论文

双稳态知觉的脑机制

杜杨杨[†], 郝磊[†], 王勇超, 毕泰勇^{*}, 位东涛, 邱江^{*}

西南大学心理学部, 认知与人格教育部重点实验室, 重庆 400715

[†] 同等贡献^{*} 联系人, E-mail: bitaiyong@swu.edu.cn; qiujiang@swu.edu.cn

收稿日期: 2015-04-10; 接受日期: 2015-06-26; 网络版发表日期: 2015-07-27

国家自然科学基金(批准号: 31400960)和中央高校基本科研业务费专项资金(批准号: SWU1409155, SWU1409323)资助项目

doi: 10.1360/N052015-00102

摘要 当对视觉输入的信息有多种解释时, 人们的知觉状态会在这些解释之间随机切换. 目前, 这种多稳态或双稳态知觉的神经机制仍处于争论之中. 本研究分别以鲁宾花瓶和内克尔立方体两种双稳态图形为对象来研究双稳态知觉在大脑结构上的机制. 首先, 通过计算两种双稳态知觉的切换频率, 发现两者切换频率之间有正相关关系. 在此基础上, 通过计算两种知觉切换频率与大脑灰质体积的相关性, 发现鲁宾花瓶和内克尔立方体图形的切换频率均和右侧额下回的灰质体积存在显著的负相关. 研究表明, 不同双稳态知觉之间具有共同的神经基础, 这一共同的基础位于右侧额下回, 支持了自上而下的加工在双稳态知觉中具有重要作用.

关键词双稳态知觉
鲁宾花瓶图形
内克尔立方体图形
灰质体积
右侧额下回

当外界的刺激模糊不清时, 即使刺激本身没有发生改变, 人们的主观感受也可能会处于不断变化中. 这一现象被称为多稳态或双稳态现象. 双稳态现象最典型的例子便是双稳态图形(或称两可图形), 如图1所示的鲁宾花瓶图形(rubin vase)和内克尔立方体图形(necker cube)^[1]. 在鲁宾花瓶图形中, 人们会时而知觉到两侧的两张面孔, 时而知觉到中间的花瓶. 而在内克尔立方体图形中, 人们的知觉会在仰视的立方体和俯视的立方体之间切换. 由于双稳态图形能在保持视觉输入恒定的情况下产生知觉上的变化, 所以该现象成为研究视觉意识的理想材料^[1~4].

目前, 人们对双稳态知觉的产生机制还不清楚. 很多理论都被提出用来解释双稳态知觉的形成, 如注意的波动、眼动的改变、刺激的复杂性、期望效应、

图1 双稳态图形: 鲁宾花瓶图形和内克尔立方体图形

意识的切换、局部神经通道的疲劳、循环的决策等^[1]. 虽然理论假设有很多, 但是大致可以把双稳态知觉的产生机制分为两种: 自下而上的被动接收过程和自上而下的主动调节过程^[1]. “自下而上”的理论认为, 神经疲劳和神经表征的交互抑制导致了双稳态的切换, 早期视皮层的活动可以解释不同稳态之间的切换; “自上而下”的理论则认为, 双稳态的切换是由于

引用格式: 杜杨杨, 郝磊, 王勇超, 等. 双稳态知觉的脑机制. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 789-798

Du Y Y, Hao L, Wang Y C, et al. The brain mechanism of bistable perception. SCIENTIA SINICA Vitae, 2015, 45: 789-798, doi: 10.1360/N052015-00102

高级脑区对低级脑区的调控引起的, 虽然低级视皮层的活动和知觉状态相关, 但这些活动是由高级皮层产生并传递到低级皮层的。目前, 两种理论都有一定的证据支持。支持低级皮层活动理论的实验证据主要来自功能成像的结果, 功能性磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)和脑磁图(magnetoencephalogram, MEG)的结果都发现, 人类视觉区的活动和知觉状态的变化紧密相关^[5,6]。更为重要的是, 随知觉状态发生相应变化的脑区和所采用的刺激有关, 例如, 采用运动点刺激实验发现的是编码运动的皮层如中部颞叶区(middle temporal, MT)和知觉相关^[7,8], 而采用面孔刺激实验发现的是编码面孔的皮层如梭状回面孔区(fusiform face area, FFA)和知觉相关^[9,10]。另外的一些证据则支持高级皮层的活动是导致知觉产生变化的原因。例如, 来自病人的研究发现, 前额叶损伤的病人知觉切换的能力受损^[11-13]。采用脑电图(electroencephalogram, EEG)和 fMRI 的研究也发现, 知觉状态的改变和顶叶^[14-16]、额叶^[17]以及额顶网络^[18,19]的活动紧密相连。经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)的研究表明, 对额叶、顶内沟或顶上小叶施加磁刺激之后, 会显著降低知觉切换的频率, 进一步验证了额顶区域在双稳态知觉中的重要作用^[20-22]。

综上所述, 目前有关双稳态知觉的神经机制的讨论仍然没有一致的结论, 对于知觉状态发生改变的机制还不清楚。造成这一情况的一个原因是大多数功能成像研究只发现和知觉状态相关的神经活动波动, 而没有揭示究竟哪个脑区产生了这一波动。最近已有研究从大脑结构的角度出发, 探讨大脑的结构是否和知觉的稳定性相关, 结果发现, 上顶叶区域的结构可以预测被试状态切换频率的快慢^[23]。但是该研究的局限性在于仅考察了一种刺激的情况, 其结果是否特异于该种刺激还不得而知。如果双稳态知觉的产生确实来源于高级皮层, 则其稳定性不应依赖于所选用的特定刺激。据了解, 本研究是首次采用两种双稳态图形, 来考察双稳态知觉的内在共同机制, 发现了不同稳态知觉间确实具有紧密的联系, 并在此基础上发现了它们共同的结构基础, 为理解双稳态知觉的神经机制提供了重要的证据。

1 材料与方法

1.1 被试

本研究在西南大学通过传单随机招募 67 名在校大学生参与该实验的研究(男性 25 人, 女性 42 人, 平均年龄 (20.5 ± 1.6) 岁)。所有被试均为右利手, 没有任何心理或生理疾病史, 无色盲, 视力或矫正视力正常, 本实验通过了西南大学脑成像中心伦理委员会批准, 每个被试自愿签订了知情同意书, 并在实验结束后给予一定的报酬。

1.2 刺激与程序

行为学数据采集实验是在 Matlab R2012a(Math Works Inc., <http://www.mathworks.com>)软件环境下使用 Psychtoolbox^[24]工具包进行的。实验使用鲁宾花瓶图形和内克尔立方体图形两种双稳态图片(图 1), 测量被试双稳态知觉的切换频率。刺激大小为分别为 237×318 和 400×360 pixel, 视角分别为 $8.39^\circ \times 11.24^\circ$ 和 $14.11^\circ \times 12.71^\circ$ 。每个试次开始时, 在屏幕的中央会出现注视点“+”1000 ms 作为提示, 之后在屏幕中央会呈现鲁宾花瓶或者内克尔立方体, 让被试一直把注意力集中在双稳态图形上。当图形出现后, 要求被试根据知觉到的状态按键。在鲁宾花瓶图形中, 如果被试知觉到面孔, 则按住左键; 如果知觉到花瓶, 则按住右键。而在内克尔立方体中, 如果被试知觉为俯视的立方体则按住左键; 如果知觉为仰视的立方体则按住右键。每个双稳态图形做两个组块, 每个组块持续 6 min。根据被试的反应结果, 鲁宾花瓶中每个组块的试次范围是 31~263, 平均值是 109, 标准差是 54。内克尔立方体中每个组块的试次范围是 29~215, 平均值是 83, 标准差是 43。本实验的显示设备使用的 CRT(cathode ray tube)显示器, 屏幕分辨率为 1024×768 , 刷新率为 85 Hz, 被试眼睛距离屏幕约为 57 cm。

1.3 MRI 图像获取及预处理

MRI 数据采集使用西门子 3.0T 磁共振扫描仪(Siemens Medical, Erlangen, Germany), 被试的头部用 MRI 兼容的泡沫垫固定以尽量减少头动。首先使用磁化准备快速采集梯度回波序列(magnetization-prepared rapid acquisition gradient echo, MPRAGE)采集高分辨率 T1 加权结构像, 具体扫描参数为: 重复

时间(repetition time, TR)/回波时间(echotime, TE)/反转时间(inversion time, TI)=1900 ms/2.52 ms/900 ms; 翻转角=9°, 成像矩阵=256×256, 层厚=1.0 mm, 体素大小=1×1×1 mm³, 扫描 176 层覆盖全脑。

结构 MRI 数据的预处理使用基于 Matlab R2012a(Math Works Inc., <http://www.mathworks.com>)平台的统计参数图软件包 SPM8(statistical parametric-mapping software package v8, <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm>)进行, 主要使用 SPM8 提供的 DARTEL 软件包(diffeomorphic anatomical registration through exponentiated liealgebra)完成, DARTEL 使用的容积配准算法是目前被公认的效果最好的方法之一^[25]。每例被试的高分辨率 T1 结构加权像数据的预处理步骤如下:

(1) 结构分割(new segment). New Segment 可以更精确更可靠地完成对组织的分割, 计算得到每个被试图像和到标准模板间的仿射变换矩阵, 并利用该变换矩阵, 生成大致对齐的图像, 得到一组经过刚体配准并将所有受试者的原始结构图像分割为不同组织类型的图像, 包括灰质、白质及脑脊液。

(2) 创建模板(create template). 在刚体配准的基础上, 使用非线性变换来更好地配准不同被试的图像。DARTEL 首先会利用所有被试刚体配准后的图像生成一个模板, 然后把每个被试的图像配准到该模板上, 从而利用这些已配准到模板的图像重新生成一个新模板, 每个被试的图像再配准到这个新模板上, 如此反复, 直到得到好的被试间配准结果。

(3) 空间标准化(normalise to MNI space). 将图像配准到标准 MNI(montreal neurological institute)空间, 用雅可比行列式(Jacobian determinant)对所得的灰质图像进行调制, 使得调节产生的体素值能代表局部的灰质体积。为得到更高的信噪比及减小个体间的结构残差, 采用高斯核卷积函数对标准化后的灰质图像进行空间平滑处理, 高斯平滑核半高全宽(full width at half maximum, FWHM)即 FWHM=8 mm。

预处理完成后, 将得到一组经过标准化、调制及平滑后的灰质和白质体积的图像, 然后利用 SPM 中的多元回归(multiple regression)模型对这些数据进行建模, 进行基于体素形态学的统计分析。

1.4 数据分析

为了测量双稳态知觉稳定性的个体差异, 分别

计算鲁宾花瓶和内克尔立方体图形的切换频率。然后计算这两种图形切换频率的 Pearson 相关。切换频率的计算方式为, 首先计算一个组块内被试的按键数目, 再计算出每秒按键数, 即为该组块的切换频率。每个被试的切换频率为两个组块切换频率的平均值。

使用 SPM8 的多元回归(multiple regression)模型分析方法计算双稳态的切换频率与全脑各脑区灰质体积的相关性。全脑体积作为协变量回归掉, 在组块水平(cluster level)上统计显著的结果。全脑分析显示 P 值小于 0.005 且组块尺寸大于 300 个体素(voxel)的区域。

以多元回归分析方法得出的与两种双稳态切换频率有显著相关的脑区作为感兴趣区(region of interest, ROI)提取局部灰质体积信号, 分别与两种双稳态图形的切换频率计算相关性, 同样把全脑体积作为协变量回归掉。

所有行为及脑成像数据统计均使用 SPSS16 (SPSS Inc., USA)作为统计工具。显著性脑区的呈现使用 REST^[26]工具包绘制。

2 结果

2.1 行为结果

被试的双稳态切换频率描述统计结果(表 1)和散点图(图 2)显示, 鲁宾花瓶和内克尔立方体的切换频率呈显著正相关($R=0.566$, $P<0.001$)。

2.2 MRI 结果

(1) 采用多元回归的方法创建统计模型, 计算全脑灰质体积与鲁宾花瓶图形切换频率的相关性, 发现左侧颞叶和右侧额下回与鲁宾花瓶在面孔和花瓶键的切换频率呈显著负相关, 右侧额上回和这种双稳态的切换频率呈显著正相关(图 3 和表 2)。

(2) 采用多元回归的方法创建统计模型, 计算全脑灰质体积与内克尔立方体切换频率的相关性, 发

表 1 鲁宾花瓶和内克尔立方体的切换频率

双稳态图形切换频率	样本量	最小值	最大值	$\bar{x}$	SD
鲁宾花瓶切换频率(Hz)	67	0.09	0.73	0.31	0.15
内克尔立方体切换频率(Hz)	67	0.08	0.58	0.23	0.12

图2 鲁宾花瓶和内克尔立方体的切换频率的散点图

现左侧颞叶、左侧顶下小叶、右侧海马旁回和右侧脑岛的灰质体积与内克尔立方体的切换频率呈显著正相关, 在左侧颞上回、左侧额中回和右侧额下回这些

表2 灰质体积与鲁宾花瓶图形切换频率相关显著的脑区^{a)}

脑区	体素数量	BA	中心点 MNI 坐标			t 值
			X	Y	Z	
左侧颞中回	2456	20	-30	-10.5	-45	-4.15
右侧颞上回	332	47	37.5	12	-19.5	4.60
右侧额下回	672	47	46.5	34.5	0	-3.91

a) MNI: Montreal neurologic institute, 蒙特利尔神经研究所;
BA: 布鲁德曼分区

脑区呈现显著负相关(图4和表3).

(3) 以上结果显示, 仅有右侧额下回脑区的灰质体积与两种双稳态图形的切换频率呈显著负相关, 遂将两个分析中右侧额下回重叠的部分作为感兴趣区(ROI 大小为 139 个体素, 图5), 提取该脑区的皮层灰质体积, 分别与鲁宾花瓶和内克尔立方体的切换频率进行相关分析, 发现该区域的灰质体积与两者

图3 灰质体积与鲁宾花瓶图形切换频率相关显著的脑区($P < 0.005$ 且组块大于 300 体素的区域)

左侧是大脑右半球, 右侧是大脑左半球

的相关均显著(鲁宾花瓶: $R=-0.476$, $P<0.001$; 内克尔立方体: $R=-0.427$, $P<0.001$), 散点图见图 6.

为了说明右侧额下回体积与双稳态知觉的共同成分相关, 采用多元回归的方法, 以鲁宾花瓶切换频

率和内克尔立方体切换频率为预测变量, 来预测右侧额下回的灰质体积. 首先, 以鲁宾花瓶和内克尔立方体图形两者同时预测的结果 $R^2=0.263$, 模型显著 ($F(2,64)=11.411$, $P<0.001$). 然后, 再分别以鲁宾花瓶

图 4 灰质体积与内克尔立方体图形切换频率相关显著的脑区($P<0.005$ 且组块大于 300 体素的区域)
左侧是大脑右半球, 右侧是大脑左半球

表 3 灰质体积与内克尔立方体图形切换频率相关显著的脑区^{a)}

脑区	体素数量	BA	中心点 MNI 坐标			<i>t</i> 值
			<i>X</i>	<i>Y</i>	<i>Z</i>	
左侧额叶	1338	13	-30	7.5	-10.5	3.31
右侧海马旁回	508	27	16.5	-31.5	-6	3.68
右侧脑岛	311		34.5	-15	-3	3.95
左侧颞上回	366	42	-63	-22.5	3	-3.48
右侧额下回	1188	45	34.5	43.5	6	-3.78
左侧顶下小叶	605	40	-63	-36	33	3.99
左侧额中回	567	9	-31.5	27	42	-3.87

a) MNI: Montreal neurologic institute, 蒙特利尔神经研究所; BA: 布鲁德曼分区

图5 在图3和图4中重合的脑区

左侧是大脑右半球, 右侧是大脑左半球

图6 右侧额下回灰质体积和两种双稳态知觉的切换频率的相关性

和内克尔立方体为预测变量, 预测对方对灰质体积预测后的残差, 即可求得两者解释灰质体积分差的独立成分(鲁宾花瓶 $R^2=0.067$, $P=0.034$; 内克尔立方体 $R^2=0.032$, $P>0.05$), 进而可以根据解释的总方差和两者各自独立解释的方差求得两者共同所解释的方差, 即两者的共同成分($R^2=0.164$). 这一结果说明, 右侧额下回的灰质体积与双稳态知觉的共同成分关系最大。

虽然本研究发现了右侧额下回重叠区域与两种双稳态图形的切换频率均相关, 但是这一结果并不能完全说明在单独对鲁宾花瓶和内克尔立方体的分析中所发现的右侧额下回为同一区域, 也有可能是两个区域差别较大, 仅有少部分重叠区域表现出和两种图形的切换频率都相关。为了说明在两个分析中所发现的右侧额下回区域均与两种双稳态的切换频率相关, 本研究分别以在鲁宾花瓶和内克尔立方体分析中发现的各自的右侧额下回作为ROI, 分别与双稳态的切换频率做了相关性分析。结果发现, 在鲁宾花瓶分析中发现的右侧额下回的灰质体积与内克尔立方体的切换频率呈显著负相关($R=-0.372$, $P=$

0.002); 同时, 在内克尔立方体分析中发现的右侧额下回的灰质体积和鲁宾花瓶的切换频率也呈显著负相关($R=-0.357$, $P=0.003$), 散点图见图7。

3 讨论

本研究从大脑形态学出发, 研究了以鲁宾花瓶图形和内克尔立方体图形为代表的不同双稳态知觉间的共同机制。在行为测试中, 测量了两种双稳态知觉的切换频率, 发现两者呈显著正相关, 从而证实了不同双稳态知觉之间确实存在联系, 可能有共同的神经基础。在此基础上, 通过全脑搜索的方式分别找出了灰质体积和鲁宾花瓶图形及内克尔立方体图形切换频率相关显著的脑区, 发现仅有右侧额下回区域的灰质体积和两种知觉切换频率均呈显著负相关, 从而从大脑结构上为不同双稳态知觉间具有共同基础的假设提供了重要的证据。

在双稳态知觉研究领域, 关于知觉状态的切换是自下而上还是自上而下的过程一直处于争论之中。支持“自下而上”观点的理论认为, 视皮层神经活动

图 7 右侧额下回灰质体积和两种双稳态知觉的切换频率相关

的波动是产生知觉状态切换的基础;而支持“自上而下”观点的理论则认为,视皮层的活动来自于高级皮层的调控,和注意、意识及决策等相关的顶叶和额叶区域才是知觉发生变化的关键脑区.两方的观点都有实验证据的支持.本研究认为,如果视皮层的神经活动是导致知觉发生变化的原因,则不同的视觉刺激在各个脑区所诱发的活动并不相同,从而在行为上会表现出不同的模式.然而行为测试发现,两种在物理属性上差距较远的双稳态图形,其诱发的知觉上的切换频率在不同被试间表现出了显著的相关性.这一结果暗示,不同形式的双稳态知觉之间可能包含着同样的认知成分.据了解,目前还少有在同一研究中探讨多个双稳态知觉的文献,数个包含多个双稳态刺激的研究也未对这些双稳态知觉之间的关系进行进一步的探讨^[13,27].一项通过 fMRI 的多体素模式分析和功能连接分析的研究对多个双稳态的神经机制进行了探讨.该研究发现,除了视皮层之外,双稳态知觉也影响了额顶脑区和颞叶部分区域,并且在知觉的形成中自上而下的加工更加关键^[28].这一结果与本研究的结论一致,支持了自上而下的加工在双稳态知觉中的重要作用.另一项采用双生子的研究发现,同卵双生子在双眼竞争和内克尔立方体这两种双稳态有显著的一致性^[29],这不仅说明不同双稳态之间具有共同的机制,而且说明该机制很可能具有遗传上的基础.进一步的研究可深入探究双稳态知觉的遗传机制.

本研究发现,和鲁宾花瓶及内克尔立方体图形的切换频率均有显著相关的脑区是右侧额下回.另外,这两个相关均呈负相关,说明右侧额下回灰质体

积越大,切换频率就越慢,即知觉的稳定性越强.这一发现为行为测试的结果提供了大脑结构上的基础,说明双稳态知觉的形成确实受到高级皮层的调控,而且不同形式的双稳态知觉之间具有共同的成分.前人的研究发现,额下回和行为抑制和注意控制等方面的功能紧密相关.例如,病人的研究发现右侧额下回受损的病人在 Stop Signal 任务中表现异常,说明额下回受损会导致抑制功能受到影响^[30,31].这一结论也得到 fMRI 研究的支持^[32].另外,在眼动控制任务中,右侧额下回也有显著激活,说明其确实参与了注意控制的过程^[33].而在认知转换任务中,研究表明额下回是完成任务准备的关键脑区^[34,35].更为重要的是,最近的一项 MEG 研究发现,额下皮层联合区可能是控制基于物体的注意发生转换的区域^[36].这些发现提示,额下回可能是控制注意等高级认知功能的关键区域,而这些功能通过“自上而下”的调节对知觉产生影响.这与前人发现的额叶区域和顶叶区域的激活和双稳态知觉稳定性有关的结果一致^[15,17,19,37-39].

除了两种双稳态共同的脑区右侧额下回外,不同的双稳态间还有一些差异的脑区,这说明不同双稳态知觉的神经机制不仅具有共同成分,还存在一定的独特成分.这些脑区的差异可能是由于刺激本身的固有属性引起的.例如,在鲁宾花瓶图形研究中,本研究还发现了颞中和颞上这些脑区,已知颞叶是视知觉通路中重要的组成部分,其主要功能是与空间物体的再认有关^[40,41],这说明颞叶在面孔和花瓶的转化和再认中起到了重要的桥梁作用;在内克尔立方体的研究中,除了共同的脑区右侧额下回,还发现了与空间位置记忆有关的海马旁回^[42]和一些注

意网络中的关键脑区, 如额叶、顶叶和颞叶区域^[43,44]和调节这些网络关键的节点脑岛^[45], 这可能是由于内克尔立方体相对于鲁宾花瓶在认知转换时任务难度更高, 需要一些空间位置的记忆以及较多的认知资源和与注意相关的网络的参与。

本研究是从大脑结构的角度来探讨双稳态知觉的神经基础。一般认为, 脑区的灰质体积越大代表其功能越强^[46]。本研究发现, 右侧额下回的体积越大则知觉的稳定性越强(切换频率越慢)。这一结果与右侧额下回作为注意控制中枢的功能相一致。其次, 右侧额下回和认知控制也有紧密的关系, 例如, 在一项功能磁共振的研究中发现, 右侧额下回在认知控制中调节冲突起着重要的调节作用^[47], 这可能说明双稳态这种认知冲突时, 不同的知觉切换可能是由于认知调控引起的。关于 Go/No-Go 任务的元分析研究还发现, 右侧额下回的激活和反应抑制显著相关^[48], 这表明双稳态知觉的切换还可能与对反应的抑制有关。

另一项类似的研究发现, 顶叶的灰质密度和知觉稳定性之间也呈正相关^[23]。而顶叶也是额顶注意网络的重要组成部分^[49]。该研究和前人的研究都表明了自上而下的注意加工在双稳态知觉中的重要作用。但是由于不同研究所采用的测量方式、扫描参数、分析方法等都不同, 因此要得到完全一致的结论

还需要进一步探索。例如, 在前人的研究中采用的是灰质密度作为指标而本研究采用的是灰质体积。更为重要的是, 前人研究中采用的是运动的刺激, 而本研究采用的是静态的刺激, 有可能顶叶在运动相关知觉中扮演更为重要的角色。另外, 目前已有研究从功能连接和网络等方面来探讨双稳态知觉的神经机制^[28,50]。因此, 从多个模态、多种分析方法来测量多个双稳态知觉的共同机制可能会为更加全面地了解双稳态知觉的神经基础提供重要的证据, 是未来研究的重要方向。

4 结论

本研究以鲁宾花瓶和内克尔立方体两种双稳态图形为实验材料, 计算两种双稳态知觉的切换频率, 并探讨知觉上的切换频率和大脑结构的关系。研究发现, (i) 鲁宾花瓶和内克尔立方体图形的切换频率之间存在显著的正相关; (ii) 两种双稳态知觉的切换频率和右侧额下回的灰质体积均存在显著的负相关。本研究表明, 不同的双稳态知觉可能存在共同的认知成分, 其神经基础可能是右侧额下回的灰质体积大小, 揭示了自上而下的加工在知觉产生过程中具有重要的作用。

参考文献

- Long G M, Toppino T C. Enduring interest in perceptual ambiguity: alternating views of reversible figures. *Psychol Bull*, 2004, 130: 748
- Blake R, Logothetis N K. Visual competition. *Nat Rev Neurosci*, 2002, 3: 13–21
- Sterzer P, Kleinschmidt A, Rees G. The neural bases of multistable perception. *Trends Cogn Sci*, 2009, 13: 310–318
- Mast F W, Kosslyn S M. Visual mental images can be ambiguous: insights from individual differences in spatial transformation abilities. *Cognition*, 2002, 86: 57–70
- 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
- Wunderlich K, Schneider K A, Kastner S. Neural correlates of binocular rivalry in the human lateral geniculate nucleus. *Nat Neurosci*, 2005, 8: 1595–1602
- Hsieh P J, Caplovitz G, Tse P. Bistable illusory rebound motion: event-related functional magnetic resonance imaging of perceptual states and switches. *Neuroimage*, 2006, 32: 728–739
- 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: 166
- Hesselmann G, Kell C A, Eger E, et al. Spontaneous local variations in ongoing neural activity bias perceptual decisions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 10984–10989
- Tong F, Nakayama K, Vaughan J T, et al. Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex. *Neuron*, 1998, 21: 753–759
- Meenan J, Miller L A. Perceptual flexibility after frontal or temporal lobectomy. *Neuropsychologia*, 1994, 32: 1145–1149
- Ricci C, Blundo C. Perception of ambiguous figures after focal brain lesions. *Neuropsychologia*, 1990, 28: 1163–1173
- Windmann S, Wehrmann M, Calabrese P, et al. Role of the prefrontal cortex in attentional control over bistable vision. *J Cognitive*

- Neurosci, 2006, 18: 456–471
- 14 Britz J, Landis T, Michel C M. Right parietal brain activity precedes perceptual alternation of bistable stimuli. *Cereb Cortex*, 2009, 19: 55–65
 - 15 Kleinschmidt A, Büchel C, Zeki S, et al. Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures. *P Roy Soc Lond B Bio*, 1998, 265: 2427–2433
 - 16 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
 - 17 Sterzer P, Kleinschmidt A. A neural basis for inference in perceptual ambiguity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 323–328
 - 18 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
 - 19 Lumer E D, Friston K J, Rees G. Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science*, 1998, 280: 1930–1934
 - 20 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
 - 21 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
 - 22 Zaretskaya N, Thielscher A, Logothetis N K, et al. Disrupting parietal function prolongs dominance durations in binocular rivalry. *Curr Biol*, 2010, 20: 2106–2111
 - 23 Kanai R, Bahrami B, Rees G. Human parietal cortex structure predicts individual differences in perceptual rivalry. *Curr Biol*, 2010, 20: 1626–1630
 - 24 Pelli D G. The videotoolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, 1997, 10: 437–442
 - 25 Ashburner J. A fast diffeomorphic image registration algorithm. *Neuroimage*, 2007, 38: 95–113
 - 26 Song X W, Dong Z Y, Long X Y, et al. Rest: a toolkit for resting-state functional magnetic resonance imaging data processing. *PLoS One*, 2011, 6: e25031
 - 27 Leopold D A, Wilke M, Maier A, et al. Stable perception of visually ambiguous patterns. *Nat Neurosci*, 2002, 5: 605–609
 - 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 Shannon R W, Patrick C J, Jiang Y, et al. Genes contribute to the switching dynamics of bistable perception. *J Vision*, 2011, 11: 57–67
 - 30 Aron A R, Fletcher P C, Bullmore T, et al. Stop-signal inhibition disrupted by damage to right inferior frontal gyrus in humans. *Nat Neurosci*, 2003, 6: 115–116
 - 31 Aron A R, Robbins T W, Poldrack R A. Inhibition and the right inferior frontal cortex. *Trends Cogn Sci*, 2004, 8: 170–177
 - 32 Hampshire A, Chamberlain S R, Monti M M, et al. The role of the right inferior frontal gyrus: inhibition and attentional control. *Neuroimage*, 2010, 50: 1313–1319
 - 33 Chikazoe J, Konishi S, Asari T, et al. Activation of right inferior frontal gyrus during response inhibition across response modalities. *J Cognitive Neurosci*, 2007, 19: 69–80
 - 34 Brass M, Cramon D Y V. Decomposing components of task preparation with functional magnetic resonance imaging. *J Cognitive Neurosci*, 2004, 16: 609–620
 - 35 Brass M, von Cramon D Y. The role of the frontal cortex in task preparation. *Cereb Cortex*, 2002, 12: 908–914
 - 36 Baldauf D, Desimone R. Neural mechanisms of object-based attention. *Science*, 2014, 344: 424–427
 - 37 Pearson J, Brascamp J. Sensory memory for ambiguous vision. *Trends Cogn Sci*, 2008, 12: 334–341
 - 38 Sterzer P, Rees G. A neural basis for percept stabilization in binocular rivalry. *J Cognitive Neurosci*, 2008, 20: 389–399
 - 39 Weilhhammer V A, Ludwig K, Hesselmann G, et al. Frontoparietal cortex mediates perceptual transitions in bistable perception. *J Neurosci*, 2013, 33: 16009–16015
 - 40 Khan Z U, Martín-Montañez E, Baxter M G. Visual perception and memory systems: from cortex to medial temporal lobe. *Cell Mol Lif Sci*, 2011, 68: 1737–1754
 - 41 Ison M J. Selectivity and invariance for visual object perception. *Front Biosci*, 2008, 13: 4889–4903
 - 42 Owen A M, Milner B, Petrides M, et al. A specific role for the right parahippocampal gyrus in the retrieval of object-location: a positron emission tomography study. *J Cognitive Neurosci*, 1996, 8: 588–602
 - 43 Konrad K, Neufang S, Thiel C M, et al. Development of attentional networks: an fMRI study with children and adults. *Neuroimage*, 2005, 28: 429–439

- 44 Fan J. The activation of attentional networks. *Neuroimage*, 2005, 26: 471–479
- 45 Menon V, Uddin L Q. Saliency, switching, attention and control: a network model of insula function. *Brain Struct Funct*, 2010, 214: 655–667
- 46 Kanai R, Rees G. The structural basis of inter-individual differences in human behaviour and cognition. *Nat Rev Neurosci*, 2011, 12: 231–242
- 47 Egner T. Right ventrolateral prefrontal cortex mediates individual differences in conflict-driven cognitive control. *J Cognitive Neurosci*, 2011, 23: 3903–3913
- 48 Simmonds D J, Pekar J J, Mostofsky S H. Meta-analysis of Go/No-go tasks demonstrating that fMRI activation associated with response inhibition is task-dependent. *Neuropsychologia*, 2008, 46: 224–232
- 49 Corbetta M, Shulman G L. Spatial neglect and attention networks. *Annu Rev Neurosci*, 2011, 34: 569
- 50 Watanabe T, Masuda N, Megumi F, et al. Energy landscape and dynamics of brain activity during human bistable perception. *Nat Commun*, 2014, 5: 4765

The Brain Mechanism of Bistable Perception

DU YangYang, HAO Lei, WANG YongChao, BI TaiYong, WEI DongTao & QIU Jiang

Key Laboratory of Cognition and Personality of Ministry of Education, Faculty of Psychology, Southwest University, Chongqing 400715, China

When there are multiple explanations for a visual input, human perception may fluctuate between these states in a stochastic manner. It is controversial for the neural mechanism underlying such multistable or bistable perception. In the current study, we investigated the brain structural mechanism of bistable perception using classical ambiguous figures such as Rubin vase and Necker cube figures. First we calculated the switch rates of these two kinds of bistable perceptions and found that they were positively correlated with each other. On the basis of behavioral results, we further calculated the correlation between behavioral switch rates and brain gray matter volume. Our results showed that the switch rates of Rubin vase and Necker cube figures were both negatively correlated to the gray matter volume of right inferior frontal gyrus. These results demonstrated that there may be a common neural basis for different bistable perceptions. The basis which may locate at right inferior frontal gyrus supported the key role of top down processing in bistable perception.

bistable perception, Rubin vase figure, Necker cube figure, gray matter volume, right inferior frontal gyrus

doi: 10.1360/N052015-00102