■】生物化学与生物物理进展 Progress in Biochemistry and Biophysics 2023,50(1):100~108

www.pibb.ac.cn

视觉注意与神经振荡*

张 超1) 吴建峰1,2,3)** 王力涵1,2,3)**

(1)山东中医药大学眼科与视光医学院,济南 250014; 2)山东中医药大学附属眼科医院,济南 250002; 3) 山东省眼病防治研究院,山东省中西医结合眼病防治重点实验室,山东省眼视光与青少年视力低下防控临床医学研究中心, 山东省视觉智能工程技术研究中心,山东省儿童青少年健康与近视防控研究院,济南250002)

摘要 人脑每时每刻都要接收大量视觉信息,由于人脑加工信息的能力有限,所以在较大视野内将注意分配给相关信息, 同时抑制引起注意分散的不相关信息,对执行目标导向的行为至关重要。这种对视觉信息的选择性和主动性加工以适应当 前目标的过程被称作视觉注意(visual attention),且视觉注意可分为自上而下的注意与自下而上的注意两种不同功能。由于 来自大脑电信号的神经振荡活动在认知加工中发挥重要作用,已有研究综述了视觉注意与神经振荡(neural oscillation)的 密切关系,但并未涉及不同的注意功能与神经振荡的关系。本文系统性调查了不同注意功能与神经振荡的关系,发现额-顶 区域的 theta 频带振荡活动反映了自上而下的认知控制,而后部脑区的 theta 振荡与自下而上的注意相关。顶-枕区域 alpha 振 荡的偏侧化有助于注意分配,而alpha频带的大规模同步促成了注意对视皮层自上而下的影响。Beta振荡介导了自上而下的 信息与自下而上的信息之间的互动、作为信息载体促进了视觉信息处理。Gamma振荡则可能与自上而下和自下而上的注意 间整合相关。本文就视觉注意功能与神经振荡关系的研究现状展开综述,旨在揭示不同的神经振荡活动在特定的视觉注意 功能中的作用。

关键词 视觉注意,神经振荡,注意相关脑网络 中图分类号 R338.2

在任何时候,环境呈现的视觉信息都远超过人 们可以有效处理的范围。视觉注意是人类最基本的 认知功能之一,可使人们通过选择与正在进行的行 为相关的视觉信息与环境互动^[1]。根据注意选择 信息进行加工的影响因素不同,可以将视觉注意进 一步分类:一种是自下而上的注意,主要受外部刺 激因素(如刺激的特异性和刺激的凸显程度)的影 响,具有不由自主的、自动的性质;另一种是自上 而下的注意,主要受内部目标定向因素(如当前的 目标、已有知识和期待)的影响,具有主动控制的 性质^[2]。研究视觉注意的神经机制,不仅要找出 参与脑区,还需确定相关区域间信息流动的时域微 结构。相比基于脑血流变化的神经成像方式,如正 电子放射断层造影术 (positron emission tomography, PET)、功能性磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI) 和功能近红外光谱 (functional near infrared spectroscopy, fNIRS), 通 过脑电图 (electroencephalograph, EEG) 和脑磁图 DOI: 10.16476/j.pibb.2021.0395

(magnetoencephalogram, MEG) 分别记录的由同 步神经细胞活动产生的电场和磁场可以获得有关神 经激活模式时间结构的精确信息。越来越多的证据 表明,作为大脑神经电场和磁场活动的主要形式, 节律性的神经振荡在大脑功能活动中发挥着关键作 用。这些节律活动根据其功率变化被划分为不同的 频带(如 delta、theta、alpha、beta 以及 gamma 频 带等),分别与特定的认知过程相关[3]。

已有研究综述了视觉注意与神经振荡的密切关 系,但并未涉及不同的注意功能(如自上而下和自

吴建峰 E-mail: wujianfengrun@126.com

收稿日期: 2021-12-22, 接受日期: 2022-05-07

^{*}国家重点研发计划(2019YFC1710200, 2019YFC1710204),国 家自然科学基金(82074498)和山东省中西医结合专病防治项目 一青少年视力低下防治(YXH2019ZXY001)资助。

^{**} 诵讯联系人。

Tel: 0531-58859696

王力涵 E-mail: lhwang20@outlook.com

振荡活动在特定的视觉注意功能中的作 用(图1)。



 Fig. 1 The roles and functions of various neural oscillations in visual attention

 图1 各个频带神经振荡活动在视觉注意中的作用与功能

1 节律性的神经振荡

人类所有认知活动都受到大脑中枢神经系统的 调控,其核心组织为大量神经元集群构成的大脑皮 层。大脑皮层内神经元组成的神经集群以事件相关 神经振荡的形式协同发挥作用,在视觉信息输入 时,它们会表现出特定、有节律性的放电模式。在 视觉注意过程中,各频带的神经振荡活动都蕴含着 丰富的功能信息^[4]。与视觉相关脑区间存在着神 经振荡的相位同步,而神经元群的相位同步可以促 进不同脑区之间的信息交流。同时,单个脑区特定 频带的振荡往往不是单独发挥作用,而是与其他频 带的振荡活动相互作用从而产生特定功能。

2 Theta频带(≈3~8 Hz)振荡活动与视觉 注意的关系

2.1 额-顶theta频带活动反映了自上而下的认知 控制

视觉注意中 theta 频带振荡活动的研究表明, 视觉注意引起额叶或额-顶 theta 频带同步性增 强^[5]。Theta 频带活动的功率增加主要出现在额叶 区域,如在跨通道注意任务中,对视觉特征的注意 诱发了中额叶区域 theta 频带试次间相位相干 (inter-trial coherence, ITC)和功率增加。此外, 这一中额叶 theta 频带振荡活动与感觉运动皮层以 及额-顶网络(fronto-parietal network, FPN)的血 氧浓度依赖性 (blood oxygen level-dependent, BOLD)活动正相关^[6]。而对注意任务中的FPN theta 频带相位相干的分析发现,相对于非视觉空 间注意任务,右侧 FPN 更多地参与了视觉空间注 意任务的准备阶段及任务中的认知加工阶段[7]。 在健康成人执行视觉任务时对其左或右背外侧前额 叶 (dorsolateral prefrontal cortex, DLPFC) 实施高 精度经颅直流电刺激(high-definition transcranial direct-current stimulation, HD-tDCS), 进一步证实 了 theta 频带功能网络的右偏侧化。与右侧 DLPFC 相比,对被试左侧 DLPFC 实施刺激可增强右侧前 额叶-视皮层功能网络连接性,且该连接性的增加 与注意任务的反应时降低正相关^[8]。即使在持续 的视空间注意状态下,视觉检测任务的行为表现仍 随着额-顶 theta 频带相位的动态变化而变化^[9]。由 于已有神经成像研究表明,大脑 FPN 主要参与认 知控制过程[10-11],因此注意任务中额-顶区域的 theta 频带活动可能反映了自上而下的认知控制, 且这一过程调节着外显行为。

2.2 后部theta频带活动反映了自下而上的注意

除额-顶区域外,视皮层也存在注意相关的 theta频带振荡活动^[12-14]。恒河猴执行视觉任务时 诱发的theta频带振荡活动选择性地存在于任务中 视觉刺激所驱动的V1和V2区。这一theta频带活 动在空间上与任务中的视觉刺激诱发的gamma频 带活动共存,且gamma频带活动的功率受theta频 带活动相位的调节。更重要的是,相较于未受注意 时,视觉刺激受注意时在V1区诱发的theta频带活 动强度及其对gamma频带活动的调节均减弱^[15]。 这一结果表明,枕叶区域theta频带活动的注意效 应与额叶区域theta频带的效应相反,即未受注意 的视觉刺激在枕叶诱发的theta频带活动强于受注 意刺激。此外,在后顶叶(posterior parietal cortex, PPC)区域也发现了视空间注意相关的 theta频带活动。当大鼠执行根据提示寻找出口以 获得奖励的视空间注意任务时,PPC区域部分神经 元随着靶刺激的出现改变其发放率,反映了自下而 上注意相关的神经机制^[16]。

综上所述,后部脑区的theta频带活动与自下 而上的视觉注意有关,而受注意刺激相较于未受注 意刺激较弱的theta频率活动,反映了受注意状态 下较连续的(非节律性的)刺激信息加工从而有助 于利用行为最相关的信息。

3 Alpha频带(≈8~14 Hz)振荡活动与视觉 注意的关系

Alpha频带振荡的幅值在被试睁眼以及视觉刺激出现时降低,在其闭眼时升高。因此alpha频带振荡通常被认为反映了空闲状态或者对任务无关皮层区域的抑制^[17-18]。然而,最近关于alpha频带振荡活动的研究结果表明,alpha频带活动受注意调节,且在注意的神经机制中起更加直接和积极的作用^[19-22]。

3.1 顶-枕alpha偏侧化有助于注意分配

在已有视觉注意相关 alpha 振荡活动的研究中, 发现与未受注意侧相比,受注意侧枕叶区域 alpha 频带功率更高^[23-24]。Händel等^[25]不仅证实了视觉 注意任务中受注意侧的枕叶区域 alpha 功率更高, 还发现 alpha 振荡活动的偏侧化程度与未受注意侧、 而不是受注意侧的表现相关(alpha 偏侧化明显的 被试在未受注意侧的表现更差)。同样地,隐蔽注 意转移的研究证实,与无转移相比,隐蔽的视空间 注意转移引起注意同侧顶叶 alpha 功率增强,而注 意对侧顶叶 alpha 功率与无转移条件无差别^[26]。 Gould等^[27]给被试提供针对靶刺激位置有效性水 平不同的视觉提示,在提示-刺激期引起了顶-枕区 域 alpha 活动的分级偏侧化,反映了 alpha 频带活动 偏侧化的分级变化与自发注意空间分配的分级变化

相关。有研究通过EEG-fMRI同步采集技术考察了 枕叶 alpha 频带活动与注意相关脑网络 BOLD 活动 间的关系,进一步证实了 alpha 频带活动在注意分 配中的作用。Zumer等^[28]发现,受试者在执行视 空间任务过程中,受注意对象对侧枕叶区域 alpha 功率的减小可以预测位于腹侧视觉通路下游的对象 选择脑区(用于表征受注意对象)的BOLD信号升 高,表明 alpha 频带活动参与了从视皮层到腹侧视 觉通路的信息选通。此外,未受注意对象同侧枕叶 的 alpha 频带功率与背侧注意网络中的 BOLD 信号 相关。Liu等^[29]研究了在预期性视空间注意期间 单试次枕叶alpha功率与额-顶区域BOLD活动间的 关系,发现顶内沟 (intraparietal sulcus, IPS) 和 左额中回的 BOLD 活动与枕叶 alpha 功率呈负相 关。更重要的是, IPS 与受注意对侧脑区 alpha 的 负相关性更强。此外,提示诱发的 alpha 偏侧化程 度与背侧前扣带回皮层 (anterior cingulate cortex, ACC)和DLPFC的BOLD活动正相关,表明了注 意的执行控制对alpha偏侧化的影响。这一系列研 究表明,视觉注意通过提高受注意同侧顶叶或枕叶 alpha频带功率来抑制无关信息的加工^[30-31],同时 可能减小了受注意对侧枕叶alpha频带功率来促进 注意信息的加工,从而实现注意分配。顶-枕 alpha 频带活动的偏侧化被认为反映了视觉注意过程中局 部alpha活动对任务无关信息的抑制,然而,越来 越多的研究证实额叶等注意相关皮层区域参与控制 了区域注意相关的 alpha 活动, 意味着 alpha 可能还 参与协调了注意相关皮层和视觉皮层间的神经 处理^[32]。

3.2 Alpha频带振荡活动促成了注意对视皮层自上 而下的影响

可直接作用于头皮并能改变受刺激区域特定频带活动强度的经颅交流电刺激(transcranial alternating current stimulation, tACS)或经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS),为验证 alpha振荡在视觉注意中更直接的积极作用提供了重要的技术手段。有研究在被试执行4项不同的持续视觉注意任务期间时,对其双侧顶-枕叶皮层施加可选择性增强 alpha频带功率的10 Hz-tACS,发现10 Hz-tACS可以减弱其中两项任务的表现随时间推移而恶化的程度,而假tACS和50 Hz-tACS均未能阻止行为表现的恶化^[33]。此外,对被试左侧顶叶皮层施加10 Hz-tACS,可改善其在执行自上而下的注意任务时对左侧视觉刺激的表现,但在

自下而上的注意任务及检测任务中均未观察到这一 效应^[34]。Sauseng等^[35]对被试右侧额叶眼区 (frontal eye field, FEF) 或对照位置施加可引起受 刺激位置兴奋性降低的低速(1 Hz)重复 TMS (rTMS),随后要求被试执行需要将注意转移至左 或右侧视野的空间提示任务。对照位置接受rTMS 的被试,其执行任务时在其后部脑区可观察到预期 的与注意有关的同侧 alpha 增加/对侧 alpha 减少的 模式,且(尤其是右侧)FEF和后部脑区间有明显 的 alpha 频带耦合。然而,当右侧 FEF 接受 rTMS 后,视空间注意相关的 alpha 频带活动减弱,更重 要的是,施加在右侧FEF的TMS对额-顶alpha频 带耦合的影响预测了rTMS 对反应时的影响。除 tACS和TMS研究外,对刺激预期性注意的研究也 为alpha活动在视觉注意中的积极作用提供了证据。 Mo等^[36]分析了猕猴执行多通道选择性注意任务 时视皮层颞下区域(infratemporal cortex, IT)的 局部场电位 (local field potential, LFP), 发现在视 觉刺激出现前,相较于视觉未受注意(听觉注意) 时,对视觉输入的注意增加了 IT 中持续的 alpha 频 带功率。此外,单试次分析发现刺激前alpha功率 越大预示着刺激诱发的反应(由诱发的 LFP gamma功率测量)越强。除此之外,Lobier等^[37] 在被试的预期性视空间注意期间,不仅观察到视皮 层局部低 alpha 幅值的偏侧化抑制,还发现了将额 叶和顶叶注意系统彼此相连并与视觉系统相连的高 alpha频带(10~14 Hz)相位同步的增强。尽管视 觉系统内部的高 alpha 频带连接与低 alpha (6~ 9Hz)振幅抑制类似,根据受注意方向而偏侧化, 但视觉和注意系统间的高 alpha 同步与 alpha 幅值抑 制表现出不同的偏侧化模式和皮层组织。更重要的 是,高alpha相位同步强度与低alpha振幅抑制和注 意任务表现的改善相关。通过源成像技术克服 MEG较低的空间分辨率, Doesburg等^[38]不仅发现 对视空间一侧的注意引发了楔叶区域alpha功率的 偏侧化,还发现 alpha 的功率变化与同时间区间内 从前部到后部的alpha频带有向网络偏侧化有关, 这一前-后有向网络包括参与注意控制的各种脑区 (如前扣带皮层、左额中下回、左颞上回、右脑岛 和下顶叶)以及早期视觉区。

这些研究表明,顶-枕 alpha 偏侧化有助于注意 分配。而视觉注意自上而下的控制与 alpha 频带的 大规模同步相关,且这一同步连接了与注意功能相 关的皮层区域以及注意区域与视觉区域。因此, alpha频带相位同步可能协调并调节了跨FPN 和视 觉系统的神经加工,从而实现对低 alpha频带幅度 的注意调制。

4 Beta频带(≈13~40 Hz)振荡活动与视觉 注意的关系

视觉注意期间,在视觉系统中的丘脑区域如背 外侧膝状体核(lateral geniculate nucleus, LGN)、 后外侧核-枕核复合体(lateral posterior and pulvinar complex, LP-P)和皮层区域(V1、V2以 及大脑侧裂上皮层的各个部分)出现了beta频带振 荡活动的增强,表明beta频带活动在视觉注意过程 起重要作用^[39]。

4.1 枕区beta振荡活动介导自上而下的信息(如 受注意的位置)与自下而上的信息之间的互动

Wróbel 等^[40] 开展了一系列研究探索视觉注意 中beta频带活动的作用。他们用一组长期植入猫视 皮层(V1和V2)、LGN和LP-P的电极来记录 LFP,发现在猫的皮层-膝状体反馈有具有内置的 增强机制,在beta频带附近运行并激活丘脑细胞, 从而降低了视觉信息传输的阈值。此外, 增强的 beta活动仅在注意集中期间沿着这条反馈途径传 播,并扩散至包括LP-P和较高层级的皮层区域在 内的视觉中心。他们之后的一项研究^[41]在集中视 觉和听觉注意的情况下,测量了在猫丘脑(即 LGN或丘脑网状核)和中央视野(距中央区域5° 以内)的皮层表征中记录的beta信号之间的耦合。 结果表明,视觉注意中丘脑与V1区 beta 信号的振 幅包络之间的相关性比听觉注意中约强2倍。此 外,与响应正确的视觉试次相比,响应错误的试次 计算得到的包络相关值更低。Wróbel 及其同事的 研究中也发现了视觉注意期间beta频带活动的增 强。Gola等^[42]发现,在空间辨别任务中,被试正 确反应前有枕叶beta活动的增加,错误反应前则没 有该活动。同样地, Irrmischer等^[43]发现,在执行 视觉注意任务期间, 枕叶beta频带振荡活动的功率 增加及其时间复杂度的降低与反应时降低相关。皮 层-丘脑回路中的beta活动作为视觉注意的载体, 增加了传入视觉信息流到皮层的增益。由于LP-P 处于控制视觉信息处理中的自下而上信息流和自上 而下信息流的关键位置,这一beta活动可能介导了 自上而下的信息(如受注意的位置)与自下而上的 信息之间的互动。

4.2 刺激预期期间beta频带活动有助于视觉信息的处理

Basile等^[44]发现,在预期性视觉注意任务中, 被试顶-枕叶的beta振荡活动功率明显增加。同样 地,Kamiński等^[45]发现,在预期性视觉注意中, 随着被试对目标的警觉性提高, 枕叶 beta 振荡活动 功率增强且反应时减少。另外,在一项被试执行空 间线索辨别任务的 MEG 实验中, Siegel 等^[46] 发 现,在刺激前,前额叶和顶叶的beta振荡活动受到 注意抑制,而V1/V2区beta振荡活动未被抑制;在 刺激呈现后, V1/V2区 beta 振荡活动功率明显增 强,而前额叶和顶叶的beta振荡活动被抑制。这表 明,初级视皮层的beta振荡活动有助于参与视觉刺 激的处理。此外,视觉皮层的beta振荡活动 LFP 相 移受到视觉空间注意的调节。Mock等^[47]发现猕 猴执行隐蔽地视觉空间注意任务时, 与将注意转移 到神经元感受野外相比,将注意转移到神经元感受 野内诱发的beta振荡LFP相移更大,且注意诱发的 beta 振荡 LFP 相移幅度与反应时呈负相关。

视觉信息加工期间,丘脑区域的beta频带活动 可能介导了自上而下的信息与自下而上的信息之间 的互动,而刺激预期期间的beta活动增强有助于视 觉信息的处理。

5 Gamma频带(≈30~100 Hz)振荡活动与 视觉注意的关系

Gamma频带同步与神经元通信有关,并在视觉皮层受刺激特性和随意定向注意的调节^[48]。

5.1 自上而下的注意增强了gamma频带同步性

在 Green 等^[49] 记录被试执行选择性视觉空间 注意任务时顶-枕区 EEG 的实验中,提示被试者关 注某一侧屏幕上出现的视觉刺激。结果显示,提示 线索将注意转到屏幕某一侧时,受注意对侧诱发的 gamma 频带(35~51 Hz)振荡活动功率增强。 Rouhinen 等^[50]发现,随着注意负载增大,额-顶和 视皮层的 gamma 振荡活动振幅增强,且 gamma 频 带振幅与注意负载增强呈正相关。此外,自上而下 的空间注意增强 V1 的高频(60~90 Hz)gamma 振 荡活动同步性^[51]。光栅刺激在 V1诱发了外侧视皮 层 30~70 Hz 的低 gamma 频带和位于内侧视皮层 60~90 Hz 的高 gamma 频带的同步;而将空间注意 转移到光栅上时仅增加了内侧视皮层高 gamma 振

5.2 Gamma频带的区域特异性

Gamma 振荡活动出现在 V1 和 V4, 且作用不 同。Fries等^[52]发现,视觉注意诱发了猕猴V4区 gamma频带 LFP 功率和场电位相干性(spike field coherence, SFC)的增加。而在 Chalk 等^[53]记录 猕猴执行视觉注意任务时 V1 区 LFP 和 SFC 实验中 发现,将注意转移到神经元感受野内的视觉刺激 时, V1区 gamma 频带 LFP 功率和 SFC 降低。此 外, Bosman 等^[54] 在动物身上发现选择性空间注意 增强了V1、V4区gamma振荡同步性,V1比V4区 gamma频带出现早且峰值高。进一步对人类的研 究^[55]发现,无论是在V1/V2区还是在V4区,相 比于未受注意侧光栅刺激,受注意侧光栅刺激诱发 的gamma频带振幅更高。人脑V1/V2区频带峰值 虽出现得早但没有增加。上述结果说明,无论是在 V1/V2区还是在层级较高的V4区,gamma振荡活 动都受到空间注意的调节而表现出差异。

此外,注意以不同方式影响梭状回和外侧枕叶 gamma振荡活动。Tallon-Baudry等^[56]发现,任务 期间的注意诱发了梭状回 gamma振荡功率增强。 反之,尽管刺激出现前注意诱发了外侧枕叶 gamma功率增强,在刺激期,受注意刺激诱发的 外侧枕叶 gamma振荡功率低于未受注意刺激。对 注意相关的 gamma振荡动的研究还聚焦在额叶 区域,Bueno-Junior等^[57]发现在每日给药(尼古 丁)后,注意诱发的大鼠前额叶低频振荡(theta 和beta)功率降低,gamma振荡功率反而增强;在 一组大鼠中重复给药,注意诱发的gamma振荡持 续存在,且任务准确率提高,与此同时低频振荡 (theta 和beta)被抑制。这表明视觉注意的改善可 能是通过 gamma振荡活动来实现的,gamma振荡 起到了促进认知加工的作用。

视觉注意过程中高级视皮层的 gamma 频带活动增强,可能反映了对自上而下输入的处理,而其他区域的 gamma 活动可能是与自下而上和自上而下因素的具体整合有关。

6 视觉注意过程中不同频带振荡间的相互 作用

在整个大脑区域可以观察到一个基本现象,频 率较低的神经振荡活动调节频率较高的振荡活动强 度,即跨频耦合(cross-frequency coupling, CFC)^[58-60]。CFC包括相位-幅值耦合(phaseamplitude coupling, PAC)、相位-相位耦合 (phase-phase coupling, PPC)以及幅值-幅值耦合 (amplitude-amplitude coupling, AAC)3种形式。 在某些情况下,视觉注意可能引起神经细胞去同步 化,从而使它们能够携带不同信息。在其他情况 下,注意可能引起大量神经元激活以最大化它们的 影响。这两种不同的功能可能是通过跨频率耦合在 大脑中组织的,通过整合不同频率的神经振荡活 动,CFC使神经信息能够在两个不同时间尺度上有 效地进行交流。

Alpha与gamma振荡活动间存在CFC。视觉注 意过程中的顶叶 alpha 频带能够干扰 V1 区 alphagamma 频带 PAC,从而传递注意相关信息。 Pascucci 等^[61] 通过光谱格兰杰因果关系(spectral granger causality, SGC)和PAC分析了被试在执行 视觉选择性注意任务时V1与顶叶的EEG,研究结 果显示,受注意侧刺激使V1的gamma振荡活动功 率迅速增强;未受注意侧刺激使顶叶的 alpha 振荡 活动功率增强;顶叶的alpha振荡活动通过破坏V1 区 alpha-gamma 频带 PAC, 使 gamma 振荡活动的流 出量减少。在Pagnotta等^[62]记录被试执行基于特 征的选择性视觉注意任务的EEG实验中,发现在 刺激出现前,注意诱发的左侧前额叶皮质和枕-颞 区 beta 振荡活动功率增强;在刺激呈现后,注意诱 发的额-顶叶 alpha 振荡活动功率降低, 枕-颞区 gamma 振荡活动功率增强, 且 V1、V2 和 V5 区 alpha-gamma PAC 增加。

Beta 与 gamma 振 荡 活 动 间 存 在 CFC。 Richter^[63]等分析了猕猴在执行视觉选择性注意任 务时V1、V4和顶叶区7a之间的SGC,发现选择性 注意使7a-V1 beta振荡活动和V1-V4 gamma振荡活 动的峰值增加;注意诱发的7a-V1之间的beta振荡 活动增强了V1-V4之间 gamma振荡活动,这种增 强在空间上是特定的,当beta振荡活动先于gamma 振荡活动0.1 s时最大。

7 总结与展望

本文对不同频率范围的神经振荡活动在视觉注 意中的潜在作用进行了概述。一致的证据表明, theta、alpha、beta以及gamma频带活动参与了视 觉注意并起到不同的作用。首先,额叶区域及FPN 的theta振荡被认为反映了视觉注意中自上而下的 认知控制,而位于后部脑区(包括PPC和视皮层) 的theta振荡反映了自下而上的注意。其次,顶-枕 区域 alpha振荡的偏侧化有助于实现注意分配,而 alpha频带相位同步将额叶注意系统与视觉系统联 系起来,促成了注意对视皮层自上而下的影响。此 外,beta振荡则出现在多个视觉中心,在视觉注意 过程中介导了自上而下的信息与自下而上的信息之 间的互动,作为信息载体促进了视觉信息处理。最 后,更高级视皮层区域中的gamma频带活动反映 了对自上而下输入的处理,而gamma活动功能的 区域特异性可能反映了背侧与腹侧注意网络的动态 交互以促进视觉注意的加工。此外,这些振荡活动 并非是独立运做的,它们可以通过CFC在不同的 时间尺度上相互作用。

相比于基于时频分析技术的神经振荡研究,事 件相关电位(event related potential, ERP)技术更 广泛用于研究视觉注意的电生理相关,如大量ERP 文献表明空间注意影响视觉反应的C1、P1和N1成 分^[64-65]。未经滤波的ERP信号反映了高时间精度 的连续刺激信息加工过程,可用于检验注意调控是 否影响早期感知过程(如反应时的差异)^[66]。此 外,时频分析存在一系列方法学问题,如与源定位 和体积传导相关的不确定性以及应用特定时频分析 程序时所依据的复杂假设^[67]。因此,揭示视觉注 意的电生理相关应通过时频分析和ERP方法的协 调应用来实现。

本文提供了证据表明基于神经振荡的特定功能 网络(如额-顶theta频带功能网络)在视觉注意中 的功能专门化,但这些区域涉及了多种注意功能。 事实上,这些网络(或其子网络)的功能不仅包括 视觉注意和视觉运动协调,还包括其他形式的注意 和不同的功能,包括空间和语言工作记忆、数学理 解以及决策变量的表征^[68-70]。未来研究应确定什么 原因导致了这些区域功能的广泛性,并确定网络的 不同组成部分如何对注意的选择和控制做出贡献。

参考文献

- Li D, Zhao C, Guo J, *et al.* Visual working memory guides spatial attention: evidence from alpha oscillations and sustained potentials. Neuropsychologia, 2021, 151:107719
- [2] Katsuki F, Constantinidis C. Bottom-up and top-down attention: different processes and overlapping neural systems. Neuroscientist, 2014, 20(5): 509-521
- [3] Michail G, Senkowski D, Niedeggen M, et al. Memory load alters perception-related neural oscillations during Multisensory integration. J Neurosci, 2021, 41(7): 1505-1515
- [4] 许敏鹏,李榕,明东.选择性注意与节律性神经振荡关系综述. 生物医学工程学杂志,2019,36(2):320-324
 Xu M P, Li R, Ming D. Journal of Biomedical Engineering, 2019,

36(2): 320-324

- [5] McCusker M C, Wiesman A I, Schantell M D, et al. Multi-spectral oscillatory dynamics serving directed and divided attention. Neuroimage, 2020, 217: 116927
- [6] Wang W, Shivakumar V, Taraz L, *et al.* Coupling between theta oscillations and cognitive control network during cross-modal visual and auditory attention: supramodal vs modality-specific mechanisms. PLoS One, 2016, 11(7): e0158465
- [7] Park Y M, Park J, Baek J H, *et al.* Differences in theta coherence between spatial and nonspatial attention using intracranial electroencephalographic signals in humans. Hum Brain Mapp, 2019, 40(8): 2336-2346
- [8] Spooner R K, Eastman J A, Rezich M T, et al. High-definition transcranial direct current stimulation dissociates fronto-visual theta lateralization during visual selective attention. J Physiol, 2020, 598(5): 987-998
- [9] Helfrich R F, Fiebelkorn I C, Szczepanski S M, et al. Neural mechanisms of sustained attention are rhythmic. Neuron, 2018, 99(4):854-865
- [10] Wang M, Yu B, Luo C, *et al*. Evaluating the causal contribution of fronto-parietal cortices to the control of the bottom-up and topdown visual attention using fMRI-guided TMS. Cortex, 2020, 126: 200-212
- [11] Tang R, Etzel J A, Kizhner A, *et al.* Frontoparietal pattern similarity analyses of cognitive control in monozygotic twins. Neuroimage, 2021, 241: 118415
- [12] Rangel-Pacheco A, Lew B J, Schantell M D, et al. Altered frontooccipital connectivity during visual selective attention in regular cannabis users. Psychopharmacology, 2021, 238(5): 1351-1361
- [13] Tzagarakis C, West S, Pellizzer G. Neural encoding of the reliability of directional information during the preparation of targeted movements. Front Neurosci, 2021, 15: 679408
- [14] Han H B, Lee K E, Choi J H. Functional dissociation of θ oscillations in the frontal and visual cortices and their long-range network during sustained attention. eNeuro, 2019, 6(6): ENEURO.0248-19.2019
- [15] Spyropoulos G, Bosman C A, Fries P. A theta rhythm in macaque visual cortex and its attentional modulation. Proc Natl Acad Sci USA, 2018, 115(24): E5614-E5623
- [16] Yang F C, Jacobson T K, Burwell R D. Single neuron activity and theta modulation in the posterior parietal cortex in a visuospatial attention task. Hippocampus, 2017, 27(3): 263-273
- [17] Wu J, Zhou Q, Li J, et al. Decreased resting-state alpha-band activation and functional connectivity after sleep deprivation. Sci Rep, 2021, 11(1): 484
- [18] Poland E, Bhonsle A, Steinmann I, et al. Reduced alpha amplitudes predict perceptual suppression. Sci Rep, 2021, 11(1): 13040
- [19] Peylo C, Hilla Y, Sauseng P. Cause or consequence? Alpha oscillations in visuospatial attention. Trends Neurosci, 2021, 44(9):705-713
- [20] Mishra J, Lowenstein M, Campusano R, et al. Closed-loop neurofeedback of α synchrony during goal-directed Attention. J Neurosci, 2021, 41(26): 5699-5710
- [21] Magosso E, Ricci G, Ursino M. Alpha and theta mechanisms

operating in internal-external attention competition. J Integr Neurosci, 2021, **20**(1): 1-19

- [22] Coldea A, Morand S, Veniero D, et al. Parietal alpha tACS shows inconsistent effects on visuospatial attention. PLoS One, 2021, 16(8): e0255424
- [23] Kasten F H, Wendeln T, Stecher H I, *et al.* Hemisphere-specific, differential effects of lateralized, occipital-parietal α -versus γ -tACS on endogenous but not exogenous visual-spatial attention. Sci Rep, 2020, **10**(1): 12270
- [24] Foster J J, Awh E. The role of alpha oscillations in spatial attention: limited evidence for a suppression account. Curr Opin Psychol, 2019, 29: 34-40
- [25] Händel B F, Haarmeier T, Jensen O. Alpha oscillations correlate with the successful inhibition of unattended stimuli. J Cogn Neurosci, 2011, 23(9): 2494-2502
- [26] Cosmelli D, López V, Lachaux J P, et al. Shifting visual attention away from fixation is specifically associated with alpha band activity over ipsilateral parietal regions. Psychophysiology, 2011, 48(3): 312-322
- [27] Gould I C, Rushworth M F, Nobre A C. Indexing the graded allocation of visuospatial attention using anticipatory alpha oscillations. J Neurophysiol, 2011, 105(3): 1318-1326
- [28] Zumer J M, Scheeringa R, Schoffelen J M, et al. Occipital alpha activity during stimulus processing gates the information flow to object-selective cortex. PLoS Biol, 2014, 12(10): e1001965
- [29] Liu Y, Bengson J, Huang H, et al. Top-down modulation of neural activity in anticipatory visual attention: control mechanisms revealed by simultaneous EEG-fMRI. Cereb Cortex, 2016, 26(2): 517-529
- [30] Gonzalez-Rosa J J, Soto-Leon V, Real P, et al. Static magnetic field stimulation over the visual cortex increases alpha oscillations and slows visual search in humans. J Neurosci, 2015, 35(24): 9182-9193
- [31] Ricci S, Tatti E, Nelson A B, *et al.* Extended visual sequence learning leaves a local trace in the spontaneous EEG. Front Neurosci, 2021, 15: 707828
- [32] Marshall TR, O'Shea J, Jensen O, et al. Frontal eye fields control attentional modulation of alpha and gamma oscillations in contralateral occipitoparietal cortex. J Neurosci, 2015, 35(4): 1638-1647
- [33] Clayton M S, Yeung N, Kadosh R C. Electrical stimulation of alpha oscillations stabilizes performance on visual attention tasks. J Exp Psychol Gen, 2019, 148(2): 203-220
- [34] Schuhmann T, Kemmerer S K, Duecker F, et al. Left parietal tACS at alpha frequency induces a shift of visuospatial attention. PLoS One, 2019, 14(11): e0217729
- [35] Sauseng P, Freunberger R, Feldheim J F, et al. Right prefrontal TMS disrupts interregional anticipatory EEG alpha activity during shifting of visuospatial attention. Front Psychol, 2011, 2: 241
- [36] Mo J, Schroeder C E, Ding M. Attentional modulation of alpha oscillations in macaque inferotemporal cortex. J Neurosci, 2011, 31(3): 878-882
- [37] Lobier M, Palva J M, Palva S. High-alpha band synchronization across frontal, parietal and visual cortex mediates behavioral and

neuronal effects of visuospatial attention. Neuroimage, 2018, **165**: 222-237

- [38] Doesburg S M, Bedo N, Ward L M. Top-down alpha oscillatory network interactions during visuospatial attention orienting. Neuroimage, 2016, 132: 512-519
- [39] Engel A K, Fries P. Beta-band oscillations-signalling the status quo?. Curr Opin Neurobiol, 2010, 20(2): 156-165
- [40] Wróbel A. Beta activity: a carrier for visual attention. Acta Neurobiol Exp, 2000, 60(2): 247-260
- [41] Bekisz M, Wróbel A. Attention-dependent coupling between beta activities recorded in the cat's thalamic and cortical representations of the central visual field. Eur J Neurosci, 2003, 17(2): 421-426
- [42] Gola M, Magnuski M, Szumska I, et al. EEG beta band activity is related to attention and attentional deficits in the visual performance of elderly subjects. Int J Psychophysiol, 2013, 89(3): 334-341
- [43] Irrmischer M, Poil S S, Mansvelder H D, *et al.* Strong long-range temporal correlations of beta/gamma oscillations are associated with poor sustained visual attention performance. Eur J Neurosci, 2018, 48(8): 2674-2683
- [44] Basile L F, Anghinah R, Ribeiro P, *et al.* Interindividual variability in EEG correlates of attention and limits of functional mapping. Int J Psychophysiol, 2007, **65**(3): 238-251
- [45] Kamiński J, Brzezicka A, Gola M, et al. β band oscillations engagement in human alertness process. Int J Psychophysiol, 2012, 85(1): 125-128
- [46] Siegel M, Donner T H, Oostenveld R, et al. Neuronal synchronization along the dorsal visual pathway reflects the focus of spatial attention. Neuron, 2008, 60(4): 709-719
- [47] Mock V L, Luke K L, Hembrook-Short J R, et al. Phase shifts in high-beta-and low-gamma-band local field potentials predict the focus of visual spatial attention. J Neurophysiol, 2019, 121(3): 799-822
- [48] Doesburg S M, Roggeveen A B, Kitajo K, et al. Large-scale gamma-band phase synchronization and selective attention. Cereb Cortex, 2008, 18(2): 386-396
- [49] Green J J, Boehler C N, Roberts K C, et al. Cortical and subcortical coordination of visual spatial attention revealed by simultaneous EEG-fMRI recording. J Neurosci, 2017, 37(33): 7803-7810
- [50] Rouhinen S, Siebenhühner F, Palva J M, et al. Spectral and anatomical patterns of large-scale synchronization predict human attentional capacity. Cereb Cortex, 2020, 30(10): 5293-5308
- [51] Koelewijn L, Rich A N, Muthukumaraswamy S D, et al. Spatial attention increases high-frequency gamma synchronisation in human medial visual cortex. Neuroimage, 2013, 79: 295-303
- [52] Fries P, Reynolds J H, Rorie A E, *et al.* Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. Science, 2001, 291(5508): 1560-1563
- [53] Chalk M, Herrero J L, Gieselmann M A, et al. Attention reduces stimulus-driven gamma frequency oscillations and spike field coherence in V1. Neuron, 2010, 66(1): 114-125
- [54] Bosman C A, Schoffelen J M, Brunet N, et al. Attentional stimulus selection through selective synchronization between monkey visual areas. Neuron, 2012, 75(5): 875-888

- [55] Magazzini L, Singh K D. Spatial attention modulates visual gamma oscillations across the human ventral stream. Neuroimage, 2018, 166: 219-229
- [56] Tallon-Baudry C, Bertrand O, Hénaff M A, et al. Attention modulates gamma-band oscillations differently in the human lateral occipital cortex and fusiform gyrus. Cereb Cortex, 2005, 15(5):654-662
- [57] Bueno-Junior L S, Simon N W, Wegener M A, et al. Repeated nicotine strengthens gamma oscillations in the prefrontal cortex and improves visual attention. Neuropsychopharmacology, 2017, 42(8): 1590-1598
- [58] Abubaker M, Al Qasem W, Kvašňák E. Working memory and cross-frequency coupling of neuronal oscillations. Front Psychol, 2021, 12: 756661
- [59] Wilson T J, Foxe J J. Cross-frequency coupling of alpha oscillatory power to the entrainment rhythm of a spatially attended input stream. Cogn Neurosci, 2020, 11(1-2): 71-91
- [60] D'Andrea A, Chella F, Marshall T R, *et al.* Alpha and alpha-beta phase synchronization mediate the recruitment of the visuospatial attention network through the superior longitudinal fasciculus. Neuroimage, 2019, **188**: 722-732
- [61] Pascucci D, Hervais-Adelman A, Plomp G. Gating by induced A-Γ asynchrony in selective attention. Hum Brain Mapp, 2018, **39**(10): 3854-3870
- [62] Pagnotta M F, Pascucci D, Plomp G. Nested oscillations and brain connectivity during sequential stages of feature-based attention. Neuroimage, 2020, 223: 117354
- [63] Richter C G, Thompson W H, Bosman C A, et al. Top-down beta enhances bottom-up gamma. J Neurosci, 2017, 37(28): 6698-6711
- [64] Kanwisher N, Wojciulik E. Visual attention: insights from brain imaging. Nat Rev Neurosci, 2000, 1(2):91-100
- [65] Slotnick S D. The experimental parameters that affect attentional modulation of the ERP C1 component. Cogn Neurosci, 2018, 9(1-2): 53-62
- [66] Luck S J. 事件相关电位基础(第二版). 范思陆等, 译. 上海: 华东师范大学出版社, 2019: 13-14
 Luck S J. An Introduction to the Event-related Potential Technique (2nd Edition). Translated by Fan S L, *et al.* Shanghai: East China Normal University Press, 2019: 13-14
- [67] Holroyd C B, HajiHosseini A, Baker T E. ERPs and EEG oscillations, best friends forever: comment on Cohenet al. Trends Cogn Sci, 2012, 16(4): 192-193
- [68] Živanović M, Paunović D, Konstantinović U, et al. The effects of offline and online prefrontal vs parietal transcranial direct current stimulation (tDCS) on verbal and spatial working memory. Neurobiol Learn Mem, 2021, **179**: 107398
- [69] Bäuml J G, Meng C, Daamen M, et al. The association of children's mathematic abilities with both adults' cognitive abilities and intrinsic fronto-parietal networks is altered in preterm-born individuals. Brain Struct Funct, 2017, 222(2): 799-812
- [70] Matsui T, Hattori Y, Tsumura K, *et al.* Executive control by frontoparietal activity explains counterintuitive decision behavior in complex value-based decision-making. Neuroimage, 2022, 249: 118892

Visual Attention and Neural Oscillations*

ZHANG Chao¹⁾, WU Jian-Feng^{1,2,3)**}, WANG Li-Han^{1,2,3)**}

(¹⁾Medical College of Optometry and Ophthalmology, Shandong University of Traditional Chinese Medicine, Jinan 250014, China; ²⁾Affiliated Eye Hospital of Shandong University of Traditional Chinese Medicine, Jinan 250002, China;

³⁾Shandong Institute of Eye Disease Prevention and Treatment, Shandong Provincial Key Laboratory of Integrative Medicine for Eye Diseases, Shandong

Provincial Clinical Research Center of Ophthalmology and Children Visual Impairment Prevention and Control, Shandong Engineering Technology Research Center of Visual Intelligence, Shandong Institute of Children Health and Myopia Prevention and Control, Jinan 250002, China)

Abstract The human brain receives a lot of visual information all the time, due to the limited ability of the human brain to process information, it is crucial to allocate attention to relevant information in a larger visual field and suppress irrelevant information that causes attention distraction in order to perform goal-oriented behavior. This process of selective and active processing of visual information to adapt to the current target is called visual attention, visual attention can be divided into two different functions: top-down attention and bottomup attention. Since neural oscillations from brain electrical signals play an important role in cognitive processing, the close relationship between visual attention and neural oscillations has been reviewed, but the relationship between different attentional functions and neural oscillations has not been discussed. In this paper, we investigated the relationship between different attentional functions and neural oscillations. We found that the theta oscillations in the fronto-parietal region reflected top-down cognitive control, while the theta oscillations in the posterior brain region correlated with bottom-up attention. Lateralization of alpha oscillations in the parietaloccipital region contributes to attention allocation, while large-scale synchronization of alpha oscillations contributes to top-down effects of attention on the visual cortex. Beta oscillations mediate the interaction between top-down information and bottom-up information, and as information carriers promote visual information processing. Gamma oscillations may be related to top-down and bottom-up inter-attention integration. This paper reviews the research status of the relationship between visual attention function and neural oscillations in order to reveal the role of different neural oscillations in specific visual attention function.

Key words visual attention, neural oscillations, attentional brain networks **DOI:** 10.16476/j.pibb.2021.0395

^{*} This work was supported by grants from National Key Research and Development Program (2019YFC1710200, 2019YFC1710204), The National Natural Science Foundation of China (82074498), and Shandong Special Disease Prevention and Treatment Project by Integrative Medicine— Children Visual Impairment Prevention and Treatment (YXH2019ZXY001).

^{**} Corresponding author.

Tel: 86-531-58859696

WU Jian-Feng. E-mail: wujianfengrun@126.com

WANG Li-Han. E-mail: lhwang20@outlook.com

Received: December 22, 2021 Accepted: May 7, 2022