

评述

# 视觉拥挤效应的神经机制

范真知<sup>①</sup>, 方方<sup>①②③</sup>, 陈娟<sup>④\*</sup>

① 北京大学心理学系, 机器感知与智能教育部重点实验室, 北京 100871;

② 北京大学-清华大学生命科学联合中心, 北京 100871;

③ 北京大学麦戈文脑研究所, 北京 100871;

④ The Brain and Mind Institute, The University of Western Ontario, London N6A 5B7, Canada

\* 联系人, E-mail: chenjuan033@163.com

收稿日期: 2013-11-08; 接受日期: 2014-02-14

国家自然科学基金重点项目(批准号: 31230029)和国家重点基础研究发展计划(批准号: 2011CBA00400, 2010CB833903)资助  
doi: 10.1360/052013-314

**摘要** 当出现在边缘视野的一个物体被周围其他物体包围时, 视觉系统对它的识别会很困难, 这种现象叫做视觉拥挤效应. 研究拥挤效应既有利于理解人类进行客体识别的过程, 也对治疗黄斑变性、弱视和阅读障碍等视觉病变有显著的临床意义. 自拥挤效应被提出以来, 对拥挤效应的特性、神经机制和影响因素等都做了深入地研究. 本文将系统地综述拥挤效应的研究进展, 包括其特性、现有的理论假设、计算模型、可能涉及的大脑区域以及近年来利用知觉学习消除拥挤效应的一些工作, 最后对该领域的未来发展给出建议. 尽管在这个领域已经获得了丰富的成果, 但在许多问题上仍有争议, 未来还需要更为巧妙的设计和精确的技术进一步解决这些问题.

**关键词**

视觉拥挤效应  
神经机制  
计算模型  
知觉学习

当一个物体被其他物体包围时, 对该物体的识别会受到周围物体的影响, 这种现象被称为拥挤效应(crowding)<sup>[1]</sup>. 视觉拥挤效应是客体识别的一个重要障碍. 对普通人来说, 周边视野更容易受拥挤效应的影响, 而中央视野则基本不受影响<sup>[2,3]</sup>; 但对于弱视病人, 物体出现在中央视野时拥挤效应也会很强<sup>[4]</sup>. 早在1923年, Korte就生动地描述了拥挤现象: “就像单词的两边有一种压力使它被压缩了, 然后更加显著的或者占主导地位的字母得以保存, 并‘压扁’了那些不太显著的出现在中间的字母”<sup>[2]</sup>.

狭义的拥挤效应指周围物体对识别中间物体产生的负面影响, 即认为拥挤效应是空间视觉的一种抑制作用. 近来一些研究者将所有一个物体被周围

物体包围的现象都称为拥挤效应, 即不仅包括抑制作用也包括促进、平均或填充效应. 如 Parkes 等人<sup>[5]</sup>发现, 当一群 Gabor 刺激呈现在周边视野时, 虽然被试无法报告单个 Gabor 的朝向却可以准确地估计这些 Gabor 的平均朝向. 而 Greenwood 等人<sup>[6]</sup>则在目标位置周围呈现相同朝向的光栅, 发现即使目标位置没有任何刺激, 被试也会在目标位置知觉到和周围光栅朝向一致的光栅, 即在目标位置发生了填充.

拥挤效应能激起很多科学家研究兴趣的主要原因是拥挤效应在日常生活中非常常见. 自然情景中物体很少单独出现, 在物体的周围总伴随着相似或不同的物体, 视觉系统对单个物体的知觉难免不受到周围客体的影响. 从视觉科学研究的趋势看, 现在

引用格式: 范真知, 方方, 陈娟. 视觉拥挤效应的神经机制. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 450-462

Fan Z Z, Fang F, Chen J. Neural mechanisms of visual crowding effect. SCIENTIA SINICA Vitae, 2014, 44: 450-462, doi: 10.1360/052013-314

的视觉研究重点已经从以往研究大脑对单一物体的加工转向研究多个物体同时呈现时大脑的处理机制<sup>[7,8]</sup>, 而拥挤效应作为多个物体同时出现时的一种典型效应自然引起更多的关注. 另外, 一些研究表明, 拥挤效应和黄斑病变、弱视、阅读速度及阅读障碍有关<sup>[9-16]</sup>. 研究拥挤效应有利于了解阅读障碍的原因及治疗.

因为研究拥挤效应有很重要的意义, 所以自从其概念被提出以来, 拥挤效应的研究一直备受关注, 有大量研究试图揭示拥挤效应的特性和产生的原因. 2007年, 《视觉杂志》(*Journal of vision*)出版了关于拥挤效应研究的专刊, 将拥挤效应研究推向高潮; 近年来, 更是不断有关于这个课题的优秀研究发表. 本文将对其中的一些重要发现进行综述, 并结合自己的理解对拥挤效应研究的未来发展方向给出建议.

## 1 拥挤效应的研究方法及特性

### 1.1 拥挤效应的研究方法

拥挤效应的典型刺激如图1所示. 图中黑色圆点为注视点, 灰色R为目标刺激(target), S和Z为旁侧刺激(flanker), 目标刺激和注视点之间的距离为目标刺激的离心率(eccentricity), 而目标刺激和旁侧刺激之间的距离一般用二者中心到中心距离表示. 关键距离(critical spacing)指旁侧刺激能影响到被试识别目标刺激的最大距离. 衡量拥挤效应的大小有以下几种方法: (i) 测量被试识别目标刺激的表现, 一般用对目标刺激识别的正确率或辨别阈限表示; (ii) 测量拥挤效应的范围, 即操纵目标刺激和旁侧刺激的距离, 画出被试表现随距离变化的曲线, 被试表现小于某一阈限值时的距离即为拥挤效应发生的范围.

### 1.2 拥挤效应的特性

拥挤效应是一种普遍存在的视觉现象<sup>[17]</sup>, 可以发生在很多刺激类型间和完成不同任务类型时, 如游标任务<sup>[3]</sup>、朝向辨别任务<sup>[18-21]</sup>、立体视敏度辨别任务<sup>[22]</sup>、位置知觉任务<sup>[6]</sup>、面孔识别任务<sup>[23,24]</sup>、运动方

向辨别任务<sup>[25]</sup>、生物运动辨别任务<sup>[26]</sup>. 除此之外, 阅读速度<sup>[17]</sup>和搜索效率<sup>[27,28]</sup>也被发现会受到拥挤效应的影响.

当目标物体和其他物体一起出现时, 一系列现象都可能引起目标刺激难以辨别, 如掩蔽效应(ordinary masking)、侧向交互作用(lateral interaction)、环绕抑制(surround suppression)以及拥挤效应. 这些现象看起来相似, 但是实际上反映了不同的神经机制. 很多研究试图将拥挤效应和其他几种现象相区分. Pelli等人<sup>[29]</sup>发现, 拥挤效应和离心率成比例但不受刺激大小影响, 而一般的掩蔽效应则正好相反. 一些研究发现, 拥挤效应不影响对目标刺激的检测只影响识别<sup>[21,29]</sup>, 但掩蔽效应会同程度地影响检测和识别<sup>[30]</sup>. Kooi等人<sup>[31]</sup>以光栅为刺激条件, 发现拥挤效应的强度依赖于目标刺激和旁侧刺激的对比度极性, 而侧向交互作用并不太依赖于此. Levi等人<sup>[32]</sup>比较拥挤效应和环绕抑制效应, 发现前者可以比后者强. Petrov等人<sup>[33]</sup>发现, 不同于拥挤效应, 环绕抑制效应没有内外不对称性(inner-outer anisotropy).

根据以往的研究结果, Whitney和Levi<sup>[1]</sup>总结了拥挤效应的6个特征, 并认为它们可以作为拥挤效应的操作性定义: (i) 拥挤效应只影响对目标特征的识别不影响对其检测; (ii) 对目标物体的对比度知觉不受拥挤效应影响, 观察者只是不能区分它和周围的物体; (iii) 依赖于目标刺激的离心率及目标刺激与旁侧刺激之间的距离. 在离心率固定的情况下, 它们的距离越大, 拥挤效应越弱. Bouma<sup>[34,35]</sup>发现, 可以产生拥挤效应的旁侧刺激和目标刺激的最远距离与目标刺激的离心率成0.4~0.5的固定比率, 这个发现被称为Bouma法则. 大量实验证明拥挤效应符合Bouma法则<sup>[17,25]</sup>; (iv) 具有各向异性(anisotropy). 首先以注视点为中心, 径向分布的旁侧刺激比切向分布的旁侧刺激能产生更强的拥挤效应<sup>[36]</sup>, 例如, 在垂直中分线上, 旁侧刺激竖直分布时会产生比水平分布时产生更强的拥挤效应. 另外, 拥挤效应在上视野比下视野更强<sup>[20]</sup>. 最近的研究还指出, 旁侧刺激和目标刺激水平排列时比他们竖直排列时, 产生的拥挤效应更强<sup>[37]</sup>. 如图2中, 径向分布的旁侧光栅比切向分布的旁侧光栅产生的拥挤效应更强; (v) 具有内外不对称性(inner-outer asymmetry), 即一个旁侧刺激相对于目标刺激处于离注视点更远的



图1 拥挤效应实验常用的刺激设置

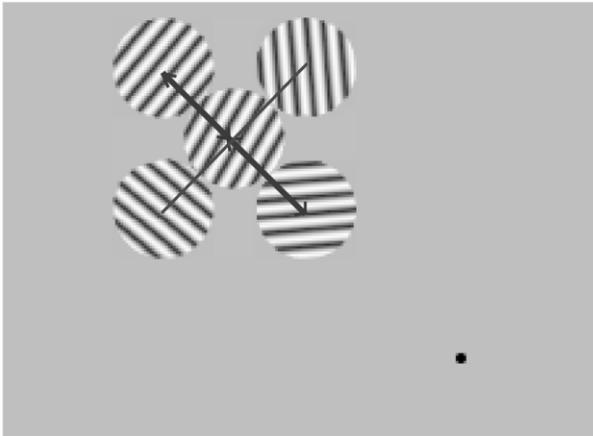


图2 径切向异性和内外向异性

径向分布比切向分布的旁侧光栅产生的拥挤效应更大; 同为径向分布, 外侧光栅比内侧光栅产生的拥挤效应更大

位置时比其处于离注视点更近的位置时产生的拥挤效应更强<sup>[24,34,38]</sup>。如图2中, 同为径向分布, 外侧的旁侧光栅比内侧的旁侧光栅产生的拥挤效应更强; (vi) 时间调谐(temporal tuning)。拥挤效应不但是一种空间视觉现象, 也具有时间特性<sup>[39,40]</sup>, 当目标刺激和旁侧刺激同时呈现时拥挤效应最强。不过, 旁侧刺激和目标刺激不同时出现是否能被称为拥挤效应还存在争议。

Whitney 和 Levi<sup>[1]</sup>将这6个特征称为拥挤效应的判断标准(diagnostic criteria), 但事实上这6个特征并不被普遍认可。例如, 一些研究发现, 拥挤效应也会影响检测任务<sup>[41,42]</sup>。Petrov 等人<sup>[33]</sup>则发现, 环绕抑制同样有径切各向异性。而拥挤效应和侧向交互作用则更难区分了, 因为拥挤效应发生在目标刺激和旁侧刺激之间, 只要它们空间位置相邻就难免发生侧向相互作用。因此, 虽然一些研究者力证拥挤效应是一种独特的视觉现象, 但目前还没有统一的判断标准能将拥挤效应和其他现象严格区分开来。

## 2 拥挤效应的神经机制

关于拥挤效应产生原因和发生皮层位置的观点很多, 总体来讲可以归为2类: (i) 认为拥挤效应发生在视觉加工阶段, 即自下而上的特征整合阶段。该观点认为, 在视觉编码阶段对目标刺激的加工或表征已经受到抑制或干扰<sup>[10,14,18,20,43~45]</sup>; (ii) 认为在视

觉加工阶段目标刺激编码并没有受到影响, 被试表现之所以受影响是因为注意分辨率不足<sup>[19,46~49]</sup>。除此之外, 还有少数研究支持拥挤效应发生在工作记忆和决策阶段<sup>[5,50]</sup>。而本实验室<sup>[51]</sup>结合事件相关电位(event-related potentials, ERPs)和磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)实验技术, 发现拥挤效应可能是由于发生在早期视皮层的目标刺激和旁侧刺激之间的相互抑制导致, 且这种抑制受到注意调节, 即既支持拥挤效应发生在视觉加工阶段, 又支持注意在拥挤效应产生过程中的作用, 从而很大程度上解决了拥挤效应的视觉加工和注意调节两种观点之间的争论。

### 2.1 视觉加工阶段假设

一些支持此观点的研究者认为, 拥挤效应是目标刺激和旁侧刺激落入同一个神经元的感受野导致的。在 Flom 等人<sup>[52]</sup>的经典研究中, 通过操纵旁侧兰道环视标(Landolt C)和目标兰道环视标之间的距离, 测量不同距离条件下被试判断目标兰道环视标缺口朝向的锐度阈限, 以此来估计拥挤效应的范围。他们认为, 拥挤效应的范围取决于对刺激最敏感的感受野大小。由于周边视野离心率大感受野也大, 因此随着离心率地增大, 拥挤效应的范围也随着增大。这种理论被称为“空间尺度假说”<sup>[3]</sup>。

与此类似的观点是拥挤效应的发生范围决定于一定离心率处目标刺激和旁侧刺激之间的皮层距离或皮层放大因子<sup>[4,53]</sup>。Motter 和 Simoni<sup>[54]</sup>利用皮层距离来解释内外各向异性。与离注视点更近的旁侧刺激比, 离注视点更远的旁侧刺激和目标刺激的皮层距离更近, 所以它引起的拥挤效应更强。这个说法也得到了计算模型的支持<sup>[55]</sup>。另外, 很多研究表明, 人类和其他灵长类动物的视皮层径向皮层放大因子比切向大(V1: 卷尾猴(*Cebus albifrons*), 小于 1.5:1<sup>[56]</sup>; 人类视皮层, 3:1<sup>[57]</sup>; V2: 卷尾猴, 1.5:1<sup>[58]</sup>; V4: 卷尾猴, 2:1<sup>[59]</sup>), 这可能可以作为拥挤效应径切各向异性的解释。

另外一种对拥挤效应的解释基于初级视觉皮层神经元之间的长距离水平连接(long-range horizontal connections)。这种横向连接可能是兴奋性的或抑制性的<sup>[60,61]</sup>。在猫(*Catus*)的初级视觉皮层第二层和第三层中横向连接的范围可以达到6~8 mm<sup>[62~65]</sup>。这些长距离水平连接将反应特性相似的神经元连接在一

起,尤其是空间频率和颜色偏好相似的神经元<sup>[66]</sup>. 因为很多研究都发现,当目标刺激和旁侧刺激具有相似属性的时候拥挤效应更强<sup>[31]</sup>,所以推测拥挤效应受到初级视觉皮层的长距离水平连接调节<sup>[63,67-69]</sup>. Orbach 和 Wilson<sup>[70]</sup>, Wilkinson 等人<sup>[71]</sup>及 Parkes 等人<sup>[5]</sup>认为,视觉系统倾向于将呈现在周边视野的刺激知觉为纹理结构(texture),这样刺激上的单个特征就很难分辨了,而纹理结构的表征和长距离横向连接有关<sup>[29,36]</sup>.

支持视觉加工阶段假设的研究者自然认为拥挤效应发生在视觉加工通路. 首先,很多研究使用不同的实验刺激和任务都证实目标刺激和旁侧刺激呈现给相同眼睛(单眼条件)或分别呈现给不同眼睛(双眼分视条件)对拥挤效应量没有显著影响<sup>[4,31,52,72]</sup>. 而且当把测试字母呈现在一只眼睛视野中和另一眼睛盲点相对应的位置,旁侧字母呈现在另一眼睛盲点的周围时,仍然有很强的拥挤效应<sup>[69]</sup>. 这些实验结果都说明,拥挤效应发生在双眼融合之后,而双眼融合最早发生在初级视皮层<sup>[73]</sup>,因此可以推断拥挤效应发生在视皮层而非视网膜或外侧膝状体.

但研究者对于拥挤效应到底发生在视皮层的什么位置这个问题仍然不清楚. Blake 等人<sup>[18]</sup>与 Ho 和 Cheung<sup>[20]</sup>都发现拥挤效应会减弱目标光栅产生的适应后效,这说明拥挤效应发生在朝向适应之前,从而推测低级视皮层甚至 V1 是拥挤效应的发生位置. 最近的研究中, Millin 等人<sup>[74]</sup>运用 fMRI 手段来探索拥挤效应发生的神经区域. 在非拥挤状态下,目标刺激和旁侧刺激同时呈现时比只有旁侧刺激呈现时血氧依赖水平(blood oxygen level dependent, BOLD)信号更强,但是在拥挤状态下,由于目标和干扰之间的抑制,二者同时出现时比之只有旁侧刺激时的信号的增长量减少. 他们发现,这种抑制效应在 V1 就可以产生,并且刺激产生的拥挤效应越强, V1 的这种抑制也越强;而在更高级的脑区,如侧枕叶(lateral occipital complex, LOC),上述活动模式并不明显. 他们还发现,这种抑制不受注意的调节,但这可能是他们的刺激离注视点太近,中心注视点任务很难将注意完全吸引在注视点导致的. 以上研究都支持 V1 是拥挤效应发生的区域,但是 Arman 等人<sup>[75]</sup>和 Bi 等人<sup>[76]</sup>的 fMRI 研究却没有在 V1 发现明显的拥挤效果,他们发现,和拥挤效应相关的最低级皮层区是 V2.

此外,很多证据支持 V4 是拥挤效应发生的位置,

其中也包括许多来自神经生理学的证据,如 V4 的径切向放大因子约为 2:1<sup>[59]</sup>,这和拥挤效应的径切向异性的程度是相符的<sup>[36]</sup>; V4 的神经元感受野大约是其离心率的 0.5 倍,这和 Bouma 法则是相符的. 并且一些电生理的结果都支持 V4 是不同类型的刺激信号进行整合的区域<sup>[77,78]</sup>,这和 Chung 等人<sup>[10]</sup>发现在一阶和二阶的目标刺激和旁侧刺激之间存在交叉拥挤效应,说明拥挤发生在一阶和二阶信息结合之后的推论是相符的. Liu 等人<sup>[21]</sup>的心理物理学研究发现,和刺激出现在相同 1/4 视野时的拥挤效应相比,当目标刺激和旁侧刺激分别出现在上下视野时拥挤效应不变,而当二者分别出现在左右视野时拥挤效应明显减少,这说明拥挤效应发生在皮层上可以连续表征上下视野但不能连续表征左右视野的脑区. 考虑到在 V2 和 V3,上下视野的刺激会分别投射到腹侧和背侧,并非连续表征,因此他们推测 V2 和 V3 不是拥挤效应发生的关键脑区. 而当目标刺激和旁侧刺激呈现在左右视野时仍有拥挤效应,则说明 V1 不可能是拥挤效应的主要脑区. 排除 V1, V2 和 V3 之后,他们认为拥挤发生的主要脑区很可能是 V4 甚至 LOC. 不过这个推测的前提是目标和旁侧刺激分别呈现在左右视野,而当刺激呈现在同一视野时,则更有可能发生在 V1.

最近的研究发现,无意识的旁侧刺激也可以产生拥挤效应. Chakravarthi 和 Cavanagh<sup>[79]</sup>利用掩蔽方法使被试无法意识到旁侧刺激,这时拥挤效应仍会发生. 他们发现,噪声掩蔽和 metacontrast 掩蔽能使拥挤效应减弱. 噪声掩蔽就是刺激消失后在相同位置呈现随机点阵,而 metacontrast 掩蔽为刺激消失后在紧挨着刺激的位置呈现掩蔽的方法,二者对目标产生干扰的过程都发生在较早的视觉加工阶段<sup>[80-86]</sup>;但是当使用物体替代掩蔽(object substitution mask)时,拥挤效应基本不受影响,物体替代掩蔽指掩蔽与刺激在不同位置同时出现、但延迟消失的一种方法,通常认为发生在较为高级的视觉加工阶段<sup>[87,88]</sup>. 他们的结果说明,拥挤效应发生在噪声和 metacontrast 掩蔽的加工阶段之后,而发生物体替代掩蔽的加工阶段之前,有脑成像的证据表明,物体替代掩蔽相关的脑区是 LOC<sup>[89]</sup>,所以拥挤效应可能发生在初级视觉皮层到 LOC 之间的阶段.

Ho 和 Cheung<sup>[20]</sup>利用连续闪烁抑制技术(continuous flash suppression technique)使被试无法知觉到干

扰光栅, 他们发现, 无意识地干扰光栅也可以产生拥挤效应. 但是 Wallis 和 Bex<sup>[90]</sup>使用适应引起的“失明”(adaptation-induced blindness)使干扰字母处于无意识, 并且逐个试次地测量拥挤效应的强度和被试感知到的干扰字母的个数. 他们发现, 被试的任务表现和感知到的干扰字母的个数有关, 而和真正呈现的干扰字母的个数无关. 因为以上研究使用的视觉刺激分别是光栅和字母, 无法直接比较他们的结论, 为了更加系统地比较不同的刺激类型和掩蔽方法产生的效果, Shin 和 Tjan<sup>[91]</sup>使用 Gabor 和字母 2 种刺激类型, 并利用连续闪烁抑制和适应引起的“失明”2 种手段操控旁侧刺激的无意识状态. 结果发现, 用 Gabor 和字母分别作为实验刺激, 用连续闪烁抑制的方法抑制旁侧刺激的知觉时, 被试的任务表现与真实呈现的旁侧刺激数量有关, 而与被试感知到的旁侧刺激数量无关; 使用 Gabor 作为实验刺激, 用适应引起的“失明”抑制旁侧刺激的知觉时, 被试的任务表现与知觉到的旁侧刺激个数有关, 而与实际呈现的旁侧刺激无关. 因此他们推测, 拥挤效应可能发生在连续闪烁抑制的加工阶段之前, 而且发生在适应引起的“失明”之后.

## 2.2 注意阶段假设

视觉加工阶段假设着眼于视觉编码阶段, 认为拥挤效应是因为视觉特征表征不准确; 而注意阶段假设则认为拥挤效应是由注意分辨率不足导致的.

1996 年, He 等人<sup>[19]</sup>发现, 被包围以至于被试无法判断其朝向的光栅仍然可以产生和单个可见光栅等量的适应后效, 而适应发生在初级视觉加工阶段, 这说明拥挤效应发生在初级视觉皮层之后. 他们还发现, 刺激在下视野时, 拥挤效应比刺激在上视野时小, 这和下视野注意分辨率比上视野高的结论一致, 由此他们推测拥挤效应可能是由于注意分辨率不足造成的. 注意分辨率是指视觉细节能被独立区分开来的最小距离, 最简单的测量方法是让被试保持眼睛不动对刺激进行计数<sup>[92]</sup>. 当 2 个物体之间的间隔比注意选择的最小可能区域更小, 他们就会作为一个整体同时被注意选择, 而无法分出其中的个体, 这样拥挤效应就发生了. 但是 He 等人<sup>[19]</sup>的研究结果后来受到 Blake 等人<sup>[18]</sup>的质疑, Blake 等人<sup>[18]</sup>认为, He 等人<sup>[19]</sup>之所以没有观察到拥挤效应对适应后效的影响是因为刺激对比度太高, 导致后效达到饱和, 他们选

用低对比的刺激, 发现拥挤效应会影响适应后效. Ho 和 Cheung<sup>[20]</sup>使用低对比度的光栅也发现拥挤效应会影响目标光栅产生的后效.

除此之外, 还有一些研究间接地支持注意有可能在拥挤效应产生过程中有重要作用. 当目标与旁侧刺激的对比度极性不同, 拥挤效应可以被减弱, Chakravarthi 和 Cavanagh<sup>[40]</sup>探索了这种对比度极性优势的时间性质, 他们以一定的时间频率反转刺激的对比度, 发现对比度极性优势只发生在时间频率为 6~8 Hz 时, 这和注意的时间分辨率也在 6~8 Hz 相一致, 从而支持注意分辨率不足可能是拥挤效应发生的原因. Petrov 和 Meleshkevich<sup>[38]</sup>发现, 当刺激出现的位置固定, 被试的空间注意集中在那里时, 拥挤效应的内外不对称性有很大的减弱, 这也支持注意对拥挤效应的产生有关键作用. 另外, Tripathy 和 Cavanagh<sup>[49]</sup>发现, 颜色定义的刺激和亮度定义的刺激的拥挤效应范围一致, 由于加工颜色和亮度的神经元大小和横向连接长度都不同, 如颜色通路加工的空间频率比较低<sup>[93]</sup>, 因此相同的拥挤效应范围说明拥挤效应不可能发生低级视皮层. 另外, 他们还发现, 拥挤效应只和离心率有关而和刺激的大小无关, 因此推测拥挤不可能发生在视觉加工阶段. Nador 等人<sup>[94]</sup>使用稳态视觉诱发电位(steady state visually evoked potential, SSVEP)的方法分离目标刺激和旁侧刺激的脑电信号. 2 个目标 Gabor 被 36 个干扰 Gabor 包围着, 二者以不同频率闪烁, 一种情况是被试被要求注意目标刺激, 此时目标刺激与旁侧刺激的朝向相同(拥挤条件)或者正交(非拥挤条件); 另一种情况下被试被要求注意一个出现在注视点的干扰 Gabor, 而不去管其他的刺激(注意转移条件). 随后比较了旁侧刺激引发的脑活动在 3 种条件下的状态, 结果发现, 在拥挤条件下, 旁侧刺激的信号最强, 而在非拥挤条件和注意转移条件下, 旁侧刺激的信号都会降低. 他们推测这是因为拥挤条件下, 注意无法分辨目标和干扰, 从而均匀地分布在目标刺激和旁侧刺激上; 而其他 22 种条件, 注意都不会在旁侧刺激上分布, 因而其信号降低. 因此他们支持拥挤效应是由注意分辨率不足导致的.

另外, 拥挤效应依赖于目标和旁侧刺激的相对位置, 而在很多情况下, 网膜上的实际位置和被试知觉到的位置是不一样的. Fischer 等人<sup>[95]</sup>的研究中, 目标 Gabor 被旁侧 Gabor 包围着, 旁侧 Gabor 以朝向或

者远离目标的方向相位迁移(drift), 从而造成它们离目标比实际距离更近或更远的错觉. 结果发现, 被试的任务表现与他们知觉到的旁侧刺激和目标刺激的位置有关, 而与实际位置无关, 并且拥挤效应的强度和被试错误定位的量都与相位迁移的速率成正比. 这说明拥挤效应发生在视觉系统加工运动引起位置偏离的这个过程之后. Yeh 等人<sup>[96]</sup>发现, 拥挤导致的无意识汉字可以引发语义启动. Faivre 等人<sup>[97]</sup>及 Faivre 和 Kouider<sup>[98]</sup>发现, 因为拥挤效应而不能被被试识别的情绪、面孔、有朝向的符号都可以影响被试的注意分布. 这些研究说明, 拥挤发生在运动信息、语义信息、情绪信息和符号朝向信息被提取之后, 很可能是注意或记忆阶段.

既然拥挤效应有可能由于注意分辨率不足导致, 而分辨率不足可能使被试无法精确定位目标刺激, 于是一些研究者试图通过操纵注意的分布, 如在刺激出现前增加提示线索(cue), 来减小拥挤效应<sup>[47,48,99-103]</sup>. Nazir<sup>[101]</sup>发现, 线索对提高被试表现没有作用; 但是之后的研究都发现, 增加提示线索可以使被试的任务表现提高<sup>[48,101,104,105]</sup>. Strasburger<sup>[48]</sup>发现, 在边缘 1°~2°这种较近的离心率位置处, 增加提示线索可以降低拥挤效应发生的关键距离, 但在 4°以上的离心率位置处, 提示线索对关键距离就没有效果了; 与此类似, Scolarì 等人<sup>[102]</sup>也发现, 提示线索对拥挤效应的关键距离不起作用. 但是 Yeshurun 和 Rashal<sup>[106]</sup>的研究显示, 通过操纵注意, 在较近(3°)和较远(5°与 9°)的离心率距离处, 拥挤效应的关键距离都会减小. 他们指出, 前面的实验之所以得到不同结论, 可能是因为提示线索对目标刺激造成了前掩蔽效果, 而他们的实验将线索呈现在不与目标刺激重合的位置, 避免了这一混淆. 总而言之, 关于增加线索对拥挤效应的影响并没有得到统一的结论.

### 2.3 记忆及决策加工阶段假设

还有一些研究者认为, 视觉拥挤效应发生在比视觉和注意加工更高级的记忆及决策阶段. 如 Zhang 等人<sup>[50]</sup>发现, 当多个字母同时出现在周边视野时, 虽然被试不能单独报告某个位置的字母, 但当要求被试忽略位置信息自由报告看到哪些字母时, 被试表现很好, 因此推测拥挤效应很可能发生在工作记忆阶段.

Parkes 等人<sup>[5]</sup>发现, 当一些 Gabor 刺激同时呈现

时, 虽然被试不能报告单一 Gabor 刺激的朝向和位置却可以准确报告所有 Gabor 的平均朝向. 这种现象被称为概要统计(summary statistics)<sup>[107,108]</sup>, 是一种全局的情景表征. Parkes 等人<sup>[5]</sup>认为, 当刺激特征比较多时, 被试倾向于仅表征刺激整体的概要统计信息, 而单个刺激的位置信息就会丢掉, 这种表征概要统计的过程有可能发生在决策阶段.

### 2.4 注意调节下的早期视觉加工阶段假设

关于拥挤效应的机制, 视觉加工阶段假设和注意阶段假设都得到了很多研究的支持. 但总体说来, 2 种解释都有实验证据支持, 却都无法说服对方. 尤其是 Millin 等人<sup>[74]</sup>运用 fMRI 发现, 拥挤状态和目标刺激与旁侧刺激之间的抑制相关, 但这种抑制不受注意地调节. 这显然和以往研究发现注意可以调节拥挤效应相矛盾<sup>[48,101,104,105]</sup>. 一种可能性是因为他们的刺激离视点太近, 中心视点任务很难将注意完全吸引在视点.

近年来, 本实验室使用 ERPs 和 fMRI 从时间和空间 2 个角度研究了拥挤效应的神经机制<sup>[51]</sup>. ERPs 结果显示, 拥挤效应会抑制早期 C1 信号, 目标刺激距离越近, 抑制越强, 且径向分布的刺激比切向分布的刺激产生更强的 C1 信号抑制量, 但只有被试注意刺激时这些差异才显著呈现. C1 成分潜伏期很短, 其幅值在刺激出现后 76 ms 达到峰值, 因此反应了早起视觉加工过程. 以往研究表明, C1 可能体现了 V1 的前馈信号<sup>[109-111]</sup>. fMRI 结果显示, 早在 V1, 径向和切向分布的目标和旁侧刺激之间的交互作用就有差异, 且在 V1 差异最大, 而在非注意条件下没有差异. 这些结果都说明, 拥挤效应和发生在早期视皮层的目标刺激和旁侧刺激之间的交互作用有关, 且注意起着关键作用. 更重要的是, 本实验室发现<sup>[51]</sup>, C1 及 V1 的信号差异和被试的行为拥挤效应相关, 行为拥挤效应更强的试次对应的 C1 抑制量和 V1 信号差异也越强. 不同于以往认为注意对拥挤效应的调节作用发生在高级皮层的观点. 这个研究说明, 注意在视觉加工早期就调节 V1 的活动, 从而影响拥挤效应, 即拥挤效应发生在 V1 且受注意调节, 从而整合了两派的观点.

本实验室还利用知觉学习的特异性和迁移性来研究拥挤效应的机制<sup>[112]</sup>. 通过训练被试辨别 3 个径向排列的光栅中目标光栅的朝向发现, 拥挤效应可

以通过知觉学习减弱, 并且这种学习效果可以迁移到处在训练位置但目标光栅朝向不同的刺激上, 甚至可以迁移到处在训练位置的运动物体的运动方向辨别的任务上, 但是无法迁移到对侧视野训练朝向的光栅刺激上. 这说明拥挤效应受到注意调节, 因而其学习效果可以迁移到不同的刺激上, 但发生的区域是具有空间拓扑对应的区域, 因而不能迁移到非训练位置. 结合上一段提到的 ERP 和 fMRI 研究, 可以推测知觉学习可能优化了注意的选择机制, 而注意对早期皮层具有调节作用, 从而减弱了早期视觉皮层刺激之间的抑制作用, 这同样支持了以上所述的 2 种神经机制整合的观点. 也和最近的脑成像<sup>[75]</sup>、无意识等研究<sup>[20]</sup>共同证明了拥挤效应发生在早期视觉皮层, 且受到注意调节.

### 3 视觉拥挤效应的计算模型研究

前一部分内容主要综述了拥挤效应的解释和理论假设, 但是建立计算模型对拥挤效应做出明确定量描述的研究并不是很多, 下面对它们进行简要总结.

Wilkinson 等人<sup>[71]</sup>测量了旁侧刺激出现后, 被试对目标刺激的对比度、空间频率和朝向辨别阈限, 然后结合复杂细胞的空间累加作用(summation)和简单细胞与复杂细胞间的相互抑制作用建立了描述拥挤效应的模型. 这个模型中, 单独的视觉轮廓由简单细胞加工, 但如果在一块小区域附近还有具有相似朝向的干扰轮廓, 复杂细胞的反应就会变强, 并抑制感受野相同的简单细胞的反应. 他们发现, 这样的模型可以定量地解释实验测量得到的数据, 因而这一结果支持拥挤效应发生在 V1.

Parkes 等人<sup>[5]</sup>给被试同时呈现多个 Gabor, 其中一些的朝向和水平方向有一定偏移, 为目标 Gabor, 其余的 Gabor 全部为水平朝向, 目标 Gabor 的位置和数目都随机, 然后让被试报告目标 Gabor 的朝向. 他们发现, 随着目标 Gabor 数目的增加, 被试判断目标朝向的阈限逐渐减小. 他们进一步研究发现, 被试并不能报告单独 Gabor 的朝向, 但却可以估计所有 Gabor 的平均朝向, 这说明单个 Gabor 的朝向信息并没有丢失而是被合并(pool)到了一起. 他们的研究被称为合并模型(pool model).

合并模型之后受到了 Solomon 等人<sup>[113]</sup>的质疑. Solomon 等人<sup>[113]</sup>选用了更多的目标和旁侧朝向组合,

系统测量了被试的反应, 并和 pool 模型的预测做比较, 发现二者有着质的差异. 他们提出一种结合侧向抑制和侧向放大的神经元群集反应模型来解释拥挤效应.

在更近期的研究中, van den Berg 等人<sup>[114]</sup>从空间特征整合的角度入手, 利用集群编码原则提出了更具生理学意义的计算模型. 在这个模型中, 每一个刺激信号对应一个概率分布, 首先计算每一个概率分布对应的神经表征活动, 然后由相邻位置的神经活动加权整合成每个位置的刺激对应的神经表征活动, 再根据贝叶斯函数将得到的整合信息编码成混合的常态分布, 每一个概率分布代表对应位置的刺激朝向的知觉. 由于信息整合, 对空间上临近的刺激朝向的知觉被干扰. 这个模型可以很好地模拟拥挤效应的基本属性, 如关键距离、强制合并等. 他们根据模型拟合结果, 推测 V4 的一类神经元最有可能是起信息整合作用的神经元, 而拥挤效应并不是物体识别的直接过程, 而只是早期视觉系统为了提高信号质量而进行的初步轮廓整合机制的一个副产品.

Dayan 和 Solomon<sup>[55]</sup>采取了与上面的模型非常不同的思路, 他们将对目标刺激的空间选择和识别看做贝叶斯推理过程. 神经元的感受野会依照皮层放大因子随着离心率的增大而增大, 当相邻刺激与目标刺激落入同一个感受野, 相邻刺激会对这个选择的推理过程产生干扰. 这个模型也在一定程度上支持了拥挤效应是由于目标和旁侧刺激占据同一神经元的感受野所致. 与此类似, van den Berg 等人<sup>[115]</sup>利用在知觉不确定性存在的情况下识别目标字母的理想观察者模型来模拟拥挤效应, 他们通过 3 个实验来定量比较理想观察者和真实观察者的拥挤效应, 结果显示, 真实观察者出现的错误一半可以用目标单独出现时也会有的知觉不确定性解释; 另一半错误则可以用临近干扰引起的位置和身份的不确定性解释.

Nandy 和 Tjan<sup>[45]</sup>结合 V1 的侧向交互作用(lateral interaction)和自然图像统计信息(natural image statistics), 提出了第一个可以解释径切各向异性的计算模型. 初级视觉皮层神经元的侧向交互作用可以被自然图像的统计信息塑造<sup>[116,117]</sup>. 当刺激呈现在边缘视野时, 边缘视野获得的图像统计信息影响了空间注意的分布, 而空间注意转移的一个作用是诱发眼跳<sup>[118]</sup>, 眼跳引起的伪迹造成的图像错位反过来混

淆了图像统计信息的表征, 而且沿着眼跳目标和原注视点连线方向(径向)的影像重叠最严重. 这种混淆的图像统计信息影响了侧向交互作用的建立, 从而引起具有径向偏好的拥挤效应.

虽然不同的模型使用了不同的算法, 但总的来说, 上面这些模型都是基于早期视皮层神经元间的侧向相互作用(lateral interaction)的, 即认为拥挤效应依赖于早期视皮层的功能, 即支持拥挤效应的视觉加工阶段假设. 拥挤效应的注意分辨率不足解释虽然也得到一些实验支持, 但目前为止尚没有支持该解释的计算模型.

#### 4 视觉拥挤效应的知觉学习研究

由于拥挤效应可能和阅读障碍有关, 因此很多研究者试图通过知觉学习减弱拥挤效应<sup>[9,119-124]</sup>. 而研究知觉学习对拥挤效应影响的特异性和可迁移性对于探索拥挤效应的机制也有很大的帮助.

Chung<sup>[9]</sup>训练 8 个被试识别 3 个字母串中处于中间位置的一个字母, 每个被试重复 6000 个试次. 发现经过长时间的知觉学习, 被试识别目标刺激的正确率从 34% 提高到了 64%, 并且拥挤效应发生的范围也显著缩小了(图 3), 但是拥挤效应的减弱并没有伴随边缘视野阅读速度的提高. 此外, Hussain 等人<sup>[121]</sup>证实了对于弱视病人和正常人来说, 知觉学习都可以减少拥挤效应, 而且经过训练, 弱视病人的视敏度也伴随着提高, 这说明拥挤效应的可塑性有重要的临床意义.

Huckauf 和 Nazir<sup>[120]</sup>也发现, 学习可以减弱拥挤

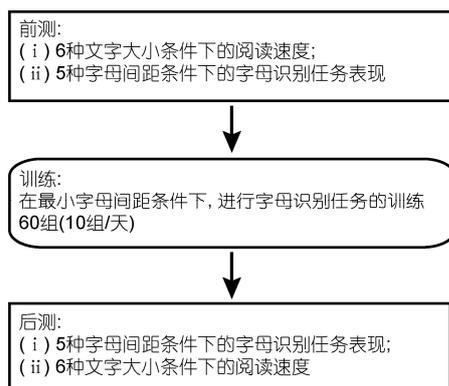


图3 Chung<sup>[9]</sup>通过知觉学习减弱拥挤效应的实验过程

效应, 他们还发现, 短期学习后的学习结果是特异于目标刺激的, 而且学习旁侧刺激也可以减弱拥挤效应, 这说明拥挤效应依赖于目标刺激和旁侧刺激间的交互作用, 但是长期学习后的学习效果可以部分迁移到未学习的目标刺激位置 and 空间距离, 这种迁移说明拥挤效应部分受到高级加工过程的调节. 但是 Maniglia 等人<sup>[123]</sup>的研究中, 训练任务是探测被高对比度 Gabor 包围的目标 Gabor 的对比度, 旁侧和目标 Gabor 的朝向相同. 训练有效减小了拥挤效应, 并提高了被试的对比度敏感性, 但是这种学习效果并没有迁移到目标刺激不变而旁侧刺激的朝向变为正交方向的刺激构型上, 这说明知觉学习的作用是减弱旁侧刺激对目标刺激的抑制作用, 而不是仅加强单一目标刺激的表征.

Huang 和 Watanabe<sup>[119]</sup>训练被试识别呈现在边缘视野 10° 处被其他字母包围的目标字母. 经过 6 天的训练, 被试的识别表现有了稳定提高, 并且这种学习效果在目标和旁侧刺激之间的距离改变时仍然保持, 更重要的是, 在训练位置, 被试的对比度敏感性也得到了提高. 由于视觉神经元对比度的敏感性依赖于他们的感受野大小, 因此他们推测, 知觉学习使得拥挤效应减弱是通过缩小训练位置处的神经元感受野实现的.

Sun 等人<sup>[124]</sup>利用理想观察者模型(ideal observer analysis)结合知觉学习, 试图解释拥挤效应的发生机制. 他们认为, 拥挤效应增加了目标信号的噪声, 同时降低了视觉系统提取有效信号的能力. 经过 6 天的训练, 被试通过改善这 2 方面中受影响较大的一方面, 从而使得表现变好. 他们的模型中引入了一个知觉窗口(perceptual window)的概念. 知觉窗口即为获取相关输入特征的范围, 过大的知觉窗口将囊括干扰特征, 使得目标特征的噪声增大; 而过小的或者偏移的知觉窗口又不足以覆盖目标, 造成取样效率降低. 学习的过程则可以调整知觉窗口的大小至最合适的状态, 从而减弱拥挤效应. 虽然这个研究所提出的知觉窗口与之前 Pelli 等人<sup>[12]</sup>所提出的“整合区域”(combined field)一致, 但是, 它并没有涉及到生理层面, 因而也无法为拥挤效应及其可塑性提供可信的神经机制的证据.

知觉学习的研究一致支持拥挤效应可以通过训练减弱, 这是因为知觉学习减弱了旁侧刺激对于目标刺激的抑制作用, 但是这种抑制作用发生在哪个

阶段仍然无法通过当前的研究得到统一的结论。总之,来自知觉学习的结果显示视觉加工阶段和注意等高级加工阶段对拥挤效应的产生都有贡献。这和本文作者<sup>[51]</sup>提出的注意调节下的早期视觉加工阶段假设一致。

## 5 未来的方向和问题

虽然经过几十年的研究拥挤效应的神经机制已经越来越清楚,但由于目前研究多采用字母或光栅为研究对象,对于更复杂的刺激类型,如面孔<sup>[23,24]</sup>、生物运动<sup>[26]</sup>、光栅的运动方向<sup>[25]</sup>、语义<sup>[97]</sup>以及情绪、符号<sup>[97,98]</sup>等的研究还比较少。既然拥挤效应可以发生在面孔信息、运动信息、语义信息、情绪信息和符号朝向信息被提取之后,这说明它发生的皮层位置特异于刺激类型,是多水平多通道的。因此,未来的拥挤效应研究应该侧重高级视觉刺激,如形状、面孔、运动、语义、情绪等。例如,本实验室<sup>[51]</sup>以光栅为刺激,发现拥挤效应发生在 V1 且受注意调节,而知觉学习可能优化了注意的选择机制,减弱了早期视觉皮层刺激之间的抑制作用,从而减弱了拥挤效应。但对于其他刺激,情况是否仍然如此还有待研究。

以往的研究中,拥挤效应主要在被试盯着固定注视点、忽略其眼动的条件下测量,所以值得探讨的一个问题是眼睛位置的信号是否可以调节拥挤效应。Harrison 等人<sup>[125-127]</sup>在眼动和拥挤效应的关系上已经做了一系列工作,他们发现,眼跳前的眼睛准备活动可以有效提高边缘视野对被包围的物体的识别能力<sup>[126]</sup>。但是这个领域还有许多值得探讨的问题,如其他类型的眼动(像自主的和长时间的眼睛追随运动)对拥挤效应的影响,以及调节眼动信号的神经区域究竟在拥挤效应中扮演怎样的角色等,都需要未来有更多的研究去提供答案。

上面部分讨论的都是视觉拥挤效应,事实上,拥挤效应是一个多通道的广泛发生的现象,例如视觉引导的抓取等动作也会受到拥挤效应影响。在这个领域已经展开了一些研究。有证据表明,拥挤状态中的刺激信息在视知觉系统(vision-for-perception)和视觉引导的运动系统(vision-for-action)的表征是不同的<sup>[128]</sup>。Chen 等人<sup>[129]</sup>在美国视觉科学年会上展示的研究中,系统地比较了拥挤效应对抓取行为和知觉的影响,他们发现动作比知觉更不易受拥挤效应影响;离心率对抓取行为拥挤效应的影响并不像对视觉拥挤效应的影响那么大,且拥挤效应对抓取的影响没有径切各向异性。和客体识别发生在腹侧通路不同,视觉引导的动作主要受背侧通路的调节,因此该研究有利于理解视觉拥挤效应对背侧通路加工动作的影响,为深入理解拥挤效应打开了一扇门。

除此之外,还有很多非常有吸引力的问题需要更进一步的工作,例如:(i)对于不同类型的刺激(如一阶或二阶,物体整体或部分),离心率及相互距离对拥挤效应的影响是相同的吗?(ii)拥挤效应是否对某些认知活动有益?或者是否可以通过训练使得拥挤效应对认知活动有益?(iii)拥挤效应是否可以通过训练而减弱,从而改善阅读速度,或帮助弱视、斜视病人?(iv)如果拥挤效应发生于多通道,一种通道的线索是否可以减弱另一通道的拥挤效应?(v)拥挤效应的发育进程,以及在成年后整个生命过程中是如何变化的?

另外,目前该领域来自神经科学的证据仍然很少,以后的研究除了利用事件相关电位(ERPs)和磁共振成像(fMRI)等研究手段外,还可以结合经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)对拥挤效应的神经机制进行深入探讨。总而言之,作为客体识别的一个瓶颈,更充分地认识拥挤效应对于众多领域都将具有十分重要的意义。

**致谢** 感谢北京大学视觉与脑成像实验室的同事们予以支持和指导。

## 参考文献

- 1 Whitney D, Levi D M. Visual crowding: a fundamental limit on conscious perception and object recognition. *Trends Cogn Sci*, 2011, 15: 160-168
- 2 Levi D M. Crowding—an essential bottleneck for object recognition: a mini-review. *Vision Res*, 2008, 48: 635-654
- 3 Levi D M, Waugh S J. Spatial scale shifts in peripheral vernier acuity. *Vision Res*, 1994, 34: 2215-2238

- 4 Levi D M, Klein S A, Aitsebaomo A P. Vernier acuity, crowding and cortical magnification. *Vision Res*, 1985, 25: 963–977
- 5 Parkes L, Lund J, Angelucci A, et al. Compulsory averaging of crowded orientation signals in human vision. *Nat Neurosci*, 2001, 4: 739–744
- 6 Greenwood J A, Bex P J, Dakin S C. Positional averaging explains crowding with letter-like stimuli. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 13130–13135
- 7 Alvarez G A. Representing multiple objects as an ensemble enhances visual cognition. *Trends Cogn Sci*, 2011, 15: 122–131
- 8 Joo S J, Boynton G M, Murray S O. Long-range, pattern-dependent contextual effects in early human visual cortex. *Curr Biol*, 2012, 22: 781–786
- 9 Chung S T. Learning to identify crowded letters: does it improve reading speed? *Vision Res*, 2007, 47: 3150–3159
- 10 Chung S T, Li R W, Levi D M. Crowding between first- and second-order letters in amblyopia. *Vision Res*, 2008, 48: 788–798
- 11 Chung S T, Mansfield J S, Legge G E. Psychophysics of reading. XVIII. The effect of print size on reading speed in normal peripheral vision. *Vision Res*, 1998, 38: 2949–2962
- 12 Pelli D G, Tillman K A, Freeman J, et al. Crowding and eccentricity determine reading rate. *J Vision*, 2007, 7: 20
- 13 Williamson K, Scolari M, Jeong S, et al. Experience-dependent changes in the topography of visual crowding. *J Vision*, 2009, 9: 15
- 14 Yu D, Akau M M, Chung S T. The mechanism of word crowding. *Vision Res*, 2012, 52: 61–69
- 15 Zhang J Y, Zhang T, Xue F, et al. Legibility variations of Chinese characters and implications for visual acuity measurement in Chinese reading population. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 2007, 48: 2383–2390
- 16 Zhang J Y, Zhang T, Xue F, et al. Legibility of Chinese characters in peripheral vision and the top-down influences on crowding. *Vision Res*, 2009, 49: 44–53
- 17 van den Berg R, Roerdink J B, Cornelissen F W. On the generality of crowding: visual crowding in size, saturation, and hue compared to orientation. *J Vision*, 2007, 7: 14
- 18 Blake R, Tadin D, Sobel K V, et al. Strength of early visual adaptation depends on visual awareness. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 4783–4788
- 19 He S, Cavanagh P, Intriligator J. Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature*, 1996, 383: 334–337
- 20 Ho C, Cheung S H. Crowding by invisible flankers. *PLoS One*, 2011, 6: e28814
- 21 Liu T, Jiang Y, Sun X, et al. Reduction of the crowding effect in spatially adjacent but cortically remote visual stimuli. *Curr Biol*, 2009, 19: 127–132
- 22 Westheimer G, Truong T T. Target crowding in foveal and peripheral stereoacuity. *Am J Optom Physiol Opt*, 1988, 65: 395–399
- 23 Farzin F, Rivera S M, Whitney D. Holistic crowding of Mooney faces. *J Vision*, 2009, 9: 18
- 24 Louie E G, Bressler D W, Whitney D. Holistic crowding: selective interference between configural representations of faces in crowded scenes. *J Vision*, 2007, 7: 24
- 25 Moutoussis K, Zeki S. Seeing invisible motion: a human fMRI study. *Curr Biol*, 2006, 16: 574–579
- 26 Ikeda H, Watanabe K, Cavanagh P. Crowding of biological motion stimuli. *J Vision*, 2013, 13: 20
- 27 Vidyasagar T R. Gating of neuronal responses in macaque primary visual cortex by an attentional spotlight. *Neuroreport*, 1998, 9: 1947–1952
- 28 Vlaskamp B N, Hooge I T. Crowding degrades saccadic search performance. *Vision Res*, 2006, 46: 417–425
- 29 Pelli D G, Palomares M, Majaj N J. Crowding is unlike ordinary masking: distinguishing feature integration from detection. *J Vision*, 2004, 4: 1136–1169
- 30 Thomas J P. Detection and identification: how are they related? *J Opt Soc Am A*, 1985, 2: 1457–1467
- 31 Kooi F L, Toet A, Tripathy S P, et al. The effect of similarity and duration on spatial interaction in peripheral vision. *Spatial Vision*, 1994, 8: 255–279
- 32 Levi D M, Hariharan S, Klein S A. Suppressive and facilitatory spatial interactions in peripheral vision: peripheral crowding is neither size invariant nor simple contrast masking. *J Vision*, 2002, 2: 167–177
- 33 Petrov Y, Popple A V, Mckee S P. Crowding and surround suppression: not to be confused. *J Vision*, 2007, 7: 12
- 34 Bouma H. Interaction effects in parafoveal letter recognition. *Nature*, 1970, 226: 177–178
- 35 Bouma H. Visual interference in the parafoveal recognition of initial and final letters of words. *Vision Res*, 1973, 13: 767–782
- 36 Toet A, Levi D M. The two-dimensional shape of spatial interaction zones in the parafovea. *Vision Res*, 1992, 32: 1349–1357
- 37 Feng C, Jiang Y, He S. Horizontal and vertical asymmetry in visual spatial crowding effects. *J Vision*, 2007, 7: 13
- 38 Petrov Y, Meleshkevich O. Locus of spatial attention determines inward-outward anisotropy in crowding. *J Vision*, 2011, 11: 1
- 39 Bex P J, Dakin S C, Simmers A J. The shape and size of crowding for moving targets. *Vision Res*, 2003, 43: 2895–2904
- 40 Chakravarthi R, Cavanagh P. Temporal properties of the polarity advantage effect in crowding. *J Vision*, 2007, 7: 11

- 41 Andriessen J J, Bouma H. Eccentric vision: adverse interactions between line segments. *Vision Res*, 1976, 16: 71–78
- 42 Levi D M, Carney T. The effect of flankers on three tasks in central, peripheral, and amblyopic vision. *J Vision*, 2011, 11: 10
- 43 Bernard J B, Chung S T. The dependence of crowding on flanker complexity and target-flanker similarity. *J Vision*, 2011, 11: 1
- 44 Chung S T, Tjan B S. Shift in spatial scale in identifying crowded letters. *Vision Res*, 2007, 47: 437–451
- 45 Nandy A S, Tjan B S. Saccade-confounded image statistics explain visual crowding. *Nat Neurosci*, 2012, 15: 463–469
- 46 Intriligator J, Cavanagh P. The spatial resolution of visual attention. *Cogn Psychol*, 2001, 43: 171–216
- 47 Leat S J, Li W, Epp K. Crowding in central and eccentric vision: the effects of contour interaction and attention. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 1999, 40: 504–512
- 48 Strasburger H. Unfocused spatial attention underlies the crowding effect in indirect form vision. *J Vision*, 2005, 5: 1024–1037
- 49 Tripathy S P, Cavanagh P. The extent of crowding in peripheral vision does not scale with target size. *Vision Res*, 2002, 42: 2357–2369
- 50 Zhang J Y, Liu L, Yu C. Evidence for misplaced target information with letter crowding. *J Vision*, 2008, 8: 441
- 51 Chen J, Yu Q, He Y, et al. An early cortical suppression might contribute to crowding. *J Vision*, 2012, 12: 328
- 52 Flom M C, Heath G G, Takahashi E. Contour interaction and visual resolution: contralateral effects. *Science*, 1963, 142: 979–980
- 53 Mareschal I, Morgan M J, Solomon J A. Cortical distance determines whether flankers cause crowding or the tilt illusion. *J Vision*, 2010, 10: 13
- 54 Motter B C, Simoni D A. The roles of cortical image separation and size in active visual search performance. *J Vision*, 2007, 7: 6
- 55 Dayan P, Solomon J A. Selective Bayes: attentional load and crowding. *Vision Res*, 2010, 50: 2248–2260
- 56 Gattass R, Sousa A P, Rosa M G. Visual topography of V1 in the Cebus monkey. *J Comp Neurol*, 1987, 259: 529–548
- 57 Larsson J, Heeger D J. Two retinotopic visual areas in human lateral occipital cortex. *J Neurosci*, 2006, 26: 13128–13142
- 58 Rosa M G, Sousa A P, Gattass R. Representation of the visual field in the second visual area in the Cebus monkey. *J Comp Neurol*, 1988, 275: 326–345
- 59 Pinon M C, Gattass R, Sousa A P. Area V4 in Cebus monkey: extent and visuotopic organization. *Cereb Cortex*, 1998, 8: 685–701
- 60 Fitzpatrick D. Seeing beyond the receptive field in primary visual cortex. *Curr Opin Neurobiol*, 2000, 10: 438–443
- 61 Gilbert C D. Adult cortical dynamics. *Physiol Rev*, 1998, 78: 467–485.
- 62 Callaway E M, Katz L C. Emergence and refinement of clustered horizontal connections in cat striate cortex. *J Neurosci*, 1990, 10: 1134–1153
- 63 Gilbert C D. Horizontal integration and cortical dynamics. *Neuron*, 1992, 9: 1–13
- 64 Gilbert C D, Wiesel T N. Clustered intrinsic connections in cat visual cortex. *J Neurosci*, 1983, 3: 1116–1133
- 65 Martin K A, Whitteridge D. The relationship of receptive field properties to the dendritic shape of neurones in the cat striate cortex. *J Physiol*, 1984, 356: 291–302
- 66 Gilbert C D, Wiesel T N. Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex. *J Neurosci*, 1989, 9: 2432–2442
- 67 Gilbert C D, Hirsch J A, Wiesel T N. Lateral interactions in visual cortex. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 1990, 55: 663–677
- 68 Gilbert C D, Wiesel T N. The influence of contextual stimuli on the orientation selectivity of cells in primary visual cortex of the cat. *Vision Res*, 1990, 30: 1689–1701
- 69 Tripathy S P, Levi D M. Long-range dichoptic interactions in the human visual cortex in the region corresponding to the blind spot. *Vision Res*, 1994, 34: 1127–1138
- 70 Orbach H S, Wilson H R. Factors limiting peripheral pattern discrimination. *Spat Vision*, 1999, 12: 83–106
- 71 Wilkinson F, Wilson H R, Ellemborg D. Lateral interactions in peripherally viewed texture arrays. *J Opt Soc Am A*, 1997, 14: 2057–2068
- 72 Westheimer G, Hauske G. Temporal and spatial interference with vernier acuity. *Vision Res*, 1975, 15: 1137–1141
- 73 Anzai A, Ohzawa I, Freeman R D. Neural mechanisms underlying binocular fusion and stereopsis: position vs. phase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 5438–5443
- 74 Millin R, Arman A C, Chung S T, et al. Visual crowding in V1. *Cereb Cortex*, 2013: bht159
- 75 Arman A C, Chung S T, Tjan B S. Neural correlates of letter crowding in the periphery. *J Vision*, 2006, 6: 804
- 76 Bi T, Cai P, Zhou T, et al. The effect of crowding on orientation-selective adaptation in human early visual cortex. *J Vision*, 2009, 9: 13
- 77 Ferrera V P, Nealey T A, Maunsell J H. Mixed parvocellular and magnocellular geniculate signals in visual area V4. *Nature*, 1992, 358: 756–761
- 78 Ferrera V P, Nealey T A, Maunsell J H. Responses in macaque visual area V4 following inactivation of the parvocellular and magnocellular LGN pathways. *J Neurosci*, 1994, 14: 2080–2088
- 79 Chakravarthi R, Cavanagh P. Recovery of a crowded object by masking the flankers: determining the locus of feature integration. *J Vision*, 2009, 9: 4

- 80 Alpern M. Metacontrast. *J Opt Soc Am*, 1953, 43: 648–657
- 81 Anbar S, Anbar D. Visual masking: a unified approach. *Perception*, 1982, 11: 427–439
- 82 Breitmeyer B G, Ganz L. Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. *Psychol Rev*, 1976, 83: 1–36
- 83 Bugmann G, Taylor J G. A model of visual backward masking. *Biosystems*, 2005, 79: 151–158
- 84 Macknik S L, Livingstone M S. Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system. *Nat Neurosci*, 1998, 1: 144–149
- 85 Rolls E T, Tovee M J. Processing speed in the cerebral cortex and the neurophysiology of visual masking. *Proc Biol Sci*, 1994, 257: 9–15
- 86 Sperling G. A model for visual memory tasks. *Hum Factors*, 1963, 5: 19–31
- 87 Enns J T. Object substitution and its relation to other forms of visual masking. *Vision Res*, 2004, 44: 1321–1331
- 88 Tata M S. Attend to it now or lose it forever: selective attention, metacontrast masking, and object substitution. *Percept Psychophys*, 2002, 64: 1028–1038
- 89 Carlson T A, Rauschenberger R, Verstraten F A. No representation without awareness in the lateral occipital cortex. *Psychol Sci*, 2007, 18: 298–302
- 90 Wallis T S, Bex P J. Visual crowding is correlated with awareness. *Curr Biol*, 2011, 21: 254–258
- 91 Shin K, Tjan B S. Crowding with invisible flankers—a reexamination. *J Vision*, 2013, 13: 578–578
- 92 He S, Cavanagh P, Intriligator J. Attentional resolution. *Trends Cogn Sci*, 1997, 1: 115–121
- 93 Mullen K T. The contrast sensitivity of human colour vision to red-green and blue-yellow chromatic gratings. *J Physiol*, 1985, 359: 381–400
- 94 Nador J, Petrov Y, Quian J. SSVEPs indicate that grouping limits resolving power of attention inducing crowding. *J Vision*, 2013, 13: 626–626
- 95 Fischer J, Spotswood N, Whitney D. The emergence of perceived position in the visual system. *J Cogn Neurosci*, 2011, 23: 119–136
- 96 Yeh S L, He S, Cavanagh P. Semantic priming from crowded words. *Psychol Sci*, 2012, 23: 608–616
- 97 Faivre N, Berthet V, Kouider S. Nonconscious influences from emotional faces: a comparison of visual crowding, masking, and continuous flash suppression. *Front Psychol*, 2012, 3: 129
- 98 Faivre N, Kouider S. Increased sensory evidence reverses nonconscious priming during crowding. *J Vision*, 2011, 11: 16
- 99 Freeman J, Donner T H, Heeger D J. Inter-area correlations in the ventral visual pathway reflect feature integration. *J Vision*, 2011, 11: 15
- 100 Freeman J, Pelli D G. An escape from crowding. *J Vision*, 2007, 7: 22
- 101 Nazir T A. Effects of lateral masking and spatial precueing on gap-resolution in central and peripheral vision. *Vision Res*, 1992, 32: 771–777
- 102 Scolari M, Kohnen A, Barton B, et al. Spatial attention, preview, and popout: which factors influence critical spacing in crowded displays? *J Vision*, 2007, 7: 7
- 103 Shiu L P, Pashler H. Spatial attention and vernier acuity. *Vision Res*, 1995, 35: 337–343
- 104 Felisberti F M, Zanker J M. Attention modulates perception of transparent motion. *Vision Res*, 2005, 45: 2587–2599
- 105 Huckauf A, Heller D. Spatial selection in peripheral letter recognition: in search of boundary conditions. *Acta Psychol (Amst)*, 2002, 111: 101–123
- 106 Yeshurun Y, Rashal E. Precueing attention to the target location diminishes crowding and reduces the critical distance. *J Vision*, 2010, 10: 16
- 107 Balas B, Nakano L, Rosenholtz R. A summary-statistic representation in peripheral vision explains visual crowding. *J Vision*, 2009, 9: 13
- 108 Oliva A, Torralba A. The role of context in object recognition. *Trends Cogn Sci*, 2007, 11: 520–527
- 109 Clark V P, Fan S, Hillyard S A. Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. *Hum Brain Mapping*, 1994, 2: 170–187
- 110 Di Russo F, Martinez A, Sereno M I, et al. Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Hum Brain Mapp*, 2002, 15: 95–111
- 111 Martinez A, Anllo-Vento L, Sereno M I, et al. Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nat Neurosci*, 1999, 2: 364–369
- 112 Fan Z, Fang F. Learning to discriminate crowded orientations. *J Vision*, 2013, 13: 565
- 113 Solomon J A, Felisberti F M, Morgan M J. Crowding and the tilt illusion: toward a unified account. *J Vision*, 2004, 4: 500–508
- 114 van den Berg R, Roerdink J B, Cornelissen F W. A neurophysiologically plausible population code model for feature integration explains visual crowding. *PLoS Comput Biol*, 2010, 6: e1000646
- 115 van den Berg R, Johnson A, Martinez Anton A, et al. Comparing crowding in human and ideal observers. *J Vision*, 2012, 12: 13

- 116 Karklin Y, Lewicki M S. Emergence of complex cell properties by learning to generalize in natural scenes. *Nature*, 2009, 457: 83–86
- 117 Sigman M, Cecchi G A, Gilbert C D, et al. On a common circle: natural scenes and Gestalt rules. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 1935–1940
- 118 Deubel H, Schneider W X. Saccade target selection and object recognition: evidence for a common attentional mechanism. *Vision Res*, 1996, 36: 1827–1837
- 119 Huang T R, Watanabe T. Association of perceptual learning to reduce spatial crowding with shrinkage of receptive fields. *J Vision*, 2011, 11: 1006
- 120 Huckauf A, Nazir T A. How odgerwi becomes crowding: stimulus-specific learning reduces crowding. *J Vision*, 2007, 7: 18
- 121 Hussain Z, Webb B S, Astle A T, et al. Perceptual learning reduces crowding in amblyopia and in the normal periphery. *J Neurosci*, 2012, 32: 474–480
- 122 Le Dantec C C, Melton E E, Seitz A R. A triple dissociation between learning of target, distractors, and spatial contexts. *J Vision*, 2012, 12: 5
- 123 Maniglia M, Pavan A, Cuturi L F, et al. Reducing crowding by weakening inhibitory lateral interactions in the periphery with perceptual learning. *PLoS One*, 2011, 6: e25568
- 124 Sun G J, Chung S T, Tjan B S. Ideal observer analysis of crowding and the reduction of crowding through learning. *J Vision*, 2010, 10: 16
- 125 Harrison W, Remington R, Mattingley J. Visual crowding is altered during smooth pursuit eye movements. *J Vision*, 2013, 13: 581
- 126 Harrison W J, Mattingley J B, Remington R W. Eye movement targets are released from visual crowding. *J Neurosci*, 2013, 33: 2927–2933
- 127 Harrison W J, Retell J D, Remington R W, et al. Visual crowding at a distance during predictive remapping. *Curr Biol*, 2013, 23: 793–798
- 128 Bulakowski P F, Post R B, Whitney D. Visuomotor crowding: the resolution of grasping in cluttered scenes. *Front Behav Neurosci*, 2009, 3: 49
- 129 Chen J, Sperandio I, Goodale M A. The influence of crowding on grip scaling during grasping. *J Vision*, 2013, 13: 336

## Neural Mechanisms of Visual Crowding Effect

FAN ZhenZhi<sup>1</sup>, FANG Fang<sup>1,2,3</sup> & CHEN Juan<sup>4</sup>

*1 Key Laboratory of Machine Perception (Ministry of Education), Department of Psychology, Peking University, Beijing 100871, China;*

*2 Peking-Tsinghua Center for Life Sciences, Beijing 100871, China;*

*3 IDG/McGovern Institute for Brain Research, Peking University, Beijing 100871, China;*

*4 The Brain and Mind Institute, The University of Western Ontario, London N6A 5B7, Canada*

When a target is presented with nearby flankers in the peripheral visual field, it becomes difficult to be identified, which is a phenomenon termed crowding. Studying crowding not only facilitates understanding of object recognition, but also benefits the remedy of macular degeneration, amblyopia and dyslexia. Since the concept of crowding was put forward, researchers have studied it extensively and gained much knowledge. Here, we provide an overview of the advances in this research field, including the properties of crowding, the existing theories and computational models that were proposed to explain the underlying neural mechanisms of crowding and how to alleviate crowding with perceptual learning. Although there has been tremendous growth of this topic, controversies remain. Further studies with elaborate designs and advanced technologies are required to address these controversies.

**visual crowding, neural mechanisms, computational models, perceptual learning**

10.1360/052013-314