

视觉双稳态知觉的神经机制

徐辉^{①②}, 白云仙^{①②}, 秦超逸^{①②}, 王亮^{①②③*}

① 中国科学院心理健康重点实验室, 中国科学院心理研究所, 北京 100101;

② 中国科学院大学, 北京 100049;

③ 中国科学院脑科学与智能技术卓越创新中心, 上海 200031

* 联系人, E-mail: lwang@psych.ac.cn

2016-03-01 收稿, 2016-05-26 修回, 2016-05-26 接受, 2016-10-21 网络版发表

国家自然科学基金(81371631, 81422024)、中共中央组织部青年千人计划(Y4HX072006)和北京市科技新星计划(Z141110001814068)资助

摘要 在面对外界各种歧义物理刺激时, 大脑会在相互排斥的主观知觉间交替切换, 做出有意义的认知解释. 双稳态知觉是研究人类意识转换的重要手段. 本文首先系统地回顾了视觉双稳态知觉的现象及相关研究, 包括运动产生的结构、两可图形、四方点运动、双眼竞争等, 接着讨论了间断模式下的知觉稳定性, 然后综合讨论了视觉双稳态知觉的理论模型, 强调越来越多的证据支持自上而下加工模型, 最后指出视觉双稳态知觉的研究意义, 并对未来的研究方向进行了展望.

关键词 视觉双稳态知觉, 运动产生的结构, 知觉稳定性, 自上而下加工模型

人类生存的环境总是处在不断的变化中, 而大脑却能够相对稳定地处理各种各样的视觉信息^[1]. 但是当面对环境中带有歧义的物理刺激时, 即使刺激的物理属性没有发生变化, 主观知觉也会不自主地在两种状态下进行切换, 这种现象称为视觉的双稳态知觉(bistable perception)^[2-5]. 在这种知觉过程中, 两种互相排斥的主观知觉交替出现在大脑意识中, 一种主观知觉在某段时间内占主导优势, 而另一种主观知觉则受到抑制, 继而呈现出两种截然不同的主观知觉状态.

视觉的双稳态知觉是一种广泛存在的视觉现象, 如典型的两可图形鲁宾花瓶图形(Rubin vase)和内克尔立方体图形(Necker cube)^[6]. 在观察鲁宾花瓶图形时, 如果不同的区域看作物体或背景, 就会产生完全不同的主观知觉, 时而知觉到一个白色的花瓶, 时而知觉到两个黑色的侧脸. 而在观察内克尔立方体图形时, 人们的主观知觉会不断地在仰视的立方体和

俯视的立方体之间进行切换.

视觉双稳态知觉最主要的意义是使人在面对歧义物理刺激时, 能主观地做出适当的解释, 因此对视觉双稳态知觉的研究有助于理解大脑神经系统如何加工外界歧义刺激, 并形成合理而有意义的主观知觉. 此外, 视觉双稳态知觉也是研究大脑意识变化的重要手段之一. 这有可能是存在一种人类神经系统意识经验的补偿机制, 用来弥补外界视觉刺激信息的输入不足或者模棱两可. 即使在大脑输入信息不完整或者存在歧义的情况下, 这种机制也可以凭借意识经验进行推测来得到一定的主观知觉, 从而进行快速且有效的反应. 因此视觉双稳态知觉为研究大脑神经活动与人类意识状态变化搭起了有效的桥梁.

近年来, 事件相关电位(event-related potential, ERP)、经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)、功能性磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)等技术手段越来越先进, 并得

引用格式: 徐辉, 白云仙, 秦超逸, 等. 视觉双稳态知觉的神经机制. 科学通报, 2016, 61: 3464-3475

Xu H, Bai Y X, Qin C, et al. Neural mechanisms for visual bistable perception (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 3464-3475, doi: 10.1360/N972016-00282

到日益广泛的运用,将这些技术手段结合行为实验以及电生理实验使得研究者能够进一步深入地研究视觉双稳态知觉这一现象,并逐步加深人们对其内在神经机制的认识.本文从视觉双稳态知觉发生的神经机制、知觉稳定性以及神经机制的理论模型等几个方面综述视觉双稳态知觉的研究现状,并对后续的研究方向进行展望,以期增加对视觉双稳态知觉的新认识,为今后的相关研究提供一定的借鉴意义.

1 视觉双稳态知觉的神经机制

1.1 运动产生的结构

当一个三维刺激,如圆柱体或球体投射在屏幕上,并且沿垂直轴水平方向旋转时,人脑对它们旋转方向的知觉模棱两可,时而知觉为顺时针方向旋转,时而知觉为逆时针方向旋转.这种效应被称为“运动产生的结构”(structure from motion).典型的“运动产生的结构”是指由两组对向运动且随机分布的圆点,其运动速度按正弦函数变化,构成旋转的球体或者圆柱.

由运动产生的结构所诱发的双稳态知觉过程既包含对深度信息加工,也包含对运动方向的知觉.一系列行为研究发现,旋转的物理刺激表面的纹理信息对深度知觉的预测有影响,进而影响到对旋转物体的运动方向的知觉^[7,8],而圆柱的呈现时间和旋转速度都对相对深度的知觉具有一定的调控作用^[9].但是,也有研究发现,在改变构成旋转圆柱的圆点的颜色、大小或者旋转速度,知觉仍然具有稳定性,如果改变圆点的亮度,则知觉会受到影响^[10].另外,有研究在旋转球体的运动方向出现物理切换的情况下,探究双稳态知觉过程中知觉方向与知觉深度的关系,发现知觉方向在长间隔持续时间下不发生任何切换,保持一定的稳定性,而知觉深度则出现了深度知觉的切换^[11,12].上述的行为研究从行为层面表明,运动产生的结构所涉及的不同刺激参数以及整体的变化会对深度信息产生影响,进而影响双稳态知觉过程.而行为研究仅从行为层面入手,通过对物理刺激的参数设置来探究双稳态知觉过程的行为机制,对于运动产生的结构这一双稳态知觉背后潜在的神经机制仍缺乏直接的证明.

运动产生的结构的功能磁共振成像研究有效地揭示了其双稳态知觉过程中潜在的神经通路.研究

发现,在运动产生的结构这一双稳态知觉过程中,MT+/V5脑区出现显著的激活反应^[13,14].同时已有研究表明,MT+/V5脑区是负责编码运动信息的脑区,同时也能表征三维立体知觉^[15,16].另外也有证据发现,上、下颞叶区在运动产生的结构双稳态知觉过程中也出现了相应的兴奋性反应,表明上、下颞叶区能有效地抽取并且表征三维立体信息,从而参与双稳态知觉的过程^[17,18].结合fMRI和TMS两种技术的优势,研究发现,顶叶皮层的灰质密度和知觉稳定性之间呈正相关,且对前顶内沟进行TMS干扰时,会增加主导知觉的持续时间,进一步揭示高级皮层双侧上顶叶在运动产生的结构的双稳态知觉过程中起着重要作用^[19,20];类似的研究从脑网络角度还发现,在运动产生的结构的双稳态知觉过程中,运动知觉信息由MT+/V5脑区输出至右后顶上小叶,进一步传入到右前顶上小叶,之后右前顶上小叶做出反馈,调控双稳态知觉过程中主导知觉的切换,表明在运动产生的结构这一双稳态知觉过程中,并不是单个脑区起作用,而是形成了具有一定层级的动态脑网络模式^[21].后续研究发现,高级皮层额叶脑区也参与运动产生的结构的双稳态知觉过程,即腹侧额叶和背侧通路与主动加速进行知觉切换条件下的知觉切换存在关联,而在被动进行知觉切换条件下没有发现这一关联效应的存在,从侧面表明腹侧额叶可能是起着主动参与的作用,诱发知觉的切换^[22].

同样,相关的电生理的研究也发现,MT+/V5脑区的神经元活动对运动产生的结构的双稳态知觉过程中具有明显的选择性兴奋^[14,15,23],不仅如此,颞上沟的神经元能够有效地从运动产生的结构中提取运动知觉信息,即使改变构成刺激的点大小、运动速度或者出现的视野,该脑区仍有大量的神经元出现显著的兴奋性放电^[24].也有研究在记录MT+/V5脑区神经元活动的同时,对其中特定神经元进行微电刺激,结果表明,MT+/V5脑区的神经元在双稳态知觉过程中对运动方向进行编码的同时,联合对双眼视差提供的视觉线索进行编码,在这种联合编码的过程中起着关键的因果作用.但是该研究并没有证明MT+/V5脑区的神经元是否对运动方向与双眼视差两者的编码存在差异性^[25].

从以上研究可以发现,运动产生的结构的双稳态知觉过程中更多地涉及MT+/V5、颞叶、顶叶等脑区,但往往都是孤立地看单个脑区在双稳态知觉过

程中的作用机制,较少从动态脑网络角度探究MT+/V5、颞叶、顶叶等脑区在运动产生的结构的双稳态知觉过程中潜在的神经通路。

1.2 两可图形

两可图形,也称为双歧图形,是指凭借主观意识经验对同一种图形做出两种完全不同但是都具有意义的图形知觉,该图形的物理属性未发生任何变化。注视两可图形时,会知觉到两种相互竞争的知觉图形,且这两种知觉图形会随着时间进行交替切换,每种知觉图形会持续数秒或更长时间。在现实生活中有很多艺术作品就是两可图形的典型代表。例如,由英国漫画家希尔绘制的《我的妻子和岳母》,在观看这张图画时,时而可以知觉到一个少女形象,时而可以知觉到一个老妇形象,这两种知觉形象在主观知觉中交替切换^[26]。

在使用事件相关功能磁共振成像技术的相关研究中,持续观看两可图形,双稳态知觉间发生切换时,人脑的腹侧枕叶、顶内沟出现显著的正激活,而在初级视觉皮层和丘脑枕出现了负激活^[27]。不仅如此,Wang等人^[28]运用功能磁共振成像技术,探究多个两可图形的双稳态知觉的神经机制,通过多体素模式分析和功能连接分析方法发现,在双稳态知觉过程中除了视觉皮层后头部外,额顶脑区和颞叶部分区域都出现了显著的激活,且高级脑区的兴奋性反应对初级视觉皮层后头部的反应有影响,进一步揭示了高级皮层在双稳态知觉过程中形成了自上而下的加工机制。另外有研究从脑网络角度,通过实验控制人为地诱导被试进行知觉切换,发现在人为诱导进行知觉切换的情况下,默认网络和额顶网络出现高度地耦合,但在进行默认知觉的情况下,并没有出现这种高度耦合,而两者跟外侧枕叶皮层表现出很高的关联性。这表明双稳态知觉过程中存在脑网络间的动态关联性^[29]。从上述运用功能磁共振成像技术研究两可图形的研究中,可以发现在两可图形的双稳态知觉过程中更多的是体现动态脑网络的神经机制,强调高级皮层额顶脑区的自上而下的作用机制。但是在双稳态知觉过程中,多个脑区之间的动态连接和相互作用机制仍存在盲区,是值得进一步研究的问题。

在关于两可图形的电生理研究中,Britz等人^[30]发现,在给被试呈现奈克尔立方体两可图形时,被试

在知觉切换时刻出现的诱发电位类似于前人研究所发现的稳定知觉的诱发电位,这表明人脑在两可图形这一双稳态知觉过程中出现的知觉切换与知觉稳定性(持续性知觉到一种状态)之间不存在实质性的关联。但是发现相比稳定知觉,知觉切换前,右下顶叶出现显著激活。这表明右下顶叶的兴奋在一定程度上可以预测双稳态知觉过程中知觉的切换。同样在运用奈克尔立方体两可图形的研究中,Ehm等人^[31]发现,至少在发生内源性知觉切换前200 ms,右半球 γ 频段会出现短暂的调制反应,表明内源性知觉切换前出现的 γ 频段的调制反应能预测大脑活动处于不稳定状态,可能随时出现知觉切换。另外有研究考察呈现给被试两可图形(少女的脸和萨克斯演奏家)时,在提前呈现萨克斯演奏家的图形条件下,枕叶和顶叶皮层出现了250~450 ms的 β 频段(14~30 Hz)活动的显著同步。这在一定程度上表明,枕顶脑区的 β 频段的显著同步性能反映后期双稳态知觉过程的变化^[32]。Kornmeier和Bach^[33,34]利用脑电研究内克尔立方体时发现,在枕叶出现的早期N160 ERP信号与知觉切换存在高关联性,在其后续研究中也发现在枕叶出现的早期P120存在类似效应。也有研究者从初级视觉皮层角度结合脑磁图(magnetoencephalography, MEG)技术,分别给鲁宾花瓶脸两可图形的人脸部分、花瓶部分叠加15, 12 Hz的噪声手段,发现初级视觉皮层的反应活动随着大脑双稳态知觉的变化而变化^[2]。以上研究表明,在两可图形的双稳态知觉过程中神经电信号的反应活动更多地体现对知觉的预测性。

1.3 四方点运动

四方点运动是两对静止的点,按照一定的频率交替地闪现在虚构正方形的两个对角位置,这样就会出现两个点在运动的效应,从而引起两点沿垂直方向运动或水平方向运动的知觉^[35]。诱发的两种运动知觉是相互排斥的,两者间的切换在知觉过程中具有一定的随机性^[36,37]。

四方点运动是由于时序上两对静止的点交替出现诱发的运动效应,包含着运动信息,这曾在相关研究中得到验证,负责编码运动信息和运动知觉的中颞区(middle temporal, MT)在对四方点运动的双稳态知觉过程中出现显著的激活反应,并对运动方向的知觉表现出一定的选择性^[38,39]。对猴子(*Primates*)的MT区特定神经元进行微电刺激,发现猴子产生的运

动知觉会出现相应的改变^[40]。这进一步证明在四方点的双稳态知觉过程中, 编码运动信息和运动知觉的MT区与知觉存在关联。另外, Muckli等人^[36]也发现, 相比前后点运动, 四方点运动条件下MT+/V5脑区有更显著的正激活反应, 而早期视觉皮层的激活强度无显著差异。这反映出MT+/V5脑区的神经元能够从非连续的视觉刺激中, 即四方点中构建连续的运动知觉。不仅如此, 也有研究通过对四方点运动刺激的颜色和亮度等物理属性进行匹配, 发现在视觉皮层的V4区对具有颜色的四方点的运动知觉出现兴奋性激活反应^[41]。在四方点运动的双稳态知觉研究中, 除了发现MT区、初级视觉皮层区有激活外, 顶叶和额叶也出现了兴奋性激活反应。Sterzer和Kleinschmidt^[4]通过比较双稳态条件和单稳态控制条件下脑区激活情况, 发现双侧额下皮层在双稳态条件下, 即自主知觉切换情况下出现更大的兴奋性激活反应, 且右侧额下皮层的兴奋反应时间要明显早于感觉皮层。这在时程上证明, 高级脑区右侧额叶可能在双稳态知觉过程中起着诱发知觉切换的作用机制, 但是右侧额叶是否真正就是知觉切换的起源仍然需要更多的研究证据。也有研究者从脑半球联结的角度来探究大脑在对四方点运动的双稳态知觉过程中的脑机制, 运用弥散扩张成像技术和fMRI技术, 发现与运动敏感区MT+/V5联结的胼胝体后头部能预测被试的主观知觉, 而在初级视觉皮层间的联结或者胼胝体周围其他区的联结不存在这种预测效应, 这揭示出两半球的有效联结利于形成双稳态运动知觉的主观经验^[35]。

在四方点运动的双稳态知觉的电生理研究中, 研究人员发现, 多个频段在其双稳态知觉过程中发挥着作用, 不仅出现在知觉切换时刻, 也出现在主导知觉维持阶段。Mathes等人^[3]发现, 双稳态的四方点运动条件下的知觉切换能在额叶脑区诱发短暂而显著的 θ 频段反应, 而且额叶前头部的反应强度要大于后头部, 但是这一效应在单稳态的点运动条件下也存在, 该研究认为, 知觉切换诱发的高级皮层额叶区 θ 频段的反应是对双稳态刺激与单稳态刺激的一个共同加工机制, 即自上而下的神经机制。而也有研究未发现 θ 频段的反应活动, 而发现 γ 频段对于四方点运动整合的特定作用机制。当被试观察四方点运动时, 分别给双侧枕顶区以40 Hz反相经颅交流电刺激, 会降低水平运动知觉的持续时间并增强两半球之间的 γ

振荡的同步水平, 表明给予双侧半球非同步 γ 振荡会影响半球之间的运动整合, 同时影响双稳态知觉^[42]。另外也有研究发现, α 频段与双稳态知觉存在关联, 即在双稳态知觉发生知觉切换前, α 频段的活动反应出现持续性降低, 他们认为 α 频段活动反应的持续性降低显示了双稳态知觉的失稳状态, 预示着知觉切换的到来^[43]。也有研究从双稳态知觉过程中主导知觉稳定性的角度出发, 运用脑磁图技术, 发现与单稳态或者双稳态条件相比, 双稳态条件下四方点的下帧约160 ms后会出现脑电信号反应成分, 其振幅大小取决于知觉到的运动方向。这在一定程度上说明在四方点运动的双稳态知觉过程中, 需要一定的神经振荡活动来建立与维持主导知觉^[37]。

1.4 双眼竞争

当分别给双眼呈现不同的物理刺激, 即左右两眼的刺激物理属性保持恒定, 一直呈现在观察者的视网膜上, 但大脑无法形成单一、稳定的刺激知觉, 表现为一段时间主观知觉为一只眼睛所呈现的物理刺激, 一段时间主观知觉为另一只眼睛所呈现的物理刺激, 并且主观知觉分别在两只眼睛的物理刺激间交替切换, 这就是所谓的“双眼竞争”。在双眼竞争的视觉双稳态知觉的研究中, 最经典的双眼竞争的物理刺激是分别给被试双眼呈现人脸和房屋图片, 来研究大脑双眼竞争的知觉过程。

双眼竞争是典型的视觉双稳态知觉现象, 其建立需要一定的时间。如果分别给两只眼睛呈现的竞争刺激时间非常短暂, 则不会产生双稳态知觉, 而是知觉到物理刺激重叠在一起^[44]。通常知觉到双眼竞争的发生, 双眼的刺激至少需要呈现几百毫秒的时间^[45,46], 且进一步研究发现, 当一个刺激受到抑制时, 在该刺激的位置上施加一个突然发生的变化, 如加上另一个刺激或突然改变刺激的物理属性, 受压制的刺激就变为主导知觉的刺激, 有效地证明双眼竞争对短暂的变化具有敏感性^[45]。另外, 相关行为研究还发现, 双眼竞争的切换频率具有视野的不对称性, 右利手被试的右视野的双眼竞争切换频率要大于左视野, 而左利手被试刚好相反, 且左和右利手被试下视野的双眼竞争切换频率都要大于上视野^[47]。

在利用fMRI技术的双眼竞争的研究中发现, 初级视皮层的神经元群体兴奋性反应与双眼竞争存在一定的关联性^[48-50], 而且涉及高级脑区的额顶网络

在双眼竞争的双稳态知觉切换中起着主导作用. Lumer等人^[51]通过分别给被试双眼呈现人脸和光栅,发现腹侧视觉通路的纹外状皮层、顶叶和额叶都出现显著的兴奋反应,且相比初级视觉皮层在非双眼竞争条件下出现短暂强激活,右侧的额顶脑区在双眼竞争条件下表现出更强的激活反应. 前人研究表明,这些脑区在空间注意中起着重要作用^[52,53],但该研究进一步证实,额顶脑网络在意识知觉中所起的作用,并不是简单地朝向空间注意这个维度,而是倾向于从客观物理刺激中抽取出现意识知觉,来主导大脑的主观知觉. 另外, Tong等人^[54]运用事件相关功能磁共振成像技术,分别给被试双眼呈现面孔刺激和房屋刺激,并且记录对这两类刺激具有高度选择性的特定脑区(梭状面孔区和海马旁区),发现在双眼竞争过程中,梭状面孔区对面孔的知觉表现出更强的激活反应,而海马旁区对房屋的知觉也表现出更强的神经兴奋. 这有效地证实当知觉到不同的物理刺激时,特定脑区的激活反应会出现相应的变化,揭示了观察者的主观知觉切换与知觉经验相匹配的神经基础.

在上述关于双眼竞争的双稳态知觉的事件相关功能磁共振成像研究中,发现额叶和顶叶等高级脑区在知觉切换过程中有着重要的作用,但是并没有明确证实这两个脑区究竟起着何种重要作用. 因此,有研究者在给被试双眼呈现物理刺激的同时,分别给被试顶叶的4个不同子区施加2 Hz的抑制性重复TMS,结果发现,右侧顶内沟受TMS干扰时,增加了维持某一类知觉状态的持续时间,并且顶内沟的激活反应越偏右侧化,TMS产生的效应越偏右侧化. 这进一步证实了右侧顶内沟在双稳态知觉过程中起着决定性作用,进行知觉的选择,诱发主导知觉的切换^[55]. 但也有研究质疑高级皮层额叶、顶叶起着诱导知觉切换的作用机制,认为额顶脑区只是被动地对知觉切换反应,是知觉切换结果的反馈. Knapen等人^[56]通过分别给被试双眼呈现不同朝向的光栅,发现主导知觉间切换的过渡时间越长,右侧额顶脑区的激活反应活动越强,且与单稳态条件相比,双稳态条件下右侧额顶脑区的激活反应活动也显著增强. 这表明右侧额顶脑区的某个部分的激活是大脑进行主观知觉切换而诱发的兴奋性反应,并非主导知觉切换. 从上述的研究可以看出,额顶脑区在双稳态知觉过程中发挥的作用仍存在争议,究竟是主导知觉切换,还是仅是知觉切换的结果,对于这一问题需要

更多的后续研究来解决.

在关于双眼竞争的双稳态知觉的电生理研究中,也发现顶叶等高级脑区在这一神经过程中发挥着重要的作用. Britz等人^[30]运用ERP技术,从时间精度上论证双眼竞争的双稳态知觉过程中知觉切换的神经机制,分别给被试两只眼睛呈现不同朝向的光栅,发现在知觉切换前,右顶下回的脑电活动显著增强,但双侧的腹侧通路脑区的脑电活动出现明显减弱. 该研究从时间进程上证实了右顶下回在双眼竞争的双稳态知觉过程中可能发挥着诱发主导知觉切换的作用. 同时,也有研究发现,当主观知觉状态发生变化时,视觉通路的初级视觉皮层的反应活动也会随之出现变化. 在记录猴子观看双眼竞争物理刺激时大脑视觉皮层V1、V2和V4脑区的神经元反应活动,发现这些视觉皮层区的神经元尤其是在V4区的神经元的反应活动模式跟双稳态知觉过程中知觉状态相关,这证实了猴子大脑的主观知觉状态在初级视觉皮层的神经元活动上就有所体现^[57]. 另外,也有研究从注意角度,探究注意这一高级认知功能在双眼竞争的双稳态知觉中的作用,发现在注意条件下,主导知觉的优势眼标记的频率脑电信号得到增强,而非优势眼的信号却减弱,有效地证实了双眼竞争的维持需要注意,表明注意机制在双眼竞争中起着重要的作用^[58].

1.5 其他歧义刺激

除了上述关于运动产生的结构、两可图形、四方点运动、双眼竞争等主要的双稳态知觉研究,还有一些其他相关的双稳态知觉研究. 例如,轮盘错觉(spinning wheel illusion),其给人的主观运动知觉方向既可以是逆时针方向,也可以是顺时针方向. Sterzer等人^[38]通过给被试呈现轮盘错觉(似动的轮盘),让被试判断轮盘的运动方向,发现在双稳态知觉过程中,双侧顶上皮层、右侧顶下叶、双侧运动前区、额下皮层等脑区均出现了显著的激活反应活动,同时在枕颞交界处的MT+/V5、枕外侧沟也发现了兴奋性激活. VanRullen等人^[59]进一步探究TMS作用于右顶叶在轮盘错觉双稳态知觉过程中可能存在的效应,发现TMS作用于右顶叶显著地减少了主导知觉(持续知觉到一种知觉状态)的持续时间,增加了两种知觉运动方向间的切换频率,有效地证实了右侧顶叶这一高级皮层在错觉轮盘的双稳态知觉过程中的

重要作用。另外一种用来研究视觉双稳态知觉的物理刺激——利萨如图形(Lissajous figure),它是由两条沿垂直轴方向旋转的正弦曲线重叠在一起,基于正弦信号相移的不断增加,给人产生的主观感觉是具有深度信息的双稳态运动方向的三维曲线^[60]。相关行为研究发现,利萨如图形的3个属性是曲线复杂度、曲线宽度、曲线旋转速度在不同程度上影响着其主导知觉(持续知觉到一种主观知觉)的持续时间和知觉切换频率,表明合理设置利萨如图形的物理属性,将使得其能更好地运用于双稳态知觉的研究中^[61]。另外该研究组进一步运用fMRI技术来探究利萨如图形双稳态知觉过程中额顶脑区的神经机制,发现在双稳态情况下,额顶脑区在知觉切换时刻出现了更显著的激活反应,并运用动态因果模型分析发现,知觉切换时增强的神经活动与从额叶到视觉皮层自上而下的、功能性的联结调节效应存在关联,从而进一步证实高级皮层额顶脑区对双稳态知觉过程中知觉切换有着至关重要的作用^[62]。也有研究者基于整体跟局部之间的关系使用错觉完形来研究双稳态知觉的神经机制^[63],给被试呈现位于虚构的正方形四角上的四对点,它们按照一定的轨迹一致性运动,以至于被试时而知觉到两个完整的正方形分别在前后运动(整体知觉),时而知觉到局部四对点在各自局部区域运动(局部知觉),发现上顶叶和前顶内沟的兴奋性激活反应跟整体知觉存在关联,并对这两脑区进行TMS干扰,发现TMS干扰前顶内沟时,整体知觉的持续时间显著缩短^[64]。

2 视觉双稳态知觉的知觉稳定性

在视觉双稳态知觉的研究中,物理刺激的呈现方式存在两种不同模式:连续模式和间断模式。在连续模式下,歧义刺激一直呈现给被试,保证被试能一直看见歧义刺激,且要求被试不断报告自己的主观知觉,尤其是知觉切换的时刻。在这种模式下,被试的主观知觉会在两种互相排斥的知觉间交替切换。连续模式下的视觉双稳态知觉的研究发现,在对主导知觉状态产生适应以后,维持主导知觉的努力会逐渐减弱,抑制非主导知觉状态的能力也随之减弱,当这一趋势积累达到一定程度后,非主导知觉就取代主导知觉,占据主导地位,这样就出现了知觉切换^[56]。但是在连续模式下探究视觉双稳态知觉的知觉稳定性存在一定的不足,因为连续模式下的主观

知觉的切换不可避免,且无法预测被试在之后某个时间点的主观知觉状态^[5,65]。因此更多的研究倾向于运用间断模式呈现歧义刺激,研究视觉双稳态知觉过程中知觉的稳定性。知觉的稳定性是指在间断模式下的主导知觉的持续时间较长,主观知觉的交替出现具有一定的规律性,并有其自身的特点,不同于连续模式的主观知觉的切换具有随机性,且不可避免^[66]。

间断模式是指歧义刺激并不一直呈现给被试,在歧义刺激呈现过程中间断地插入持续时间短暂的白色(黑色)背景或者其他非歧义刺激,保证被试不是一直能看见歧义刺激,即歧义刺激有规律性地短暂消失。间断模式下的双稳态知觉的研究发现,在歧义刺激以间断模式呈现的情况下,被试主观知觉的切换次数显著地减少,且被试对歧义刺激两种相互排斥的主观知觉间的竞争有所降低,进而知觉的稳定性出现很大提高^[67]。在后续关于间断模式下的双稳态知觉研究中普遍发现存在知觉稳定性提高的现象,且间断模式下的知觉稳定性受知觉记忆的影响,即前期主观知觉对后续知觉存在影响^[68]。Brascamp等人^[69]从记忆的时间尺度来探究间断模式下的知觉稳定性效应,发现维持知觉稳定性的知觉记忆反映的是长时程的主观知觉,并不是前个主观知觉的体现。其后续的研究发现,多种歧义刺激包括双眼竞争均存在知觉稳定性效应,且证实间断模式下的知觉稳定性具有一定的规律性,即主观知觉的切换频率低,主导知觉持续时间甚至可长达数分钟^[66]。上述关于间断模式下知觉稳定性的研究大多是关于某类歧义刺激间断式地呈现给被试,在短暂的间断空屏阶段出现的是白色或者黑色背景,来探究知觉的稳定性,那如果在间断阶段也出现其他类的歧义刺激或者同类单稳态刺激,会对知觉的稳定性产生何种作用?

Maier等人^[70]基于这个问题,在给被试呈现歧义刺激的同时,在间断阶段呈现其他类的歧义刺激,且改变同类刺激的物理属性,发现间断模式下被试能同时保持多类不同歧义刺激的知觉稳定性,彼此间互不干扰,表明人类大脑的知觉稳定性可以同时存在多类歧义刺激间,具有平行性、独立性,即使改变同类歧义刺激的物理属性包括颜色、形状、运动方向、旋转速度等,这种知觉稳定性仍然存在。这暗示着整个双稳态知觉系统并非一个简单的知觉系统,必有高级认知功能参与其中,可以并行地处理多类刺激,

互不干扰,进而维持知觉的稳定性.另外一些结合电生理和fMRI技术进行的相关研究发现,在间断模式下,知觉稳定性在额叶、顶叶和初级视皮层等多个脑区出现兴奋性反应活动^[30,62],这从神经层面反应出知觉稳定性并非一个简单过程,而是涉及多个脑区动态性交互作用的神经过程.

从上述关于知觉稳定性的研究可以看出,仍需要进一步结合电生理和fMRI等技术手段探究这种知觉稳定性效应的起源脑区,及这种知觉稳定性效应是如何在间断模式下起作用的.另外,用知觉记忆来解释这种知觉稳定性效应,是否区别于记忆系统的其他记忆,如短时工作记忆.目前人们对于知觉稳定性的作用意义尚不清楚,在知觉学习中它是否起作用,这也是值得后续研究值得进一步思考的问题.

3 视觉双稳态知觉的理论模型

在视觉领域中,视觉双稳态知觉是一个备受关注的研究问题,深入研究视觉双稳态知觉有两个重要意义:了解大脑的有序性、稳定性是如何被外界歧义物理刺激所影响的,即人类大脑对外界环境中不同的歧义刺激是如何处理的,使人类可以生存下来,进一步认识大脑的知觉组织性及对外界输入信息的解释与再建;在视觉双稳态知觉过程中,呈现给双眼的歧义刺激是恒定不变的,而大脑的主观知觉却在发生交替变化,这种刺激跟意识的分离性为通过双稳态知觉来研究大脑意识搭建了一座有效的桥梁,可以更好地帮助了解大脑意识是如何产生的以及刺激恒定不变引发的大脑神经活动是如何变化的.那么视觉双稳态知觉是如何产生的,其背后的神经机制是如何作用的?目前研究大致提出了以下几种理论模型来解释视觉双稳态知觉背后的神经机制.

3.1 神经元兴奋-抑制模型

运动产生的结构及四方点运动的双稳态知觉的研究证实,MT+/V5脑区是一个重要的运动信息和运动知觉的整合区,在运动的双稳态知觉中具有至关重要的作用^[13,14].Bradley等人^[15]最早提出神经元兴奋-抑制模型,实验数据表明,MT+/V5脑区的神经元对深度和方向都敏感,提出该区域可能含有4类神经元,分别编码近距离左、右运动和远距离左、右运动.远近不同运动方向的神经元活动会相互促进,从而知觉为旋转的球体,同方向运行的神经元活动相互

抑制,这样在双稳态知觉过程中会出现一个稳固的知觉状态.当朝另一方向运动的神经元活动增强时,知觉状态随即发生反转^[15,71,72].然而,从单个脑区的神经元兴奋-抑制相互作用解释双稳态产生机制,存在一定不足,因为MT+/V5脑区的神经元表征的方向选择性可能来源于更高级皮层的投射^[73,74].

3.2 神经环路模型

(i) 自下而上加工模型.自下而上加工模型认为,正是由于外界的物理刺激的存在,大脑神经活动才会对其做出相应的反应,大脑对于外界的物理刺激的加工是从初级视觉皮层开始的,并且按照层级性一步步地传递开来.自下而上是人脑在双稳态知觉过程中的信息构建方式,不需要来自高级脑区的调控,初级视皮层就能完成对双稳态刺激的感知觉加工^[33,75].

早期研究利用fMRI技术,发现在双眼竞争的双稳态知觉过程中,V1已出现显著的激活^[48-50].另外,利用脑磁图技术的研究发现,在歧义图形“鲁宾花瓶”的双稳态知觉过程中,初级视觉皮层出现了神经元的兴奋性反应^[2].而且进一步使用TMS对初级视觉皮层V1区进行干扰刺激,会导致被试知觉状态发生变化^[76].这证实了视觉双稳态知觉在初级视觉皮层就已经出现,且初级视觉皮层起着重要作用^[77].

随着ERP, TMS, fMRI等技术手段越来越先进,关于视觉双稳态知觉的研究日趋深入,越来越多的观点认为,初级视觉皮层本身难以形成主观意识知觉,而是外界视觉物理刺激信息到达意识层面的首要条件.后来一些与四方点运动以及运动诱发的盲视这两种双稳态知觉的研究为其提供了有效的证据.在四方点运动中,当似动运动的知觉方向与额外的视觉线索(如颜色)不一致时,初级视觉皮层的兴奋性反应活动受到抑制^[41].同样在运动诱发盲视的双稳态知觉过程中,被运动感受野所围绕的目标刺激物会间断性地从意识知觉中消失,视觉初级皮层V1区到V3区的神经活动会在目标刺激消失的过程中出现广泛性的减弱^[78].这些发现表明,可能存高级脑区调控初级视觉皮层加工的反馈机制.因此,越来越多的研究认为在双稳态知觉过程中,必定有着更高级的大脑皮层的参与,对初级视觉皮层的低水平信息加工进行反馈调节^[77].

(ii) 自上而下加工模型.在视觉双稳态知觉过

程中,越来越多的研究发现这一过程既需要外界物理刺激从低级的视觉初级皮层输入,传输到高级皮层额叶、顶叶,进行合理的评估、解释,然后通过反馈机制将做出的认知解释输出到感觉运动皮层,做出相应的知觉活动状态,这一过程就是典型的自上而下加工模型。强调双稳态知觉过程远远超过视觉初级皮层的反应范围,需要大脑高级皮层对低级皮层的输入信息进行调控,起着主导作用^[77,79,80]。

相关研究表明,双稳态知觉更多地倾向于自上而下加工模型。四方点运动的研究发现不仅在颞中回(MT)出现激活外,在高级皮层顶叶和前额叶也出现了激活反应,且从时间进程上发现,右侧额下皮层的兴奋反应时间明显要早于初级视觉皮层^[4]。这无疑在时程上证明高级脑区右侧额叶可能在双稳态知觉过程中起着诱发知觉切换的作用机制。同样在关于运动产生的结构的双稳态研究中,也发现顶叶皮层的灰质密度和知觉稳定性之间呈正相关,且前顶内沟受到TMS干扰时,会增加主导知觉的持续时间,降低知觉切换的频率,有效地揭示了高级皮层双侧上顶叶皮层在运动产生的结构的双稳态知觉过程中起着重要的作用^[19,20]。另外,有研究从脑网络角度发现,在运动产生的结构的双稳态知觉过程中,运动知觉信息由MT+/V5脑区传输到右后顶上小叶,进一步传入右前顶上小叶,并做出反馈,调控双稳态知觉过程、主导知觉的切换表明在运动产生结构并不是单个脑区起作用,而是形成具有一定层级的动态脑网络模式,存在自上而下加工的作用机制^[21]。同样,利萨如图形的双稳态知觉的研究发现,在双稳态知觉情况下,额顶脑区在知觉切换时刻出现了更显著的神经反应活动,并且运用动态因果模型分析,发现知觉切换时增强的神经活动与从额叶到视觉皮层的自上而下的功能性联结的调节效应存在关联,进一步证实高级皮层额顶脑区对双稳态知觉过程中知觉切换有着十分重要的作用^[62]。而且通过脑损伤病人的研究发现,前额叶或者顶叶脑区受损的病人,无法实现双稳态知觉过程中主观知觉的交替切换,可见前额叶或者顶叶在双稳态知觉中起至关重要的作用^[81,82]。

对于自上而下加工模型,仍然需要更多的实验研究加以支持证实,在视觉双稳态知觉过程中,需要论证外界的物理刺激信息是如何从视觉初级皮层传入到高级脑区额叶、顶叶,且这些高级脑区又是如何通过反馈机制,来对外界输入的信息流进行合理的

解释及再评价,对于这两条神经环路的交互作用机制还存在很多疑点,仍需要更多的实验数据揭开这些疑点,这样视觉双稳态知觉的自上而下加工模型才能更好地被解释说明^[77]。

4 总结与展望

这个世界的真实性,正如它出现在我们眼前的样子,从未被质疑过。但是我们知觉到的世界,是经过大脑对外界环境进行复杂且精细的认知加工的^[83]。当面对外界环境中模糊不清的歧义刺激,即使其本身没有发生任何变化,大脑都会不自觉地对其进行加工,做出人们认为合理且有趣的解释。在视觉的双稳态知觉过程中,主观意识经验巧妙地跟客观外界刺激分离开,那么大脑是如何实现这种分离的?其背后的神经机制又是怎样的?基于此,本文首先论述了关于视觉双稳态知觉的几种现象,包括运动产生的结构、两可图形、四方点运动、双眼竞争等,从行为、fMRI、电生理等方面讲述了相关研究发现,然后从歧义刺激的不同呈现模式,重点探究了视觉双稳态知觉的知觉稳定性这一效应,揭示了其可能存在的神经机制,最后论述了3种关于视觉双稳态知觉的理论模型,并且越来越多的证据支持自上而下加工模型。

视觉双稳态知觉的研究一直都是视觉领域的研究重点之一,深入研究其背后的神经机制有着重要的意义。首先,双稳态知觉的出现是在外界歧义刺激未发生任何变化,但是大脑的主观知觉在两种互相排斥的知觉间交替出现,这样就成功地实现了大脑主观意识跟外界刺激的分离,有利于研究人类意识问题。其次,视觉双稳态知觉在一定程度上反映了知觉组织性,即大脑是如何对恒定不变的歧义刺激来组织自己的主观知觉,通过对视觉双稳态知觉的研究,可以对该问题进行探讨。最后,在关于视觉双稳态知觉的研究中,发现双相情感障碍症^[84,85]、自闭症患者^[86]的主观知觉持续时间长,知觉的切换频率低,这些在临床上具有启示意义,对于这类人的视觉双稳态知觉的研究结果为辅助诊断和评价这类疾病提供依据,具有重要的临床应用前景。

目前,对于视觉双稳态知觉的神经机制的研究主要集中在与额顶网络相关的几种理论模型,但具体的神经环路以及自上而下加工模型的具体作用机制仍存在疑点。未来的研究可以从以下几个方面继

续探究视觉双稳态知觉背后的神经机制。

(i) 不同歧义刺激间的视觉双稳态知觉的神经机制是否具有共性和特异性, 这是值得进一步探究的问题。到目前为止, 尚未有研究比较多类歧义刺激的双稳态知觉的差异性和共性。

(ii) 在视觉双稳态知觉中, 对于不同的刺激呈现模式, 连续性模式和间断式模式间引起的知觉差异背后的神经机制尚不清楚, 是否不同的刺激呈现

模式背后的神经机制不同, 导致知觉的差异性值得进一步研究。尤其是间断模式下的知觉稳定性是如何产生的, 以及它是否与知觉记忆直接相关, 也是今后值得研究的一个问题。

(iii) 对于视觉双稳态知觉的自上而下加工模型的作用机制仍存在许多疑点, 需要更多的实验数据来论证, 尤其是自上而下和自下而上两种过程的交互作用机制如何影响双稳态知觉的切换过程。

参考文献

- Hochstein S, Ahissar M. View from the top: Hierarchies and reverse hierarchies in the visual system. *Neuron*, 2002, 36: 791–804
- Parkkonen L, Andersson J, Hamalainen M, et al. Early visual brain areas reflect the percept of an ambiguous scene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 20500–20504
- Mathes B, Khalaidovski K, Schmiedt-Fehr C, et al. Frontal theta activity is pronounced during illusory perception. *Int J Psychophysiol*, 2014, 94: 445–454
- Sterzer P, Kleinschmidt A. A neural basis for inference in perceptual ambiguity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 323–328
- Pearson J, Brascamp J. Sensory memory for ambiguous vision. *Trends Cogn Sci*, 2008, 12: 334–341
- Long G M, Toppino T C. Enduring interest in perceptual ambiguity: Alternating views of reversible figures. *Psychol Bull*, 2004, 130: 748–768
- Braunstein M L, Andersen G J. Perceived relative depth from velocity gradients: A model. *Acta Psychol (Amst)*, 1981, 48: 195–201
- Braunstein M L, Andersen G J. Velocity gradients and relative depth perception. *Percept Psychophys*, 1981, 29: 145–155
- Braunstein M L. Motion and texture as sources of slant information. *J Exp Psychol*, 1968, 78: 247–253
- Freeman E D, Driver J. Subjective appearance of ambiguous structure-from-motion can be driven by objective switches of a separate less ambiguous context. *Vision Res*, 2006, 46: 4007–4023
- Pastukhov A, Braun J. Structure-from-motion: Dissociating perception, neural persistence, and sensory memory of illusory depth and illusory rotation. *Atten Percept Psychophys*, 2013, 75: 322–340
- Stonkute S, Braun J, Pastukhov A. The role of attention in ambiguous reversals of structure-from-motion. *PLoS One*, 2012, 7: e37734
- Orban G A, Sinaert S, Todd J T, et al. Human cortical regions involved in extracting depth from motion. *Neuron*, 1999, 24: 929–940
- Dodd J V, Krug K, Cumming B G, et al. Perceptually bistable three-dimensional figures evoke high choice probabilities in cortical area MT. *J Neurosci*, 2001, 21: 4809–4821
- Bradley D C, Chang G C, Andersen R A. Encoding of three-dimensional structure-from-motion by primate area MT neurons. *Nature*, 1998, 392: 714–717
- Maunsell J H, Van Essen D C. Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J Neurophysiol*, 1983, 49: 1127–1147
- Anderson K C, Siegel R M. Three-dimensional structure-from-motion selectivity in the anterior superior temporal polysensory area, STPa, of the behaving monkey. *Cereb Cortex*, 2005, 15: 1299–1307
- Paradis A L, Cornilleau-Peres V, Droulez J, et al. Visual perception of motion and 3-D structure from motion: An fMRI study. *Cereb Cortex*, 2000, 10: 772–783
- Kanai R, Carmel D, Bahrami B, et al. Structural and functional fractionation of right superior parietal cortex in bistable perception. *Curr Biol*, 2011, 21: R106–R107
- Kanai R, Bahrami B, Rees G. Human parietal cortex structure predicts individual differences in perceptual rivalry. *Curr Biol*, 2010, 20: 1626–1630
- Megumi F, Bahrami B, Kanai R, et al. Brain activity dynamics in human parietal regions during spontaneous switches in bistable perception. *NeuroImage*, 2014, 107: 190–197
- de Graaf T A, de Jong M C, Goebel R, et al. On the functional relevance of frontal cortex for passive and voluntarily controlled bistable vision. *Cereb Cortex*, 2011, 21: 2322–2331
- Grunewald A, Bradley D C, Andersen R A. Neural correlates of structure-from-motion perception in macaque V1 and MT. *J Neurosci*, 2002, 22: 6195–6207

- 24 Mysore S G, Vogels R, Raiguel S E, et al. The selectivity of neurons in the macaque fundus of the superior temporal area for three-dimensional structure from motion. *J Neurosci*, 2010, 30: 15491–15508
- 25 Krug K, Cicmil N, Parker A J, et al. A causal role for V5/MT neurons coding motion-disparity conjunctions in resolving perceptual ambiguity. *Curr Biol*, 2013, 23: 1454–1459
- 26 Boring E G. The “Gestalt” psychology and the “Gestalt” movement. *Am J Psychol*, 1930, 42: 308–315
- 27 Kleinschmidt A, Buchel C, Zeki S, et al. Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures. *Proc Biol Sci*, 1998, 265: 2427–2433
- 28 Wang M, Arteaga D, He B J. Brain mechanisms for simple perception and bistable perception. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: E3350–E3359
- 29 Karten A, Pantazatos S P, Khalil D, et al. Dynamic coupling between the lateral occipital-cortex, default-mode, and frontoparietal networks during bistable perception. *Brain Connect*, 2013, 3: 286–293
- 30 Britz J, Landis T, Michel C M. Right parietal brain activity precedes perceptual alternation of bistable stimuli. *Cereb Cortex*, 2009, 19: 55–65
- 31 Ehm W, Bach M, Kornmeier J. Ambiguous figures and binding: EEG frequency modulations during multistable perception. *Psychophysiology*, 2011, 48: 547–558
- 32 Okazaki M, Kaneko Y, Yumoto M, et al. Perceptual change in response to a bistable picture increases neuromagnetic beta-band activities. *Neurosci Res*, 2008, 61: 319–328
- 33 Kornmeier J, Bach M. Early neural activity in Necker-cube reversal: Evidence for low-level processing of a gestalt phenomenon. *Psychophysiology*, 2004, 41: 1–8
- 34 Kornmeier J, Bach M. The Necker cube—an ambiguous figure disambiguated in early visual processing. *Vision Res*, 2005, 45: 955–960
- 35 Genc E, Bergmann J, Singer W, et al. Interhemispheric connections shape subjective experience of bistable motion. *Curr Biol*, 2011, 21: 1494–1499
- 36 Muckli L, Kriegeskorte N, Lanfermann H, et al. Apparent motion: Event-related functional magnetic resonance imaging of perceptual switches and states. *J Neurosci*, 2002, 22: RC219
- 37 Kaneoke Y, Urakawa T, Hirai M, et al. Neural basis of stable perception of an ambiguous apparent motion stimulus. *Neuroscience*, 2009, 159: 150–160
- 38 Sterzer P, Russ M O, Preibisch C, et al. Neural correlates of spontaneous direction reversals in ambiguous apparent visual motion. *NeuroImage*, 2002, 15: 908–916
- 39 Sterzer P, Eger E, Kleinschmidt A. Responses of extrastriate cortex to switching perception of ambiguous visual motion stimuli. *Neuroreport*, 2003, 14: 2337–2341
- 40 DeAngelis G C, Cumming B G, Newsome W T. Cortical area MT and the perception of stereoscopic depth. *Nature*, 1998, 394: 677–680
- 41 Sterzer P, Kleinschmidt A. A neural signature of colour and luminance correspondence in bistable apparent motion. *Eur J Neurosci*, 2005, 21: 3097–3106
- 42 Struber D, Rach S, Trautmann-Lengsfeld S A, et al. Antiphasic 40 Hz oscillatory current stimulation affects bistable motion perception. *Brain Topogr*, 2014, 27: 158–171
- 43 Struber D, Herrmann C S. MEG alpha activity decrease reflects destabilization of multistable percepts. *Brain Res Cogn Brain Res*, 2002, 14: 370–382
- 44 Blake R, Yang Y D, Wilson H R. On the coexistence of stereopsis and binocular rivalry. *Vision Res*, 1991, 31: 1191–1203
- 45 Blake R. Neural concomitants of binocular rivalry. *Psychophysiology*, 2001, 38: S3
- 46 Hackley S A, del Valle-incian F, Gratton G, et al. Binocular rivalry and the neural correlates of consciousness. *Psychophysiology*, 2001, 38: S2
- 47 Chen X, He S. Temporal characteristics of binocular rivalry: Visual field asymmetries. *Vision Res*, 2003, 43: 2207–2212
- 48 Polonsky A, Blake R, Braun J, et al. Neuronal activity in human primary visual cortex correlates with perception during binocular rivalry. *Nat Neurosci*, 2000, 3: 1153–1159
- 49 Tong F, Engel S A. Interocular rivalry revealed in the human cortical blind-spot representation. *Nature*, 2001, 411: 195–199
- 50 Lee S H, Blake R, Heeger D J. Traveling waves of activity in primary visual cortex during binocular rivalry. *Nat Neurosci*, 2005, 8: 22–23
- 51 Lumer E D, Friston K J, Rees G. Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science*, 1998, 280: 1930–1934
- 52 Bressler S L, Tang W, Sylvester C M, et al. Top-down control of human visual cortex by frontal and parietal cortex in anticipatory visual spatial attention. *J Neurosci*, 2008, 28: 10056–10061
- 53 Sauseng P, Feldheim J F, Freunberger R, et al. Right prefrontal TMS disrupts interregional anticipatory EEG alpha activity during shifting of visuospatial attention. *Front Psychol*, 2011, 2: 241
- 54 Tong F, Nakayama K, Vaughan J T, et al. Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex. *Neuron*, 1998, 21: 753–759

- 55 Zaretskaya N, Thielscher A, Logothetis N K, et al. Disrupting parietal function prolongs dominance durations in binocular rivalry. *Curr Biol*, 2010, 20: 2106–2111
- 56 Knapen T, Brascamp J, Pearson J, et al. The role of frontal and parietal brain areas in bistable perception. *J Neurosci*, 2011, 31: 10293–10301
- 57 Leopold D A, Logothetis N K. Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature*, 1996, 379: 549–553
- 58 Zhang P, Jamison K, Engel S, et al. Binocular rivalry requires visual attention. *Neuron*, 2011, 71: 362–369
- 59 VanRullen R, Pascual-Leone A, Battelli L. The continuous Wagon wheel illusion and the “when” pathway of the right parietal lobe: A repetitive transcranial magnetic stimulation study. *PLoS One*, 2008, 3: e2911
- 60 Philip B R, Fisichelli V R. Effect of speed of rotation and complexity of pattern on the reversals of apparent movement in Lissajou figures. *Am J Psychol*, 1945, 58: 530–539
- 61 Weilhhammer V A, Ludwiq K, Sterzer P, et al. Revisiting the Lissajous figure as a tool to study bistable perception. *Vision Res*, 2014, 98: 107–112
- 62 Weilhhammer V A, Ludwiq K, Hesselmann G, et al. Frontoparietal cortex mediates perceptual transitions in bistable perception. *J Neurosci*, 2013, 33: 16009–16015
- 63 Zaretskaya N, Bartels A. Gestalt perception is associated with reduced parietal beta oscillations. *NeuroImage*, 2015, 112: 61–69
- 64 Zaretskaya N, Anstis S, Bartels A. Parietal cortex mediates conscious perception of illusory gestalt. *J Neurosci*, 2013, 33: 523–531
- 65 Blake R R, Fox R, McIntyre C. Stochastic properties of stabilized-image binocular rivalry alternations. *J Exp Psychol*, 1971, 88: 327–332
- 66 Brascamp J W, Pearson J, Blake R, et al. Intermittent ambiguous stimuli: Implicit memory causes periodic perceptual alternations. *J Vis*, 2009, 9: 3
- 67 Leopold D A, Wilke M, Maier A, et al. Stable perception of visually ambiguous patterns. *Nat Neurosci*, 2002, 5: 605–609
- 68 Brascamp J W, Kanai R, Walsh V, et al. Human middle temporal cortex, perceptual bias, and perceptual memory for ambiguous three-dimensional motion. *J Neurosci*, 2010, 30: 760–766
- 69 Brascamp J W, Knapen T H, Kanai R, et al. Multi-timescale perceptual history resolves visual ambiguity. *PLoS One*, 2008, 3: e1497
- 70 Maier A, Wilke M, Logothetis N K, et al. Perception of temporally interleaved ambiguous patterns. *Curr Biol*, 2003, 13: 1076–1085
- 71 Hol K, Koene A, van Ee R. Attention-biased multi-stable surface perception in three-dimensional structure-from-motion. *J Vis*, 2003, 3: 486–498
- 72 Bradley D C, Qian N, Andersen R A. Integration of motion and stereopsis in middle temporal cortical area of macaques. *Nature*, 1995, 373: 609–611
- 73 Parker A J, Krug K, Cumming B G. Neuronal activity and its links with the perception of multi-stable figures. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2002, 357: 1053–1062
- 74 Parker A J, Krug K. Neuronal mechanisms for the perception of ambiguous stimuli. *Curr Opin Neurobiol*, 2003, 13: 433–439
- 75 O'Shea R P. Psychophysics: Catching the old codger's eye. *Curr Biol*, 2004, 14: R478–R479
- 76 Pearson J, Tadin D, Blake R. The effects of transcranial magnetic stimulation on visual rivalry. *J Vis*, 2007, 7: 2
- 77 Sterzer P, Kleinschmidt A, Rees G. The neural bases of multistable perception. *Trends Cogn Sci*, 2009, 13: 310–318
- 78 Donner T H, Saqi D, Bonne Y S, et al. Opposite neural signatures of motion-induced blindness in human dorsal and ventral visual cortex. *J Neurosci*, 2008, 28: 10298–10310
- 79 Leopold D A, Logothetis N K. Multistable phenomena: Changing views in perception. *Trends Cogn Sci*, 1999, 3: 254–264
- 80 Kornmeier J, Hein C M, Bach M. Multistable perception: When bottom-up and top-down coincide. *Brain Cogn*, 2009, 69: 138–147
- 81 Bonne Y S, Pavlovskaya M, Ring H, et al. Abnormal binocular rivalry in unilateral neglect: Evidence for a non-spatial mechanism of extinction. *Neuroreport*, 2004, 15: 473–477
- 82 Windmann S, Wehrmann M, Calabrese P, et al. Role of the prefrontal cortex in attentional control over bistable vision. *J Cogn Neurosci*, 2006, 18: 456–471
- 83 Scocchia L, Valsecchi M, Triesch J. Top-down influences on ambiguous perception: The role of stable and transient states of the observer. *Front Hum Neurosci*, 2014, 8: 979
- 84 Krug K, Brunskill E, Scarna A, et al. Perceptual switch rates with ambiguous structure-from-motion figures in bipolar disorder. *Proc Biol Sci*, 2008, 275: 1839–1848
- 85 Nagamine M, Yoshino A, Miyazaki M, et al. Difference in binocular rivalry rate between patients with bipolar I and bipolar II disorders. *Bipolar Disord*, 2009, 11: 539–546
- 86 Sobel D M, Capps L M, Gopnik A. Ambiguous figure perception and theory of mind understanding in children with autistic spectrum disorders. *Brit J Dev Psychol*, 2005, 23: 159–174

Neural mechanisms for visual bistable perception

XU Hui^{1,2}, BAI YunXian^{1,2}, QIN ChaoYi^{1,2} & WANG Liang^{1,2,3}

¹ Key Laboratory of Mental Health, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

³ Center for Excellence in Brain Science and Intelligence Technology(CEBSIT), Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200031, China

When faced with various kinds of ambiguous stimuli in this complex world, human brain can involuntarily alternate switching between exclusively subjective percepts towards specific objects, each of which makes meaningful cognitive interpretation. Bistable perception is a very common phenomenon in our daily life and plays an important role in human perception, which also provides a unique way to study human consciousness quantitatively. In this review we first systematically summarize recent studies of bistable perception in vision (including structure from motion, ambiguous figures, apparent quartet dots motion and binocular rivalry), including the definition of these bistable phenomena, approaches that researchers have used to study bistable perception and the conclusions that have been drawn. Then we give a discussion on one of the most important questions about perception stability, like what the influence factors are, to what extent these factors affect the bistable stability and how these factors exert such influences. Furthermore we summarize several theoretical models concerning the explanation of bistable phenomenon and point out several directions for future research, which could help provide a novel perspective of visual bistable perception.

In recent years, as new techniques are becoming prevalent such as fMRI and electrophysiology, the neural mechanisms of visual bistable perception based on structure from motion, ambiguous figure, quartet dots and binocular rivalry have been widely studied. By combining behavioral experiment with neural measurements, we have largely promoted the understanding of neural mechanisms underlying bistable perception.

Some studies of visual bistable perception also focus on perception stability. There are two methods to present the bistable stimuli: interval and continuous. Perception stability here refers to dominant perception of longer duration under interval presentation and subjective perception switches with certain regularity. However, these studies have been limited to behavioral experiments, which need to combine electrophysiological and fMRI techniques to explore which brain areas are involved in perception stability, and how the stability of perception works in parallel under the interval presentation.

Visual bistable perception provides a unique way to understand how the brain generates alternative awareness under the constant stimulus. However, the underlying mechanism is still unclear. Recently many studies have proposed several theoretical models to explain neural mechanisms of visual bistable perception, including neuronal excitability-inhibition model, bottom-up and top-down circuit processing model. In contrast to others, more and more experimental data support top-down processing model that emphasizes on how high-level brain areas such as frontal and parietal cortex feedback information to the lower-level brain regions to modulate the switching between bistable perceptions. Though increasing studies are focusing on frontal-parietal network, a recent study claims that the activity of frontal-parietal network is associated with action response to perception switching. Hence the underlying mechanism is still unclear. Do different bistable stimuli share a common neural mechanism? Can one key area or a functional network be sufficient to causally trigger perception switching? Do different experimental paradigms entail commonalities and specificities? How can experiment data be used to test the current models? To answer all these questions and fully unveil neural mechanisms of visual bistable perception, there's still a lot of work to be done.

bistable perception, structure from motion, perception stability, top-down processing model

doi: 10.1360/N972016-00282