

C1 调制效应的理论评述及影响因素^{*}

陈 建¹ 袁 杰¹ 汪海玲¹ 王 妍² 傅世敏¹

(¹ 清华大学心理学系, 北京 100084)

(² 中国科学院心理健康重点实验室, 中国科学院心理研究所, 北京 100101)

摘 要 C1 成分是对视觉刺激最早做出反应的视皮层诱发电位, C1 调制效应是指注意等因素能够影响 C1 振幅的现象。以往多数研究未观察到注意等因素对 C1 振幅的影响, 仅发现注意等因素对晚于 C1 的 P1 与 N1 等成分存在调制作用, 并有研究者据此提出延迟反馈假说。但近期研究提示, 注意等因素可能会对 C1 成分产生影响, 提示初级视皮层 (V1) 可能在视觉信息加工初期直接受注意调制。目前, 对 C1 调制效应的影响因素尚未完全确定, 知觉学习、负载等因素的作用尚待考察。未来研究需进一步明确 C1 调制效应的影响因素及实验条件。

关键词 C1 调制效应; 注意; 延迟反馈假说; 知觉学习; 负载理论

分类号 B842

1 引言

面对环境中大量的视觉信息, 我们只能选择性地加工其中的一部分, 这种选择功能是通过注意来实现的。但注意选择发生的时间位置迄今仍不清楚。早期选择模型(Broadbent, 1958)认为, 注意选择机制在一开始就过滤掉了部分信息; 而晚期选择模型(Deutsch & Deutsch, 1963)则认为, 所有信息都可进入高级分析水平进行处理, 注意不在于选择知觉刺激, 而在于选择对刺激的反应, 注意选择发生在较晚的阶段。事件相关电位(event-related potentials, ERPs)的研究为早期选择模型提供了充分的证据, 因为选择性注意会调制 P1 和 N1 成分, 其发生的时间以及在视觉加工通路中的空间定位分别在早期和早期视觉皮层(Hillyard & Anllo-Vento, 1998)。然而, ERP 领域中关于选择性注意研究尚有争议的一个问题是, 第一个视觉皮层的反应——C1 成分, 是否受注意的调制? 即, 最早的注意选择能否直接发生在初级

视觉皮层(V1)上? 单细胞记录(Single-unit Recording)、功能磁共振成像(fMRI)和经颅磁刺激(TMS)的研究发现, V1 可以受到注意调制。例如, 单细胞记录实验显示, 在注意条件下, V1 神经元的发放频率比不注意条件下更高(Motter, 1993)。人类脑成像研究也显示, 注意可以增强 V1 的神经活动(Bahrami, Lavie, & Rees, 2007; Ress, Backus, & Heeger, 2000; Watanabe et al., 2011)。然而, ERP 研究并未一致地观察到 C1 调制效应。例如, Martinez 等人(1999)的实验显示, 最早的注意调制效应只发生在外侧纹状皮层而非 V1, 表现为 P1 和 N1 成分上发生了调制效应, 而 C1 成分并没有受到注意影响。因此, 进一步探讨 C1 成分是否受注意调制, 可以揭示注意选择发生的时间进程, 解决相关的理论争论, 还有助于理解视觉加工机制中自上而下因素对早期视觉信息加工的影响。此外, 研究 C1 调制效应有助于区分注意对早期视觉信息加工的调制作用是直接发生在 V1, 还是间接地通过延迟反馈影响 V1 活动。

2 C1 成分及其特性

C1 是第一个重要的视觉 ERP 成分。C1 成分可能是正波也可能是负波, 在顶枕区振幅较大, 起始潜伏期约为刺激后 50 ms, 波峰潜伏期在 60~

收稿日期: 2012-06-21

^{*} 教育部留学回国人员科研启动基金资助项目(20111021085), 清华大学自主科研计划资助项目(20111081107)。

通讯作者: 傅世敏, E-mail: sfu@mail.tsinghua.edu.cn

100 ms 之间。Jeffreys 和 Axford (1972a, b)最先发现并命名了 C1。他们将视野分为四个象限, 在任一象限内给被试呈现规则排列的正方形组合 25 ms, 并同时记录被试的视觉诱发电位 (visual evoked potential, VEP)。Jeffreys 和 Axford 在枕骨隆突附近按照十字形状安置电极(纵向八个, 横向七个)。他们观察到了前 150 ms 内诱发的两个明显的脑电成分——C1 和 C2 (C2 后来被称为 P1)。

Jeffreys 和 Axford 发现, 根据刺激出现在视野位置的不同, C1 的极性会发生翻转。横向电极中除交叉电极以外的位点, 左视野刺激与右视野刺激诱发的 C1 成分的正负极性相反; 在纵向电极位点上, 上视野刺激与下视野刺激诱发的 C1 成分的极性也相反(Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b)。此现象在其后的一些研究中得到验证(Clark, Fan, & Hillyard, 1995; Handy & Mangun, 2001; Mangun, 1995)。例如在 Clark 等人(1995)的研究中, 被试的实验任务是对注视点的颜色做出反应, 同时, 小的圆形棋盘格刺激闪现在注视点周围视野的环形轨道上。研究结果显示, 在多个电极点上, 上视野与下视野刺激所诱发的 C1 成分的极性发生了翻转。

一般认为 C1 成分源于 V1 (Clark et al., 1995; Di Russo, Martinez, Sereno, Pitzalis, & Hillyard, 2001; Fu et al., 2008; Im, Gururajan, Zhang, Chen, & He, 2007; Kelly, Gomez-Ramirez, & Foxe, 2008; Martinez et al., 1999; Pourtois, Rauss, Vuilleumier, & Schwartz, 2008; Proverbio, Del Zotto, & Zani, 2010)。Jeffreys 和 Axford 最早即指出 C1 主要位于 V1, 后来一些 ERP 研究的源定位结果也表明 C1 源于 V1 (Clark et al., 1995; Clark & Hillyard, 1996; Di Russo et al., 2001)。考虑到利用 ERP 技术进行源定位的解释不唯一, Di Russo, Martinez, Sereno, Pitzalis 和 Hillyard (2001)以高空间分辨率的 fMRI 技术作为补充来定位 C1 的源。实验中, 一组被试接受 ERP 记录, 另一组被试接受 fMRI 扫描。他们将 ERP 定位结果和 fMRI 得到的激活图相匹配, 发现 C1 源于 V1。但也有研究者持不同意见。例如有研究表明, C1 成分可能源于外侧纹状皮层而不是 V1 (Edwards & Drasdo, 1987; Ossenblok & Spekreijse, 1991; Vanni et al., 2004)。

针对上述争论, 研究者提出了多种可能的解释。第一, 不同研究使用的源定位技术不同。有

的研究者直接根据 ERP 结果, 利用分布式定位方法或者偶极子式定位方法来进行源定位(这两种定位方法的结果也有可能不同)。而有的研究者则将 fMRI 技术和 ERP 技术相结合, 将 fMRI 的成像结果作为随后 ERP 的等效电流偶极子(Equivalent Current Dipole, ECD; 一种常用的点状电流源模型)的起始点(Vanni et al., 2004)。第二, 即使是同样使用 ERP 技术, 不同的研究因电极导联数不同, 也可能得出不同精度的结果。第三, 研究所用的刺激材料不同, 也可能导致结果不同。例如, 有的研究者使用较大的视觉刺激材料, 这样可能会因激活较大片的皮层区域而使得较难精确定位 C1。第四, 个体差异可能导致各个被试 VEP 地形图和定位结果的不同。不同个体的距状裂的形状和相对于 10-20 电极排列的位置存在较大差异, 且不同个体的 V1 在区域和体积上, 以及与距状裂的相对位置上, 也都存在差异。第五, 如果存在过强的位于外侧纹状皮层的神经源, 则极有可能掩蔽位于 V1 的神经源, 导致无法对其精确定位 (Noesselt et al., 2002)。

3 C1 调制效应与注意

注意可以分为随意注意和非随意注意, 或者内源性注意和外源性注意。非随意注意预先没有目的, 也不需要意志努力; 随意注意有预定目的, 需要意志努力。而内源性注意是指个体根据行为目标或意图来分配注意, 外源性注意则是由视野外部的信息所引起的注意定向(Posner, 1980)。不同的注意形式对 V1 神经元的活动可能存在不同的影响。特别是, 由于一般认为 C1 成分源于 V1, 因此, C1 成分和注意关系的研究, 对于考察 V1 在视觉注意中的作用, 例如是直接调制还是反馈机制, 具有非常重要的意义。

3.1 延迟反馈假说

以往研究显示, 注意对源于外侧纹状皮层上的 P1 和 N1 成分有影响, 而对源于纹状皮层的 C1 成分无影响(Clark & Hillyard, 1996; Di Russo, Martinez, & Hillyard, 2003; Heinze et al., 1994; Hillyard, Vogel, & Luck, 1998; Martinez et al., 1999; Noesselt et al., 2002)。例如, Heinze 等人要求被试完成选择性注意任务, 结果显示, 与非注意侧视野相比, 注意侧视野诱发的 P1 振幅显著增加, 但是 C1 振幅却没有差异(Heinze et al., 1994)。同样,

Fu 的一系列早期研究也未发现注意因素对 C1 振幅的影响,只观察到了注意对 P1 和 N1 成分的调制效应(Fu, Caggiano, Greenwood, & Parasuraman, 2005a; Fu, Fan, Chen, & Zhuo, 2001; Fu, Greenwood, & Parasuraman, 2005b)。一些研究者还考察了颜色(Anllo-Vento & Hillyard, 1996; Lange, Wijers, Mulder, & Mulder, 1998)和背景明度(Wijers, Lange, Mulder, & Mulder, 1997)等因素与注意的关系,也都没有发现注意对 C1 存在影响的证据。此外,联合使用 ERP 和正电子发射断层扫描(PET)技术(Heinze et al., 1994; Mangun, 1995; Mangun, Buonocore, Girelli, & Jha, 1998; Woldorff et al., 1997),ERP 和 fMRI 技术(Martínez et al., 1999; Di Russo et al., 2003),ERP、事件相关磁场技术(ERMF)和 fMRI 技术(Noesselt et al., 2002)的研究结果亦显示,C1 成分不受空间注意的影响。

Martínez 等人(1999)在一项研究中,给被试呈现叠加在棋盘格图形上方的 3×3 排列的十字图形(十字图形的中央可能是正立的字母“T”(86%),也可能是倒立的“T”(14%))。图形随机等概率呈现在单侧视野,被试需要根据屏幕中央的箭头指向(箭头指向左视野或右视野)来注意相应视野,对倒立的“T”做出按键反应。ERP 结果显示,V1 在刺激后 50~55 ms 的神经活动不受注意影响,最早的注意效应只出现在 P1 成分(72~104 ms)和 N1 成分(104~136 ms)上,注意对 C1 振幅没有影响。然而,该实验的 fMRI 结果却显示,注意影响了包括 V1 在内的脑区的神经活动。Martínez 等人认为,可能是来自较高皮层的反馈信号影响了 V1 区的神经活动。

联合使用 ERP、ERMF 和 fMRI 技术,Noesselt 等人观察到类似现象。他们记录被试在完成空间注意任务时视觉皮层的活动,发现 ERP 和 ERMF 结果未显示注意对早成分(60~90 ms)的影响,但是 fMRI 结果却观察到选择性注意对 V1 和外侧纹状皮层的调制作用。(Noesselt et al., 2002)。一些 fMRI 研究结果同样表明,尽管 ERP 研究未观察到 C1 调制效应,V1 神经元也有可能受到了注意的影响(Martínez et al., 1999; Martínez, Di Russo, Anllo-Vento, & Hillyard, 2001b; Martínez et al., 2001a)。

ERP 研究未发现注意对 C1 振幅的影响,但 fMRI 研究却观察到注意对 V1 神经元的调制作用,

这可能是由于存在一种反馈调节机制。动物研究发现,相对于低层级的 V2、V1 区而言,在恒河猴较高级 V4 上的注意效应的潜伏期更早,强度更大。这提示可能来自 V4 的信号反馈输入到了 V1 区,也即较高皮层对 V1 的活动存在反馈调节(Mehta, Ulbert, & Schroeder, 2000a, 2000b)。Martínez 等人(1999)的研究结果显示,在 150 ms 左右出现了一个 ERP 的注意效应,该效应被定位于 V1。他们基于 ERP 结果和 fMRI 结果的差异,提出了延迟反馈假说。该假说认为,fMRI 研究观察到 V1 区神经活动受注意影响而 ERP 研究却未发现注意对 C1 的调制作用,可能是因为注意条件下 V1 神经活动增强并不是注意对 V1 的直接调控,而是由来自高级外侧纹状皮层的周期性反馈信号调节造成的,因此注意效应出现的时间较晚。关于延迟反馈如何发挥作用,有研究者指出,延迟反馈可能缩短了 V1 神经不应期,增强了注意刺激的知觉显著性(Mehta et al., 2000a, 2000b)。

对 fMRI 和 ERP 结果不一致的另外一种解释是,有可能存在一种自上而下的偏向信号(Biased Signal),这种信号能持续增强 V1 神经元的活动,以至于 fMRI 技术能够记录到 V1 区的活动增强。但是这种类似于基线增强的信号对经过基线校正的事件相关电位各成分并不产生影响,所以 ERP 技术无法记录到 C1 振幅的变化(Luck, Chelazzi, Hillyard, & Desimone, 1997; Rees, Frackowiak, & Frith, 1997)。

3.2 C1 调制效应存在的证据

延迟反馈假说提供了一个可能的理论框架来解释早期视觉信息加工中注意的影响作用,但随着研究的深入,有证据表明注意有可能直接影响 C1 的振幅,这对延迟反馈假说提出了挑战。早前一些单细胞记录研究表明,注意能够直接影响 V1 神经元的活动(Motter, 1993; Supér, van der Togt, Spekreijse, & Lamme, 2003);人类脑成像的研究也显示,注意对 V1 区神经元的活动存在影响(Bahrami et al., 2007; Ress et al., 2000);此外,来自 TMS 研究的结果表明,V1 区神经元活动可能受到注意的调制(Ruff et al., 2006)。但是,最为直接的证据则是在 ERP 研究中观察到 C1 调制效应(Rauss, Schwartz, & Pourtois, 2011)。

Khoe, Mitchell, Reynolds 和 Hillyard (2005)发现选择性注意对 C1 振幅存在影响。Khoe 等人使

用透明移动范式(两个相互重叠的随机点图形同时可见,朝相反方向旋转,造成有两个表面的错觉),利用图形表面的瞬时移动作为外源性提示,来吸引被试注意此图形的表面。实验中,图形会经历两次变化,第一次变化发生在其中一个图形的表面上,记为 T1,第二次变化可能发生在已经变化过的图形上(有效提示)也可能出现在未经变化的图形上(无效提示),记为 T2。被试需要判断 T1 和 T2 方向是否一致。结果表明,与有效提示相比,当 T2 发生在无效提示的图形上,被试的表现较差。有效提示的 T2 变化所诱发的 C1 和 N1 振幅都较大。这表明在视皮层加工的早期,外源性提示可能导致了对提示图形的优先选择注意,反映了注意的调制作用 (Khoe, Mitchell, Reynolds, & Hillyard, 2005)。

Kelly, Gomez-Ramirez 和 Foxe (2008)的 ERP 研究也提供了类似的证据。他们使用 Gabor patch (高斯滤波后的正弦光栅)作为视觉刺激材料,被试首先接受“探测”实验,以确定呈现刺激的最佳位置,即,在该位置可以诱发较大较清晰的 C1。被试接着需要完成视觉空间提示任务,其中刺激的呈现位置根据“探测”实验的结果确定,呈对角分布于上视野和下视野。被试需要看着屏幕中央的注视点,在距离注视点 0.4° 的位置,会出现一个中央箭头提示刺激出现的视野位置,提示可能有效也可能无效。实验中出现的 Gabor 图形分为两种,一种是标准 Gabor 图形;另一种是附有一个暗圆环的 Gabor 图形,这个图形作为目标刺激,被试需要在提示出现后仅对它做反应。实验结果显示,在有效提示下且被试正确捕获目标刺激时, C1 的振幅较大(见图 1)。这一结果说明注意对 C1 振幅存在影响。

近期有研究发现,注意负载对 C1 存在调制作用。Rauss, Pourtois, Vuilleumier 和 Schwartz (2009)通过操控注视点的加工任务难度来控制注意负载水平,考察了注意负载和 V1 活动之间的关系。研究者要求被试注视屏幕正下方中央的 T 形注视点,当注视点是正立或倒立的红色 T 形形状(低注意负载水平),或者是正立的黄色、倒立的绿色 T 形形状(高注意负载水平)时,被试需要按键反应。在注视点出现之后,或者出现空屏,或者出现目标刺激(屏幕上方,被试无需对刺激图形做反应)。结果显示,高注意负载条件下,目标刺激

诱发的 C1 振幅小于低注意负载条件下诱发的 C1 振幅,表明注意负载对 C1 存在影响(Rauss, Pourtois, Vuilleumier, & Schwartz, 2009)。Rauss 等人(2012a)进一步探讨了刺激时序(stimulus timing)可能对 C1 调制效应造成的影响。在该研究中,目标刺激和注视点是同时出现的,也即被试对注视点做出按键反应的同时,也看到了目标刺激,而不是在反应完之后再看到目标刺激。实验结果显示,高注意负载不仅没有抑制目标刺激的反应,反而诱发了较大振幅的 C1。这一发现表明负载出现的时间位置不同,对 C1 调制效应的影响也不同(Rauss, Pourtois, Vuilleumier, & Schwartz, 2012a)。

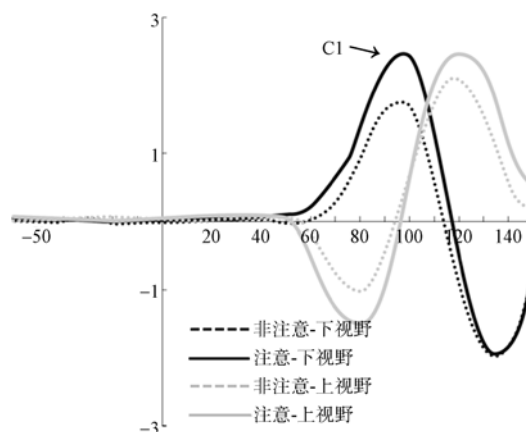


图 1 (模拟波形)注意或非注意目标刺激所诱发的 ERP 早期 C1 成分与注意、刺激位置关系的示意图。注意条件下(虚线)的 C1 大于非注意条件下的 C1(实线)。黑色表示下视野呈现刺激,灰色表示上视野呈现刺激。

Fu 等人研究了知觉负载、非随意注意对 C1 的影响(Fu, Fedota, Greenwood, & Parasuraman, 2010a; Fu et al., 2009; Fu et al., 2008)。Fu 等人指出,早前一些 ERP 研究中只是定义了非随意注意(Doallo et al., 2004; Fu et al., 2005a; Hopfinger & Mangun, 1998; Hopfinger & Maxwell, 2005; van der Lubbe & Woestenburg, 1997),并没有考虑知觉负载以及知觉负载与非随意注意交互的因素。Fu 等人(2009)通过控制目标刺激的复杂程度来操控知觉负载水平,进而考察知觉负载对 C1 的调制作用。他们要求被试完成提示条件下目标刺激中斜线方向的辨别任务(前向倾斜 45° 或者后向倾

斜 45°)。结果发现,有效提示条件下高知觉负载刺激诱发的 C1 (~80 ms)振幅显著增加。研究说明,知觉负载和注意对 C1 的振幅产生了影响。Fu 等人(2010a)将刺激材料的物理属性进行平衡后,验证了上述发现,并排除了不同知觉负载条件之间,提示和目标间的感觉交互效应不同的可能解释。

Poghosyan 和 Loannides (2008)使用脑磁图(MEG)技术,观察到了 C1 调制效应。实验中,Poghosyan 和 Loannides 给被试呈现听觉刺激和视觉刺激,听觉刺激分为高低两种,视觉刺激是垂直棋盘格图形和面孔(中性、高兴、愤怒)。被试需要注视屏幕中央注视点,并根据提示对目标刺激(听觉刺激或视觉刺激)做反应。实验结果显示,对于视觉刺激而言,V1 反应(55~90 ms)受视觉空间选择注意影响,反应加强(Poghosyan & Ioannides, 2008),说明了 C1 调制效应的存在。他们还试图指出他们之前一个研究(Poghosyan, Shibata, & Ioannides, 2005)不能观察到 V1 受注意调控的原因。他们认为,在之前那个研究中,MEG 的等效电流偶极子分析使用的起始点是磁场断层摄影术(magnetic field tomography, MFT; 一种利用涡流效应来呈现物体的电磁特性的成像技术)和 SPM(statistical parametric mapping, SPM; 统计参数成像)源分析的结果,而 Poghosyan 和 Loannides (2008)的研究中 ECD 分析依据的则是早前一些视觉空间注意研究(Di Russo et al., 2003; Martínez et al., 2001a; Noesselt et al., 2002)的分析程序。也就是说,上一个研究中可能已经出现了 C1 调制效应,只是未能报告出来。在 Poghosyan 和 Ioannides 研究的基础上,Karns 和 Knight (2009)的研究也发现了 C1 调制效应的存在。他们研究了听觉、视觉、触觉这三个感觉通道受到选择性注意影响的效应。其中视觉通道结果显示,与非注意条件相比,注意条件下 C1 (62~72 ms)的振幅增大(Karns & Knight, 2009)。

Zhang, Zhaoping, Zhou 和 Fang (2012)在知觉显著图(Saliency Map, 指自下而上因素对外源性注意分布的影响)的最新研究中,同时在 ERP 结果和 fMRI 结果上观察到了外源性注意对 C1 和 V1 的调制作用(Zhang, Zhaoping, Zhou, & Fang, 2012)。Zhang 等人改变前景刺激和背景刺激的角度对比,如 7.5°、15°和 90°。角度对比越大,则产生的吸引度就越大,注意分配就越多。实验中,前

景刺激和背景刺激首先出现 50 ms 作为提示刺激,紧接着呈现 100 ms 的星形掩蔽和 50 ms 的注视点刺激。然后,一个两点探测任务将出现在前景刺激同侧视野(有效提示)或对侧视野(无效提示),被试需要按键反应,来判断两点探测任务中的上方点在下方点的左侧还是右侧。实验结果表明,注意程度越高,被试的反应正确率越高。不同注意程度与 C1 和 V1 血氧水平依赖(BOLD)信号相关,注意程度越高,C1 振幅和 V1 BOLD 信号就越高。研究结果提示外源性注意对 V1 存在直接调控。

3.3 影响 C1 调制效应的因素

C1 调制效应之所以难以观察到,可能与 C1 的信噪比、个体差异、注意类型、刺激材料、刺激位置、实验任务和情绪等因素相关。

C1 的信噪比。C1 因振幅较小较难被观察到,研究者往往希望提高 C1 成分的信噪比。有效增大 C1 振幅可以尝试双侧上视野呈现刺激(Fu, Fedota, Greenwood, & Parasuraman, 2010b)。这是因为相较于单侧视野呈现刺激,当刺激同时呈现在左上视野和右上视野时,枕区中线电极记录到的 C1 负波较大较清晰。此外,还要减少 P1 成分的干扰,区分 C1 和 P1 成分,做法是保持刺激呈现的视网膜位置与 V1 十字模型(Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b; Mangun, 1995)相一致。

C1 的个体差异。度量 C1 调制效应需要考虑被试个体差异,Kelly 等人(2008)指出,以往研究之所以没有观察到 C1 调制效应,是因为 C1 在个体间的差异非常大,使用统一的测量方法可能很难反映出 C1 的活动。Kelly 提出,应该采用个体化的测量程序来控制这种差异。

注意类型。随意注意和非随意注意这两种注意类型可能对 C1 调制效应有不同影响。以往研究大都是在随意注意条件下进行的,或者说没有考虑非随意注意的实验方式。Fu, Greenwood 和 Parasuraman (2005b)指出,非随意注意任务与随意注意任务相比,来自较高级皮层的反馈信号可能来得更早更快。一般认为,非随意注意和随意注意有很大不同,非随意注意是外生的、自动化的、反射性的,所以要比内生的随意注意反应更快。研究者有必要在研究中区分随意注意和非随意注意。在实验操作中,随意注意可以通过持续注意空间中的一个位置,或者是对空间中央的一个符号提示做出反应来实现;而非随意注意方

式则可以通过外周提示来实现,例如与中心刺激间隔极短的外周提示。

刺激材料。有研究者指出, C1 振幅和潜伏期可能与刺激材料的物理属性有关(Di Russo et al., 2012; Foxe et al., 2008), 刺激材料对观察到 C1 调制效应有较大影响。一般认为 C1 成分是通过大细胞(Magnocellular)和小细胞(Parvocellular)这两条通路来产生的。大细胞对低空间频率和运动的刺激特别敏感, 对缺少亮度信息的彩图没有反应; 小细胞则对高空间频率的刺激、彩图和高对比度图片敏感, 例如高空间频率的光栅(Zani & Proverbio, 2009)。Foxe 等人(2008)的研究显示, 当黑白刺激材料的亮度为 100%时, 刺激材料同时激发了大细胞通路和小细胞通路, C1 峰值大约在 88 ms。但是当刺激材料是等亮度的彩色图片时, 刺激材料只激发了小细胞通路, C1 峰值会延迟到 115 ms 出现。当黑白刺激材料的亮度为 4%时(只激发大细胞通路), 尽管刺激可以看到, 但是却不能诱发出明显的 C1 成分。

刺激位置。产生 C1 调制效应, 刺激既可以呈现在外周视野, 也可以呈现在中央凹。尽管 Jeffreys 和 Axford (1972a, b)指出, 要产生较明显的 C1 成分变化, 刺激应该呈现在半视野。新近的电生理研究也指出, 注意对 V1 的中央凹和外围感受野空间整合的影响不同(Roberts, Delicato, Herrero, Gieselmann, & Thiele, 2007)。但是 Frey, Kelly, Lalor 和 Foxe (2010)发现, 当刺激呈现在中央凹时, 也可以观察到 C1 调制效应。他们基于 Williams 等人(2008)的工作(Williams et al., 2008), 使用视觉诱发扩展频谱分析技术(Visual-Evoked Spread Spectrum Analysis, VESPA), 让被试注视屏幕上持续呈现的视觉诱发刺激, 区分了中央凹呈现刺激和外围呈现刺激两种方式对 C1 调制效应的影响。实验结果表明, 当刺激呈现在中央凹时, 和外围呈现刺激一样, 也出现了 C1 调制效应(Frey, Kelly, Lalor, & Foxe, 2010)。

此外还有一些因素可能会影响 C1 调制效应。第一, 实验任务。有的研究任务为字母辨别或字母方向辨别(Handy & Mangun, 2001; Martínez et al., 2001b; Noesselt et al., 2002), 因任务本身主要涉及更高级的视觉皮层, 可能不利于诱发 V1 上的注意效应。第二, 任务无关的实验刺激。以往的低层级刺激材料辨别任务中(空间频率、大小、

高度和明度辨别任务)可能缺少诱发 C1 调制效应的必要的任务无关刺激。第三, 内部情绪状态。例如当被试的焦虑感提升时, 注意对 C1 的调制作用可能会消失(Rossi & Pourtois, 2012)。

4 研究展望

4.1 知觉学习与 C1 调制效应

知觉学习是指知觉能力随着知觉训练或经验而逐渐改变的现象。研究表明, 知觉学习可以逐渐减小 C1 振幅(Jin et al., 2010; Keil, Stolarova, Moratti, & Ray, 2007; Pourtois et al., 2008), 而且可以增强视皮层可塑性(Furmanski, Schluppeck, & Engel, 2004; Lewis, Baldassarre, Committeri, Romani, & Corbetta, 2009; Schwarzkopf, Zhang, & Kourtzi, 2009)。但目前知觉学习产生 C1 调制效应的结构基础尚不清楚。

有关知觉学习产生 C1 调制效应的结构基础, 主要有两种观点。一种观点认为其神经基础是 V1 的局部可塑性。因为研究表明, 学习能够通过改变局部感受野来提高早期视觉皮层的反应(Bao, Yang, Rios, He, & Engel, 2010), 并且, 如果需要形成稳定的学习效果, 则需要一段时间来巩固(Furmanski et al., 2004; Pourtois et al., 2008; Stickgold & Walker, 2007), 这就可能涉及了 V1 的局部重塑。此外, 来自动物实验的证据也指出, C1 调制效应可能是由视皮层早期加工阶段神经活动的暂时性结构改变产生的(Salazar, Kayser, & Konig, 2004)。第二种观点则认为, 知觉学习中后期视觉加工阶段对 V1 区神经元存在一种延迟反馈, 这种反馈是产生 C1 调制效应的原因。有研究者发现, 在更快速的学习模式中也可以观察到知觉学习对 C1 振幅的影响, 这可能是通过快速反馈机制以及局部知觉记忆来实现的(Chaumon, Drouet, & Tallon-Baudry, 2008; Chaumon, Schwartz, & Tallon-Baudry, 2009)。目前并未有共识度较高的理论模型。

4.2 负载理论与 C1 调制效应

负载会影响信息加工中注意选择出现的时间位置, 一些研究考察了负载与 C1 调制效应的关系(Barnhardt, Ritter, & Gomes, 2008; Forster & Lavie, 2008; Fu et al., 2010a; Fu et al., 2009; Fu et al., 2008; Rauss et al., 2009, 2012a)。Lavie 等人提出的注意选择的负载理论认为, 存在一个抑制非

相关任务知觉信息的适应性过滤机制。这个机制根据相关任务所需的注意或知觉资源来控制非相关任务所获得的注意或知觉资源。注意选择的早晚取决于视野中刺激物的负载水平,注意选择出现的时间灵活可变而不是固定的(Lavie, 1995, 2005; Lavie, Hirst, de Fockert, & Viding, 2004; Lavie & Tsai, 1994)。

负载理论包括两种主要的负载形式。一种是注意负载,指加工刺激时的认知过程总数。注意负载可以通过操控相同刺激下不同难度的任务要求来实现,例如颜色探测任务与颜色-形状探测任务相比,注意负载水平就不同(Bahrami et al., 2007; Schwartz et al., 2005)。另一种是知觉负载,是指需要进行加工的刺激总数,一般在实验中通过操控呈现刺激的数目来实现对负载水平的调控(Barnhardt et al., 2008; Handy & Mangun, 2001)。

Fu 等人(2010b)的最近研究指出,注意负载并不是导致 C1 调制效应的关键因素,他们在实验中操控被试的注意负载,发现注意负载对 C1 振幅没有影响。Rauss 等人(2012b)持相反观点,他们认为 Fu 等人的实验设计并不适用于考察注意负载效应,在实验中通过比较被动观看刺激和主动完成任务来实现注意负载的高低控制是不合适的。两个研究结果的不同只是由于方法学上的差异而导致的,并不能因此得出注意负载不是产生 C1 调制效应关键因素的结论(Rauss, Pourtois, Vuilleumier, & Schwartz, 2012b)。对这一疑问, Fu 等人(2012)指出,通过操控被试主动或被动观看刺激可以有效控制注意负载的水平,而且,这种操控是直接的有效的,不同于 Rauss 等人(2009)间接的操控。直接与间接操控的区别在于是否对目标刺激直接赋予不同的任务要求,在 Rauss 等人的研究中,注意负载的操控是在目标刺激之前的不相关任务上进行的(Fu et al., 2010b; Fu, Fedota, Greenwood, & Parasuraman, 2012)。目前,注意负载是否是产生 C1 调制效应的关键因素仍存在争论,有待进一步考察。

尽管相关任务的负载水平会影响 C1 振幅的变化,但这种现象似乎与被试的内部情绪状态有关(Eldar, Yankelevitch, Lamy, & Bar-Haim, 2010; Eysenck, Derakshan, Santos, & Calvo, 2007; Rossi & Pourtois, 2012; Stolarova, Keil, & Moratti, 2006; West, Anderson, Ferber, & Pratt, 2011)。例如 Rossi

和 Pourtois (2012)指出,短时的负性情绪可以破坏注意负载效应,他们使用和 Rauss 等人(2009)相同的实验范式,发现在短时焦虑状态下,高注意负载时的 C1 振幅增加。这和 Rauss 等人(2009)研究结果不同,提示情绪会对负载效应产生影响,使得原先的负载效应消失。目前,尚无研究考察知觉负载、情绪状态两因素对注意选择的影响。

新近研究亦表明,刺激显著性(Hopf et al., 2004)、任务难度(Sawaki & Katayama, 2007)和刺激可预测性(Alink, Schwiedrzik, Kohler, Singer, & Muckli, 2010)等因素也可以影响 C1,在考察 C1 调制效应时,研究者应注重考察这些因素。

5 小结

尽管近期研究发现了 C1 调制效应存在的证据,但相比 P1 和 N1 成分上的注意效应, C1 调制效应的效应量则要小得多。C1 调制效应是在较为苛刻的实验条件下观察到的,而且,目前产生 C1 调制效应的最佳条件尚未完全确定。以往研究指出了几个重要因素,如刺激物的物理属性(如线条方向)、个体间差异、知觉负载和注意负载等。但是,尚有许多因素有待考察,如不同的注意类型(随意注意和非随意注意)和刺激时序关系(同时呈现和非同时呈现)等,未来研究应该集中考察这些因素的影响。

知觉学习可能影响 C1,有研究者认为大脑中存在一种基于知觉学习的预测编码机制(Rauss et al., 2011),未来研究应进一步明确知觉学习产生 C1 调制效应的作用机制。此外,区分知觉负载和注意负载对 C1 调制效应的影响也值得关注。考虑到 C1 成分的特殊性,研究者应注重多技术结合起来考察 C1 调制效应(J. Ales, Carney, & Klein, 2010a; J. M. Ales, Yates, & Norcia, 2010b; Di Russo et al., 2001; Hagler et al., 2009; Vanni et al., 2004)。未来研究需进一步明确产生 C1 调制效应的最佳条件及各种影响因素,进而帮助我们更好地理解视觉信息加工的神经机制以及 V1 在其中的作用。

参考文献

- Ales, J., Carney, T., & Klein, S. A. (2010a). The folding fingerprint of visual cortex reveals the timing of human V1 and V2. *Neuroimage*, 49(3), 2494-2502.
- Ales, J. M., Yates, J. L., & Norcia, A. M. (2010b). V1 is not

- uniquely identified by polarity reversals of responses to upper and lower visual field stimuli. *Neuroimage*, 52(4), 1401–1409.
- Alink, A., Schwiedrzik, C. M., Kohler, A., Singer, W., & Muckli, L. (2010). Stimulus predictability reduces responses in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 30(8), 2960–2966.
- Anllo-Vento, L., & Hillyard, S. A. (1996). Selective attention to the color and direction of moving stimuli: Electrophysiological correlates of hierarchical feature selection. *Perception & Psychophysics*, 58(2), 191–206.
- Bahrami, B., Lavie, N., & Rees, G. (2007). Attentional load modulates responses of human primary visual cortex to invisible stimuli. *Current Biology*, 17(6), 509–513.
- Bao, M., Yang, L., Rios, C., He, B., & Engel, S. A. (2010). Perceptual learning increases the strength of the earliest signals in visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 30(45), 15080–15084.
- Barnhardt, J., Ritter, W., & Gomes, H. (2008). Perceptual load affects spatial and nonspatial visual selection processes: An event-related brain potential study. *Neuropsychologia*, 46(7), 2071–2078.
- Broadbent, D. E. (1958). *Perception and communication*. New York: Oxford University Press.
- Chaumon, M., Drouet, V., & Tallon-Baudry, C. (2008). Unconscious associative memory affects visual processing before 100 ms. *Journal of Vision*, 8(3), 1534–7362.
- Chaumon, M., Schwartz, D., & Tallon-Baudry, C. (2009). Unconscious learning versus visual perception: Dissociable roles for Gamma oscillations revealed in MEG. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(12), 2287–2299.
- Clark, V. P., Fan, S., & Hillyard, S. A. (1995). Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. *Human Brain Mapping*, 2(3), 170–187.
- Clark, V. P., & Hillyard, S. A. (1996). Spatial selective attention affects early extrastriate but not striate components of the visual evoked potential. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8(5), 387–402.
- Deutsch, J. A., & Deutsch, D. (1963). Attention - Some theoretical considerations. *Psychological Review*, 70(1), 80–90.
- Di Russo, F., Martinez, A., & Hillyard, S. A. (2003). Source analysis of event-related cortical activity during visuo-spatial attention. *Cerebral Cortex*, 13(5), 486–499.
- Di Russo, F., Martinez, A., Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Hillyard, S. A. (2001). Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Human Brain Mapping*, 15(2), 95–111.
- Di Russo, F., Stella, A., Spironi, G., Strappini, F., Sdoia, S., Galati, G., . . . Pitzalis, S. (2012). Spatiotemporal brain mapping of spatial attention effects on pattern-reversal ERPs. *Human Brain Mapping*, 33, 1334–1351.
- Doallo, S., Lorenzo-López, L., Vizoso, C., Rodríguez Holguín, S., Amenedo, E., Bará, S., & Cadaveira, F. (2004). The time course of the effects of central and peripheral cues on visual processing: An event-related potentials study. *Clinical Neurophysiology*, 115(1), 199–210.
- Edwards, L., & Drasdo, N. (1987). Scalp distribution of visual evoked-potentials to foveal pattern and luminance stimuli. *Documenta Ophthalmologica*, 66(4), 301–311.
- Eldar, S., Yankelevitch, R., Lamy, D., & Bar-Haim, Y. (2010). Enhanced neural reactivity and selective attention to threat in anxiety. *Biological Psychology*, 85(2), 252–257.
- Eysenck, M. W., Derakshan, N., Santos, R., & Calvo, M. G. (2007). Anxiety and cognitive performance: Attentional control theory. *Emotion*, 7(2), 336–353.
- Forster, S., & Lavie, N. (2008). Failures to ignore entirely irrelevant distractors: The role of load. *Journal of Experimental Psychology-Applied*, 14(1), 73–83.
- Foxe, J. J., Strugstad, E. C., Sehatpour, P., Molholm, S., Pasieka, W., Schroeder, C. E., & McCourt, M. E. (2008). Parvocellular and magnocellular contributions to the initial generators of the visual evoked potential: High-density electrical mapping of the "C1" component. *Brain Topography*, 21(1), 11–21.
- Frey, H.-P., Kelly, S. P., Lalor, E. C., & Foxe, J. J. (2010). Early spatial attentional modulation of inputs to the fovea. *Journal of Neuroscience*, 30(13), 4547–4551.
- Fu, S. M., Caggiano, D. M., Greenwood, P. M., & Parasuraman, R. (2005a). Event-related potentials reveal dissociable mechanisms for orienting and focusing visuospatial attention. *Cognitive Brain Research*, 23(2–3), 341–353.
- Fu, S. M., Fan, S., Chen, L., & Zhuo, Y. (2001). The attentional effects of peripheral cueing as revealed by two event-related potential studies. *Clinical Neurophysiology*, 112(1), 172–185.
- Fu, S. M., Fedota, J., Greenwood, P. M., & Parasuraman, R. (2010a). Early interaction between perceptual load and involuntary attention: An event-related potential study. *Neuroscience Letters*, 468(1), 68–71.
- Fu, S. M., Fedota, J., Greenwood, P. M., & Parasuraman, R. (2010b). Dissociation of visual C1 and P1 components as a function of attentional load: An event-related potential study. *Biological Psychology*, 85(1), 171–178.
- Fu, S. M., Fedota, J. R., Greenwood, P. M., & Parasuraman, R. (2012). Attentional load is not a critical factor for eliciting C1 attentional effect - A reply to Rauss, Pourtois,

- Vuillenumier, and Schwartz. *Biological Psychology*, 91(2), 321–324.
- Fu, S. M., Greenwood, P. M., & Parasuraman, R. (2005b). Brain mechanisms of involuntary visuospatial attention: An event-related potential study. *Human Brain Mapping*, 25(4), 378–390.
- Fu, S. M., Huang, Y. X., Luo, Y. J., Wang, Y., Fedota, J., Greenwood, P. M., & Parasuraman, R. (2009). Perceptual load interacts with involuntary attention at early processing stages: Event-related potential studies. *Neuroimage*, 48(1), 191–199.
- Fu, S. M., Zinni, M., Squire, P. N., Kumar, R., Caggiano, D. M., & Parasuraman, R. (2008). When and where perceptual load interacts with voluntary visuospatial attention: An event-related potential and dipole modeling study. *Neuroimage*, 39(3), 1345–1355.
- Furmanski, C. S., Schluppeck, D., & Engel, S. A. (2004). Learning strengthens the response of primary visual cortex to simple patterns. *Current Biology*, 14(7), 573–578.
- Hagler, D. J., Jr., Halgren, E., Martinez, A., Huang, M., Hillyard, S. A., & Dale, A. M. (2009). Source estimates for MEG/EEG visual evoked responses constrained by multiple, retinotopically-mapped stimulus locations. *Human Brain Mapping*, 30(4), 1290–1309.
- Handy, T. C., & Mangun, G. R. (2001). Attention and spatial selection: Electrophysiological evidence for modulation by perceptual load. *Perception & Psychophysics*, 62(1), 175–186.
- Heinze, H. J., Mangun, G. R., Burchert, W., Hinrichs, H., Scholz, M., Munte, T. F., . . . Hillyard, S. A. (1994). Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature*, 372(6506), 543–546.
- Hillyard, S. A., & Anllo-Vento, L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(3), 781–787.
- Hillyard, S. A., Vogel, E. K., & Luck, S. J. (1998). Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: Electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 353(1373), 1257–1270.
- Hopf, J. M., Noesselt, T., Tempelmann, C., Braun, J., Schoenfeld, M. A., & Heinze, H. J. (2004). Popout modulates focal attention in the primary visual cortex. *Neuroimage*, 22(2), 574–582.
- Hopfinger, J. B., & Mangun, G. R. (1998). Reflexive attention modulates processing of visual stimuli in human extrastriate cortex. *Psychological Science*, 9(6), 441–447.
- Hopfinger, J. B., & Maxwell, J. S. (2005). Appearing and disappearing stimuli trigger a reflexive modulation of visual cortical activity. *Cognitive Brain Research*, 25(1), 48–56.
- Im, C.-H., Gururajan, A., Zhang, N., Chen, W., & He, B. (2007). Spatial resolution of EEG cortical source imaging revealed by localization of retinotopic organization in human primary visual cortex. *Journal of Neuroscience Methods*, 161(1), 142–154.
- Jeffreys, D. A., & Axford, J. G. (1972a). Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. I. Component of striate cortical origin. *Experimental Brain Research*, 16(1), 1–21.
- Jeffreys, D. A., & Axford, J. G. (1972b). Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. II. Component of extrastriate cortical origin. *Experimental Brain Research*, 16, 22–40.
- Jin, H., Xu, G. P., Zhang, J. X., Ye, Z. E., Wang, S. F., Zhao, L., . . . Mo, L. (2010). Athletic training in badminton players modulates the early C1 component of visual evoked potentials: A preliminary investigation. *International Journal of Psychophysiology*, 78(3), 308–314.
- Karns, C. M., & Knight, R. T. (2009). Intermodal auditory, visual, and tactile attention modulates early stages of neural processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(4), 669–683.
- Keil, A., Stolarova, M., Moratti, S., & Ray, W. J. (2007). Adaptation in human visual cortex as a mechanism for rapid discrimination of aversive stimuli. *Neuroimage*, 36(2), 472–479.
- Kelly, S. P., Gomez-Ramirez, M., & Foxe, J. J. (2008). Spatial attention modulates initial afferent activity in human primary visual cortex. *Cerebral Cortex*, 18(11), 2629–2636.
- Khoe, W., Mitchell, J. F., Reynolds, J. H., & Hillyard, S. A. (2005). Exogenous attentional selection of transparent superimposed surfaces modulates early event-related potentials. *Vision Research*, 45(24), 3004–3014.
- Lange, J. J., Wijers, A. A., Mulder, L. J., & Mulder, G. (1998). Color selection and location selection in ERPs: Differences, similarities and 'neural specificity'. *Biological Psychology*, 48(2), 153–182.
- Lavie, N. (1995). Perceptual load as a necessary condition for selective attention. *Journal of Experimental Psychology Human Perception and Performance*, 21(3), 451–468.
- Lavie, N. (2005). Distracted and confused?: Selective attention under load. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(2), 75–82.
- Lavie, N., Hirst, A., de Fockert, J. W., & Viding, E. (2004). Load theory of selective attention and cognitive control. *Journal of Experimental Psychology-General*, 133(3), 339–354.

- Lavie, N., & Tsal, Y. (1994). Perceptual load as a major determinant of the locus of selection in visual-attention. *Perception & Psychophysics*, 56(2), 183–197.
- Lewis, C. M., Baldassarre, A., Committeri, G., Romani, G. L., & Corbetta, M. (2009). Learning sculpts the spontaneous activity of the resting human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(41), 17558–17563.
- Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 77(1), 24–42.
- Mangun, G. R. (1995). Neural mechanisms of visual selective attention in humans. *Psychophysiology*, 32, 4–18.
- Mangun, G. R., Buonocore, M. H., Girelli, M., & Jha, A. P. (1998). ERP and fMRI measures of visual spatial selective attention. *Human Brain Mapping*, 6(5–6), 383–389.
- Martínez, A., Anllo-Vento, L., Sereno, M. I., Frank, L. R., Buxton, R. B., Dubowitz, D. J., . . . Hillyard, S. A. (1999). Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nature Neuroscience*, 2(4), 364–369.
- Martínez, A., Di Russo, F., Anllo-Vento, L., & Hillyard, S. A. (2001b). Electrophysiological analysis of cortical mechanisms of selective attention to high and low spatial frequencies. *Clinical Neurophysiology*, 112(11), 1980–1998.
- Martínez, A., Di Russo, F., Anllo-Vento, L., Sereno, M. I., Buxton, R. B., & Hillyard, S. A. (2001a). Putting spatial attention on the map: Timing and localization of stimulus selection processes in striate and extrastriate visual areas. *Vision Research*, 41(10–11), 1437–1457.
- Mehta, A. D., Ulbert, I., & Schroeder, C. E. (2000a). Intermodal selective attention in monkeys. I: Distribution and timing of effects across visual areas. *Cerebral Cortex*, 10(4), 343–358.
- Mehta, A. D., Ulbert, I., & Schroeder, C. E. (2000b). Intermodal selective attention in monkeys. II: Physiological mechanisms of modulation. *Cerebral Cortex*, 10(4), 359–370.
- Motter, B. C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 70(3), 909–919.
- Noesselt, T., Hillyard, S. A., Woldorff, M. G., Schoenfeld, A., Hagner, T., Jancke, L., . . . Heinze, H. J. (2002). Delayed striate cortical activation during spatial attention. *Neuron*, 35(3), 575–587.
- Ossenblok, P., & Spekreijse, H. (1991). The extrastriate generators of EP to checkerboard onset. A source localization approach. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 80, 181–193.
- Poghosyan, V., & Ioannides, A. A. (2008). Attention modulates earliest responses in the primary auditory and visual cortices. *Neuron*, 58(5), 802–813.
- Poghosyan, V., Shibata, T., & Ioannides, A. A. (2005). Effects of attention and arousal on early responses in striate cortex. *European Journal of Neuroscience*, 22(1), 225–234.
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3–25.
- Pourtois, G., Rauss, K. S., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2008). Effects of perceptual learning on primary visual cortex activity in humans. *Vision Research*, 48(1), 55–62.
- Proverbio, A. M., Del Zotto, M., & Zani, A. (2010). Electrical neuroimaging evidence that spatial frequency-based selective attention affects V1 activity as early as 40–60 ms in humans. *Bmc Neuroscience*, 11, 1471–2202.
- Rauss, K. S., Pourtois, G., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2009). Attentional load modifies early activity in human primary visual cortex. *Human Brain Mapping*, 30(5), 1723–1733.
- Rauss, K. S., Pourtois, G., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2012a). Effects of attentional load on early visual processing depend on stimulus timing. *Human Brain Mapping*, 33(1), 63–74.
- Rauss, K. S., Pourtois, G., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2012b). Voluntary attention reliably influences visual processing at the level of the C1 component: A commentary on Fu, Fedota, Greenwood, and Parasuram (2010). *Biological Psychology*, 91(2), 325–327.
- Rauss, K. S., Schwartz, S., & Pourtois, G. (2011). Top-down effects on early visual processing in humans: A predictive coding framework. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 35(5), 1237–1253.
- Rees, G., Frackowiak, R., & Frith, C. (1997). Two modulatory effects of attention that mediate object categorization in human cortex. *Science*, 275(5301), 835–838.
- Ress, D., Backus, B. T., & Heeger, D. J. (2000). Activity in primary visual cortex predicts performance in a visual detection task. *Nature Neuroscience*, 3(9), 940–945.
- Roberts, M., Delicato, L. S., Herrero, J., Gieselmann, M. A., & Thiele, A. (2007). Attention alters spatial integration in macaque V1 in an eccentricity-dependent manner. *Nature Neuroscience*, 10(11), 1483–1491.
- Rossi, V., & Pourtois, G. (2012). State-dependent attention modulation of human primary visual cortex: A high density ERP study. *Neuroimage*, 60(4), 2365–2378.
- Ruff, C. C., Blankenburg, F., Bjoertom, O., Bestmann, S., Freeman, E., Haynes, J.-D., . . . Driver, J. (2006). Concurrent TMS-fMRI and psychophysics reveal frontal influences on human retinotopic visual cortex. *Current Biology*, 16(15), 1479–1488.

- Salazar, R. F., Kayser, C., & Konig, P. (2004). Effects of training on neuronal activity and interactions in primary and higher visual cortices in the alert cat. *Journal of Neuroscience*, 24(7), 1627–1636.
- Sawaki, R., & Katayama, J. I. (2007). Difficulty of discrimination modulates attentional capture for deviant information. *Psychophysiology*, 44(3), 374–382.
- Schwartz, S., Vuilleumier, P., Hutton, C., Maravita, A., Dolan, R. J., & Driver, J. (2005). Attentional load and sensory competition in human vision: Modulation of fMRI responses by load at fixation during task-irrelevant stimulation in the peripheral visual field. *Cerebral Cortex*, 15(6), 770–786.
- Schwarzkopf, D. S., Zhang, J., & Kourtzi, Z. (2009). Flexible learning of natural statistics in the human brain. *Journal of Neurophysiology*, 102(3), 1854–1867.
- Stickgold, R., & Walker, M. P. (2007). Sleep-dependent memory consolidation and reconsolidation. *Sleep Medicine*, 8(4), 331–343.
- Stolarova, M., Keil, A., & Moratti, S. (2006). Modulation of the C1 visual event-related component by conditioned stimuli: Evidence for sensory plasticity in early affective perception. *Cerebral Cortex*, 16(6), 876–887.
- Supér, H., van der Togt, C., Spekreijse, H., & Lamme, V. A. F. (2003). Internal state of monkey primary visual cortex (V1) predicts figure-ground perception. *Journal of Neuroscience*, 23(8), 3407–3414.
- van der Lubbe, R. H. J., & Woestenburg, J. C. (1997). Modulation of early ERP components with peripheral precues: A trend analysis. *Biological Psychology*, 45(1–3), 143–158.
- Vanni, S., Warnking, J., Dojat, M., Delon-Martin, C., Bullier, J., & Segebarth, C. (2004). Sequence of pattern onset responses in the human visual areas: An fMRI constrained VEP source analysis. *Neuroimage*, 21(3), 801–817.
- Watanabe, M., Cheng, K., Murayama, Y., Ueno, K., Asamizuya, T., Tanaka, K., & Logothetis, N. (2011). Attention but not awareness modulates the BOLD signal in the human V1 during binocular suppression. *Science*, 334(6057), 829–831.
- West, G. L., Anderson, A. A. K., Ferber, S., & Pratt, J. (2011). Electrophysiological evidence for biased competition in V1 for fear expressions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(11), 3410–3418.
- Wijers, A. A., Lange, J. J., Mulder, G., & Mulder, L. J. M. (1997). An ERP study of visual spatial attention and letter target detection for isoluminant and nonisoluminant stimuli. *Psychophysiology*, 34(5), 553–565.
- Williams, M. A., Baker, C. I., Op de Beeck, H. P., Shim, W. M., Dang, S., Triantafyllou, C., & Kanwisher, N. (2008). Feedback of visual object information to foveal retinotopic cortex. *Nature Neuroscience*, 11(12), 1439–1445.
- Woldorff, M. G., Fox, P. T., Matzke, M., Lancaster, J. L., Veeraswamy, S., Zamarripa, F., . . . Jerabek, P. (1997). Retinotopic organization of early visual spatial attention effects as revealed by PET and ERPs. *Human Brain Mapping*, 5(4), 280–286.
- Zani, A., & Proverbio, A. M. (2009). Selective attention to spatial frequency gratings affects visual processing as early as 60 msec. poststimulus. *Perceptual and Motor Skills*, 109(1), 140–158.
- Zhang, X. L., Zhaoping, L., Zhou, T. G., & Fang, F. (2012). Neural activities in V1 create a bottom-up saliency map. *Neuron*, 73(1), 183–192.

C1 Modulation Effect and Its Factors

CHEN Jian¹; YUAN Jie¹; WANG Hailing¹; WANG Yan²; FU Shimin¹

(¹ Department of Psychology, Tsinghua University, Beijing 100084, China)

(² Key Laboratory of Mental Health, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: C1 is the first cortical component of visual evoked potentials (VEPs). C1 modulation effect refers to the phenomenon that attention and other factors could affect the amplitude of C1. Previous studies have mainly observed modulation of the P1 and N1 components due to attention, but not of C1 component, based on which researchers have brought forward the delayed feedback hypothesis. Recent studies, however, have observed conflicting evidence that C1 may be modulated by attention, suggesting that attention may impinge on the early stage of visual information processing. Future research should investigate the impact of attention and perceptual learning on the modulation of C1 component and clarify the roles of perceptual load, attentional load, and other contributory factors as well as their interactions in generating C1 modulation effect.

Key words: C1 modulation effect; Attention; Delayed feedback hypothesis; Perceptual learning; Load theory