

• 研究前沿(Regular Articles) •

视觉物体表征加工中背-腹通路的相互作用*

高 飞¹ 蔡厚德²

(¹ 山东师范大学心理学部, 济南 250358) (² 南京师范大学心理学院, 南京 210097)

摘 要 大脑的视觉系统通过背侧与腹侧通路加工物体的视觉信息。腹侧通路主要负责“是什么”(what)的物体视觉识别加工, 背侧通路主要负责“在哪里”(where)的物体视空间与运动加工。但是, 背-腹通路存在多重交互的神经连接, 提示视觉物体表征加工中存在两者的功能相互作用。一方面, 腹侧通路并不能单独计算物体的整体形状, 背侧通路对物体整体形状的特征信息有必要与腹侧通路表征的物体局部特征信息汇合, 以支持不变性的物体视觉信息加工; 另一方面, 在目标导向的思想和行为中, 背侧通路需要实时提取和保持来自腹侧通路的物体视觉信息, 以实现适应性的物体视觉信息加工。前者是一种主要受特征驱动(自下而上)的功能整合, 而后者是一种主要受任务驱动(自上而下)的功能整合。未来还需深入研究注意对背侧通路表征物体整体形状的影响、物体熟悉性调节整体形状与局部特征整合的机制、视觉工作记忆如何抵抗干扰以保持对目标导向刺激的加工机制、内生记忆信息对适应性视觉物体表征的影响, 以及背-腹通路的发育机制及其对两者相互作用的影响等。

关键词 视觉物体表征; 背-腹通路的相互作用; 不变性的物体视觉信息加工; 适应性的物体视觉信息加工

分类号 B845

1 引言

大脑的视觉系统通过背侧通路(dorsal pathway)和腹侧通路(ventral pathway)加工物体的视觉信息(Vinci-Booher et al., 2022)。这两条通路均接收来自初级视觉皮层(V1 区)的投射, 经 V2 区传递后分道扬镳。腹侧通路经 V4 区投射到颞下皮层(inferior temporal cortex, ITC), 也称“what”通路, 主要负责“是什么”的物体视觉识别加工; 背侧通路经 V3 区投射到后部顶叶皮层(posterior parietal cortex, PPC), 也称“where”通路, 主要负责“在哪里”的物体视空间与运动加工, 并为视觉引导动作服务(Freud et al., 2020; Freud et al., 2016; Lima et al., 2023; Mahon, 2023)。尽管大量的证据支持

这种背-腹通路信息加工相互分离的观点, 但越来越多的研究显示这两条通路间存在多重交互的神经连接, 提示在视觉物体表征加工中背-腹通路间存在功能的相互作用(Freud & Behrmann, 2020; Garcea et al., 2018; Goldstein-Marcusohn et al., 2024; Vinci-Booher et al., 2022; Yang et al., 2020)。

不变性的(invariant)和适应性的(adaptive)视觉信息加工是大脑表征视觉物体的两个关键机制(Xu, 2018b)。前者指当物体知觉条件(如视角、大小等)发生变化时, 视觉系统通过对物体特征的不变性表征, 以实现物体识别以及范畴归类加工(Ayzenberg & Behrmann, 2024; Nestmann et al., 2022; Xu & Vaziri-Pashkam, 2022); 后者则指视觉系统通过动态选择与暂存物体信息, 以实现与个体的目的和任务相适应的视觉物体表征加工(Xu, 2018a, 2018b, 2024)。传统的观点认为, 不变性的物体加工是由腹侧通路独立完成的(Kravitz et al., 2013)。但近期的研究发现, 腹侧通路需要整合来

收稿日期: 2025-03-28

* 山东省社会科学规划研究项目(19CSZJ35)、山东省社会科学普及应用研究项目(2020-SKZZ-01)、山东师范大学实验教学改革项目(SYJG050227)资助。

通信作者: 蔡厚德, E-mail: caihoude@163.com

自背侧通路所表征的整体形状信息,以完成物体的不变性加工(Ayzenberg & Behrmann, 2022a, 2023a, 2023b, 2024)。而且,背侧通路通过视觉工作记忆(visual working memory, VWM),可以实时从腹侧通路中提取与暂存物体信息,以实现适应性的视觉信息表征加工(Taylor & Xu, 2022; Vaziri-Pashkam et al., 2019; Xu, 2018a, 2018b, 2023a)。可见,阐明背-腹通路在视觉物体表征加工中的相互作用机制,不仅可以完善对物体认知脑机制的认识,也对物体识别的人工智能建模和物体知觉障碍的临床研究具有重要价值。

为此,本文首先介绍背侧与腹侧通路的结构组成和纤维连接,以阐明背-腹通路间信息互通的神经基础;然后探讨:(1)背-腹通路在视觉物体表征的不变性加工中的功能分离与整合机制;(2)在目标导向的适应性物体视觉信息加工中背侧通路通过 VWM 从腹侧通路中提取与表征物体信息的动态整合机制。最后探讨一些需要深入研究的关键问题或机制。

2 背-腹通路的结构组成和纤维连接

背-腹通路的结构组成和纤维连接如图 1 所示,其中 (a) 为人脑,(b) 为猴脑。在人脑的背侧通路中,视觉信息经 V3A/B 区向前传至 PPC。人脑的 PPC 包含一个由沿顶内沟(intraparietal sulcus, IPS)内部和周边分布的多区域组成的连续带(Kastner et al., 2017; Kravitz et al., 2013),它们从后向前依次是:IPS0/V7 和 IPS1~IPS5。在猴脑中,背侧通路的视觉信息经 V3 区向前传至 PPC。猴

脑的 PPC 从后向前依次是:尾侧区(caudal intraparietal area, CIP)、外侧区(lateral intraparietal area, LIP)、腹侧区(ventral intraparietal area, VIP)、内侧区(medial intraparietal area, MIP)和前侧区(anterior intraparietal area, AIP) (Freud et al., 2016; Kastner et al., 2017)。在人脑的腹侧通路中,视觉信息经 hV4 区传至枕颞交界区的外侧枕叶皮层(lateral occipital cortex, LOC),然后向前传至 ITC 的腹侧枕-颞皮层(ventral occipitotemporal cortex, VOTC)——包括梭状回(fusiform gyrus, FG)等区域——以及前部颞叶(anterior temporal lobe, ATL) (Ayzenberg & Behrmann, 2022a; Kravitz et al., 2013)。在猴脑中,腹侧通路视觉信息经 V4 区向前至颞下区(inferior temple, IT)的后部区(TEO)和前部区(TE) (Kravitz et al., 2013)。神经解剖学和无创的弥散磁共振成像(diffusion magnetic resonance imaging, dMRI)的研究(Takemura et al., 2019)表明,背-腹通路之间存在广泛而密集的神纤维连接。在人脑中,垂直枕束(vertical occipital fasciculus, VOF)连接枕叶腹侧(hV4 区)与背侧视觉区(V3A/B 区) (Takemura et al., 2019);后部垂直通路(posterior vertical pathway)则连接 ITC 和 PPC 从后到前的广泛区域(Bullock et al., 2019; Vinci-Booher et al., 2022)。在猴脑中,VOF 连接了 V3 区和 V4 区(Takemura et al., 2024),而 IPS 和 IT 之间的广泛区域由下纵束(inferior longitudinal fasciculus, ILF)连接(Roumazeilles et al., 2020)。可见,背-腹通路之间存在多重交互的神纤维连接,这可以为视觉物体表征加工中背-腹通路的功能相互作用提供解剖结构基础。

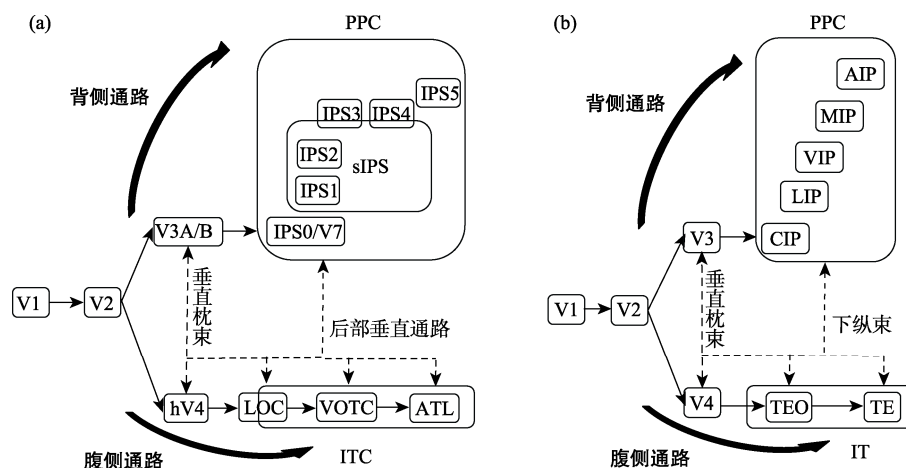


图1 (a)人脑的背-腹通路;(b)猴脑的背-腹通路。

3 视觉物体的不变性表征加工中背-腹通路的功能分离与整合

来自人类(Ayzenberg & Lourenco, 2022; Ayzenberg, Simmons, & Behrmann, 2023)和非人灵长类动物(Guo et al., 2022)的研究表明,背侧与腹侧通路在物体表征中存在功能分离,即前者表征物体的整体形状,而后者表征物体的局部特征。由于整体形状表征是以物体为中心的,需通过局部特征的空间排列来描述物体的整体结构,并对局部特征本身的变化保持容忍(tolerance)(图2)(Ayzenberg & Behrmann, 2022a),这使得整体形状表征成为支持视觉物体不变性加工的关键组织特征。因此,腹侧通路有必要整合来自背侧通路表征的整体形状信息,以完成视觉物体的不变性加工。

3.1 视觉物体表征加工中背-腹通路的功能分离

大量的证据支持背-腹通路在视觉物体表征加工中的功能分离。第一,腹侧通路对局部特征的敏感性高于整体形状。例如,当对图片做微小的、不易察觉的局部干扰时(不影响物体身份识别),猴子IT的单个神经元产生强烈和密集的放电反应(Guo et al., 2022),这说明单个IT神经元对局部特征的变化高度敏感,即便这种变化并未改变物体身份的感知。然而,对于局部特征空间排列被打乱的合成图片,人类腹侧视觉皮层的功能磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)的多变量反应及猴子IT计算建模的输出结果都无法将之与完整的自然图片相区分,这表明这两类图片在腹侧皮层表征中是相似的,但人类观察者可轻而易举地将两类图片区分开(Jagadeesh & Gardner, 2022)。可见,在神经元的单个和群体水平上,腹侧通路并非将物体表征为完整形状,而是表征为特征的集合,其中特征的精确空间排列并不影响表征的结果。相似地,“Texforms”图片(破坏图片中物体的清晰轮廓和明确形状使其变得不可识别,仅保留部分纹理统计特征),人类观

察者无法识别,但却激活了与完整自然图片相同的腹侧通路的大尺度功能地图(如表征物体大小和生命属性的大范围皮层)(Long et al., 2018; Wang et al., 2022)。这说明物体的局部特征而非整体形状可以更好地描述腹侧通路中大范围皮层区的功能激活情况。

第二,背侧通路可独立表征整体形状。与腹侧通路不同,与对物体局部特征打乱的合成图片相比,背侧通路对完整的物体图片表现出更大程度的激活(Freud, Culham, et al., 2017)。经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)和脑损伤研究表明,对背侧皮层的暂时失活或损伤会损害对物体整体形状的感知,如构型加工(Zachariou et al., 2017)、物体特征间关系的知觉(Thomas et al., 2012)和视空间感知(Medina et al., 2020)等。虽然腹侧皮层是物体识别的核心区域,但其损伤后的背侧皮层仍保留了对物体三维(three-dimensional, 3D)结构表征的敏感性(Freud, Ganel, et al., 2017)。而且, Riddoch 等人(2008)发现皮层损伤位置与功能缺陷表现出双分离,即局限于腹侧皮层损伤的患者在感知物体局部特征方面有缺陷,但不影响整体形状的感知,而局限于背侧皮层损伤的患者则在感知整体形状方面有缺陷,但不影响局部特征的感知。近期,随着计算视觉研究的发展,人们提出一种通过一系列内部对称轴来描述物体局部特征空间排列的定量模型,即“形状骨架”(shape skeleton)(Ayzenberg et al., 2022; Ayzenberg & Lourenco, 2022)。该模型很好地解释了人类视觉系统如何表征物体整体形状并用于物体识别(Ayzenberg et al., 2019; Ayzenberg & Lourenco, 2019; Destler et al., 2019; Wilder et al., 2019)。研究表明,与其他视觉模型相比,形状骨架能更好地预测背侧通路的反应模式,并能单独解释其反应的变异量(Ayzenberg & Behrmann, 2022b; Ayzenberg et al., 2022)。



图2 具有相同整体形状的飞机。尽管这四架飞机具有完全不同的局部特征,但它们的空间排列相同,这使得我们可以产生相同的整体形状感知,且都将其识别为飞机。资料来源: Ayzenberg & Behrmann, 2022a。

可见, 背侧通路主要表征视觉物体的整体形状, 而腹侧通路对物体的局部特征敏感, 因而两条通路对物体表征都有贡献。重要的是, 背-腹通路是如何相互作用来实现视觉物体的不变性加工的呢? 鉴于腹侧通路是物体识别的核心区域, 而不变性表征加工又是腹侧通路物体识别的标志, Ayzenberg 和 Behrmann 等人 (Ayzenberg & Behrmann, 2022a, 2024; Ayzenberg, Simmons, & Behrmann, 2023) 提出, 背侧通路较早独立完成了对视觉物体整体形状的表征, 并将这些信息传递到腹侧通路, 以支持腹侧通路的视觉物体的不变性表征加工。

3.2 视觉物体不变性表征加工中背-腹通路的整合机制

3.2.1 LOC 是功能整合的神经位点

LOC 是腹侧通路中物体识别的重要区域, 且沿后-前轴分为两个亚区: 外侧枕皮层 (lateral occipital cortex, LO) 和后部梭状回 (posterior fusiform gyrus, pFs) (Grill-Spector et al., 1999)。其中, LO 是腹侧通路中形状敏感性最高的区域, 且与背侧通路后部区域 (V3a-IPS0) 对形状表征的相似性大于腹侧通路其他区域 (Freud, Culham, et al., 2017), 即便在表征复杂物体 (如面孔) 时, LO 与背侧通路后部区域的表征相似性也大于腹侧通路其他区域 (Ai et al., 2023), 这可能反映了两者对面孔整体构形的相似表征 (Zachariou et al., 2017)。可见, 上述两个区域虽不在同一个通路内, 却拥有更为相似的形状表征结构, 这为 LO 接受来自背侧通路的整体形状信息投射提供了神经基础 (Ayzenberg, Simmons, & Behrmann, 2023)。其实, 作为腹侧通路的一部分, LOC 也遵循沿后-前轴的信息加工层次 (Lerner et al., 2002; Wurm & Caramazza, 2022), 即后部的 LO 对物体的局部特征更敏感, 而前部的 pFs 则对物体的整体性更敏感, 且对物体大小、位置变化的不变性表征更趋稳定。研究发现, LO 可解码物体的形状骨架信息, 但在 pFs 中却未发现对形状骨架表征的证据 (Lescroart & Biederman, 2013)。这反映了随物体的信息整合, pFs 可能主要对语义水平的信息敏感 (Ayzenberg et al., 2022)。因此, LOC 作为一个整体参与背-腹通路的功能整合。具体来说, 当 LOC 接受背侧通路整体形状信息的快速投射后, 与局部特征一起随加工层次的提高而不断整合, 最终

实现视觉物体的不变性加工 (Ayzenberg, Simmons, & Behrmann, 2023; Liu et al., 2017; Nestmann et al., 2021)。

3.2.2 背侧通路的视觉信息处理早于腹侧通路

来自人类和非人灵长类动物的电生理研究发现, 背侧通路的视觉信息处理具有潜伏期优势 (latency advantage)。例如, 猴子的单神经元记录 (single-cell recordings) 研究表明, IPS 神经元对二维 (two-dimensional, 2D) 形状的选择性在刺激呈现后约 30~40 ms 出现, 而 V4 区的潜伏期约为 60~70 ms (Janssen et al., 2008)。同样, 对 3D 形状的选择性, IPS 的潜伏期约为 50 ms, 而 IT 的潜伏期约为 110 ms (Theys et al., 2012)。人类的脑电图 (electroencephalograph, EEG) (Regev et al., 2018) 和脑磁图 (magneto encephalographic, MEG) (Liu et al., 2017) 研究也发现, 背侧通路对整体形状的解码时间 (IPS 的潜伏期分别为 60 ms、50 ms) 早于腹侧通路 (LOC 的潜伏期分别为 200 ms、130 ms)。背侧通路在视觉信息处理上的时间优势, 可能在于该通路接收来自大细胞通路 (magnocellular pathway) 快速传递来的粗糙的、低对比度的和低空间频率的物体信息 (Ayzenberg, Simmons, & Behrmann, 2023), 而腹侧通路则接收来自小细胞通路 (parvocellular pathway) 以较慢速度传递来的精细的、高对比度的和高空间频率的物体信息 (Collins et al., 2019; Wang et al., 2023)。研究表明, 背侧通路对粗糙物体信息的敏感性早在刺激呈现后 50 ms 出现, 而腹侧通路对精细物体信息的敏感性最早则为 70 ms (Collins et al., 2019)。更为重要的是, TMS 和 fMRI 研究表明, 通过大细胞通路传递的粗糙物体信息足以计算物体的整体形状 (Ayzenberg, Simmons, & Behrmann, 2023; Wang et al., 2023)。

3.2.3 背侧通路传递整体形状表征到腹侧通路以支持视觉物体的不变性表征加工

Ayzenberg 和 Behrmann (2022b) 使用 fMRI 直接探查了在视觉物体的整体形状表征中背侧通路对腹侧通路的影响。研究发现, 后部顶内沟 (posterior intraparietal sulcus, pIPS) (主要包括 IPS0) 计算物体的部件关系, 并表现出与 LOC 相当的物体类别解码能力。重要的是, 中介和多变量有效连通性 (effective connectivity) 分析表明, pIPS 的多变量反应介导了 LOC 的整体形状表征, 并表现出与 LOC 显著的有效连通性, 而且 pIPS

的整体形状加工先于并预测 LOC 的整体形状加工。然而, fMRI 较低的时间分辨率并不能对背-腹皮层相互作用的时间进程和方向性得出明确结论。为此, Ayzenberg, Simmons 和 Behrmann (2023) 使用高密度(high-density)EEG (一种具有高时间精度和高空间分辨率的技术)来探究此问题。研究表明, pIPS 的信息解码时间(约 66 ms)早于 LOC (约 94 ms)。而且, 背侧通路以时间依赖的方式预测腹侧通路的反应。

总之, 背-腹通路在视觉物体表征加工中存在功能分离, 这使得腹侧通路的视觉物体不变性加工需要整合来自背侧通路的整体形状信息。具体来讲, 来自初级视觉皮层的粗糙物体信息通过大细胞通路快速传递到 pIPS, 在加工的早期阶段形成物体的整体形状表征, 并被传递到 LOC, 与通过小细胞通路传来的精细局部特征信息整合, 随后沿腹侧通路向前传递, 以完成视觉物体的不变性表征加工。可见, 这一过程是一种主要受特征驱动(自下而上)的物体信息加工。

4 视觉物体的适应性表征加工中背-腹通路的功能整合

如上所述, 在视觉物体加工的早期阶段, 背侧通路对整体形状的表征信息可以为腹侧通路的不变性表征加工提供支持。因此, 腹侧通路不仅能快速识别物体, 还提供了对视觉环境真实、稳定和详尽的分析。然而, 视觉系统如不加选择地让大量视觉输入信息都可用, 则可能会分散注意力, 并破坏任务的执行。因此, 在任何给定时刻, 视觉系统都需要排除大部分与任务无关的信息, 仅选择一小部分相关信息, 以支持任务计划、问题解决等认知过程, 并引导适当的行为, 从而完成目标导向的任务(Xu, 2018a, 2018b, 2023a)。例如, 当我们看到“一只扎着红色蝴蝶结的猫”时, 不变性的视觉系统会忠实地反映猫的视觉特征, 具有一般特征、情境和任务的不变性; 而适应性的视觉系统则会根据个体的关注焦点来突显猫的不同视觉特征, 如当个体想知道这是什么动物时, 该系统会着重强调“猫”的概念属性, 而想要知道蝴蝶结是什么颜色时, 则会强调“红色”属性(Xu, 2018b)。可见, 视觉物体的适应性表征加工是一种基于任务的目标导向加工, 需要一个可以在腹侧通路中处理的物体视觉信息进行动态选择与表

征的功能整合平台, 背侧通路中 PPC 可能起了关键作用。

4.1 PPC 与视觉物体的适应性表征加工

背侧通路的 PPC 是适应性视觉表征加工的理想脑区(Xu, 2018a, 2018b, 2020)。在大脑皮层拓扑组织上, 沿 IPS 从后到前的一些脑区承担了一系列的功能。位于后部的 V3A 区/V3B 区/ IPS0(猴子的同源脑区为 CIP, 下同)主要负责空间信息加工(Alizadeh et al., 2018; Medina et al., 2020); 前部的 IPS3/IPS4/IPS5、人类顶叶抓握区(human parietal grasp region) (AIP)和中部内侧的人类顶叶伸手区(human parietal reach region) (MIP)主要参与眼球运动、抓握和伸手等运动执行(Kastner et al., 2017)。重要的是, 位于中间的 IPS1/IPS2(LIP)与上部顶内沟(superior intraparietal sulcus, sIPS)高度重叠(图 1a) (Bettencourt & Xu, 2016b; Xu, 2018a), 主要负责视觉物体信息的认知加工(Xu, 2018a, 2018b, 2020), 并参与存储和编码物体的视觉信息(Lefco et al., 2020)。最后, 位于 IPS 两侧的顶上小叶(superior parietal lobule, SPL)和右侧的颞顶连接区(temporal parietal junction, TPJ)主要负责注意控制和灵活转移(Oglin et al., 2024; Xu, 2018a)。这样一来, PPC 中负责认知加工的 sIPS (LIP)被负责处理视觉空间、动作以及注意控制的区域所围绕。通过注意控制机制, 这一脑区可以决定哪些视觉信息可以被选择和处理, 并在 VWM 中存储和灵活表征, 以便适应任务加工的需求。

4.2 sIPS (LIP)支持视觉物体的适应性表征加工

视觉物体的适应性表征加工需具备两个特征(Xu, 2018a, 2018b): 一是需具备较强的注意控制和任务调节能力, 以便将注意力集中于目标任务的完成, 并抵抗分心物的干扰; 二是需要任务相关的 VWM 的存储和表征。当与任务相关的视觉信息不可见后, 视觉处理系统需将这些信息维持一段时间, 以作进一步的认知加工。

首先, sIPS (LIP)的视觉加工过程受注意和任务的调节(Taylor & Xu, 2024; Vaziri-Pashkam & Xu, 2019)。例如, 猴子 LIP 的许多神经元只有在与任务相关的情况下, 才会表现出对物体视觉特征的选择性(Seideman et al., 2022)。人类的 fMRI 的多体素模式分析(Multi-voxel pattern analysis, MVPA)还显示, 当形状(Xu & Jeong, 2015)、颜色

(Yu & Shim, 2017)和类别(Bracci et al., 2017)等视觉特征与任务相关或需要关注时才会在 IPS 成功解码,而 LOC 则会编码与任务无关的形状(Xu, 2010),对分心物的抑制能力也不如 sIPS 强(Vaziri-Pashkam & Xu, 2017)。而且, sIPS 的物体分类精度在分心物干扰下仍能保持稳定,且与个体的行为表现相一致(Bettencourt & Xu, 2016a; Xu, 2024)。另外, sIPS 损伤患者(R.V.)无法根据任务要求做出合适的手部动作(Goodale, Meenan, et al., 1994);当存在竞争性分心物时,该区域可逆性损伤的患者在损伤早期(损伤后第4天)对线索提示的目标刺激的正确识别率急剧下降,而在康复后(损伤后第107天)对竞争性分心物的抗干扰表现与正常对照组无异(Gillebert et al., 2011)。最后,任务需求与刺激特征还会共同调节 LIP 神经元的视觉信息编码(Ibos & Freedman, 2016)和 sIPS 的视觉表征强度(Long & Kuhl, 2018; Vaziri-Pashkam & Xu, 2017)。例如, Taylor 和 Xu (2024)利用多维尺度分析(multidimensional scaling analyses)将包含任务与类别所有组合条件的表征不相似矩阵(representational dissimilarity matrix)投影到2D表征空间。结果显示,在 sIPS 中任务内的类别表征几何图(representational geometry)比任务间的更相似,且类别表征几何图在不同任务间有相似的分布,而在 LOC 和 VOTC 中同类别物体的表征几何图更为相似,且类别表征分布不受任务的调节。可见,类别与任务共同塑造了 sIPS 的表征几何分布,而 LOC 和 VOTC 的表征几何分布主要由物体类别所主导,这说明 sIPS 不仅能根据任务目标选择信息,还会对它们作进一步表征。

其次, sIPS (LIP)参与 VWM 的存储和表征(Kastner et al., 2017; Lefco et al., 2020)。猴子的神经生理研究表明, LIP 神经元还在 VWM 延迟期间持续表征形状(Fitzgerald et al., 2011; Sereno & Maunsell, 1998)。人类的 fMRI 研究也表明, sIPS 在工作记忆任务中的 fMRI 激活程度与 VWM 的容量呈正相关(Bettencourt & Xu, 2016b; Sheremata et al., 2018)。重要的是,在 VWM 延迟期间,干扰物的存在与否以及是否可预测既不影响 sIPS 的解码能力,也不影响个体的行为表现,但却显著影响了早期视觉皮层的解码能力(Bettencourt & Xu, 2016a; Xu, 2020)。这提示当 VWM 中存在干扰时, sIPS 比早期视觉皮层有更稳健的 VWM 表征,从

而使得在 VWM 信息保持期间不受干扰的影响。脑损伤(Berryhill & Olson, 2008)和 TMS (Tseng et al., 2010)的研究还发现,该区域的损伤也会损害 VWM 的存储和编码。总之, sIPS 对 VWM 的存储和表征至关重要,尤其是与行为表现的紧密相关性和抗干扰性,使其更适合视觉物体的适应性表征加工。

可见, sIPS (LIP)是一个与注意和 VWM 功能有关的高级认知中枢(Kastner et al., 2017)。该区域可以选择和暂时保持与任务相关的物体视觉信息,以支持适应性的物体视觉信息加工。然而,与腹侧通路不变性的物体视觉信息加工需要得到背侧通路所表征的整体形状的支持不同,背侧通路与任务相关的适应性视觉信息加工则需要得到腹侧通路所表征的物体信息的支持(Xu, 2018a, 2018b)。

4.3 背侧通路提取和利用腹侧通路传来的物体视觉信息

人类神经功能成像(Vaziri-Pashkam & Xu, 2019)和猴子神经生理(Borra & Luppino, 2017; Theys et al., 2015)研究表明, PPC 对视觉物体信息的表征具有高度的鲁棒性。这些信息包括颜色、大小和纹理等单一特征与身份和物体类别等复杂特征(Freedman & Ibos, 2018),但与空间和动作信息无关(Xu, 2018a, 2018b)。诸多研究显示, PPC 中所表征的视觉物体信息来自腹侧通路。第一, LOC 向 IPS 提供视觉物体的不变性信息以支持目标导向任务的完成。如前文所述, LOC 不仅是腹侧通路中整合物体整体形状与局部特征信息的关键脑区,也已出现了物体大小和视角等的不变性(Nestmann et al., 2022; Xu & Vaziri-Pashkam, 2022)。重要的是, IPS1~2 也表现出与 LOC 相似的物体特征不变性,这提示 LOC 整合后的视觉信息可能被用于支持 IPS1~2 的适应性视觉信息加工(Konen & Kastner, 2008; Vaziri-Pashkam & Xu, 2019)。神经心理学的研究表明, LOC 的损伤损害了物体不变性视觉信息的加工能力(Milner, 2017)。例如,要求患者(D.F.)将 T 形物放入 T 形孔中时,引导患者手腕旋转的视觉信息似乎仅限单一方向(T 形孔的竖轴或横轴方向)(Goodale, Jakobson, et al., 1994)。由于患者 LOC 的损伤无法整合有关 T 形孔两个轴不同方向的信息,而只能将单个轴的局部特征和方向信息传递到 IPS。因此,当以 T 形孔的横轴作为引导方向时,患者总是手握 T 形物的竖轴去对

齐T形孔的横轴,导致任务失败。可见,LOC表征的物体不变性信息对于支持IPS目标导向任务的完成至关重要(Xu, 2018a, 2018b)。

第二,从FG到IPS存在结构连接和信息流动。dMRI研究(Jitsuishi & Yamaguchi, 2020)发现,IPS与FG之间存在一条专门的神经纤维束(IPS-FG束)将两者直接连接。进一步的分析表明,IPS1~2与FG的多个亚区连接紧密,这些亚区参与颜色分析、物体识别等不同加工水平的认知加工。因此,IPS-FG束可以满足多种认知功能(如VWM)对背-腹通路信息整合的需求。例如,fMRI研究发现,当观看工具图片时,增加了FG与IPS的功能连通性(functional connectivity) (Chen et al., 2018)。进一步采用fMRI和动态因果模型(dynamic causal modeling, DCM)分析对工具(如斧头)知识表征中背-腹皮层有效连通性的研究表明,功能性知识任务增强了初级视觉皮层与FG的连接强度,但操作性知识任务则增强了由初级视觉皮层到FG再到IPS的连接强度(Kleineberg et al., 2018)。这说明有关物体身份、功能等更为抽象的知识先在腹侧通路解码,而后根据任务要求选择部分信息传递到背侧通路作进一步的表征,最终完成视觉引导行为(Mahon, 2023)。

第三,PPC自上而下地调节和重塑腹侧通路的物体表征。研究认为,背侧通路不仅能自上而下地选择和提取腹侧通路中物体的视觉信息以支持目标导向的行为,还能实时监控任务的执行情况,并根据背侧通路的反馈信号自上而下地动态调节和重塑腹侧通路中的物体表征,以提高物体信息的可用性和增强物体识别能力(Budisavljevic et al., 2018)。研究采用表征不相似矩阵(representational dissimilarity matrix, RDM)衡量VOTC与PPC在VWM的编码和保持阶段的表征相似度(Xu, 2023b)。结果发现,VOTC在保持阶段的表征与PPC在编码阶段的表征更为相似,而与VOTC自身在编码阶段的表征并不相似。进一步的分析指出,在编码阶段VOTC会自动编码大量的物体感知信息,此时VOTC的RDM更多由物体视觉特征所驱动。当部分物体信息由PPC根据任务需求编码并保留在VWM中时,保持阶段VOTC的RDM也紧密跟随PPC中的任务相关特征。可见,PPC不仅从VOTC中直接获取物体信息,还能自上而下地调节和重塑VOTC中与VWM相关的内

容,以更好地实现视觉表征中跨通路的整合。

总之,PPC的解剖结构和功能特征适合作为一个整合平台,进而动态选择在腹侧通路中处理的物体视觉信息,以适应视觉表征加工的任务需求。其中,sIPS (LIP)所支持的VWM可以保证与任务相关的信息得到暂时存储和表征,也使视觉表征内容在更大程度上受注意力的控制和防止分心,以实现适应性的物体信息的动态整合。可见,这一过程是一种主要受任务驱动(自上而下)的视觉物体信息加工。

5 总结与展望

将大脑的视觉系统分为解剖结构与功能分离的背侧和腹侧通路,是认知神经科学最有影响力的理论框架之一。然而,背-腹通路之间的多重交互神经连接提示这两条通路之间存在功能的相互作用。一方面,腹侧通路并不能单独表征对物体不变性视觉信息加工至关重要的整体形状,而是需要接受从pIPS (IPS0)传来的整体形状表征信息,并在LOC与腹侧通路表征的局部信息整合,以支持不变性的物体视觉信息加工;另一方面,PPC是一个物体信息动态整合的平台,可以基于任务需求灵活地从腹侧通路中选择合适的物体视觉信息,并暂存在sIPS (IPS1~2)所支持的VWM的表征与加工中,以实现目标定向的适应性视觉信息加工。可见,在视觉物体表征加工中存在背-腹通路的功能相互作用,即前者是一种主要受特征驱动(自下而上)的功能整合,可以为我们提供稳定、真实和详尽的视觉环境表征;后者则是一种主要受任务驱动(自上而下)的功能整合,让我们能与外部世界进行灵活有效的沟通和互动。

尽管视觉物体表征中背-腹通路的相互作用机制已初步阐明,但一些关键问题或机制还需深入探讨。第一,注意对背侧通路表征整体形状的影响。Xu (2023a)试图从注意加工的角度来解释背侧通路的整体形状表征,认为整体形状只是注意加工的副产物,而非背侧通路物体表征的固有属性。一般认为,物体知觉过程中的注意过程可分为由特征驱动的自下而上的加工和由认知控制驱动的自上而下的加工(Katsuki & Constantinidis, 2014)。前者参与早期阶段(75~100 ms)视觉特征(如形状、颜色和大小等)的自动整合,而后者则在晚期阶段(250 ms以后)根据任务目标分配注意资

源(Conci et al., 2011; Schneider et al., 2012)。但是, 物体的整体形状解码时间(66 ms) (Ayzenberg, Simmons, & Behrmann, 2023)要早于特征整合发生的时间(75 ms) (Conci et al., 2011), 提示整体形状的表征可能更早完成。然而, 注意如何参与背侧通路表征整体形状的机制, 目前还不清楚。证据表明, 将目标从竞争性干扰刺激中选择出来的过程中, 注意会优先加工物体的整体形状, 而非局部特征(Grüner et al., 2021)。也就是说, 整体形状的突显性会自动吸引注意资源并得到优先表征。需要指出的是, 作为描述物体整体形状结构信息的形状骨架, 不仅突显了整体形状特征(Ayzenberg & Lourenco, 2019, 2022), 且主要由V3区表征(Ayzenberg et al., 2022; Lescroart & Biederman, 2013)。V3区主要处理经大细胞通路传递的、对低空间频率敏感的信息(Felleman et al., 1997), 并参与表征视觉场景中的显著特征, 这些特征信号对于自下而上地引导注意力至关重要(Katsuki & Constantinidis, 2014)。这说明自下而上的注意仍可能参与整体形状的表征。未来的研究可以通过操控骨架结构的形状突显性(如按10%为梯度的比例改变形状骨架两条竖轴之间的距离)(Ayzenberg & Lourenco, 2019), 系统考察V3区激活的动态改变, 以探查自下而上的注意是否会影响到整体形状的表征。另外, 在使用自然物体的研究(Ayzenberg, Simmons, & Behrmann, 2023)中, pIPS也表现出对整体形状的选择性激活。值得关注的是, pIPS的信息处理是由两种注意过程共同塑造的(Katsuki & Constantinidis, 2014; Riddle et al., 2019)。然而, 现有的证据发现, pIPS(尤其是IPS0)对整体形状的敏感性并不受任务难度或注意资源分配的影响(Arsenovic et al., 2022), 即便从大规模皮层组织的角度, 注意分配也未改变背侧和腹侧通路对整体形状的敏感性沿后-前轴先增强后减弱(分别在V3b/IPS0和LOC最敏感)的变化趋势(Goldstein-Marcusohn et al., 2024)。这说明pIPS对整体形状的表征可能不受自上而下注意的调节。进一步的研究可以采用特征与任务驱动的正交实验设计(Lawrence et al., 2019), 一方面控制整体形状的突显性(引导自下而上的注意), 另一方面操纵目标任务(引导自上而下的注意), 探讨两种注意加工调节背侧通路表征整体形状的共同作用机制。

第二, 物体熟悉性调整体形状与局部特征整合的机制。尽管大量的证据支持背侧通路能独立表征物体的整体形状, 但也有研究发现, 背侧皮层受损而腹侧皮层完好的患者(如R.V.)却较少出现物体识别障碍(Goodale, Meenan, et al., 1994; Goodale & Milner, 2023; Milner & Goodale, 2006)。如果整体形状表征对物体识别至关重要, 为何会出现这种矛盾的结果? 一种观点推测, 这些研究中使用的刺激是患者较为熟悉的, 患者仅通过物体的局部特征便可完成识别和分类, 而无需调用背侧通路的整体形状表征信息(Ayzenberg & Behrmann, 2023b)。Ayzenberg, Blaich 和 Behrmann (2023)采用 Goodale 和 Meenan 等人(1994)呈现给患者的形状刺激来训练深度神经网络(deep neural networks, DNNs), 结果显示一种浅层前馈 DNN 模型(CORnet-Z)很容易将这些刺激分类为曲线与直线形状(Ayzenberg, Blaich, & Behrmann, 2023)。由于 DNNs 并不表征物体的整体形状, 而是对局部特征极其敏感(Baker et al., 2023; Baker et al., 2018; Jarvers & Neumann, 2023), 提示即便缺少整体形状表征, DNNs 也能分类这些物体。人类的 fMRI 研究也表明, 当呈现包含少量诊断性特征的物体部件的图像时, 人们不仅能以较高的正确率识别物体, 同时腹侧皮层也显示了高度激活(Holzinger et al., 2019; Ullman et al., 2016)。DNNs 是模拟人类腹侧通路物体识别的最优计算模型(Ayzenberg & Behrmann, 2022a), 且 DNNs 与人类腹侧通路对局部特征的表征均由经验所塑造(Ayzenberg & Behrmann, 2024; Doerig et al., 2023), 因此, 识别那些熟悉的物体时局部特征具有较高的信息可用性。然而, 在面对新的、不熟悉的物体时, 局部特征的信息可用性便不再具有优势。例如, DNNs 完成新目标识别所需要的样本量大且训练次数远多于人类, 且训练效果较差(Zador, 2019)。人类婴儿的研究表明, 6个月大的婴儿只接触一个样本便可根据物体的整体形状完成物体分类, 即一次性(one-shot)分类(Ayzenberg & Lourenco, 2022)。而且, 婴儿行为表现的最佳匹配模型是描述整体形状的骨架模型(Ayzenberg & Lourenco, 2019)。这说明婴儿在缺少物体感知经验或很少语言参与的情况下, 主要依靠整体形状来发展物体识别的能力。研究指出, 尽管婴儿的视觉世界中物体稀疏, 但其物体分类能力可以匹配甚至超越

许多最先进的 DNNs (Ayzenberg & Behrmann, 2024), 这提示 DNNs 可能缺少重要的结构特征或适合的学习目标(如最大限度显示整体形状结构的样本), 从而限制了其在物体识别中的快速发展。有研究将骨架模型整合到卷积神经网络(convolutional neural networks, CNNs)中, 不仅能显著提高其在视觉感知任务中的表现, 而且其分类性能也更接近人类的表现(Rezanejad et al., 2019)。因此, 将来的研究有必要将对局部特征空间排列的约束添加到 DNNs 模型的架构中, 以提高架构的生物合理性或对背侧通路的契合度, 并提升识别准确率和训练效率。同时还需整合来自婴儿发育、计算建模及脑损伤研究的成果, 以探究伴随学习训练出现的物体熟悉性变化如何影响整体形状与局部特征整合的机制。

第三, VWM 如何抵抗干扰以保持对目标导向刺激的加工机制。适应性视觉物体加工的关键机制是, 即使在干扰项(干扰刺激或非当前任务目标)存在时视觉系统也能通过 VWM 保持对当前任务导向目标项的表征(Xu, 2024)。研究表明, 在 VWM 的延迟期内多个脑区(包括 PFC、PPC、VOTC 和早期视觉皮层等)都存在对目标和干扰刺激的表征(Christophel et al., 2018; Olmos-Solis et al., 2021; Rademaker et al., 2019; van Loon et al., 2018; Xu, 2024)。那么, VWM 是如何有效抵抗干扰, 从而实现对当前目标表征的呢? 一种观点认为, 视觉系统通过抑制与当前任务目标无关的活动来防止干扰(Olmos-Solis et al., 2021)。但是, Xu (2024) 的研究却发现, 抵抗干扰的关键并不在于抑制干扰项, 而在于能否将 VWM 中的目标和干扰表征分离开来, 以实现互不干扰, 因为无论干扰刺激或非当前任务目标是否变化, 均不影响 PPC 对目标分类的准确性。研究者认为, PPC 对 VWM 中并行加工的不同信息的表征采用正交化(orthogonalization)处理, 以分离目标和干扰项的表征。然而, 这种正交化表征似乎并不适用于 VOTC, 其目标分类的准确性明显受到干扰刺激变化的影响, 这可能是 VOTC 作为物体识别的核心区域需要如实反映外部环境, 而不能根据任务要求做出灵活反应。需要关注的是, 在 VWM 的编码阶段 VOTC 对于干扰刺激的表征远大于目标表征, 但在 PPC 中两者的表征水平却无差别, 这说明 PPC 从 VOTC 选择和提取信息时也在一定程度

上抑制了干扰表征(Xu, 2024)。可见, PPC 中可能同时通过抑制和正交化表征来抵抗 VWM 中的干扰, 而后一种机制更具适应性, 因为可同时容纳 VWM 中对目标和干扰信息的表征。但在 Xu (2024) 的研究中, 实验仅设计了在延迟期间连续呈现干扰图片, 并不包括对目标物体的搜索和选择过程, 这或许导致该研究未明确发现抑制的存在。未来的研究可以在 Xu (2024) 的实验程序基础上增加目标搜索数量或任务加工难度, 以考察 PPC 中采用正交化和抑制来抵抗 VWM 中表征干扰的动态机制。

另外, 研究指出, 参与 VWM 表征的多个脑区似乎遵循一个表征梯度, 即前部的 PFC 能提供更抽象且与目标或任务相关的信息, 而后部的 VOTC 和早期视觉皮层则编码刺激内容(如类别信息等), 而中部的 PPC 既可编码任务相关性, 也编码物体类别(Olmos-Solis et al., 2021)。这提示 PPC 作为一个功能整合平台, 可将来自腹侧通路有关物体知觉类别的信息与来自 PFC 有关任务相关性的信息进行整合, 形成一个统一的、目标导向的表征优先图(priority map), 在 VWM 中优先处理与当前任务相关的目标信息, 而忽略无关的干扰信息(Olmos-Solis et al., 2021; Ritz & Shenhav, 2024)。因此, 未来的研究还需进一步探究 PPC 在 VWM 中的表征优先图是如何整合来自 PFC 和腹侧通路信息的机制。

第四, 内生记忆信息对适应性视觉物体表征的影响。Xu (2018a, 2018b) 将 PPC 的各种认知功能恰当地整合到物体的适应性视觉表征之中, 但这些视觉信息主要来自在腹侧通路中处理的有关当前物体的视觉信息, 即外生成信息。事实上, PPC 还可以从内侧颞叶(medial temporal lobe, MTL) (Brown et al., 2018; Humphreys et al., 2022; Ramanan et al., 2018) 和腹侧通路的前颞叶(anterior temporal lobe, ATL) (Humphreys et al., 2022) 分别检索和提取相关的长时存储的情景和语义记忆信息, 并由外侧顶内沟(lateral intraparietal sulcus, IIPS) 和角回(angular gyrus, AnG) 来处理(Humphreys et al., 2022; Humphreys et al., 2021)。AnG 可以暂时缓存(temporary buffer)与整合这些信息(Humphreys et al., 2021; Kuhnke et al., 2023; Ramanan et al., 2018), 而 IIPS 则是额顶控制网络(frontoparietal control network)的一部分, 受到前额皮层(prefrontal cortex, PFC)自上而下执行控制

的调节,可以根据当前的任务需求对 AnG 中的内生信息进行选择和操作(Humphreys et al., 2022; Humphreys et al., 2021; Sestieri et al., 2017)。可见, IIPS 和 AnG 对内生成信息的处理与 sIPS 对外生成信息的 VWM 功能是相似的。由于 IIPS 和 AnG 在解剖位置上紧邻 sIPS, 它们有可能是适应性视觉物体表征系统的不同组成部分。然而, 对内生成信息的处理的脑区如何参与对外生成信息的适应性视觉物体表征的机制, 还知之甚少(Xu, 2018a, 2018b)。研究显示, 以 IIPS 和 AnG 为核心的对内记忆信息的检索网络和以 sIPS 为核心的对外部输入视感知信息的搜索网络在功能上表现出竞争关系(Sestieri et al., 2017; Sheremata et al., 2018)。而且, AnG 的前部、后部与中部亚区之间也存在类似的竞争关系(Humphreys et al., 2020; Humphreys et al., 2022)。DTI 的分析还发现, AnG 的前和后部与腹侧通路的大范围区域(初级视觉皮层、FG 和 ATL 等)连接, 而中部与 MTL 连接, 提示 AnG 既可以接受当前物体的感知信息, 又接受长时的情景和语义记忆信息(Humphreys et al., 2022)。将来的研究有必要厘清 AnG 的多模式的时空信息输入(multimodal spatiotemporal information input)的暂时缓存机制(Humphreys et al., 2022)与 IIPS 和 sIPS 的信息选择和操作之间的关系, 这对于解释 PPC 对内、外生成信息的适应性视觉表征机制至关重要。

第五, 背-腹通路的发育机制及其对两者相互作用的影响。人类和非人灵长类动物的研究表明, 背侧与腹侧通路的发育速度并不同步(Stiles et al., 2020)。例如, 对婴儿(不满 12 个月大)的研究显示, 背侧通路在结构和功能上通常比腹侧通路早发育(Ciesielski et al., 2019; Natu et al., 2021)。相反, 年龄较长儿童(学龄前和学龄期等)的腹侧通路比背侧通路发育得快(Vinci-Booher et al., 2022), 这可能与婴儿主要利用模糊视力和对运动的敏感性优先发展整体 3D 形状的代表能力有关(Ayzenberg & Behrmann, 2024)。而且, “低分辨率”的背侧大细胞通路的发育早于腹侧小细胞通路(Hammarrenger et al., 2003), 也导致婴儿可能根据背侧通路表征的整体形状而非局部特征分类物体(Ayzenberg & Lourenco, 2022)。随着物体视感知经验的不断积累, 腹侧通路的发育速度加快并发展出不同的视觉物体类别选择区, 这使年龄较长

儿童在视觉加工中表现出腹侧通路的优势(Srihasam et al., 2014)。那么, 背-腹通路的发育的不同步如何影响两者在物体表征中的相互作用呢? 研究显示, 腹侧通路的加工优势会驱动背侧通路的发育。例如, fMRI 研究发现, 在感知有序旋转光点所形成的 3D 物体时, 成人(20~30 岁)PPC 的激活水平增加, 但儿童(5~6 岁)只有枕叶 V3a 区和腹侧舌回(lingual gyrus)的激活水平得到增强, 这说明儿童 PPC 处理空间运动信息还不成熟, 需要得到来自腹侧通路物体表征的支持(Klaver et al., 2008)。dMRI 研究还发现, 5~8 岁儿童腹侧通路内部白质纤维束的发育已达成人水平, 但背侧通路内部白质纤维束还未成熟且需要一个更长的发育轨迹(Vinci-Booher et al., 2022)。由于感知信息输入是大脑白质发育的主要驱动力之一(Maurer & Lewis, 2018), 且视觉信息的传递路径是由腹侧通路经背-腹通路之间的纤维束传到背侧通路(Vinci-Booher et al., 2022), 这说明背侧通路微观结构的发育可能也需要得到来自腹侧通路信息的驱动。然而, 还鲜有研究直接考察婴儿期背侧通路的早发育是否驱动了腹侧通路的发育。研究表明, 从出生到 6 个月大的人类婴儿, 其背侧通路在纤维束髓鞘化和突触生成等方面的发育要快于腹侧通路, 这可能与婴儿背侧通路感知运动能力的快速发展有关, 这可以支持腹侧通路的物体识别(Ayzenberg & Behrmann, 2024; Natu et al., 2021)。研究还表明, 随着额顶注意网络在出生后 3~6 月内的逐渐发育, 婴儿对简单刺激物(如黑白几何图案)的注视时间缩短, 而对复杂刺激物及其特征(如面孔和物体)的注视时间延长, 且腹侧通路的激活程度也相应增强(Reynolds, 2015), 这提示腹侧通路功能的增强可能得到了背侧注意网络的支持与驱动。可见, 在个体发育进程中背-腹通路之间呈现出动态的双向作用, 即在婴儿期背侧通路的先发育对腹侧通路后发育的驱动与支持, 以及在儿童期腹侧通路逐步成熟对背侧通路发育的支持与驱动。未来的研究需要考查在婴儿期和儿童期这种背-腹通路之间不同方向的相互作用对视觉物体不变性与适应性加工中背-腹通路功能整合的影响。

参考文献

- Ai, H., Cui, Y., & Chen, N. (2023). A “Bandwidth” in cortical representations of multiple faces. *Cerebral Cortex*,

- 33(18), 10028–10035.
- Alizadeh, A.-M., Van Dromme, I., Verhoef, B.-E., & Janssen, P. (2018). Caudal intraparietal sulcus and three-dimensional vision: A combined functional magnetic resonance imaging and single-cell study. *Neuroimage*, 166, 46–59.
- Arsenovic, A., Ischebeck, A., & Zaretskaya, N. (2022). Dissociation between attention-dependent and spatially specific illusory shape responses within the topographic areas of the posterior parietal cortex. *Journal of Neuroscience*, 42(43), 8125–8135.
- Ayzenberg, V., & Behrmann, M. (2022a). Does the brain's ventral visual pathway compute object shape? *Trends in Cognitive Sciences*, 26(12), 1119–1132.
- Ayzenberg, V., & Behrmann, M. (2022b). The dorsal visual pathway represents object-centered spatial relations for object recognition. *The Journal of Neuroscience*, 42(23), 4693–4710.
- Ayzenberg, V., & Behrmann, M. (2023a). An expanded neural framework for shape perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 27(3), 212–213.
- Ayzenberg, V., & Behrmann, M. (2023b). The where, what, and how of object recognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 27(4), 335–336.
- Ayzenberg, V., & Behrmann, M. (2024). Development of visual object recognition. *Nature Reviews Psychology*, 3(2), 73–90.
- Ayzenberg, V., Blaich, N. M., & Behrmann, M. (2023). Using deep neural networks to address the how of object recognition. *PsyArXiv*. https://osf.io/preprints/psyarxiv/6gijvp_v1
- Ayzenberg, V., Chen, Y., Yousif, S. R., & Lourenco, S. F. (2019). Skeletal representations of shape in human vision: Evidence for a pruned medial axis model. *Journal of Vision*, 19(6), 1–21.
- Ayzenberg, V., Kamps, F. S., Dilks, D. D., & Lourenco, S. F. (2022). Skeletal representations of shape in the human visual cortex. *Neuropsychologia*, 164, 108092.
- Ayzenberg, V., & Lourenco, S. (2022). Perception of an object's global shape is best described by a model of skeletal structure in human infants. *Elife*, 11, e74943.
- Ayzenberg, V., & Lourenco, S. F. (2019). Skeletal descriptions of shape provide unique perceptual information for object recognition. *Scientific Reports*, 9(1), 9359.
- Ayzenberg, V., Simmons, C., & Behrmann, M. (2023). Temporal asymmetries and interactions between dorsal and ventral visual pathways during object recognition. *Cerebral Cortex Communications*, 4(1), 1–12.
- Baker, N., Garrigan, P., Phillips, A., & Kellman, P. J. (2023). Configural relations in humans and deep convolutional neural networks. *Frontiers in Artificial Intelligence*, 5, 961595.
- Baker, N., Lu, H., Erlikhman, G., & Kellman, P. J. (2018). Deep convolutional networks do not classify based on global object shape. *PLOS Computational Biology*, 14(12), e1006613.
- Berryhill, M. E., & Olson, I. R. (2008). The right parietal lobe is critical for visual working memory. *Neuropsychologia*, 46(7), 1767–1774.
- Bettencourt, K. C., & Xu, Y. (2016a). Decoding the content of visual short-term memory under distraction in occipital and parietal areas. *Nature Neuroscience*, 19(1), 150–157.
- Bettencourt, K. C., & Xu, Y. (2016b). Understanding location- and feature-based processing along the human intraparietal sulcus. *Journal of Neurophysiology*, 116(3), 1488–1497.
- Borra, E., & Luppino, G. (2017). Functional anatomy of the macaque temporo-parieto-frontal connectivity. *Cortex*, 97, 306–326.
- Bracci, S., Daniels, N., & Op de Beeck, H. (2017). Task context overrules object-and category-related representational content in the human parietal cortex. *Cerebral Cortex*, 27(1), 310–321.
- Brown, T. I., Rissman, J., Chow, T. E., Uncapher, M. R., & Wagner, A. D. (2018). Differential medial temporal lobe and parietal cortical contributions to real-world autobiographical episodic and autobiographical semantic memory. *Scientific Reports*, 8(1), 6190.
- Budisavljevic, S., Dell'Acqua, F., & Castiello, U. (2018). Cross-talk connections underlying dorsal and ventral stream integration during hand actions. *Cortex*, 103, 224–239.
- Bullock, D., Takemura, H., Caiafa, C. F., Kitchell, L., McPherson, B., Caron, B., & Pestilli, F. (2019). Associative white matter connecting the dorsal and ventral posterior human cortex. *Brain Structure Function*, 224(8), 2631–2660.
- Chen, J., Snow, J. C., Culham, J. C., & Goodale, M. A. (2018). What role does “Elongation” play in “Tool-Specific” activation and connectivity in the dorsal and ventral visual streams? *Cerebral Cortex*, 28(4), 1117–1131.
- Christophel, T. B., Iamshchinina, P., Yan, C., Allefeld, C., & Haynes, J.-D. (2018). Cortical specialization for attended versus unattended working memory. *Nature Neuroscience*, 21(4), 494–496.
- Ciesielski, K. T. R., Stern, M. E., Diamond, A., Khan, S., Busa, E. A., Goldsmith, T. E., ... Rosen, B. R. (2019). Maturation changes in human dorsal and ventral visual networks. *Cerebral Cortex*, 29(12), 5131–5149.
- Collins, E., Freud, E., Kainerstorfer, J. M., Cao, J., & Behrmann, M. (2019). Temporal dynamics of shape processing differentiate contributions of dorsal and ventral visual pathways. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 31(6), 821–836.
- Conci, M., Töllner, T., Leszczynski, M., & Müller, H. J. (2011). The time-course of global and local attentional guidance in Kanizsa-figure detection. *Neuropsychologia*, 49(9), 2456–2464.
- Destler, N., Singh, M., & Feldman, J. (2019). Shape discrimination along morph-spaces. *Vision Research*, 158,

- 189–199.
- Doerig, A., Sommers, R. P., Seeliger, K., Richards, B., Ismael, J., Lindsay, G. W., ... Kietzmann, T. C. (2023). The neuroconnectionist research programme. *Nature Reviews Neuroscience*, 24, 431–450.
- Felleman, D. J., Burkhalter, A., & Van Essen, D. C. (1997). Cortical connections of areas V3 and VP of macaque monkey extrastriate visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 379(1), 21–47.
- Fitzgerald, J. K., Freedman, D. J., & Assa, J. A. (2011). Generalized associative representations in parietal cortex. *Nature Neuroscience*, 14(8), 1075–1079.
- Freedman, D. J., & Ibos, G. (2018). An integrative framework for sensory, motor, and cognitive functions of the posterior parietal cortex. *Neuron*, 97(6), 1219–1234.
- Freud, E., & Behrmann, M. (2020). Altered large-scale organization of shape processing in visual agnosia. *Cortex*, 129, 423–435.
- Freud, E., Behrmann, M., & Snow, J. C. (2020). What does dorsal cortex contribute to perception? *Open Mind*, 4, 40–56.
- Freud, E., Culham, J. C., Plaut, D. C., & Behrmann, M. (2017). The large-scale organization of shape processing in the ventral and dorsal pathways. *Elife*, 6, e27576.
- Freud, E., Ganel, T., Shelef, I., Hammer, M. D., Avidan, G., & Behrmann, M. (2017). Three-dimensional representations of objects in dorsal cortex are dissociable from those in ventral cortex. *Cerebral Cortex*, 27(1), 422–434.
- Freud, E., Plaut, D. C., & Behrmann, M. (2016). ‘What’ is happening in the dorsal visual pathway. *Trends in Cognitive Sciences*, 20(10), 773–784.
- Garcea, F. E., Chen, Q., Vargas, R., Narayan, D. A., & Mahon, B. Z. (2018). Task- and domain-specific modulation of functional connectivity in the ventral and dorsal object-processing pathways. *Brain Structure and Function*, 223(6), 2589–2607.
- Gillebert, C. R., Mantini, D., Thijs, V., Sunaert, S., Dupont, P., & Vandenberghe, R. (2011). Lesion evidence for the critical role of the intraparietal sulcus in spatial attention. *Brain*, 134(6), 1694–1709.
- Goldstein-Marcusohn, Y., Asaad, R., Asaad, L., & Freud, E. (2024). The large-scale organization of shape processing in the ventral and dorsal pathways is dissociable from attention. *Cerebral Cortex*, 34(6), bhae221.
- Goodale, M. A., Jakobson, L. S., Milner, A. D., Perrett, D. I., Benson, P. J., & Hietanen, J. K. (1994). The nature and limits of orientation and pattern processing supporting visuomotor control in a visual form agnostic. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6(1), 46–56.
- Goodale, M. A., Meenan, J. P., Bühlhoff, H. H., Nicolle, D. A., Murphy, K. J., & Racicot, C. I. (1994). Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Current Biology*, 4(7), 604–610.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (2023). Shape perception does not require dorsal stream processing. *Trends in Cognitive Sciences*, 27(4), 333–334.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y., & Malach, R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron*, 24(1), 187–203.
- Grüner, M., Goller, F., & Ansorge, U. (2021). Simple shapes guide visual attention based on their global outline or global orientation contingent on search goals. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 47(11), 1493.
- Guo, C., Lee, M., Leclerc, G., Dapello, J., Rao, Y., Madry, A., & Dicarlo, J. (2022). Adversarially trained neural representations are already as robust as biological neural representations. *International Conference on Machine Learning*, 162, 8072–8081.
- Hammarrenger, B., Leporé, F., Lippé, S., Labrosse, M., Guillemot, J.-P., & Roy, M.-S. (2003). Magnocellular and parvocellular developmental course in infants during the first year of life. *Documenta Ophthalmologica*, 107(3), 225–233.
- Holzinger, Y., Ullman, S., Harari, D., Behrmann, M., & Avidan, G. (2019). Minimal recognizable configurations elicit category-selective responses in higher order visual cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 31(9), 1354–1367.
- Humphreys, G. F., Jackson, R. L., & Lambon Ralph, M. A. (2020). Overarching principles and dimensions of the functional organization in the inferior parietal cortex. *Cerebral Cortex*, 30(11), 5639–5653.
- Humphreys, G. F., Jung, J., & Lambon Ralph, M. A. (2022). The convergence and divergence of episodic and semantic functions across lateral parietal cortex. *Cerebral Cortex*, 32(24), 5664–5681.
- Humphreys, G. F., Ralph, M. A. L., & Simons, J. S. (2021). A unifying account of angular gyrus contributions to episodic and semantic cognition. *Trends in Neurosciences*, 44(6), 452–463.
- Ibos, G., & Freedman, D. J. (2016). Interaction between spatial and feature attention in posterior parietal cortex. *Neuron*, 91(4), 931–943.
- Jagadeesh, A. V., & Gardner, J. L. (2022). Texture-like representation of objects in human visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(17), e2115302119.
- Janssen, P., Srivastava, S., Ombelet, S., & Orban, G. A. (2008). Coding of shape and position in macaque lateral intraparietal area. *Journal of Neuroscience*, 28(26), 6679–6690.
- Jarvers, C., & Neumann, H. (2023). Shape-selective processing in deep networks: Integrating the evidence on perceptual integration. *Frontiers in Computer Science*, 5, 1113609.
- Jitsuishi, T., & Yamaguchi, A. (2020). Identification of a distinct association fiber tract “IPS-FG” to connect the

- intraparietal sulcus areas and fusiform gyrus by white matter dissection and tractography. *Scientific Reports*, 10(1), 15475.
- Kastner, S., Chen, Q., Jeong, S. K., & Mruczek, R. E. B. (2017). A brief comparative review of primate posterior parietal cortex: A novel hypothesis on the human toolmaker. *Neuropsychologia*, 105, 123–134.
- Katsuki, F., & Constantinidis, C. (2014). Bottom-up and top-down attention: Different processes and overlapping neural systems. *The Neuroscientist*, 20(5), 509–521.
- Klaver, P., Lichtensteiger, J., Bucher, K., Dietrich, T., Loenneker, T., & Martin, E. (2008). Dorsal stream development in motion and structure-from-motion perception. *Neuroimage*, 39(4), 1815–1823.
- Kleineberg, N. N., Dovern, A., Binder, E., Grefkes, C., Eickhoff, S. B., Fink, G. R., & Weiss, P. H. (2018). Action and semantic tool knowledge – Effective connectivity in the underlying neural networks. *Human Brain Mapping*, 39(9), 3473–3486.
- Konen, C. S., & Kastner, S. (2008). Two hierarchically organized neural systems for object information in human visual cortex. *Nature Neuroscience*, 11(2), 224–231.
- Kravitz, D. J., Saleem, K. S., Baker, C. I., Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (2013). The ventral visual pathway: an expanded neural framework for the processing of object quality. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(1), 26–49.
- Kuhnke, P., Chapman, C. A., Cheung, V. K. M., Turker, S., Graessner, A., Martin, S., ... Hartwigsen, G. (2023). The role of the angular gyrus in semantic cognition: A synthesis of five functional neuroimaging studies. *Brain Structure Function*, 228(1), 273–291.
- Lawrence, S. J. D., Norris, D. G., & De Lange, F. P. (2019). Dissociable laminar profiles of concurrent bottom-up and top-down modulation in the human visual cortex. *eLife*, 8, e44422.
- Lefco, R. W., Brissenden, J. A., Noyce, A. L., Tobyn, S. M., & Somers, D. C. (2020). Gradients of functional organization in posterior parietal cortex revealed by visual attention, visual short-term memory, and intrinsic functional connectivity. *Neuroimage*, 219, 117029.
- Lerner, Y., Hendler, T., & Malach, R. (2002). Object-completion effects in the human lateral occipital complex. *Cerebral Cortex*, 12(2), 163–177.
- Lescroart, M. D., & Biederman, I. (2013). Cortical representation of medial axis structure. *Cerebral Cortex*, 23(3), 629–637.
- Lima, B., Florentino, M. M., Fiorani, M., Soares, J. G. M., Schmidt, K. E., Neuenschwander, S., ... Gattass, R. (2023). Cortical maps as a fundamental neural substrate for visual representation. *Progress in Neurobiology*, 224, 102424.
- Liu, L., Wang, F., Zhou, K., Ding, N., & Luo, H. (2017). Perceptual integration rapidly activates dorsal visual pathway to guide local processing in early visual areas. *PLOS Biology*, 15(11), e2003646.
- Long, B., Yu, C.-P., & Konkle, T. (2018). Mid-level visual features underlie the high-level categorical organization of the ventral stream. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(38), E9015–E9024.
- Long, N. M., & Kuhl, B. A. (2018). Bottom-up and top-down factors differentially influence stimulus representations across large-scale attentional networks. *Journal of Neuroscience*, 38(10), 2495–2504.
- Mahon, B. Z. (2023). Higher order visual object representations: A functional analysis of their role in perception and action. In G. G. Brown, B. Crosson, K. Y. Haaland, & T. Z. King (Eds.), *APA handbook of neuropsychology, Volume 2: Neuroscience and neuromethods*. (pp. 113–138): American Psychological Association.
- Maurer, D., & Lewis, T. L. (2018). Visual systems. In R. Gibb & B. Kolb (Eds.), *The neurobiology of brain and behavioral development* (pp. 213–233). London: Academic Press.
- Medina, J., Jax, S. A., & Coslett, H. B. (2020). Impairments in action and perception after right intraparietal damage. *Cortex*, 122, 288–299.
- Milner, A. D. (2017). How do the two visual streams interact with each other? *Experimental Brain Research*, 235(5), 1297–1308.
- Milner, D., & Goodale, M. A. (2006). Disorders of spatial perception and the visual control of action. In D. Milner & M. A. Goodale (Eds.), *The visual brain in action* (2nd ed., pp. 87–120). Oxford: Oxford University Press.
- Natu, V. S., Rosenke, M., Wu, H., Querdasi, F. R., Kular, H., Lopez-Alvarez, N., ... Grill-Spector, K. (2021). Infants' cortex undergoes microstructural growth coupled with myelination during development. *Communications Biology*, 4(1), 1191.
- Nestmann, S., Karnath, H.-O., & Rennig, J. (2022). The role of ventral stream areas for viewpoint-invariant object recognition. *Neuroimage*, 251, 119021.
- Nestmann, S., Wiesen, D., Karnath, H.-O., & Rennig, J. (2021). Temporo-parietal brain regions are involved in higher order object perception. *Neuroimage*, 234, 117982.
- Oğlin, V., Orhun, Ö., Quiñones-Hinojosa, A., Middlebrooks, E. H., Çevik, O. M., Usseli, M. İ., ... Bozkurt, B. (2024). Topographic anatomy of the lateral surface of the parietal lobe and its relationship with white matter tracts. *Frontiers in Neuroanatomy*, 18, 1458989.
- Olmos-Solis, K., van Loon, A. M., & Olivers, C. N. L. (2021). Content or status: Frontal and posterior cortical representations of object category and upcoming task goals in working memory. *Cortex*, 135, 61–77.
- Rademaker, R. L., Chunharas, C., & Serences, J. T. (2019). Coexisting representations of sensory and mnemonic information in human visual cortex. *Nature Neuroscience*, 22(8), 1336–1344.
- Ramanan, S., Piguet, O., & Irish, M. (2018). Rethinking the role of the angular gyrus in remembering the past and

- imagining the future: The contextual integration model. *The Neuroscientist*, 24(4), 342–352.
- Regev, T. I., Winawer, J., Gerber, E. M., Knight, R. T., & Deouell, L. Y. (2018). Human posterior parietal cortex responds to visual stimuli as early as peristriate occipital cortex. *European Journal of Neuroscience*, 48(12), 3567–3582.
- Reynolds, G. D. (2015). Infant visual attention and object recognition. *Behavioural Brain Research*, 285, 34–43.
- Rezanejad, M., Downs, G., Wilder, J., Walther, D. B., Jepson, A., Dickinson, S., & Siddiqi, K. (2019, June 16–20). *Scene categorization from contours: Medial axis based salience measures* [Paper presentation]. IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition, Long Beach, California, United States.
- Riddle, J., Hwang, K., Cellier, D., Dhanani, S., & D'Esposito, M. (2019). Causal evidence for the role of neuronal oscillations in top-down and bottom-up attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 31(5), 768–779.
- Riddoch, M. J., Humphreys, G. W., Akhtar, N., Allen, H., Bracewell, R. M., & Schofield, A. J. (2008). A tale of two agnosias: Distinctions between form and integrative agnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 25(1), 56–92.
- Ritz, H., & Shenav, A. (2024). Orthogonal neural encoding of targets and distractors supports multivariate cognitive control. *Nature Human Behaviour*, 8(5), 945–961.
- Roumazeilles, L., Eichert, N., Bryant, K. L., Folloni, D., Sallet, J., Vijayakumar, S., ... Mars, R. B. (2020). Longitudinal connections and the organization of the temporal cortex in macaques, great apes, and humans. *PLOS Biology*, 18(7), e3000810.
- Schneider, D., Beste, C., & Wascher, E. (2012). On the time course of bottom-up and top-down processes in selective visual attention: An EEG study. *Psychophysiology*, 49(11), 1660–1671.
- Seideman, J. A., Stanford, T. R., & Salinas, E. (2022). A conflict between spatial selection and evidence accumulation in area LIP. *Nature Communications*, 13(1), 4463.
- Sereno, A. B., & Maunsell, J. H. R. (1998). Shape selectivity in primate lateral intraparietal cortex. *Nature*, 395(6701), 500–503.
- Sestieri, C., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2017). The contribution of the human posterior parietal cortex to episodic memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 18(3), 183–192.
- Sheremata, S. L., Somers, D. C., & Shomstein, S. (2018). Visual short-term memory activity in parietal lobe reflects cognitive processes beyond attentional selection. *Journal of Neuroscience*, 38(6), 1511–1519.
- Srihasam, K., Vincent, J. L., & Livingstone, M. S. (2014). Novel domain formation reveals proto-architecture in inferotemporal cortex. *Nature Neuroscience*, 17(12), 1776–1783.
- Stiles, J., Akshoomoff, N. A., & Haist, F. (2020). The development of visuospatial processing. In J. Rubenstein & P. Rakic (Eds.), *Neural circuit and cognitive development: Comprehensive Developmental Neuroscience* (2nd ed., pp. 359–393). Cambridge, MA: Academic Press.
- Takemura, H., Kaneko, T., Sherwood, C. C., Johnson, G. A., Axer, M., Hecht, E. E., ... Leopold, D. A. (2024). A prominent vertical occipital white matter fasciculus unique to primate brains. *Current Biology*, 34(16), 3632–3643.
- Takemura, H., Pestilli, F., & Weiner, K. S. (2019). Comparative neuroanatomy: Integrating classic and modern methods to understand association fibers connecting dorsal and ventral visual cortex. *Neuroscience Research*, 146, 1–12.
- Taylor, J. M., & Xu, Y. (2022). Identifying the neural loci mediating conscious object orientation perception using fMRI MVPA. *Cognitive Neuropsychology*, 39(1-2), 64–67.
- Taylor, J. M., & Xu, Y. (2024). Using fMRI to examine nonlinear mixed selectivity tuning to task and category in the human brain. *Imaging Neuroscience*, 2, 1–21.
- Theys, T., Romero, M. C., van Loon, J., & Janssen, P. (2015). Shape representations in the primate dorsal visual stream. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 9(43), 1–9.
- Theys, T., Srivastava, S., van Loon, J., Goffin, J., & Janssen, P. (2012). Selectivity for three-dimensional contours and surfaces in the anterior intraparietal area. *Journal of Neurophysiology*, 107(3), 995–1008.
- Thomas, C., Kveraga, K., Huberle, E., Karnath, H.-O., & Bar, M. (2012). Enabling global processing in simultanagnosia by psychophysical biasing of visual pathways. *Brain*, 135(5), 1578–1585.
- Tseng, P., Hsu, T.-Y., Muggleton, N. G., Tzeng, O. J. L., Hung, D. L., & Juan, C.-H. (2010). Posterior parietal cortex mediates encoding and maintenance processes in change blindness. *Neuropsychologia*, 48(4), 1063–1070.
- Ullman, S., Assif, L., Fetaya, E., & Harari, D. (2016). Atoms of recognition in human and computer vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(10), 2744–2749.
- van Loon, A. M., Olmos-Solis, K., Fahrenfort, J. J., & Olivers, C. N. L. (2018). Current and future goals are represented in opposite patterns in object-selective cortex. *Elife*, 7, e38677.
- Vaziri-Pashkam, M., Taylor, J. S. H., & Xu, Y. (2019). Spatial frequency tolerant visual object representations in the human ventral and dorsal visual processing pathways. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 31(1), 49–63.
- Vaziri-Pashkam, M., & Xu, Y. (2017). Goal-directed visual processing differentially impacts human ventral and dorsal visual representations. *Journal of Neuroscience*, 37(36), 8767–8782.
- Vaziri-Pashkam, M., & Xu, Y. (2019). An information-driven 2-pathway characterization of occipitotemporal and posterior parietal visual object representations. *Cerebral Cortex*, 29(5), 2034–2050.

- Vinci-Booher, S., Caron, B., Bullock, D., James, K., & Pestilli, F. (2022). Development of white matter tracts between and within the dorsal and ventral streams. *Brain Structure and Function*, 227(4), 1457–1477.
- Wang, R., Janini, D., & Konkle, T. (2022). Mid-level feature differences support early animacy and object size distinctions: Evidence from electroencephalography decoding. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 34(9), 1670–1680.
- Wang, W., Zhou, T., Chen, L., & Huang, Y. (2023). A subcortical magnocellular pathway is responsible for the fast processing of topological properties of objects: A transcranial magnetic stimulation study. *Human Brain Mapping*, 44(4), 1617–1628.
- Wilder, J., Rezanejad, M., Dickinson, S., Siddiqi, K., Jepson, A., & Walther, D. B. (2019). Local contour symmetry facilitates scene categorization. *Cognition*, 182, 307–317.
- Wurm, M. F., & Caramazza, A. (2022). Two ‘what’ pathways for action and object recognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 26(2), 103–116.
- Xu, Y. (2010). The neural fate of task-irrelevant features in object-based processing. *Journal of Neuroscience*, 30(42), 14020–14028.
- Xu, Y. (2018a). The posterior parietal cortex in adaptive visual processing. *Trends in Neurosciences*, 41(11), 806–822.
- Xu, Y. (2018b). A tale of two visual systems: Invariant and adaptive visual information representations in the primate brain. *Annual Review of Vision Science*, 4(1), 311–336.
- Xu, Y. (2020). Revisit once more the sensory storage account of visual working memory. *Visual Cognition*, 28(5-8), 433–446.
- Xu, Y. (2023a). Global object shape representations in the primate brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 27(3), 210–211.
- Xu, Y. (2023b). Parietal-driven visual working memory representation in occipito-temporal cortex. *Current Biology*, 33(20), 4516–4523.
- Xu, Y. (2024). The human posterior parietal cortices orthogonalize the representation of different streams of information concurrently coded in visual working memory. *PLOS Biology*, 22(11), e3002915.
- Xu, Y., & Jeong, S. K. (2015). The contribution of human superior intraparietal sulcus to visual short-term memory and perception. In P. Jolicoeur, C. Lefebvre, & J. Martinez-Trujillo (Eds.), *Mechanisms of sensory working memory: attention performance XXV* (pp. 33–42). New York: Academic Press.
- Xu, Y., & Vaziri-Pashkam, M. (2022). Understanding transformation tolerant visual object representations in the human brain and convolutional neural networks. *Neuroimage*, 263, 119635.
- Yang, H., He, C., Han, Z., & Bi, Y. (2020). Domain-specific functional coupling between dorsal and ventral systems during action perception. *Scientific Reports*, 10(1), 21200.
- Yu, Q., & Shim, W. M. (2017). Occipital, parietal, and frontal cortices selectively maintain task-relevant features of multi-feature objects in visual working memory. *Neuroimage*, 157, 97–107.
- Zachariou, V., Nikas, C. V., Safiullah, Z. N., Gotts, S. J., & Ungerleider, L. G. (2017). Spatial mechanisms within the dorsal visual pathway contribute to the configural processing of faces. *Cerebral Cortex*, 27(8), 4124–4138.
- Zador, A. M. (2019). A critique of pure learning and what artificial neural networks can learn from animal brains. *Nature Communications*, 10(1), 3770.

Dorsal-ventral pathway interactions in visual object representation

GAO Fei¹, CAI Houde²

(¹ Faculty of Psychology, Shandong Normal University, Jinan 250358, China)

(² School of Psychology, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China)

Abstract: The visual system processes object information through the dorsal and ventral pathways. The ventral pathway is primarily responsible for the "what" of object recognition, whereas the dorsal pathway mainly specializes in the "where", dealing with visuospatial and motion processing. However, extensive reciprocal neural connections between these two pathways suggest significant functional interactions in visual object representation. On one hand, the ventral pathway cannot independently compute an object's global shape. The integration of global shape information, represented by the dorsal pathway, with local feature information, processed by the ventral pathway, is necessary to support invariant object recognition. On the other hand, during goal-directed thought and behavior, the dorsal pathway must dynamically extract and maintain object information from the ventral pathway to facilitate adaptive visual processing. The former constitutes a primarily feature-driven (bottom-up) functional integration, while the latter represents a predominantly task-driven (top-down) functional integration. Future research should further explore several

key issues: the influence of attention on the dorsal pathway's representation of global shape; the mechanisms by which object familiarity modulates the integration of global shape and local features; how visual working memory resists interference to maintain the processing of goal-relevant stimuli; the impact of endogenous memory on adaptive object representation; and the developmental trajectories of the dorsal and ventral pathways and their implications for their functional interactions.

Keywords: visual object representation, dorsal-ventral pathway interaction, invariant visual object processing, adaptive visual object processing