

综述

视觉选择性注意的神经机制

黄玲[#], 李梦莎[#], 王丽娟[#], 张喜淋^{*}

华南师范大学心理学院, 广州 510631

摘要: 大脑信息加工容量的有限性使得个体每时每刻均只能选择少部分信息输入进行有效加工, 这主要源于注意选择, 即选择性注意。选择性注意是指个体对复杂外部环境中的少量信息进行优先加工的认知过程。关于选择性注意的研究存在两个核心问题: 一是注意选择的是什么? 根据注意选择的目标或对象, 选择性注意可分为基于空间、特征和客体的注意。二是注意选择如何产生? 根据注意选择产生的方向, 选择性注意可分为自上而下和自下而上注意。本文围绕上述两个核心问题, 系统地探讨视觉选择性注意的神经机制。

关键词: 基于空间的注意; 基于特征的注意; 基于客体的注意; 自上而下注意; 自下而上注意

中图分类号: Q427; B84

Neural mechanisms of visual selective attention

HUANG Ling[#], LI Meng-Sha[#], WANG Li-Juan[#], ZHANG Xi-Lin^{*}

School of Psychology, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

Abstract: Because of a limited capacity of information processing in the brain, the efficient processing of visual information requires selecting only a very small fraction of visual inputs at any given moment in time. Attention is the main mechanism that controls this selection process, namely selective attention. Selective attention is the mechanism by which the subset of incoming information is preferentially processed from the complex external environment. Research on selective attention has two key issues. One is what targets (inputs) are selected by attention. There are three different types of selective attention according to its selected target: space-based, feature-based, and object-based attention. Another issue is how selective attention is generated. There are two different types of selective attention according to its generating source: top-down and bottom-up attention. In this review, these two issues are introduced to systematically discuss the neural mechanism of visual selective attention.

Key words: space-based attention; feature-based attention; object-based attention; top-down attention; bottom-up attention

人类每时每刻均处于“信息轰炸”状态中, 而大脑信息加工容量有限, 不可能同时处理数量如此浩瀚的信息, 只能选择性地处理少部分信息, 即注意选择。选择性注意指对复杂外部环境中的少量信息进行优先加工的认知过程^[1]。有研究者认为, 视觉选择性注意按照是否发生外显的眼动(注视方向的改变), 可分为外部注意(overt attention)和内部

注意(covert attention)^[2]。例如, 当与他人交流时, 把注视方向从对方的面部转移到感兴趣的位置或物体(如对方的工作牌)则为外部注意; 注视方向保持在对方面部, 但注意到其工作牌的信息则为内部注意。内部注意不同于外部注意的最明显特点是注意选择不伴随眼动发生, 且发生在眼动之前^[3, 4]。本文以下提到的选择性注意均指内部注意。

Received 2018-06-15 Accepted 2019-01-17

Research from the corresponding author's laboratory was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31871135).

[#]These authors contributed equally to this review.

^{*}Corresponding author. E-mail: xlzhang@m.scnu.edu.cn

大量研究显示, 选择性注意对负责视觉加工的几乎所有大脑结构的神经元活动均存在调节作用, 包括腹侧通路 (ventral pathway), 即从初级视皮层 (V1) 经纹外皮层 (V2~V4) 到颞下皮层 (inferotemporal cortex); 背侧通路 (dorsal pathway), 即从 V1 经 V2 到负责运动信息加工的中颞叶 (medial temporal) 和内侧颞叶 (medial superior temporal) 及顶叶 (parietal cortex) 各部分^[5]; 前额叶 (prefrontal cortex); 皮下结构核团, 如外侧膝状体 (lateral geniculate nucleus)、上丘 (superior colliculus)、枕核 (pulvinar)、丘脑背内侧 (mediodorsal thalamus) 及丘脑网状核 (thalamic reticular nucleus); 与奖励有关的纹状体 (striatum) 和黑质网状部 (substantia nigra pars reticulata) 等。此外, 选择性注意对目标 (选择) 刺激神经表征存在多方面的调节作用^[6-9], 如增强神经元发放^[10]及发放同步性^[11], 增强神经元的选择性^[12, 13], 增强神经元信噪比^[14], 增强局部场电位特定频率下的相位锁时^[11], 降低神经元低频噪音相关^[15, 16], 移动和减小神经元感受野^[17-19], 降低神经元反应在各试次间的变异^[20]等。因此, 选择性注意是一个非常复杂的认知过程, 它时时刻刻协调着大脑的认知加工过程。从意识角度来看, 选择性注意可以被看成是信息能否进入意识的门槛^[21], 揭示其神经机制可以帮助我们: (1) 理解整个大脑的工作原理; (2) 帮助理解微观“神经活动”和宏观“行为反应”之间的联系。注意本质上是一个选择性地处理部分 (而不是全部) 感觉信号的过程, 注意的选择有利于揭示神经活动和行为之间的联系; (3) 理解和治疗神经、精神疾病。选择性注意作为人类最基本的认知功能, 对生活、学习和记忆起着重要作用。注意力涣散不仅影响儿童学习新事物, 还可能产生注意缺陷障碍或注意缺陷多动障碍^[22]。研究正常情况下选择性注意的神经机制可以为理解、治疗神经和精神疾病提供线索。反过来, 对病症的了解可以为理解选择性注意的神经机制提供重要的参考价值; (4) 在日常生活中, 注意选择也尤其重要, 如驾驶时短短几秒钟注意力分散就可能造成严重的后果。注意选择是个体生存的基本能力之一。

长久以来, 选择性注意研究的核心问题之一是注意选择的是什么。根据注意选择的目标或对象, 选择性注意可分为基于空间的注意 (space-based attention)、基于特征的注意 (feature-based attention) 和基于客体的注意 (object-based attention)^[23, 24]。选

择性注意研究的核心问题之二是注意选择如何产生, 即大脑如何决定哪些信息具有更高的选择优先性。总结起来, 注意选择的优先性由两方面决定^[23, 25, 26]: (1) 自上而下、目标驱动机制 (top-down & goal-directed mechanism), 例如, 与他人交流时, 注视方向保持在对方脸上, 但想知道对方的姓名、职位等信息时 (即自上而下的目标、意图), 则把注意力转移到对方的工作牌上, 这种注意也被称为自上而下注意 (top-down attention)、持续性注意 (sustained attention) 或内源性注意 (endogenous attention); (2) 自下而上、刺激驱动机制 (bottom-up & stimulus-driven mechanism), 例如, 与他人交流时, 突然掉落的咖啡杯 (自下而上的外部刺激) 会自动吸引个体的注意力, 这种注意也被称为自下而上注意 (bottom-up attention)、瞬时注意 (transient attention) 或外源性注意 (exogenous attention)。在日常生活中, 这两种机制会在不同程度上参与选择性注意的产生^[26]。本文对基于空间、特征和客体三种注意类型相关的研究进行梳理, 试图从自上而下和自下而上机制两个角度阐释视觉选择性注意的上述两个核心问题。

1 基于空间的注意

基于空间的注意指注意选择了视野中的一部分, 并对这一部分视野中的信息进行优先加工^[10, 27, 28]。关于基于空间的注意, 研究者提出了四种可能的模型: (1) 聚光灯模型 (spotlight model)^[28, 29], 该模型认为基于空间的注意就像聚光灯一样, 对聚光灯“照射” (即被注意) 的地方存在选择性的易化作用, 且聚光灯的大小恒定不变; (2) 透镜模型 (zoom-lens model)^[30, 31], 它与聚光灯模型类似, 区别在于该模型认为聚光灯的大小会随着刺激、任务、先验知识、主观意识等发生变化; (3) 墨西哥帽模型 (Mexican hat model)^[32, 33], 该模型认为聚光灯 (易化区域) 周围存在一个很狭窄的抑制区域, 注意在空间范围上的分布就像一顶墨西哥帽一样; (4) 渐进模型 (gradient model)^[34-36], 该模型认为注视焦点的注意力最强, 并随着与注视焦点的距离增大而逐渐衰减。总之, 上述无论哪种模型均强调注意选择的对象是视野中的某一空间位置。

1.1 自上而下的空间注意

自上而下的空间注意指注意有意识地选择视觉空间中与任务相关的某一部分, 抑制其他与任务

无关的部分，从而对注意视野中的信息进行优先加工的过程。前人大量研究表明，自上而下空间注意的神经基础主要为额-顶叶注意网络 (frontoparietal attentional network) 及默认网络 (default mode network)^[6-9, 25, 26, 37-41]，包括额眼区 (frontal eye field, FEF)、背内侧前额叶 (dorsomedial prefrontal cortex, DMPFC)、外侧前额叶 (lateral prefrontal cortex, LPFC)、前扣带皮层 (anterior cingulate cortex, ACC)、后顶叶 (posterior parietal cortex, PPC) 和顶内沟 (intraparietal sulcus, IPS) 等脑区 (见图 1)。例如，Hopfinger 等人^[42]分离出了自上而下的注意控制过程及随后对目标刺激的选择性加工过程。在实验中，要求被试注意被线索所提示的棋盘格中是否出现了灰色方格 (而忽视未被提示的一侧视野中的棋盘格)，测量大脑对提示的激活作为自上而下的注意控制过程的指标，结果显示，参与自上而下注意控制的包括额顶叶 (额上、顶下) 与颞上皮质。另一项研究中，实验者要求被试注意由屏幕中央的箭头所提示的空间位置中的目标，然后通过功能性磁共振成像技术测量被试大脑的激活模式，结果显示，枕叶脑区 (包括梭状回与内侧颞叶) 的激活十分短暂，而背侧后顶叶皮层 (dorsal posterior parietal cortex) 与额叶皮层 (frontal cortex) 则持续性激活^[43]。其中，枕叶的

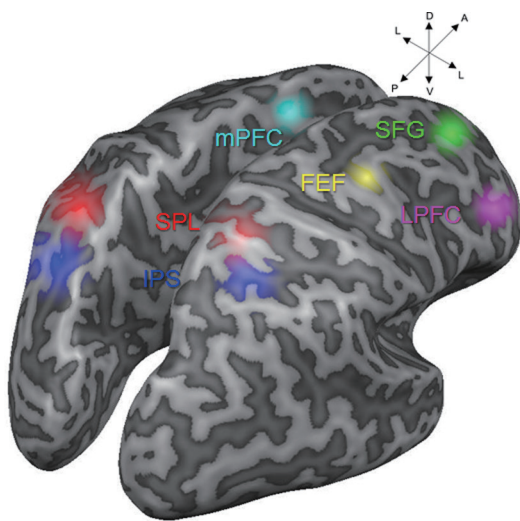


图 1. 自上而下空间注意的脑区

Fig. 1. Cortical areas of top-down control in spatial attention, including lateral prefrontal cortex (LPFC), medial prefrontal cortex (mPFC), frontal eye field (FEF), superior frontal gyrus (SFG), superior parietal lobule (SPL), and intraparietal sulcus (IPS). A: Anterior; P: Posterior; D: Dorsal; V: Ventral; L: Lateral.

短暂激活可能反映的是对提示信息的加工，而额顶叶脑区的持续性激活由于与视觉刺激或运动反应无关，且与被试持续注意边缘空间位置的时间存在锁时关系，因此反映的则是自上而下的注意控制过程，而且该激活具有偏侧化效应，这表明额顶叶脑区参与了自上而下的空间注意过程。由此可见，与自下而上的空间注意相比，自上而下的空间注意涉及更多高级皮层的脑区，需要占用更多认知资源、过程也相对缓慢。

1.2 自下而上的空间注意

有研究显示，相比自上而下的注意，自下而上的注意更加迅速且有效^[44, 45]。James^[1]指出自下而上注意分配的迅速、自动化特点反映了生物体的本能属性，对生物体的生存具有重大意义。在视觉场景中，当某一部分相对于其他部分更加显著 (salient) 时，该部分则会自动吸引注意资源，即自下而上注意，其显著性 (saliency) 代表了大脑对该部分的反应与其它部分反应之间的差别。目前，关于自下而上空间注意的神经机制主要存在两大理论模型：Itti 等人^[46]提出的基于显著性的视觉注意模型 (即额顶叶显著性模型) 和 Li^[47, 48]提出的 V1 显著性模型 (见图 2)。两模型均认为显著性是一个依赖于背景信息的相对值，相同的刺激在不同的场景下其显著性可能不同，而二者的分歧主要在于显著图生成的脑区。Itti 等人^[46]的模型认为显著图生成于额顶叶脑区^[49]。在自然场景中往往存在多种视觉特征，如颜色、朝向等。V1 对这些视觉特征进行独立加工，然后向上传递信息至额顶叶。额顶叶脑区对这些视觉特征 (如颜色、朝向等) 进行整合，从而产生显著图。额顶叶脑区的神经元并不像 V1 神经元对特定的视觉特征具有很强的选择性，进而可表征各种视觉特征的显著性。与此相一致，大量电生理及脑成像研究显示，上丘^[50-52]、黑质网状部^[53]、腹侧注意网络^[25, 54]、枕核^[55]、顶叶^[6, 56, 57]、V4^[58]、FEF^[59, 60]及前额叶^[61]等在脑区参与了自下而上注意的表征。相反地，V1 显著性模型则认为 V1 神经元内部间由水平连接 (horizontal connections) 导致的相互作用 (上下文情境影响)^[62, 63]，使得 V1 神经元对刺激反应依赖于背景信息，因而产生显著图。某一空间位置的显著性反映的是感受野处于该位置的所有 V1 神经元中的反应最大值而非总和^[48]。该理论模型认为，前人研究发现的额顶叶脑区对显著性的表征可能仅是 V1 显著图输出的表征，其并不能确定

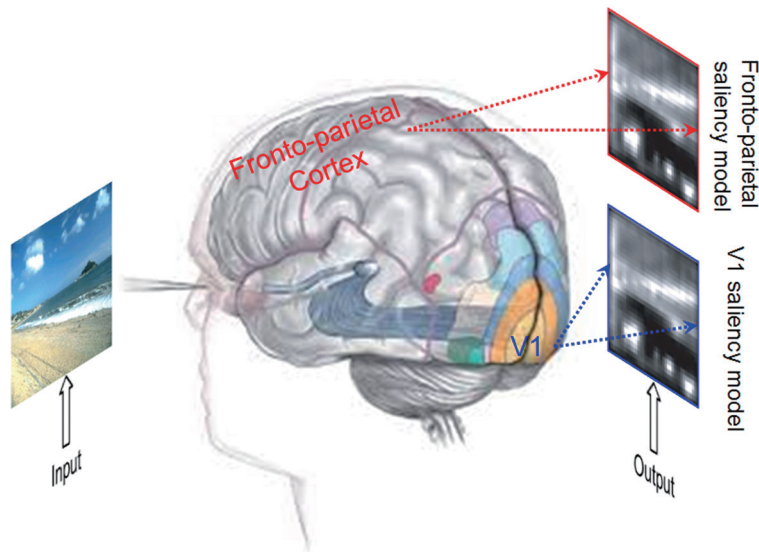


图 2. 自下而上空间注意的模型

Fig. 2. The models of bottom-up control in spatial attention. The fronto-parietal saliency model developed by Itti *et al.* [46] presumed that the parietal and frontal cortex could realize the bottom-up saliency map. The V1 saliency model developed by Li [47] proposed that primary visual cortex (V1) creates the bottom-up saliency map via intra-cortical interactions.

额顶叶脑区对显著性的表征是源于其自身神经元对不同特征的整合还是接受了其他脑区神经元活动信号的传递。此外, 研究表明, 额顶叶脑区已被证实可以整合自下而上和自上而下两种注意分配 [6, 26]。然而, 前人研究并未分离这两种注意过程而单独考察自下而上显著图的生成。此外, 在前人研究中, 显著的刺激往往可见 (进入意识中), 额顶叶脑区对显著性的表征可能仅仅是大脑对显著的刺激选择后的知觉结果 [26]。对此, Zhang 等人 [64] 采用后掩蔽范式 (backward masking) [65], 使得显著刺激处于被试的不可见状态, 即进入被试的无意识中, 从而分离了自下而上和自上而下两种注意过程, 结果显示, 不可见的显著刺激依然可自动吸引被试的空间注意, 其 Posner 空间线索提示效应 [28] 随着朝向对比度 (显著刺激的显著性大小) 的增加而递增, 且对应的 V1 神经元活动也随之递增。然而, IPS 神经元活动却并未随着显著刺激朝向对比度的增加而发生显著变化, 证实了 V1 而非传统理论认为的 IPS 产生自下而上显著图。另外, Chen 等人 [66] 采用更加复杂的自然场景进一步证实了该研究结果, 支持了 V1 显著性模型, 挑战了额顶叶网络负责自下而上注意生成和调节这一传统注意理论。

2 基于特征的注意

对于“注意选择的是什么”这个问题, 长期以

来的主导观点是基于空间的注意理论。然而, 在日常生活中, 当我们要寻找某特定客体时, 我们往往知晓组成该客体的特征 (如其颜色、形状) 而并不知晓其具体空间位置。研究显示, 注意可独立于空间位置而选择特定视觉特征, 使得我们可以快速寻找和定位目标客体, 比如注意可选择运动 [68, 73]、颜色 [74] 等, 且使得这些特征对应的脑区 (MT+ 和 V4) 的神经元反应增强。此外, 也有研究显示, 在同一个特征维度内, 注意会对特定的特征进行选择, 比如对一种朝向 [76, 80, 86]、一种颜色 [75, 81] 和一种运动方向 [68, 72, 82] 进行注意选择。基于特征的注意的强有力证据则来自于其空间整体效应 (spatially global effect) [67–69], 即基于特征的注意不仅可增强注意空间位置内的特定特征的神经元反应, 还能选择性增强处于非注意空间位置内与注意特征相匹配的特征的神经元反应, 同时抑制其他不匹配特征的神经元反应。其一般的研究范式为: 实验中要求被试只注意某一空间位置内的视觉特征, 如向下运动的点, 忽略其他无关视觉特征。结果显示, 注意选择性增强了对向下运动方向具有选择性的神经元活动, 且该选择性增强并不依赖于注意的空间位置, 即在非注意空间位置内 (视野中的其他位置) 与之相匹配的视觉特征 (向下运动点) 的神经元反应也得到了选择性增强 [67, 68]。基于特征的注意的空间整体效应已经得到了大量心理物理学 [70, 71], 电生理 [68, 72],

脑电^[75]，脑磁^[76]和磁共振成像^[77,78]研究证据支持。

2.1 自上而下的特征注意

与空间注意类似，大量电生理^[79,80,82-85]和磁共振成像^[86,87]研究证实额-顶叶脑区参与了基于特征的注意的自上而下调控机制。比如，Bichot等人^[83]在一项电生理研究中让猴子完成基于特征匹配的视觉搜索任务，发现猴子前额皮层中腹侧前弓形区(ventral prearcuate, VPA)的神经元会根据搜索特征计算客体位置，并将信息传递给FEF区域，引导对相关刺激的眼动行为。Ibos等人^[84]记录猴子外顶叶区域(lateral intraparietal area, LIP)神经元的电信号，同时让猴子鉴别颜色和运动特征组合而成的目标刺激，结果显示，当这种目标刺激和任务相关时，LIP神经元能对其进行灵活表征。磁共振成像研究方面，Zhang等人^[88]采用基于磁共振成像的有效连接(effective connectivity)分析方法，揭示了视觉加工脑区(纹状皮层和纹外皮层)的特征注意空间整体效应主要源于额下回联合区(inferior frontal junction, IFJ)自上而下的反馈调节，且额-顶叶脑区(如IPS、FEF及内侧额状回)的特征注意空间整体效应也受到IFJ的反馈调控。该研究结果与之前的两篇电生理研究结果相一致^[83,85]，表明IFJ很可能是基于特征的注意的空间整体效应的调控中枢。

2.2 自下而上的特征注意

研究者对自下而上特征注意研究较少，目前仅有三篇心理物理学文章研究证据表明了自下而上特征注意的存在。Melcher等人^[71]采用阈下知觉刺激

(颜色运动点)发现，对特定颜色进行注意，会引起对任务无关的无意识运动信息的注意调节，这种跨特征的注意传递也存在于知觉错误绑定的情况下(见图3A)。Kanai等人^[89]采用连续闪烁抑制(continuous flash suppression, CFS)实验范式^[90,91]发现，和相反注意朝向相比，被试对相同注意朝向的光栅产生较大的朝向适应后效，说明基于特征的注意可以调节对无意识刺激的加工(见图3B)。Schmidt等人^[92]采用掩蔽实验范式对意识水平进行操控，分离了自上而下和自下而上两种注意过程，发现对形状或颜色的启动效应和注意调节可以独立于意识存在。然而，目前自下而上特征注意还缺乏脑成像方面的研究证据。

3 基于客体的注意

越来越多的研究显示，在某些条件下注意选择是基于客体而非空间位置或特征^[93-95]，即注意的选择对象以客体为单位，对某一客体的某一空间位置或特征的注意会使得注意自动扩散到该客体其他位置或特征上，即使这些位置或特征与当前被试的任务完全无关。

基于客体的注意最早的研究证据源于Duncan的研究^[96]，他采用注意分配范式(divided attention paradigm, 见图4A):给被试呈现两个重叠的客体(有缺口的矩形及叠加于其上的线段)，要求被试报告客体的一个或多个属性，根据这些属性是否来源于同一个客体可以分为两种条件：注意同一客体的不

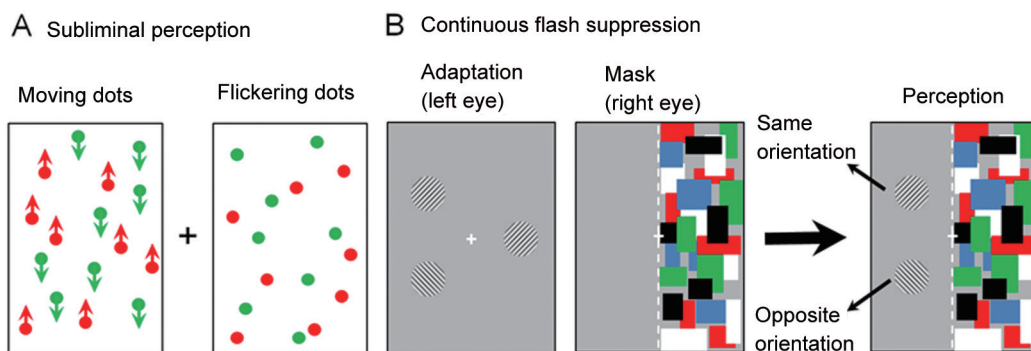


图 3. 自下而上的特征注意的研究范式

Fig. 3. The paradigms of bottom-up control in feature-based attention. *A*: Subliminal perception paradigm. Moving and flickering dots were presented on the left and right visual fields, respectively. The invisible flickering dots could affect the direction discrimination of moving dots on the opposite visual field. *B*: Continuous flash suppression paradigm. The adaptor was presented on the right visual field of the left eye and was masked by the Mondrian pattern presented to the right eye. Two visible gratings presented in the left visual field served as targets. One of the targets had the same tilt orientation as the adaptor, and the other had the opposite tilt orientation. The target that had the same orientation as the invisible adaptor showed a greater tilt aftereffect.

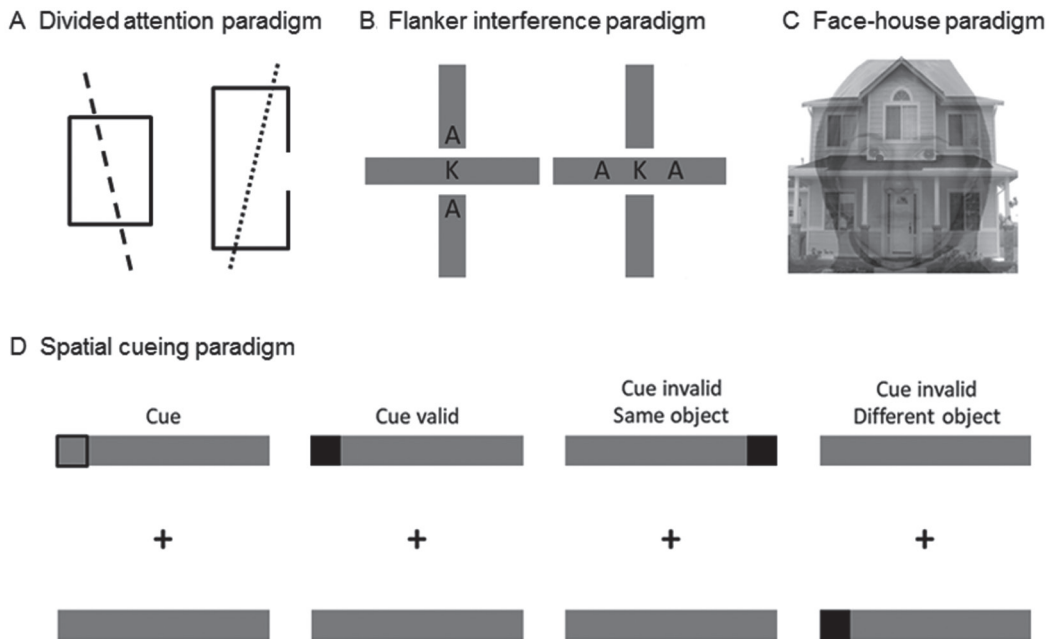


图 4. 基于客体的注意的研究范式

Fig. 4. The paradigms of object-based attention. A: Divided attention paradigm. B: Flanker interference paradigm. C: Face-house paradigm. D: Spatial cueing paradigm.

同属性、注意不同客体的不同属性。这些属性在空间距离上没有差别，依据基于空间的注意理论，两种条件下被试的正确率应该不存在显著差异，但结果显示被试对两个属性来自同一个客体（矩形缺口的位置和矩形的大小）的报告正确率显著高于两个属性（矩形框的大小和线段的形状）分别来自两个不同的客体，即表现出客体优势效应。基于客体的注意研究应用最广的则是 Egly 等人^[97]提出的空间线索提示范式（spatial cueing paradigm, 见图 4D），即双矩形线索提示范式。实验中，给被试呈现两个平行的矩形（水平或垂直），其中一个矩形的一端呈现一个预提示，接着靶子会出现在三个位置上：75% 出现在被提示矩形的相同位置（有效提示）、12.5% 出现在被提示矩形的另一端（同客体无效提示）、12.5% 出现在未被提示的矩形且和提示等距的一端（异客体无效提示）。结果显示被试对于被提示矩形的另一端的觉察反应显著快于未被提示矩形的等距位置，即使未被提示的矩形与线索提示位置的空间间距小于被提示矩形的长度也表现出类似的结果，从而强有力地支持了基于客体注意的理论。还有一种广泛用于探索基于客体的注意的研究范式是 Eriksen 等人^[98]和 Kramer 等人^[99]使用的 Flanker 干扰范式（Flanker interference paradigm, 见图 4B）。

在这个范式中，目标出现在视野中央，周围有干扰物，干扰物和目标可能一致也可能不一致，可能属于同一客体或知觉群组，也可能属于不同客体或知觉群组，被试的任务是判断目标的形状。结果显示，干扰物的干扰效应在同一客体条件下要高于不同客体条件下，说明干扰物和目标被知觉为同一客体的时候得到了更多的加工，进一步证明了基于客体的注意理论。此外，O'Craven 等人^[100]采用半透明重叠的人脸和房屋图片也验证了基于客体注意理论（见图 4C）。实验中，人脸或房屋其中一个处于静止，另一个处于运动。当要求被试注意运动信息时，结果显示梭状回面孔区（fusiform face area, FFA）的信号在人脸运动时强于房屋运动，海马旁回场景区（parahippocampal place area, PPA）的信号则在房屋运动时强于人脸运动；当要求被试注意静止信息时，结果显示 FFA 的信号在房屋运动时强于人脸运动，PPA 的信号在人脸运动时强于房屋运动。由于实验中要求被试只注意运动或静止信息，客体信息（人脸和房屋）与实验任务完全无关，结果显示被注意信息所属的客体的其他信息也得到了增强，这有力地支持了基于客体的注意理论假设，即当客体的某一属性被注意时，其注意会自动扩散到该客体的其他属性，使得整个客体处于被注意状态，成为注意

选择的单元。

3.1 自上而下的客体注意

与空间及特征注意类似，自上而下的客体注意主要也是受到额顶叶脑区的调节，但依赖于产生客体注意的注意特征（空间位置或特征）。研究者发现，由注意客体的非空间位置特征诱发的基于客体的注意主要受到额叶脑区的调控，如 Baldauf 和 Desimone^[101] 研究发现 IFJ 通过调控其与 FFA 和 PPA 的神经同步而调控被注意的客体。Zhang 等人^[102] 采用 O'Craven 等人^[99] 的实验刺激（注意运动信息或静止信息）进一步发现基于客体的注意可至少同时选择两个客体，且受额下回（inferior frontal gyrus, IFG）活动的调控，表明由注意客体的非空间位置特征引导的基于客体的注意主要源于额叶的调控。同时，研究者发现，由注意客体的空间位置（如空间线索提示范式^[97]）诱导的客体注意，则主要受顶叶的调控。例如，Shomstein 和 Behrmann^[103] 发现视皮层信号受到基于客体的注意的影响，主要源于 PPC 对客体的重新定向，PPC 和视皮层信号的动态变化共同决定了基于客体的注意的产生。Zhang 等人^[102] 采用双矩形线索提示范式（注意空间位置）进一步发现基于客体的注意可至少同时选择两个客体位置，且受 IPS 活动的调控，表明由注意客体的某一空间位置引导的基于客体的注意主要源于顶叶的调控。

3.2 自下而上的客体注意

与特征注意类似，目前研究者对自下而上的客体注意研究较少，仅有少量几篇心理物理学文章^[104-108] 的研究结果支持自下而上的客体注意。例如，Zhang 和 Fang^[104] 采用双矩形线索提示范式，通过降低亮度和快速呈现（10 ms）两种方法使得客体处于被试不可见的状态，发现不可见客体同样可引导空间注意的分配，产生了经典的基于客体的注意效应。与此相一致，Chou 和 Yeh^[105] 结合双矩形线索提示范式和连续闪烁抑制范式（CFS，见图 4）^[90, 91] 证实不可见客体依然可产生经典的基于客体的注意效应。Norman 等人^[106] 和 Mole^[107] 采用掩蔽实验范式也证实了该研究结果。上述研究表明，可见客体与不可见客体均能产生相同的注意加工过程^[108]，引导被试快速地把注意分布到被提示的整个客体上。然而，目前自下而上的客体注意还缺乏脑成像方面的研究证据。

4 总结和局限

选择性注意是一个极其重要的认知过程，对其研究自上世纪八十年代以来一直是认知科学和神经科学的热点领域。目前以下两个方面的问题有待系统研究：(1) 注意与意识之间的关系。在日常生活中，选择性注意是一个非常复杂的认知过程，既有自下而上的信息输入，又有自上而下的反馈调控，它时时刻刻协调着大脑的认知加工过程。通过引入对意识水平的操控，前人研究分离了自下而上和自上而下两种注意过程，结果显示，处于无意识状态的刺激依然可影响注意分配，包括基于空间^[64, 66]、基于特征^[71, 89, 92] 和基于客体^[104-109] 的注意，表明注意选择并不依赖于意识。然而，意识是否依赖于注意还存在争论^[110-113]，有待进一步研究。(2) 参与注意选择的大脑结构不仅有大脑皮层，还有皮层下结构。一些研究显示皮层下核团与大脑皮层组成的丘脑-皮层网络（thalamo-cortical network）在注意选择中扮演重要角色^[7, 114]，如上丘^[50-52] 和枕核^[55, 115]。皮层下核团不仅影响基于空间的注意^[116]、基于特征的注意^[117]、基于客体的注意^[118]，还影响自下而上的注意^[50-52]。例如，Saalmann 等人^[119] 研究发现，枕核可增加皮层间的同步性，表明皮层下核团在注意选择中起到的作用主要是通过增强大脑皮层间的同步性而产生选择性注意。此外，Zénon 和 Krauzlis^[120] 研究发现损伤猴子的上丘后，其注意选择行为受损。然而，注意选择行为受损的猴子其大脑皮层的信号却并没有改变，表明大脑皮层可能并不是注意选择的充分条件，而皮层下核团则可能直接调控猴子的注意选择行为。因此，皮层下核团在注意选择中的作用有待系统性地揭示。

参考文献

- 1 James W. The Principles of Psychology. 2nd ed. MacMillan, 1890, 403-404.
- 2 Carrasco M. Visual attention: the past 25 years. *Vision Res* 2011; 51(13): 1484-1525.
- 3 Kowler E. Eye movements: The past 25 years. *Vision Res* 2011; 51(13): 1457-1483.
- 4 Nakayama K, Martini P. Situating visual search. *Vision Res* 2011; 51(13): 1526-1537.
- 5 Ungerleider LG, Mishkin M. Two cortical visual systems. In: Ingle DJ, Goodale MA, Mansfield RJ (Eds.). *Analysis of Visual Behavior*. Cambridge: MIT Press, 1982, 549-586.
- 6 Bisley JW, Goldberg ME. Attention, intention, and priority

- in the parietal lobe. *Annu Rev Neurosci* 2010; 33: 1–21.
- 7 Krauzlis RJ, Lovejoy LP, Zénon A. Superior colliculus and visual spatial attention. *Annu Rev Neurosci* 2013; 36: 165–182.
 - 8 Noudoost B, Chang MH, Steinmetz NA, Moore T. Top-down control of visual attention. *Curr Opin Neurobiol* 2010; 20: 183–190.
 - 9 Squire RF, Noudoost B, Schafer RJ, Moore T. Prefrontal contributions to visual selective attention. *Annu Rev Neurosci* 2013; 36: 451–466.
 - 10 Reynolds JH, Chelazzi L. Attentional modulation of visual processing. *Annu Rev Neurosci* 2004; 27: 611–647.
 - 11 Fries P, Reynolds JH, Rorie AE, Desimone R. Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science* 2001; 291: 1560–1563.
 - 12 Desimone R, Duncan J. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu Rev Neurosci* 1995; 18: 193–222.
 - 13 Moran J, Desimone R. Selective attention gates visual processing in the extra-striate cortex. *Science* 1985; 229: 782–784.
 - 14 Briggs F, Mangun GR, Usrey WM. Attention enhances synaptic efficacy and the signal-to-noise ratio in neural circuits. *Nature* 2013; 499: 476–480.
 - 15 Cohen MR, Maunsell JH. Attention improves performance primarily by reducing interneuronal correlations. *Nat Neurosci* 2009; 12: 1594–1600.
 - 16 Mitchell JF, Sundberg KA, Reynolds JH. Spatial attention decorrelates intrinsic activity fluctuations in macaque area V4. *Neuron* 2009; 63: 879–888.
 - 17 Anton-Erxleben K, Stephan VM, Treue S. Attention reshapes center-surround receptive field structure in macaque cortical area MT. *Cereb Cortex* 2009; 19: 2466–2478.
 - 18 Womelsdorf T, Anton-Erxleben K, Pieper F, Treue S. Dynamic shifts of visual receptive fields in cortical area MT by spatial attention. *Nat Neurosci* 2006; 9: 1156–1160.
 - 19 Womelsdorf T, Anton-Erxleben K, Treue S. Receptive field shift and shrinkage in macaque middle temporal area through attentional gain modulation. *J Neurosci* 2008; 28(36): 8934–8944.
 - 20 Mitchell JF, Sundberg KA, Reynolds JH. Differential attention-dependent response modulation across cell classes in macaque visual area V4. *Neuron* 2007; 55: 131–141.
 - 21 Crick F, Koch C. Consciousness and neuroscience. *Cereb Cortex* 1998; 8(2): 97–107.
 - 22 Castellanos FX, Tannock R. Neuroscience of attention-deficit/hyperactivity disorder: the search for endophenotypes. *Nat Rev Neurosci* 2002; 3(8): 617–628.
 - 23 Anton-Erxleben K, Carrasco M. Attentional enhancement of spatial resolution: linking behavioural and neurophysiological evidence. *Nat Rev Neurosci* 2013; 14: 188–200.
 - 24 Chun MM, Golomb JD, Turk-Browne NB. A taxonomy of external and internal attention. *Annu Rev Psychol* 2011; 62: 73–101.
 - 25 Corbetta M, Shulman GL. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* 2002; 3: 201–215.
 - 26 Zhang XL (张喜淋), Fang F. Neural mechanisms of bottom-up attention. *Chin J Appl Psychol (应用心理学)* 2017; 23(2): 99–109 (in Chinese with English abstract).
 - 27 Yantis S, Serences JT. Cortical mechanisms of space-based and object-based attentional control. *Curr Opin Neurobiol* 2003; 13: 187–193.
 - 28 Posner MI. Orienting of attention. *Q J Exp Psychol* 1980; 32: 3–25.
 - 29 Eriksen CW, Hoffman JE. Temporal and spatial characteristics of selective encoding from visual displays. *Percept Psychophys* 1972; 12(2): 201–204.
 - 30 Eriksen CW, James JD. Visual attention within and around the field of focal attention: A zoom lens model. *Percept Psychophys* 1986; 40(4): 225–240.
 - 31 Müller NG, Bartelt OA, Donner TH, Villringer A, Brandt SA. A physiological correlate of the “Zoom Lens” of visual attention. *J Neurosci* 2003; 23(9): 3561–3565.
 - 32 Hopf JM, Boehler CN, Luck SJ, Tsotsos JK, Heinze HJ, Schoenfeld MA. Direct neurophysiological evidence for spatial suppression surrounding the focus of attention in vision. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2006; 103: 1053–1058.
 - 33 Müller NG, Kleinschmidt A. The attentional ‘spotlight’s’ penumbra: center-surround modulation in striate cortex. *Neuroreport* 2004; 15(6): 977–980.
 - 34 Connor CE, Gallant JL, Preddie DC, Van Essen DC. Responses in area V4 depend on the spatial relationship between stimulus and attention. *J Neurophysiol* 1996; 75: 1306–1308.
 - 35 Downing CJ, Pinker S. The spatial structure of visual attention. In: Posner MI, Marin OS (Eds.). *Attention and Performance XI: Mechanisms of Attention*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 1985, 171–187.
 - 36 Mangun GR, Hillyard SA. Spatial gradients of visual attention: Behavioral and electrophysiological evidence. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1988; 70(5): 417–428.
 - 37 Baluch F, Itti L. Mechanisms of top-down attention. *Trends Neurosci* 2011; 34(4): 210–224.
 - 38 Botvinick MM, Braver TS, Barch DM, Carter CS, Cohen JD. Conflict monitoring and cognitive control. *Psychol Rev* 2001; 108(3): 624–652.
 - 39 Kastner S, Ungerleider LG. Mechanisms of visual attention

- in the human cortex. *Annu Rev Neurosci* 2000; 23: 315–341.
- 40 Serences JT, Yantis S. Selective visual attention and perceptual coherence. *Trends Cogn Sci* 2006; 10: 38–45.
- 41 Zhang X, Japee S, Safiullah Z, Mlynaryk N, Ungerleider LG. A normalization framework for emotional attention. *PLoS Biol* 2016; 14(11): e1002578.
- 42 Hopfinger JB, Buonocore MH, Mangun GR. The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nat Neurosci* 2000; 3(3): 284–291.
- 43 Corbetta M, Kincade JM, Ollinger JM, McAvoy MP, Shulman GL. Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nat Neurosci* 2000; 3(3): 292–297.
- 44 Jonides J. Voluntary vs. automatic control over the mind's eye's movement. In: Long JB, Baddeley AD (Eds.). *Attention and Performance IX*. Hillsdale, NJ: Erlbaum, 1981, 187–204.
- 45 Nakayama K, Mackeben M. Sustained and transient components of focal visual attention. *Vision Res* 1989; 29: 1631–1647.
- 46 Itti L, Koch C, Niebur E. A model of saliency-based visual attention for rapid scene analysis. *IEEE Trans Pattern Anal Mach* 1998; 20(11): 1254–1259.
- 47 Li Z. Contextual influences in V1 as a basis for pop out and asymmetry in visual search. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1999; 96: 10530–10535.
- 48 Li Z. A saliency map in primary visual cortex. *Trends Cogn Sci* 2002; 6: 9–16.
- 49 Itti L, Koch C. Computational modelling of visual attention. *Nat Rev Neurosci* 2001; 2: 194–203.
- 50 Fecteau JH, Munoz DP. Saliency, relevance, and firing: a priority map for target selection. *Trends Cogn Sci* 2006; 10: 382–390.
- 51 White BJ, Kan JY, Levy R, Itti L, Munoz DP. Superior colliculus encodes visual saliency before the primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2017; 114(35): 9451–9456.
- 52 White BJ, Berg DJ, Kan JY, Marino RA, Itti L, Munoz DP. Superior colliculus neurons encode a visual saliency map during free viewing of natural dynamic video. *Nat Commun* 2017; 8: 14263.
- 53 Basso MA, Wurtz RH. Neuronal activity in substantia nigra pars reticulata during target selection. *J Neurosci* 2002; 22(5): 1883–1894.
- 54 Asplund CL, Todd JJ, Snyder AP, Marois R. A central role for the lateral prefrontal cortex in goal-directed and stimulus-driven attention. *Nat Neurosci* 2010; 13(4): 507–512.
- 55 Shipp S. The brain circuitry of attention. *Trends Cogn Sci* 2004; 8: 223–230.
- 56 Bogler C, Bode S, Haynes J. Decoding successive computational stages of saliency processing. *Curr Biol* 2011; 21(19): 1667–1671.
- 57 Gottlieb JP, Kusunoki M, Goldberg ME. The representation of visual salience in monkey parietal cortex. *Nature* 1998; 391: 481–484.
- 58 Mazer JA, Gallant JL. Goal-related activity in V4 during free viewing visual search: Evidence for a ventral stream visual salience map. *Neuron* 2003; 40: 1241–1250.
- 59 Serences JT, Yantis S. Spatially selective representations of voluntary and stimulus-driven attentional priority in human occipital, parietal, and frontal cortex. *Cereb Cortex* 2007; 17: 284–293.
- 60 Thompson KG, Bichot NP. A visual salience map in the primate frontal eye field. *Prog Brain Res* 2005; 147: 251–262.
- 61 Katsuki F, Constantinidis C. Early involvement of prefrontal cortex in visual bottom-up attention. *Nat Neurosci* 2012; 15(8): 1160–1166.
- 62 Allman J, Miezin F, McGuinness E. Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons. *Annu Rev Neurosci* 1985; 8: 407–430.
- 63 Gilbert CD, Wiesel TN. Clustered intrinsic connections in cat visual cortex. *J Neurosci* 1983; 3: 1116–1133.
- 64 Zhang X, Zhaoping L, Zhou T, Fang F. Neural activities in V1 create a bottom-up saliency map. *Neuron* 2012; 73: 183–192.
- 65 Enns JT, Di Lollo V. What's new in visual masking? *Trends Cogn Sci* 2000; 4(9): 345–352.
- 66 Chen C, Zhang X, Wang Y, Zhou T, Fang F. Neural activities in V1 creates the bottom-up saliency map of natural scenes. *Exp Brain Res* 2016; 234(6): 1769–1780.
- 67 Maunsell JH, Treue S. Feature-based attention in visual cortex. *Trends Neurosci* 2006; 29: 317–322.
- 68 Treue S, Martinez-Trujillo JC. Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature* 1999; 399: 575–579.
- 69 Boynton GM. Attention and visual perception. *Curr Opin Neurobiol* 2005; 15: 465–469.
- 70 Liu T, Larsson J, Carrasco M. Feature-based attention modulates orientation selective responses in human visual cortex. *Neuron* 2007; 55: 313–323.
- 71 Melcher D, Papathomas TV, Vidnyánszky Z. Implicit attentional selection of bound visual features. *Neuron* 2005; 46: 723–729.
- 72 Treue S, Maunsell JH. Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature* 1996; 382: 539–541.

- 73 O'Craven KM, Rosen BR, Kwong KK, Treisman A, Savoy RL. Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST. *Neuron* 1997; 18: 591–598.
- 74 Müller MM, Andersen S, Trujillo NJ, Valdes-Sosa P, Malinowski P, Hillyard SA. Feature-selective attention enhances color signals in early visual areas of the human brain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2006; 103: 14250–14254.
- 75 Zhang W, Luck SJ. Feature-based attention modulates feed-forward visual processing. *Nat Neurosci* 2009; 12: 24–25.
- 76 Bondarenko R, Boehler CN, Stoppel CM, Heinze HJ, Schoenfeld MA, Hopf JM. Separable mechanisms underlying global feature-based attention. *J Neurosci* 2012; 32: 15284–15295.
- 77 Serences JT, Boynton GM. Feature-based attentional modulations in the absence of direct visual stimulation. *Neuron* 2007; 55: 301–312.
- 78 Saenz M, Buracas GT, Boynton GM. Global effects of feature-based attention in human visual cortex. *Nat Neurosci* 2002; 5: 631–632.
- 79 Zhou H, Desimone R. Feature-based attention in the frontal eye field and area V4 during visual search. *Neuron* 2011; 70: 1205–1217.
- 80 Jehee JF, Brady DK, Tong F. Attention improves encoding of task-relevant features in the human visual cortex. *J Neurosci* 2011; 31: 8210–8219.
- 81 Störmer VS, Alvarez GA. Feature-based attention elicits surround suppression in feature space. *Curr Biol* 2014; 24: 1985–1988.
- 82 Martinez-Trujillo JC, Treue S. Feature-based attention increases the selectivity of population responses in primate visual cortex. *Curr Biol* 2004; 14: 744–751.
- 83 Bichot NP, Heard MT, DeGennaro EM, Desimone R. A source for feature-based attention in the prefrontal cortex. *Neuron* 2015; 88: 832–844.
- 84 Ibos G, Freedman DJ. Dynamic integration of task-relevant visual features in posterior parietal cortex. *Neuron* 2014; 83: 1468–1480.
- 85 Ibos G, Freedman DJ. Interaction between spatial and feature attention in posteriorparietal cortex. *Neuron* 2016; 91: 931–943.
- 86 Liu T, Slotnick SD, Serences JT, Yantis S. Cortical mechanisms of feature-based attentional control. *Cereb Cortex* 2003; 13: 1334–1343.
- 87 Liu T, Hospadaruk L, Zhu DC, Gardner JL. Feature-specific attentional priority signals in human cortex. *J Neurosci* 2011; 31: 4484–4495.
- 88 Zhang X, Mlynaryk N, Ahmed S, Japee S, Ungerleider LG. The role of inferior frontal junction in controlling the spatially global effect of feature-based attention in human visual areas. *PLoS Biol* 2018; 16(6): e2005399.
- 89 Kanai R, Tsuchiya N, Verstraten FA. The scope and limits of top-down attention in unconscious visual processing. *Curr Biol* 2006; 16: 2332–2336.
- 90 Tsuchiya N, Koch C. Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nat Neurosci* 2005; 8(8): 1096–1101.
- 91 Fang F, He S. Cortical responses to invisible objects in the human dorsal and ventral pathways. *Nat Neurosci* 2005; 8(10): 1380–1385.
- 92 Schmidt F, Schmidt T. Feature-based attention to unconscious shapes and colors. *Atten Percept Psychophys* 2010; 72(6): 1480–1494.
- 93 Scholl BJ. Objects and attention: the state of the art. *Cognition* 2001; 80: 1–46.
- 94 Chen Z. Object-based attention: a tutorial review. *Atten Percept Psychophys* 2012; 74: 784–802.
- 95 Zhang X, Qiu J, Zhang Y, Han S, Fang F. Misbinding of color and motion in human visual cortex. *Curr Biol* 2014; 24(12): 1354–1360.
- 96 Duncan J. Selective attention and the organization of visual information. *J Exp Psychol General* 1984; 113(4): 501–517.
- 97 Egly R, Driver J, Rafal RD. Shifting visual attention between objects and locations: evidence from normal and parietal lesion subjects. *J Exp Psychol Gen* 1994; 123: 161–177.
- 98 Eriksen BA, Eriksen CW. Effects of noise letters upon the identification of target letter in a nonsearch task. *Percept Psychophys* 1974; 16: 143–149.
- 99 Kramer AF, Tham MP, Yeh YY. Movement and focused attention: A failure to replicate. *Percept Psychophys* 1991; 50: 537–546.
- 100 O'Craven KM, Downing PE, Kanwisher N. fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature* 1999; 401: 584–587.
- 101 Baldauf D, Desimone R. Neural mechanisms of object-based attention. *Science* 2014; 344: 424–427.
- 102 Zhang X, Mlynaryk N, Japee S, Ungerleider LG. Attentional selection of multiple objects in the human visual system. *NeuroImage* 2017; 163: 231–243.
- 103 Shomstein S, Behrmann M. Cortical systems mediating visual attention to both objects and spatial locations. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2006; 103: 11387–11392.
- 104 Zhang X, Fang F. Object-based attention guided by an invisible object. *Exp Brain Res* 2012; 223(3): 397–404.
- 105 Chou WL, Yeh SL. Object-based attention occurs regardless of object awareness. *Psychon Bull Rev* 2012; 19(2): 225–231.
- 106 Norman LJ, Heywood CA, Kentridge RW. Object-based attention without awareness. *Psychol Sci* 2013; 24(6): 836–

- 843.
- 107 Mole C. Attention to unseen objects. *J Conscious Stud* 2014; 21(11–12): 41–56.
- 108 Norman LJ, Heywood CA, Kentridge RW. Exogenous attention to unseen objects? *Conscious Cogn* 2015; 35: 319–329.
- 109 Astle DE, Nobre AC, Scerif G. Subliminally presented and stored objects capture spatial attention. *J Neurosci* 2010; 30(10): 3567–3571.
- 110 Cohen MA, Cavanagh P, Chun MM, Nakayama K. The attentional requirements of consciousness. *Trends Cogn Sci* 2012; 16: 411–417.
- 111 Cohen MA, Dennett DC. Consciousness cannot be separated from function. *Trends Cogn Sci* 2011; 15: 358–364.
- 112 Koch C, Tsuchiya N. Attention and consciousness: two distinct brain processes. *Trends Cogn Sci* 2007; 11: 16–22.
- 113 Koch C, Tsuchiya N. Attention and consciousness: related yet different. *Trends Cogn Sci* 2012; 16: 103–105.
- 114 Saalmann YB, Kastner S. Cognitive and perceptual functions of the visual thalamus. *Neuron* 2011; 71(2): 209–223.
- 115 Snow JC, Allen HA, Rafal RD, Humphreys GW. Impaired attentional selection following lesions to human pulvinar: evidence for homology between human and monkey. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2009; 106(10): 4054–4059.
- 116 Karnath HO, Himmelbach M, Rorden C. The subcortical anatomy of human spatial neglect: putamen, caudate nucleus and pulvinar. *Brain* 2002; 125(2): 350–360.
- 117 Schneider KA. Subcortical mechanisms of feature-based attention. *J Neurosci* 2011; 31(23): 8643–8653.
- 118 Fischer J, Whitney D. Attention gates visual coding in the human pulvinar. *Nat Commun* 2012; 3: 1051.
- 119 Saalmann YB, Pinsk MA, Wang L, Li X, Kastner S. The pulvinar regulates information transmission between cortical areas based on attention demands. *Science* 2012; 337(6095): 753–756.
- 120 Zénon A, Krauzlis RJ. Attention deficits without cortical neuronal deficits. *Nature* 2012; 489(7416): 434–437.