线的，因此交叉方向双极内核的强度几乎为零。它们没有显示。(b) V2 第 2/3 层， $HV2$ 中的双极分组内核。请注意，它们的范围比相应的 V1 内核更长。

Charles Gilbert 及其同事最近进行了几项研究，这些研究提供了有关分组的重要数据以及对 V1 的关注。特别是，Kapadia 等人。(1998) 使用图 1a 中所示的定向线刺激来研究由与目标具有相同方向的侧翼线引起的背景促进和抑制的空间排列。他们发现，当侧翼被放置在与目标线大致共线时，侧翼是易化的，但当它们位于目标线的两侧时是抑制性的。在本模型中，刺激在它们周围诱导了一个第 6 层 @ 4 层外环绕抑制池，这些抑制向各个方向延伸，如图 7 所示，并且还诱导了第 2/3 层促进的更强烈的各向异性区域，定向主要共线与刺激本身 (图 8)。这些促进和抑制区域在空间上重叠。但是，定向线末端的共线激励可能足够强，足以抵消在那里也产生的抑制作用，从而产生净的促进作用，尤其是在低刺激对比的情况下。因此，我们建议在与直线末端共线的位置处存在净兴

奋作用，并不意味着抑制性非环绕运动仅限于直线的侧面。事实上，在线路末端存在的环绕声抑制在功能上非常有用，例如在生成末端切割时（Grossberg & Mingolla, 1985）。

Ito 和 Gilbert (1999) 检查了正在执行亮度比较任务的猕猴 V1 中自上而下的注意力和共线促进的相互作用。尽管这项研究在调查这些视觉过程的相互作用方面处于领先地位，但我们没有在这里模拟它们的神经数据，因为它们的结果在进行录音的两只猴子之间并不一致。在一只猴子中，发现将注意力集中在目标线上会增加对共线侧翼的那条线的促进作用。在另一只猴子中，发现了相反的效果。有几个因素可能导致这种差异。正如伊藤和吉尔伯特自己所言，猴子接受了不同程度的训练。另一种可能性是行为任务的要求不太适合探索最常用的注意力和分组功能：正如我们在引言中所讨论的那样，当视觉目标较弱或对比度低时，最需要这些过程，因此很难被发现。在这种情况下，人们会期望这两个过程及其相互作用都是促进性的。然而，在 Ito 和 Gilbert 的研究中，目标是明亮且易于检测的，任务是尽可能准确地辨别其亮度。因此，神经活动的简单网络促进实际上可能会阻碍猴子的亮度判断。特定任务需求与注意力和分组的最常见生态用途之间的这种冲突可能部分解释了猴子之间的差异。在目前的模型中，这种差异背后的可能机制是针对目标线的注意力焦点的宽度。如果焦点狭窄，则会增强目标，但注意力的离场会积极抑制共线的侧翼，注意力往往会降低侧翼的促进作用。如果焦点稍宽，注意力集中在目标和侧翼上，共线分组的促进作用会增强。

由于本模型将特定的功能角色分配给皮层层流电路的许多方面，因此可以从得出许多可测试的预测。Grossberg 和 Raizada (2000) 的结论中提出了几个这样的预测。此处介绍的模拟扩展和拓宽了模型的范围，并且还生成了超出已介绍的预测的新预测。也许最直接可测试的问题是关注沿着虚线和真实轮廓分组的传播（见图 4 和图 5）。我们建议应该存在这种流量的可测量的神经生理相关性，尤其是在 V2 的第 2/3 层，也可能在 V1 的第 2/3 层。这可以通过复制 Roelfsema 等人进行测试。(1998) 研究，但让猴子用虚线而不是实线绘制曲线。由于共线分组（von der Heydt et al., 1984），位于虚线空白部分的 V2 神经元应该被激发，我们预测对跟踪曲线的关注应该能够增强这种激发，就像在物理上存在完整轮廓的情况。该模型还表明，对于低对比度刺激，注意力增强应该更加明显（参见 De Weerd 等人，1999 年的模拟，图 2 中的数据）。因此，使用低对比度虚线应该更容易观察预测的注意力效应。

attention's off-surround will actively suppress the collinear flanker, and attention will tend to reduce the flanker's facilitatory effect. If the focus is slightly wider, the attentional on-centre will fall on both target and flanker, and the facilitatory effect of the collinear grouping will be enhanced.

Because the present model assigns specific functional roles to many aspects of cortical laminar circuitry, many testable predictions can be derived from it. Several such predictions are presented in the conclusion of Grossberg and Raizada (2000). The simulations presented here extend and broaden the scope of the model, and also generate new predictions over and above those already presented. Perhaps the most directly testable of these concern the spread of attention along illusory as well as real contour groupings (see Figures 4 and 5). We suggest that there should exist measurable neurophysiological correlates of such flow, in particular in layer 2/3 of V2 and possibly also of V1. This could be tested by replicating the Roelfsema et al. (1998) study, but having the monkeys trace curves made of dashed instead of solid lines. V2 neurons lying along the empty parts of the dashed lines should fire as a result of collinear grouping (von der Heydt et al., 1984), and we predict that attention to the traced curve should be able to enhance such firing, just as in the case where the complete contour is physically present. It also follows from the model that attentional enhancement should be more pronounced for low contrast stimuli (see the simulation of the De Weerd et al., 1999, data in Figure 2). Thus, using low contrast dashed lines should make it easier to observe the predicted attentional effect.

REFERENCES

- Ahmed, B., Anderson, J.C., Martin, K.A.C., & Nelson, J.C. (1997). Map of the synapses onto layer 4 basket cells of the primary visual cortex of the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 380, 230–242.
- Allman, J., Miezin, F., & McGuinness, E. (1985). Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: Neurophysiological mechanisms for local–global comparisons in visual neurons. *Annual Review of Neuroscience*, 8, 407–430.
- Alonso, J.M., & Martinez, L.M. (1998). Functional connectivity between simple cells and complex cells in cat striate cortex. *Nature Neuroscience*, 1(5), 395–403.
- Amir, Y., Harel, M., & Malach, R. (1993). Cortical hierarchy reflected in the organization of intrinsic connections in macaque monkey visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 334, 19–46.
- Baloch, A.A., Grossberg, S., Mingolla, E., & Nogueira, C.A.M. (1999). Neural model of first-order and second-order motion perception and magnocellular dynamics. *Journal of the Optical Society of America, A16*, 953–978.
- Blakemore, C., & Tobin, E.A. (1972). Lateral inhibition between orientation detectors in the cat's visual cortex. *Experimental Brain Research*, 15, 439–440.
- Blasdel, G.G., & Lund, J.S. (1983). Termination of afferent axons in macaque striate cortex. *Journal of Neuroscience*, 3(7), 1389–1413.
- Blasdel, G.G., Lund, J.S., & Fitzpatrick, D. (1985). Intrinsic connections of macaque striate cortex: Axonal projections of cells outside lamina 4C. *Journal of Neuroscience*, 5(12), 3350–3369.

- Bosking, W., Zhang, Y., Schofield, B., & Fitzpatrick, D. (1997). Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex. *Journal of Neuroscience*, 17(6), 2112–2127.
- Brefczynski, J.A., & DeYoe, E.A. (1999). A physiological correlate of the “spotlight” of visual attention. *Nature Neuroscience*, 2, 370–374.
- Bullier, J., Hupé, J.M., James, A., & Girard, P. (1996). Functional interactions between areas V1 and V2 in the monkey. *Journal of Physiology (Paris)*, 90(3–4), 217–220.
- Callaway, E.M. (1998). Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey. *Annual Review of Neuroscience*, 21, 47–74.
- Callaway, E.M., & Wiser, A.K. (1996). Contributions of individual layer 2–5 spiny neurons to local circuits in macaque primary visual cortex. *Visual Neuroscience*, 13, 907–922.
- Caputo, G., & Guerra, S. (1998). Attentional selection by distractor suppression. *Vision Research*, 38(5), 669–689.
- Cauler, L.J., & Connors, B.W. (1994). Synaptic physiology of horizontal afferents to layer I in slices of rat SI neocortex. *Journal of Neuroscience*, 14(2), 751–762.
- Chey, J., Grossberg, S., & Mingolla, E. (1997). Neural dynamics of motion grouping: From aperture ambiguity to object speed and direction. *Journal of the Optical Society of America*, A14, 2570–2594.
- Chey, J., Grossberg, S., & Mingolla, E. (1998). Neural dynamics of motion processing and speed discrimination. *Vision Research*, 38, 2769–2786.
- Davis, G., & Driver, J. (1997). Spreading of visual attention to modally versus modally completed regions. *Psychological Science*, 8, 275–281.
- De Weerd, P., Peralta, M.R., Desimone, R., & Ungerleider, L.G. (1999). Loss of attentional stimulus selection after extrastriate cortical lesions in macaques. *Nature Neuroscience*, 2, 753–758.
- Downing, C.J. (1988). Expectancy and visual-spatial attention: Effects on perceptual quality. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 14(2), 188–202.
- Ferster, D., Chung, S., & Wheat, H. (1996). Orientation selectivity of thalamic input to simple cells of cat visual cortex. *Nature*, 380, 249–252.
- Field, D.J., Hayes, A., & Hess, R.F. (1993). Contour integration by the human visual system: Evidence for a local “association field”. *Vision Research*, 33, 173–193.
- Finkel, L.H., & Edelman, G.M. (1989). Integration of distributed cortical systems by reentry: A computer simulation of interactive functionally segregated visual areas. *Journal of Neuroscience*, 9, 3188–3208.
- Fitzpatrick, D., Lund, J.S., & Blasdel, G.G. (1985). Intrinsic connections of macaque striate cortex: Afferent and efferent connections of lamina 4C. *Journal of Neuroscience*, 5(12), 3329–3349.
- Francis, G., Grossberg, S., & Mingolla, E. (1994). Cortical dynamics of feature binding and reset: Control of visual persistence. *Vision Research*, 34, 1089–1104.
- Gattass, R., Sousa, A., Mishkin, M., & Ungerleider, L. (1997). Cortical projections of area V2 in the macaque. *Cerebral Cortex*, 7(2), 110–129.
- Gilbert, C.D., & Wiesel, T.N. (1979). Morphology and intracortical projections of functionally characterised neurones in the cat visual cortex. *Nature*, 280, 120–125.
- Gilbert, C.D., & Wiesel, T.N. (1990). The influence of contextual stimuli on the orientation selectivity of cells in primary visual cortex of the cat. *Vision Research*, 30, 1689–1701.
- Glass, L. (1969). Moire effect from random dots. *Nature*, 223, 578–580.
- Gove, A., Grossberg, S., & Mingolla, E. (1995). Brightness perception, illusory contours, and corticogeniculate feedback. *Visual Neuroscience*, 12(6), 1027–1052.
- Gray, C.M. (1999). The temporal correlation hypothesis of visual feature integration: Still alive and well. *Neuron*, 24, 31–47.
- Grosz, D.H., Shapley, R.M., & Hawken, M.J. (1993). Macaque V1 neurons can signal “illusory” contours. *Nature*, 365, 550–552.

- Grossberg, S. (1970). Neural pattern discrimination. *Journal of Theoretical Biology*, 27(2), 291–337.
- Grossberg, S. (1973). Contour enhancement, short term memory, and constancies in reverberating neural networks. *Studies in Applied Mathematics*, 52, 217–257. Reprinted in S. Grossberg (1982), *Studies of mind and brain*. Dordrecht, The Netherlands: D. Reidel Publishing Company.
- Grossberg, S. (1980). How does a brain build a cognitive code? *Psychological Review*, 87, 1–51.
- Grossberg, S. (1994). 3-D vision and figure–ground separation by visual cortex. *Perception and Psychophysics*, 55(1), 48–120.
- Grossberg, S. (1998). How is a moving target continuously tracked behind occluding cover? In T. Watanabe (Ed.), *High-level motion processing: Computational: neurobiological, and psychophysical perspectives* (pp. 1–30). Cambridge, MA: MIT Press.
- Grossberg, S. (1999a). How does the cerebral cortex work? Learning, attention, and grouping by the laminar circuits of visual cortex. *Spatial Vision*, 12, 163–187.
- Grossberg, S. (1999b). The link between brain learning, attention, and consciousness. *Consciousness and Cognition*, 8, 1–44.
- Grossberg, S. (2000). How hallucinations may arise from brain mechanisms of learning, attention, and volition. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 5, 583–592.
- Grossberg, S., & Grunewald, A. (1997). Cortical synchronization and perceptual framing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(1), 117–132.
- Grossberg, S., & Kelly, F. (1999). Neural dynamics of binocular brightness perception. *Vision Research*, 39, 3796–3816.
- Grossberg, S., & Mingolla, E. (1985). Neural dynamics of form perception: Boundary completion, illusory figures, and neon colour spreading. *Psychological Review*, 92(2), 173–211.
- Grossberg, S., Mingolla, E., & Ross, W.D. (1997). Visual brain and visual perception: How does the cortex do perceptual grouping. *Trends in Neurosciences*, 20(3), 106–111.
- Grossberg, S., & Raizada, R.D.S. (2000). Contrast-sensitive perceptual grouping and object-based attention in the laminar circuits of primary visual cortex. *Vision Research*, 40, 1413–1432.
- Grossberg, S., & Somers, D. (1991). Synchronized oscillations during cooperative feature linking in a cortical model of visual perception. *Neural Networks*, 4(4), 453–466.
- Grossberg, S., & Williamson, J.R. (2001). A neural model of how visual cortex develops a laminar architecture capable of adult perceptual grouping. *Cerebral Cortex*, 11, 37–58.
- Harth, E., Unnikrishnan, K.P., & Pandya, A.S. (1987). The inversion of sensory processing by feedback pathways: A model of visual cognitive functions. *Science*, 237, 184–187.
- He, Z.J., & Nakayama, K. (1995). Visual attention to surface in three-dimensional space. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 21, 11155–11159.
- Heeger, D.J. (1992). Normalization of cell responses in cat striate cortex. *Visual Neuroscience*, 9(2), 181–197.
- Heitger, F., von der Heydt, R., Peterhans, E., Rosenthaler, L., & Kubler, O. (1998). Simulation of neural contour mechanisms: Representing anomalous contours. *Image and Vision Computing*, 16, 407–421.
- Hirsch, J.A., Alonso, J.M., Reid, R.C., & Martinez, L.M. (1998). Synaptic integration in striate cortical simple cells. *Journal of Neuroscience*, 18(22), 9517–9528.
- Hirsch, J.A., & Gilberg, C.D. (1991). Synaptic physiology of horizontal connections in the cat's visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 11(6), 1800–1809.
- Ito, M., & Gilbert, C.D. (1999). Attention modulates contextual influences in the primary visual cortex of alert monkeys. *Neuron*, 22, 593–604.
- Kanisza, G. (1979). *Organization in vision: Essays on Gestalt perception*. New York: Praeger.
- Kapadia, M.K., Ito, M., Gilberg, C.D., & Westheimer, G. (1995). Improvements in visual sensitivity by changes in local context: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron*, 15, 843–856.

- Kapadia, M.K., Westheimer, G., & Gilbert, C.D. (1998). Spatial distribution and dynamics of contextual interactions in cortical area V1. (From *Society for Neuroscience Abstracts*, Abstract No. 789.6.)
- Kisvarday, Z.F., Cowey, A., Smith, A.D., & Somogyi, P. (1989). Interlaminar and lateral excitatory amino acid connections in the striate cortex of monkey. *Journal of Neuroscience*, 9(2), 667–682.
- Knierim, J.J., & Van Essen, D.C. (1992). Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 67, 961–980.
- Kovacs, I., & Julesz, B. (1993). A closed curve is much more than an incomplete one: Effect of closure in figure–ground segmentation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 90(16), 7495–7497.
- Lamme, V.A.F. (1998). The neurophysiology of figure–ground segregation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 15, 1605–1615.
- Li, Z. (1998). A neural model of contour integration in the primary visual cortex. *Neural Computation*, 10, 903–940.
- Luck, S.J., Chelazzi, L., Hillyard, S.A., & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 77, 24–42.
- Lumer, E.D., Edelman, G.M., & Tononi, G. (1997). Neural dynamics in a model of the thalamocortical system. I. Layers, loops and the emergence of the fast synchronous rhythms. *Cerebral Cortex*, 7, 207–227.
- Lund, J.S., & Boothe, R.G. (1975). Interlaminar connections and pyramidal neuron organisation in the visual cortex, area 17, of the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 159, 305–334.
- Lund, J.S., & Wu, C.Q. (1997). Local circuit neurons of macaque monkey striate cortex: IV. Neurons of laminae 1–3A. *Journal of Comparative Neurology*, 384, 109–126.
- Maffei, L., & Fiorentini, A. (1976). The unresponsive regions of visual cortical receptive fields. *Vision Research*, 16, 1131–1139.
- Markram, H., Wang, Y., & Tsodyks, M. (1998). Differential signalling via the same axon of neocortical pyramidal neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 5323–5328.
- McCormick, D.A., Connors, B.W., Lighthall, J.W., & Prince, D.A. (1985). Comparative electrophysiology of pyramidal and sparsely spiny stellate neurons of the neocortex. *Journal of Neurophysiology*, 54, 782–806.
- McGuire, B.A., Gilbert, C.D., Rivlin, P.K., & Wiesel, T.N. (1991). Targets of horizontal connections in macaque primary visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 305(3), 370–392.
- McGuire, B.A., Horng, J.P., Gilbert, C.D., & Wiesel, T.N. (1984). Patterns of synaptic input to layer 4 of cat striate cortex. *Journal of Neuroscience*, 4(12), 3021–3033.
- Montero, V.M. (1991). A quantitative study of synaptic contacts on interneurons and relay cells of the cat lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, 86, 257–270.
- Moore, C.M., & Egeth, H. (1997). Perception without attention: Evidence of grouping under conditions of inattention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23(2), 339–352.
- Moore, C.M., Yantis, S., & Vaughan, B. (1998). Object-based visual selection: Evidence from perceptual completion. *Psychological Science*, 9, 104–110.
- Motter, B.C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2 and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 70, 909–919.
- Mounts, J.R.W. (2000). Evidence for suppressive mechanisms in attentional selection: Feature singletons produce inhibitory surrounds. *Perception and Psychophysics*, 62, 969–983.
- Mumford, D. (1992). On the computational architecture of the neocortex. II. The role of corticocortical loops. *Biological Cybernetics*, 66, 241–251.

- Nelson, J.I., & Frost, B.J. (1978). Orientation-selective inhibition from beyond the classic visual receptive field. *Brain Research*, 139, 359–365.
- Neumann, H., & Sepp, W. (1999). Recurrent V1–V2 interaction in early visual boundary processing. *Biological Cybernetics*, 81, 425–444.
- Nguyen, M., & Lee, T.S. (1999). Spatiotemporal dynamics of subjective contour formation in primate V1 and V2. (From *Society for Neuroscience Abstracts*, Abstract No. 7.3.)
- Nothdurft, H.C. (1991). Texture segmentation and pop-out from orientation contrast. *Vision Research*, 31, 1073–1078.
- Nothdurft, H.C., Gallant, J.L., & Van Essen, D.C. (1999). Response modulation by texture surround in primate area V1: Correlates of “popout” under anaesthesia. *Vision Neuroscience*, 16, 15–34.
- Olshausen, B.A., Anderson, C.H., & Van Essen, D.C. (1993). A neurobiological model of visual attention and invariant pattern recognition based on dynamics routing of information. *Journal of Neuroscience*, 13, 4700–4719.
- Peterhans, E., & von der Heydt, R. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *Journal of Neuroscience*, 9, 1749–1763.
- Peters, A.G., & Sethares, C. (1991). Organization of pyramidal neurons in area 17 of monkey visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 306, 1–23.
- Polat, U., Mizobe, K., Pettet, M.W., Kasamatsu, T., & Norcia, A.M. (1998). Collinear stimuli regulate visual responses depending on cell's contrast threshold. *Nature*, 391, 580–584.
- Polat, U., & Sagi, D. (1993). Lateral interactions between spatial channels: Suppression and facilitation revealed by lateral masking experiments. *Vision Research*, 33, 993–999.
- Przybylski, A.W., Foote, W., & Pollen, D.A. (1998). Contrast gain control of the LGN neurons by V1. *Visual Neuroscience*, 17, 485–494.
- Rao, R.P.N., & Ballard, D.H. (1999). Predictive coding in the visual cortex: A functional interpretation of some extra-classical receptive field effects. *Nature Neuroscience*, 2, 79–87.
- Redies, C., Crook, J.M., & Creutzfeldt, O.D. (1986). Neuronal responses to borders with and without luminance gradients in cat visual cortex and dorsal lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, 61, 469–481.
- Reid, R.C., & Alonso, J.M. (1995). Specificity of monosynaptic connections from thalamus to visual cortex. *Nature*, 378, 281–284.
- Reyes, A., Lujan, R., Rozov, A., Burnashev, N., Somogyi, P., & Sakmann, B. (1998). Target-cell-specific facilitation and depression in neocortical circuits. *Nature Neuroscience*, 1, 279–285.
- Reynolds, J., Chelazzi, L., & Desimone, R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *Journal of Neuroscience*, 19, 1736–1753.
- Reynolds, J.H., & Desimone, R. (1999). The role of neural mechanisms of attention in solving the binding problem. *Neuron*, 24, 19–29.
- Rockland, K.S. (1994). The organization of feedback connections from area V2 (18) to V1 (17). In A. Peters & K.S. Rockland (Eds.), *Cerebral cortex* (Vol. 10, pp. 261–299). New York: Plenum Press.
- Rockland, K.S., & Virga, A. (1989). Terminal arbors of individual “feedback” axons projecting from area V2 to V1 in the macaque monkey: A study using immunohistochemistry of anterogradely transported phaseolus vulgaris-leucoagglutinin. *Journal of Comparative Neurology*, 285(1), 54–72.
- Rockland, K.S., & Virga, A. (1990). Organization of individual cortical axons projecting from area V1 (area 17) to V2 (area 18) in the macaque monkey. *Visual Neuroscience*, 4(1), 11–28.
- Roelfsema, P.R., Lamme, V.A.F., & Spekreijse, H. (1998). Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nature*, 395, 376–381.
- Roelfsema, P.R., & Spekreijse, H. (1999). Correlates of a gradual spread of attention over a traced curve in macaque area V1. (From *Society for Neuroscience Abstract*, Abstract No. 7.2.)
- Ross, W.D., Mingolla, E., & Grossberg, S. (2000). Visual cortical mechanisms of perceptual grouping: Interacting layers, networks, columns, and maps. *Neural Networks*, 13, 571–588.

- Salin, P., & Bullier, J. (1995). Corticocortical connections in the visual system: Structure and function. *Physiological Reviews*, 75(1), 107–154.
- Sandell, J.H., & Schiller, P.H. (1982). Effect of cooling area 18 on striate cortex cells in the squirrel monkey. *Journal of Neurophysiology*, 48(1), 38–48.
- Schiller, P.H. (1992). The ON and OFF channels of the visual system. *Trends in Neurosciences*, 15(3), 86–92.
- Schmidt, K.E., Goebel, R., Löwel, S., & Singer, W. (1997). The perceptual grouping criterion of colinearity is reflected by anisotropies of connections in the primary visual cortex. *European Journal of Neuroscience*, 9, 1083–1089.
- Sheth, B.R., Sharma, J., Rao, S.C., & Sur, M. (1996). Orientation maps of subjective contours in visual cortex. *Science*, 274, 2110–2115.
- Sillito, A.M., Grieve, K.L., Jones, H.E., Cudeiro, J., & Davis, J. (1995). Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities. *Nature*, 378, 492–496.
- Sillito, A.M., Jones, H.E., Gerstein, G.L., & West, D.C. (1994). Feature-linked synchronization of thalamic relay cell firing induced by feedback from the visual cortex. *Nature*, 369, 479–482.
- Smith, A.T., Singh, K.D., & Greenlee, M.W. (2000). Attentional suppression of activity in the human visual cortex. *Neuroreport*, 11, 271–277.
- Somers, D.C., Dale, A.M., Seiffert, A.E., & Tootell, R.B. (1999). Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96, 1663–1668.
- Somers, D.C., Todorov, E.V., Siapas, A.G., Toth, L.J., Kim, D., & Sur, M. (1998). A local circuit approach to understanding integration of long-range inputs in primary visual cortex. *Cerebral Cortex*, 8, 204–217.
- Stemmler, M., Usher, M., & Niebur, E. (1995). Lateral interactions in primary visual cortex: A model bridging physiology and psychophysics. *Science*, 269, 1877–1880.
- Stratford, K.J., Tarczy-Hornoch, K., Martin, K.A.C., Bannister, N.J., & Jack, J.J.B. (1996). Excitatory synaptic inputs to spiny stellate cells in cat visual cortex. *Nature*, 382, 258–261.
- Sugita, Y. (1999). Grouping of image fragments in primary visual cortex. *Nature*, 401, 269–272.
- Tamas, G., Somogyi, P., & Buhl, E.H. (1998). Differentially interconnected networks of GABAergic interneurons in the visual cortex of the cat. *Journal of Neuroscience*, 18(11), 4255–4270.
- Thomson, A.M. (1997). Activity-dependent properties of synaptic transmission at two classes of connections made by rat neocortical pyramidal axons in vitro. *Journal of Physiology*, 502, 131–147.
- Thorpe, S., Fize, D., & Marlot, C. (1996). Speed of processing in the human visual system. *Nature*, 381, 520–522.
- Treisman, A. (1999). Solutions to the binding problem: Progress through controversy and convergence. *Neuron*, 24, 105–110.
- True, S., & Maunsell, J.H.R. (1996). Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, 382, 539–541.
- Tsotsos, J., Culhane, S., Wai, W., Lai, Y., Davis, N., & Nuflo, F. (1995). Modeling visual attention via selective tuning. *Artificial Intelligence*, 78, 507–547.
- Ullman, S. (1995). Sequence seeking and counter streams: A computational model for bidirectional information flow in the visual cortex. *Cerebral Cortex*, 5, 1–11.
- Usher, M., & Neibu, E. (1996). Modeling the temporal dynamics of its neurons in visual search: A mechanism for top-down selective attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 311–327.
- Valverde, F. (1985). The organizing principles of the primary visual cortex in the monkey. In A. Peters & E.G. Jones (Eds.), *Cerebral cortex* (Vol. 3, pp. 205–257). New York: Plenum.
- Vanduffel, W., Tootell, R.B., & Orban, G.A. (2000). Attention-dependent suppression of metabolic activity in the early stages of the macaque visual system. *Cerebral Cortex*, 10, 109–126.