

人脑视觉意识的神经机制*

回佳菡** 施立楠** 张朋*** 何生

(中国科学院生物物理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 北京 100101)

摘要 意识的存在决定了人类生命的意义. 意识问题被认为是 21 世纪科学要回答的一个最重要问题. 意识科学正在成为认知和心理科学的皇冠, 成为基础科学的顶峰. 近 20 年来, 随着认知科学、心理科学、神经科学和脑成像技术的发展, 人们开始通过实验科学地研究意识问题, 特别是与视觉意识相关的研究工作取得了重要进展. 在这篇综述中, 我们对以往的视觉意识研究工作进行了总结, 并对未来的研究方向进行了展望.

关键词 视觉意识, 双眼竞争, 功能磁共振, 皮层下通路

学科分类号 B845.1, Q42

DOI: 10.16476/j.pibb.2016.0118

对于“意识问题”的研究被认为是 21 世纪生命科学最重要的科学问题, 人脑视觉系统在大脑中占比重最多, 研究对视觉信息的加工处理被认为是研究“意识问题”最重要的突破口. 随着无创性活体脑成像, 特别是磁共振功能成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)的发展, 我们已经能够在一定程度上“看到”意识活动对应的脑活动, 但距离完全了解意识的神经机制还有相当大的距离. 近年来, 人们通过双稳态视觉现象等实验范式, 可以在保持视觉输入不变的情况下, 研究视觉意识变化时大脑活动的变化, 从而帮助了解视觉意识相关的神经机制. 另一方面, 通过研究无意识情况下大脑对视觉信息的处理, 可以了解大脑对哪些信息的处理是需要意识的, 而哪些信息可以在无意识的情况下自动加工, 这些研究可以帮助我们理解意识的功能和意义. 在这篇文章中, 我们将从这两个方面综述以往的意识相关的研究工作, 并对今后的研究进行展望.

1 人脑中与意识相关的神经活动

意识研究中最受关注的问题是, 什么是意识的神经表达? 换句话说, 我们是否能够找到和意识对应的神经活动模式和对意识极为重要的神经结构?

在面对模棱两可或相互矛盾的视觉信息时, 我们的大脑往往陷入两难抉择的境地(图 1). 在面对这类矛盾的视觉信息时, 虽然来自视网膜的输入是恒定不变的, 而我们的视觉知觉或者“视觉意识”会在两种甚至多种状态下进行切换, 这类视觉现象一般称之为双稳态或多稳态视觉现象. 通过双稳态视觉现象, 可以在视觉输入不变的情况下, 研究视觉意识变化时大脑哪些神经活动和视觉意识相关, 从而揭示与视觉意识相关的神经机制^[1-3].

1.1 与视觉意识切换相关的神经活动

在各种双稳态视觉现象中, 科学家们对双眼竞争(binocular rivalry)这种视觉现象研究最多. 双眼竞争是指, 当两眼视网膜所对应位置呈现的图像不一致时, 我们的视知觉会在两只眼睛的图像之间随机地切换. 例如当左眼呈现房子, 右眼呈现面孔时, 我们会一会儿看到房子, 一会儿看到面孔(图 2).

* 中国科学院战略性先导科技专项(XDB02050001)、优秀青年科学基金项目(31322025, 31540078)和中国科学院百人计划资助项目.

** 并列第一作者.

*** 通讯联系人.

Tel: 010-64854509, E-mail: zhangpeng@ibp.ac.cn

收稿日期: 2016-04-06, 接受日期: 2016-04-12

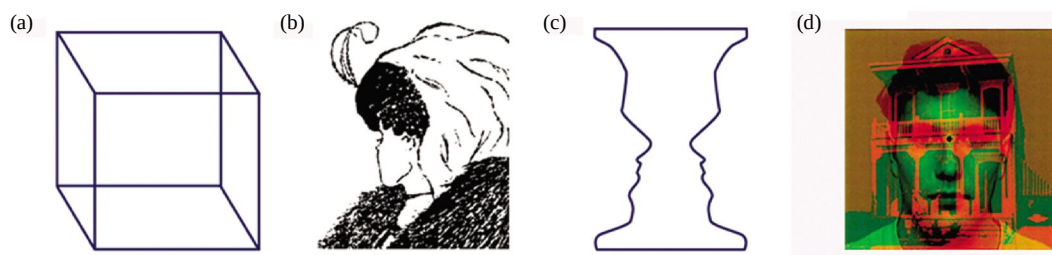


Fig. 1 Schematic depictions of bistable stimuli

图 1 双稳态视觉刺激示例

(a)正方体正对读者的两个面可以前后互换。(b)少女或老人。(c)花瓶或人脸。(d)面孔或房子^[4](双眼竞争刺激, 通过红绿眼镜可以观察到面孔和房子随机切换)。

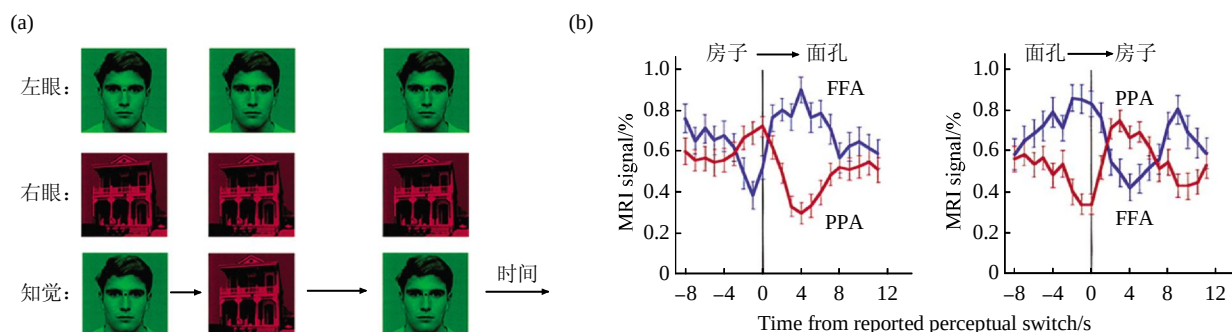


Fig. 2 fMRI signal in occipital temporal visual cortex correlates with conscious percept during binocular rivalry

图 2 颞叶高级视觉区的神经活动和双眼竞争中视觉意识的内容密切相关

(a)双眼竞争的实验范式。(b)大脑枕颞叶对面孔处理的区域(fusiform face area, FFA)和房子处理的区域(parahippocampal place area, PPA)的血氧活动随视觉意识变化的时间曲线^[4]。

在双眼竞争范式下, 视觉意识可以在恒定的视觉输入下产生巨大的变化, 那么所观察到的大脑中的信号变化也就更可能是和意识更相关。在过去十几年间, 人们对双眼竞争视觉现象进行了大量的研究。Lumer 等^[9]首先用功能磁共振观察了双眼竞争中与意识切换相关的大脑活动, 发现额叶顶叶等高级认知区域伴随视知觉切换产生了强烈的激活, 他们认为这些区域的活动可能导致了双眼竞争中视觉意识的切换。而最近的一些实验发现, 额叶和顶叶在双眼竞争切换时产生的活动可能是意识切换的结果而不是原因, 例如这些区域的活动可能和注意和知觉报告任务相关^[6-7]。最近 Brascamp 等^[8]通过频繁地随机改变刺激的运动方向使得双眼竞争中的切换变得不可知(无法报告), 发现额叶和顶叶的活动相应的消失了。Zhang 和 He 最近的研究提供了更

强的证据, 即使当竞争的刺激变得不可见时, 早期视皮层上仍然存在双眼竞争(Zhang, et al, under consideration)。这些新结果似乎说明双眼竞争中驱动视觉意识转换的神经机制来自早期视觉皮层, 而不是顶叶额叶的高级认知区域。虽然顶叶额叶的活动不是双眼竞争中意识切换所必需的, 但是一些研究通过穿颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)发现, 抑制顶叶的特定区域如右侧的上顶叶(superior parietal lobe, SPL)的不同部位可以使双眼竞争以及其他双稳态知觉的转换频率变慢^[9-10], 或者加快^[11-12], 这些实验说明虽然顶叶的神经活动不是双眼竞争中意识的切换所必需的, 知觉切换的时间动态是受顶叶区域的神经机制所调控的, 笔者认为一种可能的原因是顶叶和注意的密切联系, TMS 对这些区域的刺激会影响注意对视觉

刺激的调控程度, 从而改变早期视皮层上刺激对应的神经表征的适应(neural adaptation)速度, 最终影响知觉的切换频率, 这种假说还需要进一步的实验进行验证.

1.2 与视觉意识内容相关的神经活动

Tong 等^[14]最早通过功能磁共振研究了人脑枕颞叶的高级视觉区的神经活动和双眼竞争中视觉意识的相关性, 发现人脑腹侧高级视觉区的神经活动和视觉意识密切相关. 接下来, 通过在双眼竞争实验巧妙地把一只眼的视觉刺激呈现在并覆盖生理盲点, He 和 Davis 发现在盲点上“填充”的信息也参与了双眼竞争^[13]. 而 Tong 和 Engel 则利用 fMRI 直接测量了双眼竞争刺激在初级视皮层中盲点所对应位置上的单眼神经元信号随意识的变化情况, 结果发现初级视皮层单眼神经元的信号和视觉意识紧密相关, 当该眼的刺激进入意识时, 其对应的单眼神经元信号增加, 而当另一只眼的刺激主导意识时, 该眼的单眼神经元信号下降^[14]. 在随后几年的研究中, 一些研究者通过其他实验范式也发现了初级视皮层的神经活动和双眼竞争中视觉意识的高度相关性^[15-17]. 一些研究甚至发现外侧膝状体(lateral geniculate nucleus, LGN)的活动也和双眼竞争中的视觉意识密切相关^[18-19]. Zhang 和 He 等通过脑电发现, 早期视皮层的神经电信号和双眼竞争的知觉意识密切相关^[20]. 尽管人脑的功能成像结果十分一致, 而非人灵长类的电生理研究结果则出现了分歧, Logothetis 等在单细胞水平上记录了猕猴视皮

层在双眼竞争时的神经电活动, 发现初级视皮层只有很少数的细胞放电活动和视觉意识相关, 而高级视觉皮层大部分神经元的活动都和视觉意识有很强的相关性. Xu 等^[21]通过光学成像发现, 麻醉猴的初级视皮层的血氧信号可以产生很强的双眼竞争现象, 类似人脑 fMRI 发现的结果. 笔者认为, 人脑功能成像和猴电生理结果的矛盾可能是因为这两种记录方法在信号来源上的差异, 血氧信号主要来自 V1 表层(血管丰富), 而猴电生理可能更多地纪录中间层的细胞(密度大, 容易纪录), 有可能双眼竞争中视觉意识的变化主要和 V1 表层(接受 feedback 反馈信号)的神经活动相关. 这个假设需要高分辨率的实验进一步验证. 其他的双稳态视觉现象例如运动结构重建(structure from motion, SFM)刺激, Neckercube 刺激, 以及运动诱导视盲(motion induced blindness, MIB)等也被用来研究视觉意识相关的神经机制, 早期视皮层的神经活动和知觉意识的内容密切相关.

我们认为, 额叶顶叶区域等高级认知区域和视觉意识的关系是十分密切的^[20, 22](图 3), 这些区域和早期视觉皮层形成的功能连接可能决定了我们最终的视觉意识, 一些功能磁共振实验已经提供了初步的证据^[23-25], 但由于磁共振本身的时间特性所限, 还需要更高时间分辨率的实验, 例如脑磁(magnetoencephalography, MEG)、脑皮层电极记录(electrocorticography, ECoG)、钙成像(动物实验)等, 提供更直接可信的证据.

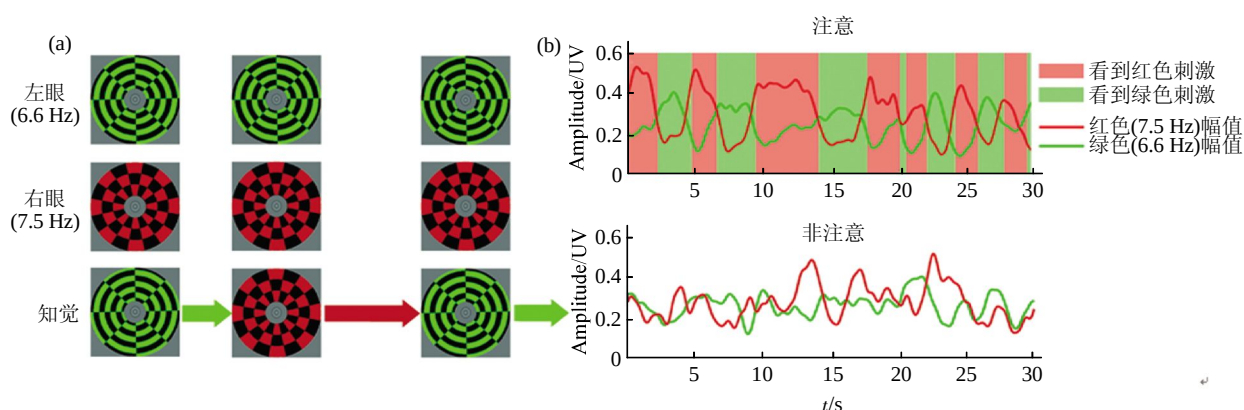


Fig. 3 Binocular rivalry requires visual attention^[20]

图 3 双眼竞争依赖视觉注意实验^[20]

(a)视觉刺激. 一只眼呈现绿色的以 6.6 Hz 闪烁的光栅, 另一只眼呈现红色的以 7.5 Hz 闪烁的光栅, 双眼竞争过程中, 视知觉会在两个刺激之间随机地切换. (b)一个代表性被试的脑电信号. 在注意条件下, 对应两种刺激频率的 SSVEP 幅度呈反向相关, 即当被试看到红色刺激时, 脑电信号中对应红色刺激频率的幅度增加, 而对应绿色刺激频率的幅度减小, 反之亦然. 并且脑电信号与被试主观报告一致. 而在非注意条件下, 这种反向相关的关系消失了.

2 研究无意识情况下视觉信息的加工

在知觉意识研究领域,我们采用的另一个有效的研究策略是通过实验来回答“什么认知功能是需要意识的?”这个具体的问题,从而了解意识的功能和意义.我们利用一系列实验心理学手段有效地剥夺被试对输入刺激的意识,在此前提下检测个体对此输入信息的处理和认知能力受了什么样的影响,这样操作的逻辑是:在意识剥夺的前提下,某种认知功能没有受到特别的影响,那么意识对该功能就是不重要的;反之,意识则为此认知功能的重要部分.如果这样的证据被丰富地积累,我们就会逐步了解意识的功能意义.

目前,用来剥夺视觉信息进入意识的方法有很多,包括:a.视觉掩蔽,被广泛用于物体和字词识别的认知研究.这种方法研究无意识加工的局限一是呈现时间极短,二是兴趣刺激和掩蔽刺激相继呈现,而掩蔽究竟在哪个阶段阻止了兴趣刺激进入意识的神经机制并不清楚.b.拥挤效应,是指把一个可见视觉对象单独呈现在外周视野时,我们能够分辨它,但是当在它周围增加一些相似图形以后,这个视觉对象变得不可分辨了.这个外周视野的对象可以长时间保持“不可见”,这种研究方法的局限是目标只能呈现在外周视野并且无法做到让可见的目标和不可见目标保留完全相同的属性.c.注意瞬脱,是通过干扰观察者对目标对象的注意使观察者不能觉察到目标.缺点是这些方法产生的无意识加工研究总会伴随着注意分配.d.连续闪烁的眼间抑制(continuous flash suppression, CFS),这是近年来在双眼竞争的基础上发展出一种新的研究方法.这种方法通过在被试一只眼呈现高反差、动态的色块群,来抑制另一只眼呈现的有意义图形,可以达到在一段时间里抑制目标刺激,使其从一开始呈现到结束完全不可见^[26-28].这种范式保留了双眼竞争方法其他优点的同时,使一种视觉图像可以从一开始呈现到结束呈现的一段较长时间不被知觉到,这样就可以方便地对比无意识信息加工和有意识的信息加工神经机制有何不同,也可以直接观察哪些信息加工可以在完全无意识觉知状态下发生.CFS对刺激的不可见度的控制不依赖于特定刺激的特征和空间位置,因而具有更广泛的普适性.近年来在无意识条件下视觉信息加工领域取得的重要进展多采用这种研究范式.

2.1 无意识条件下简单的视觉信息的加工组织

早期这方面的实验是通过视觉适应现象来试图探索被抑制在意识下的刺激是否仍然会影响它们在相应低级视皮层的神经表达.研究结果发现,当一个光栅刺激(grating)通过视觉拥挤方式(visual crowding)或者在很高的空间频率呈现时,即使光栅的朝向无法被意识到,它依然能产生同样大小的方向性选择适应后效^[29-30].当把相互垂直的红色和绿色光栅交替呈现在较高的时间频率时(大于20 Hz),红绿颜色知觉消失,闪烁的红绿光栅被知觉为黄色的栅格,而依赖红绿颜色信息和朝向信息绑定的后效(McCollough effect)依然在早期视皮层上发生^[31-32].当红绿色块闪烁频率大于25 Hz时,即使意识不到闪烁的存在,人脑早期视皮层仍然产生了显著的激活^[33].Zhang和He等最近的实验发现,不可见的快速闪烁的红绿光栅可以产生倾斜后效和朝向特异的适应,并且在早期视皮层上观察到显著的激活(Zhang et al., under consideration).另外,当通过双眼竞争的方式把适应性刺激抑制在意识下因而不可见,它所引起的包括方向性在内的各种视觉底层特征的选择性适应后效都被发现依然存在^[26, 33-37].这些结果说明初级视皮层对刺激的处理和神经表达很大程度上未受到意识的影响,表明即使视觉刺激在意识下不为我们所知觉到时,它们在初级视皮层引起的神经活动依然保留并编码了朝向、颜色等信息.

除了空间朝向信息外,简单的形状信息也会在无意识条件下被加工.采用CFS范式,实验给被试双眼分别呈现不同的刺激,一只眼睛呈现刺激图同时给另外一只眼睛呈现统一动态噪音图进行知觉竞争,比较不同刺激突破抑制的时间^[38].研究结果表明,Kanizsa三角形比保留了局部低级特征但破坏或减弱了知觉组织水平的控制刺激更快打破动态噪音抑制进入意识.而且实验进一步显示,Kanizsa三角形打破抑制的优势产生于无意识加工阶段,而不是由于简单的在噪音背景中检测图形的反应时间差异.这样的实验结果说明:在双眼间抑制期间确实发生了知觉组织.

2.2 无意识条件下对复杂物体信息的加工处理

面孔是一类重要的视觉刺激,含有丰富的社会信息(如表情、年龄、性别、种族等),在社会生活中起着重要作用.对面孔信息的加工是认知科学研究热点之一.实验还证明,面孔的情绪信息可以在无意识状态下被大脑加工,并产生相应的启动效应

及适应效应. Jiang 和 He 的实验表明, 当用 CFS 动态噪音刺激抑制下, 不可见的正立面孔相比倒立的面孔更快的突破噪音的抑制, 进入视觉意识, 说明与面孔相关的知觉组织在不可见的情况下可以被处理^[27].

在一个功能磁共振试验中, 我们研究可见和意识下不可见的愤怒和中性的面孔刺激引起的大脑活动. 我们发现了在无意识情况下不同情绪面孔在人

脑的颞上沟(superior temporal sulcus, STS)这个区域的分离(图 4), 即只有恐惧的意识下面孔刺激能够激活 STS, 而经典的面孔选择区域 FFA 却对这恐惧面孔和中性面孔无论是在意识上还是意识下都有激活^[39]. 这一结果提示了 FFA 和 STS 在面孔处理中的不同作用, 面孔结构信息和情绪信息处理的分离神经机制, 以及 STS 在面孔情绪处理中的关键作用及其和杏仁核的相互可能关系.

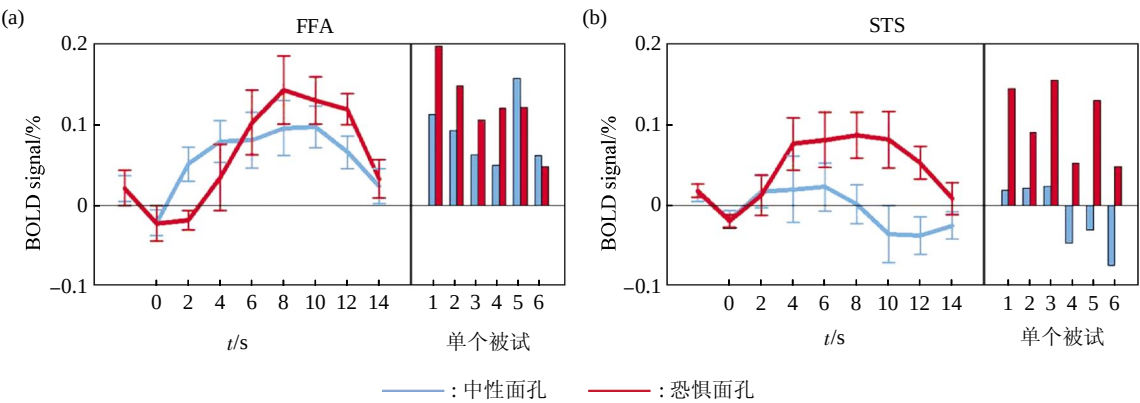


Fig. 4 fMRI responses of face-selective areas to invisible face images^[39]
图 4 FFA 和 STS 对情绪性面孔和中性面孔的响应^[39]

对意识下信息的加工有功能意义. 比如有些不可见图片可以影响我们的“action”通路, 也可以导致我们转移注意力. 研究发现不可见工具刺激图形可以激活视觉背侧通路^[40](图 5), 这一结果支持了视觉处理通路中背侧通路对无意识信息(例如意识下的工具图片)的加工进而指导我们进行运动控制(例如抓握、伸手等)的关键作用, 这样一个发现

同时也帮助研究者理解为什么有些病人在没有看见物体刺激的情况下却能够无意识地利用物体信息(如盲视). Jiang 等^[41]通过 CFS 双眼抑制范式发现, 不可见的有意义图片可以诱导受试者的注意, 正常性取向被试的注意会被不可见的异性裸体图片吸引, 而同性恋被试的注意则更容易受到同性裸体图片的影响.

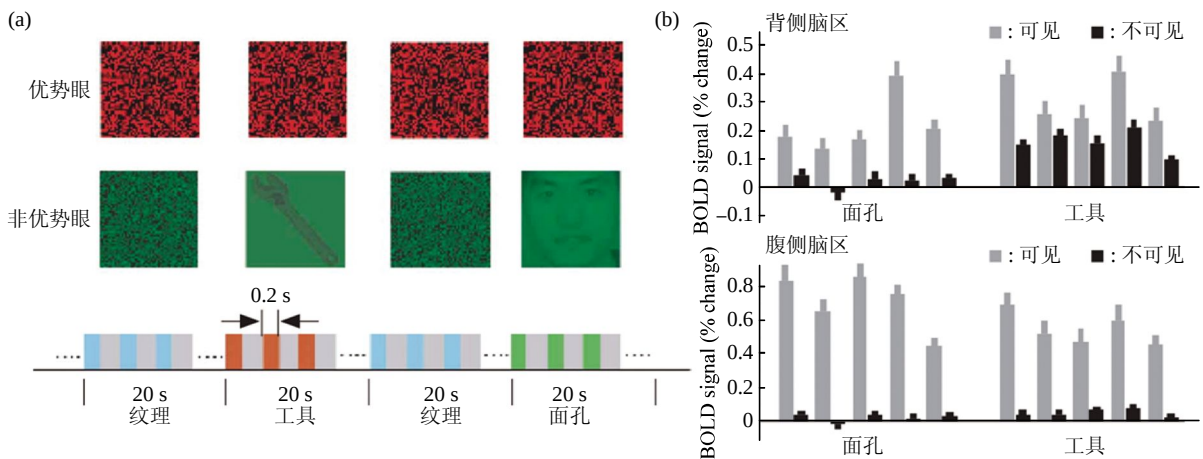


Fig. 5 Dorsal pathway responses of invisible stimuli
图 5 背侧通路对不可见图形刺激的反应

(a)CFS 试验范式. (b)可见和不可见的面孔和工具图形引起的在背侧和腹侧通路的血氧水平依赖(blood oxygenation level dependent, BOLD)信号^[40].

最新的研究采用 CFS 范式研究无意识面孔情绪刺激诱导可见目标识别的一致性效应。在实验中,给被试呈现的任务面孔的旁侧呈现一个不可见的面孔表情刺激(快乐或恐惧的表情)。实验结果表明,当被试判别可见的面孔表情与不可见看的旁侧呈现面孔表情不一致时,判断可见面孔表情的速度和准确性都要更低。无意识状态下的面孔表情信息可以干扰有意识状态下对表情信息的处理。除了面孔的情绪信息外,人类对他人的注视方向特别敏感,最近的研究用 CFS 范式观察被试因不可见的注视方向,即意识下的注视方向对注意的影响。研究采用线索-注意范式,结果发现,当不可见面孔的注视方向与后续呈现的目标出现的位置一致时,被试对目标的反应时间显著短于不一致时,说明无意识的注视方向引起了被试空间注意转移;进一步的实验还发现,看向被试的面孔比不看向被试的面孔更可能吸引空间注意。这一研究提出的“面孔的空间朝向信息也会被无意识的加工”,为无意识条件下注视方向影响空间注意提供了行为学上的证据,并为进一步通过脑成像研究神经机制提供了基础(Lan and He, in preparation)。以往的研究发现目光直视的注视方向比非直视的注视方向得到更优先的处理,比如在人脑的颞上沟(superior temporal sulcus, STS),梭状回(FFA)等区域,直视的目光比非直视的目光有更强烈的反应。在最近的研究中,用功能磁共振成像(fMRI)方法观察 STS, FFA, 枕叶面孔区(occipital face area, OFA),及皮层下区域等脑区对意识上/意识下注视方向信息的处理。结果表明,在意识下呈现面孔时,目标脑区整体反应强度较弱,但是对直视面孔的激活强度相对更弱。结果说明无意识的注视方向信息加工并不是简单的意识上加工的缩减。这种意识上和意识下加工的分离可能源于皮层和皮层下结构 OF 在这两种加工过程中对信息的不同处理(Lan and He, in preparation)。

另外,面孔信息在不同的抑制水平下可以被不同程度地加工,利用 CFS 范式研究无意识状态下面孔识别加工的过程,通过调节光栅信号的强度实现不同的抑制强度。实验结果显示,在高对比度 CFS 实验范式下,不可见的面孔呈现对面孔识别无明显的干扰后效,而在低对比度 CFS 实验范式下,不可见的面孔呈现明显出现面孔识别后效(Lan and He, in preparation)。这提示我们,尽管使用有意识/无意识来界定呈现的刺激是否可见,然而不同

状态无意识状态下的视觉信息可以被不同程度地加工,为如何定义和理解“无意识”范畴提出了更深的思考。

综上所述,人眼接受的视觉信息最终只有一部分进入了意识,如冰山之一角,而大量的视觉信息在没有意识的情况下被自动的处理,相当于冰山下巨大的冰体。通过研究人脑是如何处理不可见视觉信息的,可以帮助我们理解视觉意识的功能和意义,同时了解哪些重要的视觉信息可以在意识下被自动加工。

3 皮层下通路对无意识信息的处理

那么人脑是如何在无意识状态下对视觉信息进行处理的?有证据表明皮层下通路可能在信息的无意识加工中起着重要的作用。例如一些初级视觉皮层毁损的病人具有盲视(blindsight)的能力,例如无法看到眼前的物体,却能用手准确地抓取^[42]。现在越来越多的研究者认为这些不可见的视觉信息可能是通过上丘所在的皮层下通路处理的^[43](图 6b),但是缺乏直接的证据。随着高场功能磁共振技术(fMRI)的发展,包括我们在内的少数几个实验室最近发表的工作证明^[44-47],可以通过高场磁共振在较高的空间分辨率下研究人脑皮层下视觉核团的神经活动。这些新的方法和技术对进一步揭示人脑视觉意识的神经机制,无意识视觉信息的处理有重要意义。接下来将介绍相关的皮层下通路和相关工作。

视觉信息由视网膜输入,经过丘脑的皮层下视觉核团,到达视觉皮层,最终进入意识。一般认为,人类视觉处理系统存在两个并行的处理通路,即大细胞(M)通路和小细胞(P)通路^[48](图 6a)。大量的行为学实验证据表明^[49],偏好大细胞通路(M 通路)的视觉刺激通过双眼分视呈现时(dichoptic presentation)通常会发生视觉融合(fusion),而偏好小细胞通路(P 通路)的视觉刺激相对很容易产生双眼竞争,并且竞争的抑制效果也比较强。一些偏好 M 通路的视觉信息即使在不可见的情况下,也能够被大脑进行无意识的加工(比如,面孔与情绪相关的信息在杏仁核、STS,工具在背侧通路)^[6, 40];而偏好 P 通路的视觉信息在不可见的情况下,在大脑中的活动几乎完全消失了(腹侧通路对面孔的处理)^[40]。这些实验证据似乎说明双眼竞争中 P 通路和视觉意识更加相关,而 M 通路的信息处理相对较少受双眼竞争的抑制作用,能够在无意识情况下处理一些重要的视觉信息。

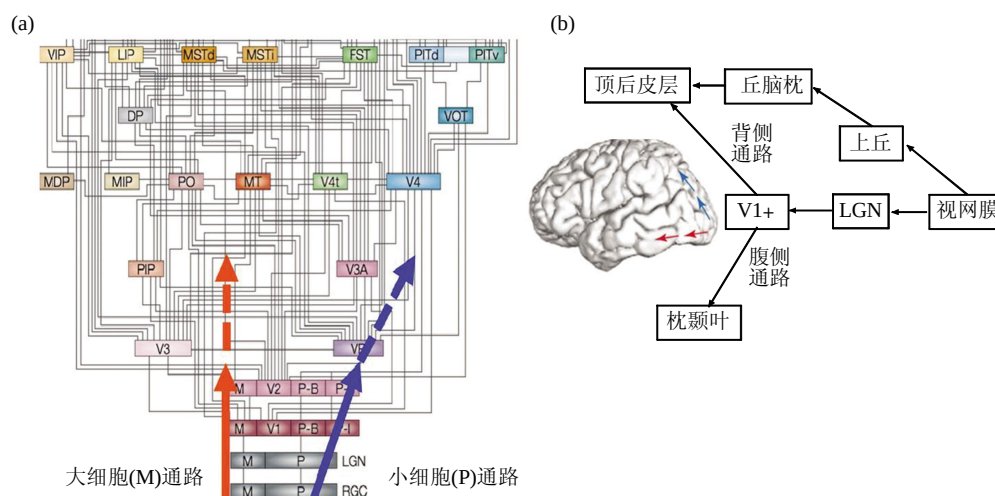


Fig. 6 Parallel pathways in the human visual system

图 6 人脑视觉通路示意图

(a) 人脑并行视觉通路^[48]. (b) 人脑皮层上皮下视觉处理通路示意图^[50].

外侧膝状体(LGN)是位于人丘脑外侧的重要视觉核团. 它接受视网膜的输入, 将视觉信息初步加工后输出到初级视觉皮层, 同时也接受初级和次级视觉皮层的反馈. 如图 7a 所示, 外膝体的细胞主要分为六层, 其中靠下、靠内的两层为大细胞(magnocellular, M)层, 接受视网膜伞状神经节细胞(parasol ganglion cell)的输入, 输出到初级视皮层的 4c α 层, 而靠上、靠外的四层为小细胞(parvocellular, P)层, 接受视网膜侏儒神经节细胞(midget ganglion cell)的输入, 输出到初级视皮层的 4c β 层. 外膝体的大细胞(M)层和小细胞(P)层分别是视觉系统大细胞通路和小细胞通路的重要组成部分

分. 大细胞主要处理快速的、低空间频率的灰度信息; 小细胞主要处理持续的、高空间频率的颜色信息. 大量的行为学实验提示, 视觉意识可能主要在视觉系统的小细胞支持的通路中表达, 而大细胞通路能够在无意识状态下快速处理视觉信息^[49]. 外膝体的大小细胞层是视觉通路中大小细胞分离得最清楚的结构, 通过呈现大细胞偏好的 M 刺激和小细胞偏好的 P 刺激, 分别激活人的外膝体的大细胞层和小细胞层, 其位置和外膝体的解剖结构一致. 研究表明人外膝体不同细胞层的对不同刺激的选择性反应特性与在灵长类动物的上得到的电生理结果一致^[44, 47](图 8a).

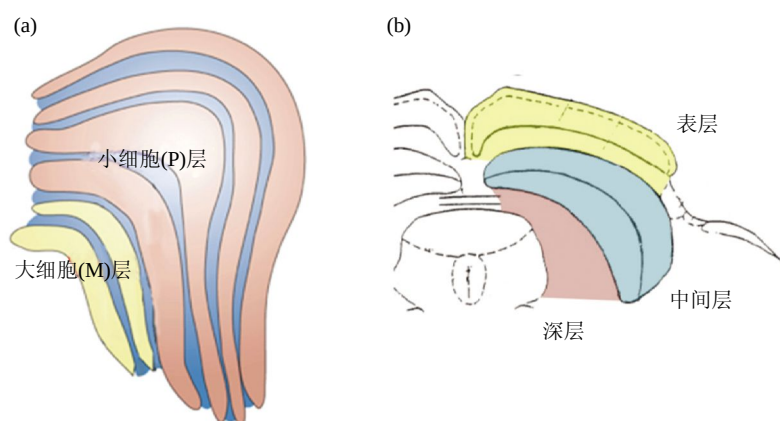


Fig. 7 Structure of LGN and superior colliculus^[51]

图 7 外膝体与上丘结构示意图^[51]

(a) 外膝体的层状结构. (b) 上丘的层状结构.

除了外膝体大细胞层之外, 上丘也可能参与了无意识信息的加工. 上丘(superior colliculus, SC), 又称为视丘, 位于人的丘脑顶部, 是很原始的视觉核团, 支持一些基本和重要的视觉功能. 上丘也是一个层状结构, 分为表、中、里三层, 分别行使不同的功能(图 7b). 其中表层细胞是处理视觉信息的, 它的输入有一部分直接来自视网膜, 一部分来自前额眼区(FEF)和视觉皮层的反馈, 输出信号到视觉运动区(MT)、顶叶、前额眼区和杏仁核, 其细胞特性与外膝体大细胞层类似, 可能在无意识信息处理中起重要作用. 上丘的中层和深层细胞和眼动、头动, 以及注意相关, 主要接受来自额叶和

顶叶的输入. 已有一些较强的证据表明上丘可能在信息的无意识加工中起着重要的作用. 例如一些初级视觉皮层毁损的病人具有盲视(blindsight)的能力, 我们课题组利用高分辨率的功能成像, 记录来自人的上丘不同层次的神经活动^[44, 47], 结果表明上丘对不同深度的视觉响应, 发现上丘表层有最强的视觉响应, 和猴电生理的结果一致(图 8b). 研究还发现, 上丘对一些生存及社会相关的重要的视觉信息十分敏感, 比如危险的碰撞信息(Zhang and He, in preparation), 社会认知相关的注视信息, 以及生物运动等. 说明上丘在双眼竞争的意识切换中有重要作用.

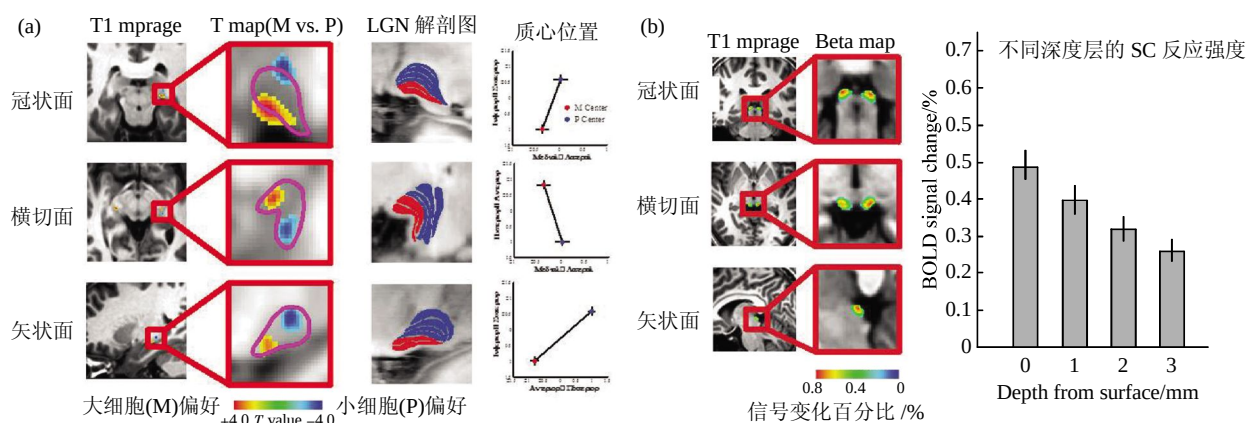


Fig. 8 LGN and SC Layers response to different visual stimulus

图 8 外膝体和上丘的功能分层

(a)人类外膝体的 M/P 功能分层. (b)上丘表层对视觉刺激的反应最强.

除了外膝体和上丘以外, 其他皮层下视觉核团如枕核(pulvinar)和杏仁核(amygdala)也对皮层下无意识视觉加工起着重要作用. 杏仁核位于前颞叶内侧, 主要对恐惧情绪反应, 有可能和危险信息处理相关, 它有可能接受来自上丘的快速输入, 形成一条重要信息的快速处理通道. 人的枕核位于丘脑顶部内侧, 它的功能比较复杂, 一般认为和注意有密切的关系, 目前针对它的研究比较少. 最近的一个猴电生理研究发现, 枕核存在对蛇敏感的神经元, 相比于其他非危险性刺激, 对蛇的响应幅度更大, 并且响应速度更快^[52]. 人的枕核是否存在类似的神经检测机制尚不清楚, 可以通过皮层下的功能成像实验进行验证.

4 未来的研究方向和应用前景

4.1 在功能层/功能柱的层面上研究视觉意识与注意的神经机制

由于技术上的限制, 目前绝大多数针对人脑的功能成像研究还局限在“脑区”这个层面. 在未来的研究中, 应该大力发展先进的高场磁共振技术(例如 SSFP、3dGRASE、Multishot、Multiband等), 在更高的分辨率下(0.5 mm 左右), 在功能层和功能柱的层面上研究人脑功能, 重点关注视觉意识和注意的神经机制. 目前实验室通过创新性的 passband bSSFP 磁共振技术, 在高空间分辨率下(0.6 mm)研究了人脑早期视觉区不同细胞层的注意

调控机制, 初步的结果表明自上而下的注意主要调制早期视觉区表层神经活动, 进一步的实验将研究自下而上的注意对不同细胞层的调制作用, 预期自下而上的注意可能主要调节中层的细胞活动. 同时还将通过双眼竞争的实验范式研究视觉意识在初级视觉区不同细胞层的神经表达, 预期 V1 表层细胞的神经活动可能与视觉意识关系更大, 而中间层的神经活动(feedforward 信号)和视觉意识的关联较弱. 这些研究的结果对理解视觉意识和注意的神经机制有重要意义.

4.2 皮层下核团对无意识视觉信息和重要视觉信息的处理

皮层下视觉核团的结构简单, 细胞分类清晰, 很适合研究与细胞种类相关的科学与医学问题. 它们在进化上更加原始, 行使更加基本的视觉功能, 能够快速处理视觉信息, 特别是一些重要的视觉信息. 我们实验室在人脑皮层下功能成像方面已经有了一定的技术基础, 相关的工作陆续发表在功能成像领域权威杂志, 受到了国际同行的认可. 在接下来的工作中, 我们将重点关注皮层下核团不同细胞层的神经活动和视觉意识的关系. 预期皮层下核团小细胞通路(例如 LGN 的 P 层)的神经活动和视觉意识相关, 而大细胞通路(LGN 的 M 层, SC 的表层)能够在无意识状态下快速处理视觉信息. 同时我们还将关注皮层下通路对重要视觉信息的意识上 / 无意识加工机制, 例如对碰撞信息(looming 刺激)的皮层下处理机制, 以及对注视(eye-gaze), 生物运动信息的无意识加工等.

4.3 结合非人灵长类电生理实验, 回答无法在人脑上研究的问题

未来的研究应该尝试针对一个重要的科学问题(例如视觉意识的神经机制), 同时用非人灵长类的实验方法(如电生理)和无损的人脑相关的实验手段(功能磁共振 / MEG / 心理物理)进行研究, 结合不同实验方法的优势, 寻找新的研究方向和突破口. 加强不同类型实验室的合作, 结合电生理 / 干细胞技术, 清醒猴 fMRI 技术、人脑 fMRI 技术 / 心理物理, 等各种实验手段对视觉意识的神经机制进行重点攻关.

4.4 大脑疾病分类和早期检测

实验室未来的研究应该对皮层下视觉通路的研究有可能帮助某些眼科疾病以及脑疾病的诊断和分类. 例如外膝体和上丘直接接受来自视网膜的输入, 在一些眼科疾病(比如青光眼)发展的早期阶

段, 由于突触后神经退变(postsynaptic neural degeneration)的作用, 外膝体和上丘的视觉功能可能会有敏感的变化^[47]. 除青光眼之外, 很多疾病在发病的早期阶段可能会选择性的损害大细胞通路、或者小细胞通路的功能, 例如发展性失读症(大细胞受损假设), 弱视(小细胞受损假设), 精神分裂症(大细胞受损假设)等. 由于外膝体的大小细胞层分离得十分清楚, 很适合来研究这些疾病与大小细胞通路相关的神经机制.

另外, 未来的工作应该利用敏感的心理物理范式寻找大脑 / 精神疾病的新的检测和分类方法. 例如实验室已经利用双稳态图形范式研究了不同精神疾病亚型病人间的差异, 数据显示, 不同亚型精神疾病患者对于双稳态图形知觉的切换速度等特征有较显著差异. 这一结果说明了视觉意识研究对于认识未知的大脑具有重要的作用, 为精神疾病的机制研究提供了有意义的行为学数据, 也使利用视觉范式探索精神系统的诊断和疾病成为一种可能.

5 总 结

意识的研究不仅有不言而喻的理论意义, 理解意识的机制和神经表达对精神疾病的预防, 诊断和治疗也有极其重要的价值, 因为精神疾病本质上是意识某些方面的异常. 同时在计算机象棋围棋可以打败国际大师的今天, 意识的研究无疑对人工智能的发展也有关键的影响. 通过对双稳态视觉现象神经机制的探索, 无意识视觉信息处理, 以及皮层下视觉信息处理的研究, 帮助我们在寻找意识的神经表达这样一个最具挑战性的科学问题的探索过程中打开了一扇窗.

参 考 文 献

- [1] Crick F, Koch C. The problem of consciousness. *Sci Am*, 1992, **267**(3): 152-159
- [2] Crick F, Koch C. Consciousness and neuroscience. *Cereb Cortex*, 1998, **8**(2): 97-107
- [3] Crick F, Koch C. A framework for consciousness. *Nat Neurosci*, 2003, **6**(2): 119-126
- [4] Tong F, Nakayama K, Vaughan J T, *et al.* Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex. *Neuron*, 1998, **21**(4): 753-759
- [5] Lumer E D, Friston K J, Rees G. Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science*, 1998, **280**(5371): 1930-1934
- [6] Frassle S, Sommer J, Jansen A, *et al.* Binocular rivalry: frontal activity relates to introspection and action but not to perception. *J Neurosci*, 2014, **34**(5): 1738-1747
- [7] Knapen T, Brascamp J, Pearson J, *et al.* The role of frontal and

- parietal brain areas in bistable perception. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 2011, **31**(28): 10293–10301
- [8] Brascamp J, Blake R, Knapen T. Negligible fronto-parietal BOLD activity accompanying unreportable switches in bistable perception. *Nat Neurosci*, 2015
- [9] Zaretskaya N, Thielscher A, Logothetis N K, *et al.* Disrupting parietal function prolongs dominance durations in binocular rivalry. *Curr Biol*, 2010, **20**(23): 2106–2111
- [10] Kanai R, Bahrami B, Rees G. Human parietal cortex structure predicts individual differences in perceptual rivalry. *Curr Biol*, 2010, **20**(18): 1626–1630
- [11] Carmel D, Walsh V, Lavie N, *et al.* Right parietal TMS shortens dominance durations in binocular rivalry. *Curr Biol*, 2010, **20**(18): R799–800
- [12] Kanai R, Carmel D, Bahrami B, *et al.* Structural and functional fractionation of right superior parietal cortex in bistable perception. *Curr Biol*, 2011, **21**(3): R106–107
- [13] He S, Davis W L. Filling-in at the natural blind spot contributes to binocular rivalry. *Vision research*, 2001, **41**(7): 835–840
- [14] Tong F, Engel S A. Interocular rivalry revealed in the human cortical blind-spot representation. *Nature*, 2001, **411**(6834): 195–199
- [15] Polonsky A, Blake R, Braun J, *et al.* Neuronal activity in human primary visual cortex correlates with perception during binocular rivalry. *Nature Neuroscience*, 2000, **3**(11): 1153–1159
- [16] Lee S H, Blake R, Heeger D J. Hierarchy of cortical responses underlying binocular rivalry. *Nature Neuroscience*, 2007, **10**(8): 1048–1054
- [17] Lee S H, Blake R, Heeger D J. Traveling waves of activity in primary visual cortex during binocular rivalry. *Nat Neurosci*, 2005, **8**(1): 22–23
- [18] Wunderlich K, Schneider K A, Kastner S. Neural correlates of binocular rivalry in the human lateral geniculate nucleus. *Nat Neurosci*, 2005, **8**(11): 1595–1602
- [19] Haynes J D, Deichmann R, Rees G. Eye-specific effects of binocular rivalry in the human lateral geniculate nucleus. *Nature*, 2005, **438**(7067): 496–499
- [20] Zhang P, Jamison K, Engel S, *et al.* Binocular Rivalry Requires Visual Attention. *Neuron*, 2011, **71**(2): 362–369
- [21] Xu H, Han C, Chen M, *et al.* Rivalry-like neural activity in primary visual cortex in anesthetized monkeys. *J Neurosci*, 2016, **36**(11): 3231–3242
- [22] Zhang P, Jiang Y, He S. Voluntary attention modulates processing of eye-specific visual information. *Psychol Sci*, 2012, **23**(3): 254–260
- [23] Weinhhammer V A, Ludwig K, Hesselmann G, *et al.* Frontoparietal cortex mediates perceptual transitions in bistable perception. *J Neurosci*, 2013, **33**(40): 16009–16015
- [24] Megumi F, Bahrami B, Kanai R, *et al.* Brain activity dynamics in human parietal regions during spontaneous switches in bistable perception. *Neuroimage*, 2015, **107**: 190–197
- [25] Lumer E D, Rees G. Covariation of activity in visual and prefrontal cortex associated with subjective visual perception. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**(4): 1669–1673
- [26] Tsuchiya N, Koch C. Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nat Neurosci*, 2005, **8**(8): 1096–1101
- [27] Jiang Y, Costello P, He S. Processing of invisible stimuli: advantage of upright faces and recognizable words in overcoming interocular suppression. *Psychol Sci*, 2007, **18**(4): 349–355
- [28] Fang F, He S. Cortical responses to invisible objects in the human dorsal and ventral pathways. *Nature Neuroscience*, 2005, **8**(10): 1380–1385
- [29] He S, Cavanagh P, Intriligator J. Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature*, 1996, **383**(6598): 334–337
- [30] He S, Macleod D I. Orientation-selective adaptation and tilt after-effect from invisible patterns. *Nature*, 2001, **411**(6836): 473–476
- [31] Vul E, Macleod D I. Contingent aftereffects distinguish conscious and preconscious color processing. *Nat Neurosci*, 2006, **9**(7): 873–874
- [32] Shady S, Macleod D I, Fisher H S. Adaptation from invisible flicker. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, **101**(14): 5170–5173
- [33] Jiang Y, Zhou K, He S. Human visual cortex responds to invisible chromatic flicker. *Nat Neurosci*, 2007, **10**(5): 657–662
- [34] Lehmkuhle S W, Fox R. Effect of binocular rivalry suppression on the motion aftereffect. *Vision Research*, 1975, **15**(7): 855–859
- [35] Wade N J, Wenderoth P. The influence of colour and contour rivalry on the magnitude of the tilt after-effect. *Vision Research*, 1978, **18**(7): 827–835
- [36] Blake R, Tadin D, Sobel K V, *et al.* Strength of early visual adaptation depends on visual awareness. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2006, **103**(12): 4783–4788
- [37] Blake R, Fox R. Adaptation to invisible gratings and the site of binocular rivalry suppression. *Nature*, 1974, **249**(456): 488–490
- [38] Wang L, Weng X, He S. Perceptual grouping without awareness: superiority of Kanizsa triangle in breaking interocular suppression. *PloS One*, 2012, **7**(6): e40106
- [39] Jiang Y, He S. Cortical responses to invisible faces: dissociating subsystems for facial-information processing. *Curr Biol*, 2006, **16**(20): 2023–2029
- [40] Fang F, He S. Cortical responses to invisible objects in the human dorsal and ventral pathways. *Nat Neurosci*, 2005, **8**(10): 1380–1385
- [41] Jiang Y, Costello P, Fang F, *et al.* A gender- and sexual orientation-dependent spatial attentional effect of invisible images. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, **103**(45): 17048–17052
- [42] Stoerig P, Cowey A. Blindsight in man and monkey. *Brain*, 1997, **120**(Pt 3): 535–559
- [43] Rong C B, Zhang H W, Chen R J, *et al.* Investigation of intergrain exchange coupling interaction of nanocrystalline permanent magnets by numerical simulation. *Acta Phys Sin-Ch Ed*, 2004, **53**(12): 4353–4358
- [44] Zhang P, Zhou H, Wen W, *et al.* Layer-specific response properties of the human lateral geniculate nucleus and superior colliculus.

- NeuroImage, 2015, **111**: 159–166
- [45] Denison R N, Vu A T, Yacoub E, *et al.* Functional mapping of the magnocellular and parvocellular subdivisions of human LGN. NeuroImage, 2014
- [46] Schneider K A, Kastner S. Effects of sustained spatial attention in the human lateral geniculate nucleus and superior colliculus. J Neurosci, 2009, **29**(6): 1784–1795
- [47] Zhang P, Wen W, Sun X, *et al.* Selective reduction of fMRI responses to transient achromatic stimuli in the magnocellular layers of the LGN and the superficial layer of the SC of early glaucoma patients. Hum Brain Mapp, 2016, **37**(2): 558–569
- [48] Felleman D J, Van Essen D C. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. Cereb Cortex, 1991, **1**(1): 1–47
- [49] He S, Carlson T, Chen X. Parallel pathways and temporal dynamics in binocular rivalry//ALAIS D, BLAKE R. Binocular Rivalry. Cambridge, Massachusetts; The MIT Press, 2005
- [50] Goodale M A. Visual pathways supporting perception and action in the primate cerebral cortex. Current Opinion in Neurobiology, 1993, **3**(4): 578–585
- [51] Nassi J J, Callaway E M. Parallel processing strategies of the primate visual system. Nature Reviews, 2009, **10**(5): 360–372
- [52] Le Q V, Isbell L A, Matsumoto J, *et al.* Monkey pulvinar neurons fire differentially to snake postures. PloS One, 2014, **9** (12): e114258

Neural Mechanism of Visual Awareness in The Human Brain*

HUI Jia-Han**, SHI Li-Nan**, ZHANG Peng***, HE Sheng

(State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Understanding the mechanisms of consciousness is a major and challenging question in neuroscience. Studies of the neural correlates of visual awareness have benefited from using bistable phenomena such as binocular rivalry, in which conscious perception fluctuates with constant visual inputs. Non-invasive neuroimaging techniques, especially functional MRI, made it possible to directly investigate the neural correlate of consciousness in the human brain. The focus of this review is on studies related to the unconscious visual information processing in the parallel visual pathways as well as in the subcortical visual structures. Future research to explore the neural mechanisms of consciousness will need to be highly interdisciplinary and integrative, over a broad range of spatiotemporal scales and across different species.

Key words visual awareness, binocular rivalry, functional MRI, subcortical pathway

DOI: 10.16476/j.pibb.2016.0118

* This work was supported by grants from Chinese Academy of Sciences (XDB02050001), the National Natural Science Foundation of China (31322025, 31540078) and "Hundred Talents Program" of Chinese Academy of Sciences.

**These authors contributed equally to this work.

***Corresponding author.

Tel: 86-10-64854509, E-mail: zhangpeng@ibp.ac.cn

Received: April 6, 2016 Accepted: April 12, 2016