

知觉场景与工作记忆表征中的注意选择： 一个统一的视角*

梁腾飞 吴海燕 张 引 龙芳芳 陈江涛 胡中华 刘 强

(辽宁师范大学脑与认知神经科学研究中心, 大连 116029)

摘 要 对信息的注意选择不仅存在于视觉加工中, 同时也可以指向多个短时存储的记忆表征。在行为层面上, 两种注意机制能够表现出一致的行为增益, 并且这种增益具有跨不同注意分配方式的稳定性。在脑神经层面上, 一方面, 由于对视觉信息的编码识别以及短时存储均主要在与视网膜呈拓扑映射关系的视皮层区(V1~V4)内进行, 这些脑区也因此同时被作为两种注意加工的操作平台。另一方面, 来自背侧额顶叶网络的控制信号会对视皮层内的注意操作进行自上而下的调控, 以促进对目标信息的优先化加工。这些新的证据表明, 两种注意加工可能均产生于一个统一的注意控制机制。同时, 本文所描述的脑机制框架也为重新理解注意与视觉工作记忆间的关系提供新的视角。

关键词 注意选择; 背侧额顶叶网络; 视觉皮层; 内部注意; 知觉注意

分类号 B842

认知加工能力的有限性决定了个体必须从众多可用的信息中选择与当前目标相关的信息。注意系统作为一种信息筛选机制, 可以根据个体不断变化的行为动机或意向来选择信息, 以支持当前任务的完成。对信息的选择性注意不仅可以指向外部知觉场景, 同时也可以多个内部表征间操作。这其中最重要的是那些短时存储的记忆表征, 该过程被认为由工作记忆系统来完成(Gazzaley & Nobre, 2012)。该系统的一个功能子集被称之为视觉工作记忆(visual working memory, VWM), 其负责对外部的视空间信息进行短期存储与操作(也有研究者称其为视觉短时记忆, 但为了突出记忆表征的可操作性, 本文统一采用“视觉工作记忆”这个概念)。尽管 VWM 系统可以同时存储多个记忆项目, 但这些项目并不总是和当前的任务紧密相关。通过注意选择机制, 个体可以将与任务相关的项目置于可优先访问的特权状态(Myers, Stokes, & Nobre, 2017)。这种注意操作

的有效性也得到近期一些研究证据的证实(Belopolsky & Theeuwes, 2011; Munneke, Belopolsky, & Theeuwes, 2012; van der Lubbe, Bundt, & Abrahamse, 2014; Ye, Hu, Tapani, Maria, & Liu, 2016)。最近 Chun 等人对指向内部以及外部的注意机制进行了明确的界定与区分(Chun, Golomb, & Turk-Browne, 2011)。基于所选信息形式的不同, 他们把自上而下的选择性注意划分为外部注意和内部注意两种类型(Chun et al., 2011)。在他们看来, 外部注意主要涉及在外部知觉场景中进行信息筛选, 而内部注意则是指在内部表征(本文中的内部注意特指指向多个 VWM 表征的注意加工)间进行的操作。

在执行视觉搜索任务时, 个体可以根据任务目标, 对当前感知到的全部/所有刺激进行优先级排序(Bisley & Goldberg, 2010)。而在 VWM 中, 受制于有限的存储容量, 一般只有少数几个项目处于可获取的状态(Larocque, Lewis-Peacock, & Postle, 2014)。即便如此, 这些项目对当前任务来说并不总是同等重要(Oberauer & Hein, 2012)。为此一些研究者认为, 在 VWM 中存储的多个项目可能也处于不同的优先级状态(Nee & Jonides, 2013; Larocque et al., 2014; Zokaei, Manohar, Husain, & Feredoes,

收稿日期: 2017-03-03

* 国家自然科学基金项目(31600883)、辽宁省教育厅一般项目(L201683684)资助。

通信作者: 胡中华, E-mail: huzhonghua2000@163.com

2014)。这种机制在工作记忆的多状态模型(different states model)中被系统的阐述。该模型认为,在工作记忆存储的所有项目中,只有一个处于最优先级的状态(Olivers, Peters, Houtkamp, & Roelfsema, 2011)。该项目被置于内部注意焦点中,以便支持当前的任务目标,并且能够促进与之相关的视觉输入(Oberauer & Hein, 2012)。有趣的是,这和外部注意加工中的偏向竞争模式很相似(Desimone & Duncan, 1995),意味着两者可能涉及共同的机制。实际上,近些年越来越多的证据显示,两者涉及的神经网络大量重叠(Kuo, Rao, Lepsien, & Nobre, 2009; Kuo, Nobre, Scerif, & Astle, 2016; Munneke et al., 2012; van der Lubbe et al., 2014)。在这里,本文基于这样一个概念,即 VWM 加工可以被认为是指向内部记忆表征的注意选择过程(Kiyonaga & Egner, 2013),来梳理内部以及外部注意加工作为一个统一过程的证据及理论支持。为此我们首先从三个侧面(基于空间的注意选择、基于客体的注意选择以及基于特征的注意选择)全面地阐述两者所涉及的行为增益及枕叶视皮层机制。接着我们系统地分析了近期关于对侧延迟负波在两种注意加工中参与的证据。随后本文对两者所共同涉及的额顶叶网络与枕叶视皮层间的连接机制进行了梳理,这有助于从跨脑区协作的角度来理解自上而下的调控机制在两种注意加工中的作用。

1 相似的行为增益及枕叶视皮层机制

在选择性注意对视觉加工的行为促进以及相应的脑神经基础方面,以往研究已经产生大量成熟的成果。然而不管是探讨不同的理论模型抑或是其潜在的神经机制,总是要考虑注意选择是基于何种信息维度。一般认为主要有三种模式:基于空间的注意选择,基于特征的注意选择以及基于客体的注意选择。早期的行为证据一致表明,外部注意可以在以上三种信息维度上操作,并且能够带来行为上的增益。在脑神经水平上,枕叶的视皮层能够同时参与基于三种信息模式的外部注意加工。鉴于视觉工作记忆和视知觉注意间的紧密联系(Chun, 2011; Kiyonaga & Egner, 2013, 2014),一个可能的观点是,那些在外部注意加工中所观察到的机制同样也适用于指向 VWM 表征的内部注意加工。下面,本文先从注意所基于的不同信息维度这一视角来梳理支持该观点的证据。

1.1 基于空间的注意选择

早期研究发现,当个体把注意集中在视野中的某个位置上时,会增强对该位置处刺激的加工(Posner, 1980)。Griffin 和 Nobre (2003)认为,这种基于空间位置的注意增强效应可能也存在于内部注意加工中。为此,他们通过操控空间线索直接比较了两种注意机制。在他们的实验中,呈现在刺激阵列之前的前置线索(pre-cue)能够诱发指向外部空间位置的注意选择,而呈现在刺激阵列之后的回溯线索(retro-cue)则产生指向 VWM 表征位置的注意操作。结果显示,相比较于中性线索,两种有效线索均能够促进被试的行为表现,而当它们无效时则产生一致的行为代价。Griffin 和 Nobre (2003)提供的证据意味着,注意可以以一种类似在知觉场景中选择信息的方式,在 VWM 表征间操作。在类似的研究中,Belopolsky 和 Theeuwes (2011)采用眼动技术进一步验证了该观点。他们的任务是让被试记住分布在不同视野的圆的位置。一个回溯线索会呈现在 VWM 保持期间,提示被试有选择地保持其中一个位置。结果显示,与未被选择的位置相比,随后的眼动扫视轨迹明显偏离所选的位置。这种眼动扫视轨迹的偏离反映了由空间注意所诱发的对眼动计划的抑制(van der Stigchel, Meeter, & Theeuwes, 2006)。此外,在外部注意加工中,由于空间抑制效应的存在,距离目标较近的无关刺激相比较于较远的刺激能够对目标加工产生更大的干扰(Franconeri, Alvarez, & Cavanagh, 2013)。有趣的是,这种空间抑制效应在指向 VWM 表征的内部注意加工中也被观察到(Sahan, Verguts, Boehler, Pourtois, & Fias, 2016)。

在知觉场景中,对一个空间位置的注意能够调节编码该位置的视皮层区的神经活动(Brefczynski & DeYoe, 1999; Gandhi, Heeger, & Boynton, 1999; Somers, Dale, & Seiffert, 1999)。这种神经调控可以作为一种机制,使得目标刺激从诸多无关刺激的竞争中胜出(Desimone & Duncan, 1995; Gilbert & Li, 2013)。Munneke 等人(2012)近期在 VWM 任务中发现,对一个 VWM 表征位置的注意也能够产生相类似的视皮层调制模式。他们让被试记住分布在屏幕不同位置处的四个日常物品,之后一个回溯线索呈现在记忆保持阶段,提示被试选择性地注意其中一个物品表征。为了操纵注意在表征间的转移,在部分试次中会再呈现第二个回溯

线索。与第一个线索相比, 该线索的位置指向可能相同, 也可能不同, 进而引导注意转移到另一个表征位置上, 或保持不变。fMRI 结果显示, 编码相应位置的视皮层神经活动, 其变化受被试注意轨迹的调控。当被试将注意从该位置处撤离时, 在对应 ROI 处(V1~V3)能够观察到神经活动的降低; 而当被试将注意初次转移到该位置上时, 则观察到增加的现象。更有趣的是, 当两个线索连续指向同一个位置时, 表征该位置的视皮层区的神经活动被进一步的增强。这些证据表明, 基于空间的内部注意也能够产生与外部注意相类似的视皮层调控模式(Munneke et al., 2012)。因此, 早期视皮层(V1~V3 区)可能同时参与了两种注意机制在空间维度上的操作。

1.2 基于特征的注意选择

聚光灯模型(spotlight model)假设, 注意只能以一种类似“探照灯”的形式在视野中操作。不同于该理论, 基于特征的注意观点认为, 注意可以促进视野中具有某个相同或相似特征(如颜色, 形状或朝向)的客体的可辨别性, 从而以一种超空间的形式在整个视野中进行选择(Reynolds, Pasternak, & Desimone, 2000; Treue & Martínez Trujillo, 1999)。近期, 研究者在基于特征的内部注意中也观察到该现象(Heuer & Schubö, 2016; Ye et al., 2016)。Heuer 和 Schubö (2016)让被试短时记忆单侧呈现的四个项目, 然后通过保持期间的不同回溯线索(空间线索, 数字符号线索或特征线索)来引导被试注意选择其中的两个项目。为考察所选项目的不同空间分布对以上三种线索类型的影响, 他们操纵两项目间的空间距离, 使得它们来自相邻或非相邻的位置。结果发现, 由空间及符号线索所操纵的注意仅仅在两个项目的位置相邻时才有效。相比之下, 由特征线索引导的注意则不受这种空间临近性的限制。此外, 不仅仅是正确率, 基于特征的内部注意也被发现能够提高 VWM 的表征精度(Ye et al., 2016)。因此, 个体可以基于记忆表征的某一特征维度, 以一种类似于外部注意的操作方式灵活地分配内部注意资源。

在神经层面上, 与基于空间的外部注意类似, 基于特征的外部注意也可以调制编码该特征的视皮层区的神经活动, 如加工颜色的 V4 区(Reynolds et al., 2000)和加工运动方向的 MT 区(Treue & Martínez Trujillo, 1999)。Zokaei 等人近期采用重复经颅磁

刺激(rTMS)技术进一步考察, 该调制模式是否可以在内部注意的操作中被观察到(Zokaei, Manohar, Husain, & Feredoes, 2014)。他们首先让被试记忆两个具有不同颜色及运动方向的点阵列。随后呈现一个基于颜色特征的回溯线索, 提示被试把内部注意指向带有该颜色点阵列的运动朝向上。在线索刺激消失后, 一个 20 Hz 的抑制性磁刺激被施加在编码运动方向的 MT 区。结果显示, 对该区域的抑制仅仅选择性地破坏了注意指向特征的记忆精度, 对未指向的特征则没有影响。因此, 和外部注意类似, 基于特征的内部注意同样也可以定位到编码该特征的视皮层区。需要指出的是, 基于特征的外部注意调制不仅可以在编码该特征的视皮层中观察到(Saenz, Buracas, & Boynton, 2002), 也能够扩散到其它视皮层区(Serences & Boynton, 2007)。然而目前尚不明确这种特征注意的视皮层扩散效应是否存在于内部注意操作中。

1.3 基于客体的注意选择

有时多个刺激可能分别具有不同的特征维度。此时, 基于特征的注意选择可能并不适用。然而当这些刺激通过格式塔原理组块为单个客体时, 注意选择同样有效(Roelfsema & Houtkamp, 2011)。这种基于客体的注意选择机制可以通过注意的扩散假说(Vecera & Farah, 1994)来解释: 当我们选择客体的某一部分时, 注意会以一种自动的方式扩散到属于该客体的其它知觉特征上, 从而增强对同一客体所有特征的加工, 而不是仅仅局限于所选择的特征维度(Gilbert & Li, 2013)。在视觉搜索的行为研究中, 基于客体的注意选择已经被采用多种刺激材料及实验设计的研究所证实(综述详见 Chen, 2012)。在 fMRI 研究中, 基于客体的注意调制效应也在早期视皮层中被观察到(Shomstein & Behrmann, 2006; Wannig, Stanisor, & Roelfsema, 2011)。如在初级视皮层区(V1), 由指向多个空间位置的注意所诱发的神经活动只有当这些位置通过格式塔原则组块为单一的客体时才得到提高(Wannig et al., 2011)。

与外部注意类似, 基于客体的内部注意同样能够产生相似的行为增益及视皮层调制模式(Gazzaley & Nobre, 2012; Oberauer & Hein, 2012; Peters, Kaiser, Rahm, & Bledowski, 2015)。在行为层面上, 研究者们发现, 当在同一个存储客体的不同位置处进行注意转移时, 相比于等距离位置的不同客体,

被试的行为反应更快(Peters et al., 2015)。这类似在知觉任务中观察到的行为增益(Roelfsema & Houtkamp, 2011)。在脑神经层面上,采用多变量模式分析(multivariate pattern analysis, MVPA)的证据则显示,将注意指向存储客体的一个位置会增强编码同一客体其它位置的视皮层神经活动(Peters et al., 2015)。这和在知觉任务中所观察到的视皮层调制模式类似。在知觉任务中,当多个位置以一定的规则组块为单一客体时,对其中一个位置的注意也能够增强编码其它位置的视皮层区神经活动(Gilbert & Li, 2013; Stoppel et al., 2013)。

以上的证据表明,指向VWM表征的注意可以以一种类似于知觉注意的方式在不同的信息维度上操作。更为关键的是,两种注意操作表现出一一致的视皮层调制模式。视皮层在外部注意加工中的参与主要与其信息编码识别的角色有关(Gilbert & Li, 2013)。然而视皮层同样的作用并不能解释指向VWM表征的内部注意对这些感觉皮层的调控。一个可能的机制是,枕叶视皮层在VWM表征的存储中也扮演着积极角色。这一观点符合VWM的感觉征用假说(该假说认为,最初参与信息编码的视皮层同时也负责对这些信息的短时存储)(Serences, Ester, Vogel, & Awh, 2010; Emrich, Riggall, Larocque, & Postle, 2013; Serences, 2016; Sreenivasan, Curtis, & D'Esposito, 2014; Riggall & Postle, 2012),也与近期一些采用MVPA技术的fMRI研究结果一致(Emrich et al., 2013; Serences, 2016; Riggall & Postle, 2012)。这些证据显示,VWM表征能够在枕叶的视皮层被解码,尽管保持阶段在这些脑区并没有观察到显著升高的神经活动。与之相反的是,尽管额顶叶区域在保持期间能够产生持续升高的神经活动,然而VWM表征在这些脑区并不能被解码。因此,枕叶视皮层通过其知觉编码及短时存储功能,分别支持了注意在知觉场景以及VWM表征中的操作。

2 后部脑区的神经电生理特性

正如上面所指出的,视皮层能够同时参与对信息的编码识别以及短时存储,因而使得内部以及外部注意选择能够表现出一致的视皮层调制模式。如果把视皮层在VWM的编码以及存储阶段的参与视为一个连续的过程,那么,VWM可能只是内部注意在视觉表征上的持续维持(Chun, 2011;

Kiyonaga & Egner, 2014)。这意味着个体对VWM项目的积极表征可能很大程度上依赖于其内部注意对这些已存储项目的持续选择。借由该机制,那些和当前的任务目标紧密相关的记忆项目能够获得更好的存储(Larocque et al., 2014; Lewis-Peacock, Drysdale, Oberauer, & Postle, 2012)。

内部注意在多个VWM表征上的持续维持和外部注意对多个可见视觉刺激的持续选择类似。在外部注意加工中,以往对这一过程的研究多采用多目标追踪任务,该任务要求被试持续地追踪在视野中被标记的多个移动目标。采用该任务,Drew和Vogel(2008)发现,产生于后部脑区的对侧延迟负波(contralateral delay activity, CDA)能够被任务中所需要追踪的项目数所调节,并且敏感于被试的追踪容量。然而就传统观点而言,CDA一直被认为是目前已知唯一反映VWM信息存储的神经指标,其幅值敏感于VWM中存储的客体数目(Drew, McCollough, & Vogel, 2006)。由于在Drew和Vogel(2008)的研究中,对一侧视野内多个目标的追踪需要外部注意的实时参与,而不是VWM的存储功能,因此他们的研究有力地表明,CDA并不总是敏感于记忆表征的存储,而是也能够同时反映外部注意对多个可见视觉刺激的持续选择。不仅如此,随后的多个研究也证实了这一观点(Tsubomi, Fukuda, Watanabe, & Vogel, 2013; Berggren & Eimer, 2016)。如Tsubomi等人(2013)通过视觉注意任务发现,仅仅让被试持续地注意呈现在一侧视野中的多个静止色块也能够刺激视野的对侧后脑区诱发一个CDA成分。一般认为,在VWM任务中,CDA的幅值能够随被试所记忆的项目数的增加而升高(Luria, Balaban, Awh, & Vogel, 2016)。有趣的是,Tsubomi等人(2013)发现,CDA的幅值也能够被个体所持续注意的项目数所调节。这些研究提示,CDA能够同时反映VWM存储以及持续的外部注意选择两个截然不同的加工过程。这似乎是一个冲突的结论,假如认定CDA只能反映VWM的信息存储(Drew et al., 2006)。然而如果考虑到前面提到的观点,即个体对VWM表征的积极存储在很大程度上依赖于其内部注意在这些表征上的持续维持,那么就可以得出一个能够调和这一冲突的假设,即无论是可见的视觉刺激抑或短时存储的记忆表征,对它们的持续注意选择均依赖于相同的后脑区机制。这

一机制也是产生 CDA 的神经基础。因此, CDA 可能反映了更一般的持续注意维持, 不管该注意是指向已存储的记忆表征还是外部的视觉刺激。此外, 不仅仅是 CDA, 研究发现两种注意选择也能够诱发反映空间注意分配的 N2pc 成分(Kuo et al., 2009, 2016), 并被后部脑区 alpha 震荡的事件相关去同步化所追踪(van der Lubbe et al., 2014)。有趣的是, 后部脑区 alpha 震荡的这种能量扰动被认为可能是 CDA 形成的神经振荡机制(van Dijk, van der Werf, Mazaheri, Medendorp, & Jensen, 2010)。这意味着, 两者可能均产生于调控注意的后脑区机制。

需要指出的是, 尽管当前讨论的证据提示, 个体对 VWM 项目的存储可能很大程度上依赖于其内部注意在这些项目上的持续维持。但该观点并不意味着 VWM 的存储功能完全依靠内部注意的持续维持来实现。我们认为内部注意对 VWM 存储功能的贡献仅局限于那些位于注意焦点内的记忆项目(Larocque et al., 2014; Lewis-Peacock et al., 2012)。这些项目和当前的任务目标有着紧密的联系。而位于内部注意焦点之外的记忆项目可能有着自己独特的存储机制, 如由短期的突触强度改变所介导的维持机制(Stokes, 2015)。

3 后顶叶对视皮层中注意相关活动的调制

上一部分提到, 位于后部脑区的 CDA 成分以及 alpha 频段的事件相关去同步化均能够同时追踪指向内部以及外部的持续注意维持。近期的多个研究证据指出, 两者的产生源可能均位于后顶叶 (Posterior Parietal Cortex, PPC) 的顶内沟 (intraparietal sulcus, IPS) 区(Becke, Müller, Vellage, Schoenfeld, & Hopf, 2015; Brigadoi et al., 2016; Palva, Monto, Kulashekhar, & Palva, 2010; Robitaille et al., 2010)。在 VWM 的研究中, IPS 最初被认为是反映对记忆项目在线存储的脑区。如 IPS 的神经活动能够随着记忆项目数的增加而变强(Xu & Chun, 2006)。然而近期的 MVPA 证据并不支持这一观点。在 VWM 保持期间, 尽管单变量信号强度分析能在 IPS 检测到持续增强的 BOLD 信号, 但是该区的神经活动并不能像视皮层那样被解码(Riggall & Postle, 2012)。此外, 对该区域施加抑制性的磁刺激能够同时干扰 VWM 任务及视知觉任

务中的注意加工(Emrich, Johnson, Sutterer, & Postle, 2017)。因此, 在 VWM 的存储加工中, PPC 的 IPS 更有可能参与自上而下的持续注意选择 (Magen, Emmanouil, McMains, Kastner, & Treisman, 2009; Tsubomi et al., 2013), 并作为内部以及外部注意加工中资源有限的瓶颈机制(Kiyonaga & Egner, 2013)。

PPC 的这种功能角色可能和其独特的解剖结构有关。不同于其它脑区, PPC 内包含有与视皮层呈映射关系的视空间拓扑地图(topographic map of visual space), 因此能够整合来自视皮层多个区域的信息(Silver & Kastner, 2009)。PPC 与视皮层间的这种拓扑连接使得来自该区域自上而下的信号能够直接参与调控视皮层内的注意相关活动(Greenberg et al., 2012)。这种调控机制在注意的优先级地图(priority map)模型中也被系统地阐述(Bisley & Goldberg, 2010)。该模型指出, 在 IPS 的外侧区内形成的优先级地图能够通过神经计算整合来自视皮层区自下而上的视觉输入以及额叶控制区自上而下的控制信号(Bisley & Goldberg, 2010), 进而引导注意搜索。通过该机制, 个体能够根据当前的任务目标, 在 IPS 外侧区的神经网络内形成一个优先级地图, 进而使得目标相关的视觉输入得到优先化加工(Bisley & Goldberg, 2010), 并加强对目标相关记忆表征的注意维持(Jerde, Merriam, Riggall, Hedges, & Curtis, 2012)。同时, 该优先级地图也可以根据不断变换的任务需求进行重构, 以便实时地适应新的目标选择(Peters et al., 2015)。

4 前额叶控制区自上而下的远程调控

除了后顶叶的参与, 两种注意操作也共同依赖来自前额叶(prefrontal cortex, PFC)控制区自上而下的远程调控。在视觉搜索中一个较主流的观点认为, PFC能够通过与视皮层间的功能连接, 自上而下地调控对目标信息的加工(Duecker & Sack, 2015; Gregoriou, Gotts, Zhou, & Desimone, 2009; Gilber & Li, 2013)。不仅仅是外部的注意加工, 来自 PFC 的这种调控信号对内部的注意操作也同样重要。Kuo 等人近期的一系列工作证实了这一点。与以往的研究结果一致(Munneke et al., 2012), 他们发现, 对一个记忆项目的注意选择能够调节编码该项目的早期视皮层区(V1-V4)的神经活动(Kuo,

Stokes, Murray, & Nobre, 2014)。重要的是, PFC 的额下沟(inferior frontal sulcus, IFS)和该视皮层区间的功能连接伴随着注意在项目间的转移而变化。这和外部注意转移所观察到的调控模式相似, 提示两种注意操作可能涉及共同的 PFC 调控模式。随后他们在另一项工作中结合 fMRI 和 MEG 技术对此进行了验证(Kuo et al., 2016)。他们发现, 两种注意操作在目标刺激的对侧后脑区均诱发一个时空分布相似的 N2pc 成分, 并且增强了背侧额顶叶网络与表征目标项目的早期视皮层之间的相位耦合。有趣的是, 这种增强的相位耦合模式发生在 N2pc 效应之前, 并且在试次间与 N2pc 幅值呈显著相关。因此, 来自额顶叶网络自上而下的远程信号实时地调控了后脑区的注意相关活动(Kuo et al., 2016)。不仅如此, 在无明显注意操作的记忆保持期间, PFC 的调控同样具有意义(Larocque et al., 2014)。借由来自 PFC 的远程调控信号, 个体可以在编码完成后的保持期间, 根据不断变化的任务需求继续对记忆表征进行优先级的排序(Larocque et al., 2014; Stokes & Nobre, 2011)。

对于 PFC 在两种注意操作中的具体作用机制, 一个可能的解释是, 这些更高层次的控制区被用来存储由当前任务所设定的注意控制信号(Nee & D'Esposito, 2016), 比如目标相关的信息(Lara & Wallis, 2015), 并以此调控视皮层内的注意操作。该解释也和近期的一些研究证据一致。如在 Lara 和 Wallis (2014)的研究中, 他们训练恒河猴短时地记忆一个色块, 结果发现, 恒河猴绝大多数的 PFC 神经元并未对色块的颜色进行编码, 而是产生一种对内隐注意转移进行控制的动态信号。不仅如此, 损伤恒河猴的单侧外侧 PFC 并不影响其对记忆表征细节的存储, 而是破坏了它们在检测阶段快速转移其注意的能力(Pasternak, Lui, & Spinelli, 2015)。需要注意的是, 尽管来自 PFC 的控制信号是两种注意机制得以运作的关键, 但两种注意操作并非涉及完全相同的 PFC 调控模式。相反, 额叶控制网络在两种注意操作中的参与可以以一种完全不同的时空模式来进行(Tamber-Rosenau, Esterman, Chiu, & Yantis, 2011)。这可能和 PFC 的自适应性编码机制有关(Duncan, 2001)。作为最高层次的控制中枢, PFC 的神经活动能够根据当前的任务进行动态的调谐(Stokes et al., 2013), 以促进目标信息的加工, 或支持其它任务

相关的皮层系统(Kuo et al., 2014; Woolgar, Hampshire, Thompson, & Duncan, 2011)。

此外, 在对外部注意加工施以自上而下的影响过程中, 额叶控制区并不是单独在行动, 而是被认为和 PPC 的相关脑区协作完成(Gilbert & Li, 2013)。最近, 一个注意调控的混合模型(hybrid model of attentional control)被提出, 用来描述额叶控制区和 PPC 间的这种协作模式(Duecker & Sack, 2015)。该模型认为, 对外部注意的调控可由背侧的额顶叶网络协作来完成。在该网络内, 各半球的 PPC 主要参与调控同侧视皮层内的注意操作; 而额叶控制区, 主要是右侧额眼区(frontal eye field, FEF), 则可以间接通过 PPC 同时调控两侧视皮层内的注意加工。虽然近期的一些研究指出, 对内部注意的调控也需要额顶叶的共同参与(Kuo et al., 2016; Sprague, Ester, & Serences, 2016; Tamber-Rosenau et al., 2011)。但尚不清楚额顶叶各脑区间的具体协作模式, 以及 Duecker 和 Sack (2015)的这一模型是否同样适用于对内部注意的调控。

5 总结与展望

总的来说, 当前所展示的证据一致地表明, 两种注意操作具有跨不同选择模式(基于空间、基于特征以及基于客体的注意选择)的稳定性, 以及跨脑区功能连接(从枕叶视皮层到更高级的控制中枢)上的一致性。具体来说, 视皮层通过其信息识别以及短时存储功能, 为两种注意操作提供一个有效的平台。同时, 该区域内的注意加工还会受到来自背侧额顶叶网络自上而下的调控。这其中, PFC 控制区通过其远程信号引导两种注意操作。与此同时, 在 PPC 内形成的优先级地图通过整合来自 PFC 的控制信号以及自下而上的视觉输入, 协同促进视皮层内目标信息的优先化加工。更重要的是, 两种注意操作共享相似的神经基础表明, 可能存在一个能够同时在知觉场景以及 VWM 表征间引导注意选择的控制机制(Kiyonaga & Egner, 2014)。这意味着两种注意并不是彼此无关或完全平行的, 而是同一个选择机制的不同表现。在当前看来, 额顶叶控制区自上而下的信号输入可能是该机制得以运转的关键。通过这一机制, 个体可以灵活地根据当前的认知需求, 将注意指向短时存储的记忆表征, 抑或知觉场景中的视觉刺激。此外, 本文所展示的证据也为重新理

解注意与 VWM 间的关系提供一个新视角。在早期的研究中, 研究者们更多的是把两者看做两个相互独立的认知加工过程, 并在此基础上探讨彼此之间的相互影响。如与 VWM 表征相同的无关刺激更容易捕获注意(张明, 王爱君, 2012), 并且在保持期间呈现的视觉注意任务能够干扰对 VWM 表征的存储(Makovski, Shim, & Jiang, 2006)。然而当前所描述的框架更有可能支持新近的一个观点, 即 VWM 和视觉注意征用相同的表征机制(Chen, Ye, Xie, Xia, & Mo, 2017; Kiyonaga & Egner, 2014; Shen et al., 2015)。在当前看来, 该机制主要由枕叶的视皮层来支持, 并且接收额叶顶网络自上而下的调控。

虽然从行为以及脑机制方面, 研究者们提供了两种注意操作存在相似性的诸多证据, 但这一领域仍然存在一些有待探讨的问题。

首先, 当视觉任务中包含多个不同的刺激时, 对目标刺激的选择往往不能立刻发生, 而是要经过一个搜索的过程。早期的注意理论认为, 由于单注意焦点的限制性, 视觉搜索只能以序列的方式进行(Woodman & Luck, 2003)。然而随后的多焦点注意(multifocal attention)假说则指出, 注意系统可以同时存在多个注意焦点(Cavanagh & Alvarez, 2005)。这意味着个体可以利用多注意焦点机制并行地进行视觉搜索。该观点也得到近期一些研究证据的支持。如在视觉搜索中, 被试可以将注意同时指向视野中的两个目标, 并有效地忽略处于中间的无关刺激(Eimer & Grubert, 2014; Panagopoulos, 2013; Walter, Keitel, & Müller, 2016)。此外, 注意资源也可以被平行且独立地分配给视野中的不同目标对象(Eimer & Grubert, 2014)。然而尚不清晰的是, 当搜索行为发生在多个 VWM 表征间时是否也采取相似的并行模式? 换句话说, 内部注意资源是否可以同时独立地分配给多个记忆表征?

其次, 在两种注意操作中, 尽管对目标信息的选择涉及相似的行为增益及脑神经机制, 但针对未被选择的信息, 两者的处理方式却有所不同。在 VWM 任务中, 任务相关的记忆表征因获得更多的加工资源而被稳定的存储, 未被选择的表征则可能被抛弃或丢失(Gressmann & Janczyk, 2016; Kuo, Stokes, & Nobre, 2012; Schneider, Mertes, & Wascher, 2015)。对无关表征的丢弃似乎是合理

的, 因为这样可以进一步释放有限的 VWM 容量, 以便用来存储任务相关的信息(Schneide et al., 2015)。对于这些无关表征的命运, 其神经活动可能降低到基线水平(LaRocque, Lewis-Peacock, Drysdale, Oberauer, & Postle, 2013), 并处于一种“活动静息”的状态(Stokes, 2015)。然而在视觉加工中, 那些未被选择的刺激通常会被作为分心刺激而抑制掉, 以防止干扰对目标的加工(综述详见 Geng, 2014)。同时, 这种抑制能力存在明显的个体差异, 并且能够被默认网络和注意网络间的功能连接强度所预测(Poole et al., 2016)。随之而来的一个问题是, VWM 中对无关表征的移除和对视觉加工中干扰刺激的抑制是否涉及相似的执行控制机制, 并且表现出类似的个体差异性?

最后, 由动态的多目标追踪任务(Cavanagh & Alvarez, 2005; Panagopoulos, 2013)及静态的视觉搜索任务(Alvarez, Gill, & Cavanagh, 2012)所提供的证据表明, 注意可以同时选择视野中的多个刺激。该观点也和多焦点注意假说一致(Cavanagh & Alvarez, 2005), 其认为, 个体可以同时支配多个注意焦点, 并且可以根据任务需求把这些注意焦点分配给不同的目标。不仅如此, 在 VWM 任务中, 个体也可以利用内部注意同时选择多个记忆表征(Heuer & Schubö, 2016; Matsukura & Vecera, 2015)。甚至有研究者指出, 内部注意直接参与调控了多个 VWM 表征的不同神经活动状态(Larocque et al., 2014)。然而不论是对记忆表征的注意, 亦或是对可见视觉刺激的持续选择, 个体所能够同时加工的项目数总是有限的。如在多目标追踪任务中, 被试能够同时追踪的项目数为 3 到 4 项(Drew & Vogel, 2008), 这与一般所认为的 VWM 的容量相似(Luria et al., 2016)。因此一个可能的假设是, 在知觉场景以及 VWM 表征中同时选择多个项目的的能力受限于共同的神经基础。此外, 对该问题的深入探讨也有助于从注意加工的角度进一步揭示 VWM 容量的限制机制。

参考文献

- 张明, 王爱君. (2012). 视觉搜索中基于工作记忆内容的注意捕获与抑制. *心理科学进展*, 20(12), 1899-1907.
- Alvarez, G. A., Gill, J., & Cavanagh, P. (2012). Anatomical constraints on attention: Hemifield independence is a signature of multifocal spatial selection. *Journal of Vision*, 12(5), 9.

- Becke, A., Müller, N., Vellage, A., Schoenfeld, M. A., & Hopf, J. M. (2015). Neural sources of visual working memory maintenance in human parietal and ventral extrastriate visual cortex. *NeuroImage*, 110, 78–86.
- Belopolsky, A. V., & Theeuwes, J. (2011). Selection within visual memory representations activates the oculomotor system. *Neuropsychologia*, 49(6), 1605–1610.
- Berggren, N., & Eimer, M. (2016). Does contralateral delay activity reflect working memory storage or the current focus of spatial attention within visual working memory? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28(12), 2003–2020.
- Bisley, J. W., & Goldberg, M. E. (2010). Attention, intention, and priority in the parietal lobe. *Annual Review of Neuroscience*, 33, 1–21.
- Brefczynski, J. A., & DeYoe, E. A. (1999). A physical correlate of the 'spotlight' of visual attention. *Nature Neuroscience*, 2(4), 370–374.
- Brigadoi, S., Cutini, S., Meconi, F., Castellaro, M., Sessa, P., Marangon, M., ..., Dell'Acqua, R. (2017). On the role of the inferior intraparietal sulcus in visual working memory for lateralized single-feature objects. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 29(2), 337–351.
- Cavanagh, P., & Alvarez, G. A. (2005). Tracking multiple targets with multifocal attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 349–354.
- Chen, K., Ye, Y., Xie, J., Xia, T., & Mo, L. (2017). Working memory operates over the same representations as attention. *PLoS One*, 12(6), e0179382.
- Chen, Z. (2012). Object-based attention: A tutorial review. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 74(5), 784–802.
- Chun, M. M. (2011). Visual working memory as visual attention sustained internally over time. *Neuropsychologia*, 49(6), 1407–1409.
- Chun, M. M., Golomb, J. D., & Turk-Browne, N. B. (2011). A taxonomy of external and internal attention. *Annual review of Psychology*, 62, 73–101.
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, 18(1), 193–222.
- Drew, T. W., McCollough, A. W., & Vogel, E. K. (2006). Event-related potential measures of visual working memory. *Clinical EEG and Neuroscience*, 37(4), 286–291.
- Drew, T., & Vogel, E. K. (2008). Neural measures of individual differences in selecting and tracking multiple moving objects. *Journal of Neuroscience*, 28(16), 4183–4191.
- Duecker, F., & Sack, A. T. (2015). The hybrid model of attentional control: New insights into hemispheric asymmetries inferred from TMS research. *Neuropsychologia*, 74, 21–29.
- Duncan, J. (2001). An adaptive coding model of neural function in prefrontal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(11), 820–829.
- Eimer, M., & Grubert, A. (2014). Spatial attention can be allocated rapidly and in parallel to new visual objects. *Current Biology*, 24(2), 193–198.
- Emrich, S. M., Johnson, J. S., Sutterer, D. W., & Postle, B. R. (2017). Comparing the effects of 10-hz repetitive TMS on tasks of visual STM and attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 29(2), 286–297.
- Emrich, S. M., Riggall, A. C., LaRocque, J. J., & Postle, B. R. (2013). Distributed patterns of activity in sensory cortex reflect the precision of multiple items maintained in visual short-term memory. *Journal of Neuroscience*, 33(15), 6516–6523.
- Franconeri, S. L., Alvarez, G. A., & Cavanagh, P. (2013). Flexible cognitive resources: Competitive content maps for attention and memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(3), 134–141.
- Gandhi, S. P., Heeger, D. J., & Boynton, G. M. (1999). Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(6), 3314–3319.
- Gazzaley, A., & Nobre, A. C. (2012). Top-down modulation: Bridging selective attention and working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(2), 129–135.
- Geng, J. J. (2014). Attentional mechanisms of distractor suppression. *Current Directions in Psychological Science*, 23(2), 147–153.
- Gilbert, C. D., & Li, W. (2013). Top-down influences on visual processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 14(5), 350–363.
- Greenberg, A. S., Verstynen, T., Chiu, Y. C., Yantis, S., Schneider, W., & Behrmann, M. (2012). Visuotopic cortical connectivity underlying attention revealed with white-matter tractography. *Journal of Neuroscience*, 32(8), 2773–2782.
- Gregoriou, G. G., Gotts, S. J., Zhou, H. H., & Desimone, R. (2009). High-frequency, long-range coupling between prefrontal and visual cortex during attention. *Science*, 324(5931), 1207–1210.
- Gressmann, M., & Janczyk, M. (2016). The (un) clear effects of invalid retro-cues. *Frontiers in Psychology*, 7, 244.
- Griffin, I. C., & Nobre, A. C. (2003). Orienting attention to locations in internal representations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(8), 1176–1194.
- Heuer, A., & Schubö, A. (2016). Feature-based and spatial attentional selection in visual working memory. *Memory & Cognition*, 44(4), 621–632.
- Jerde, T. A., Merriam, E. P., Riggall, A. C., Hedges, J. H., & Curtis, C. E. (2012). Prioritized maps of space in human frontoparietal cortex. *Journal of Neuroscience*, 32(48), 17382–17390.
- Kiyonaga, A., & Egner, T. (2013). Working memory as internal attention: Toward an integrative account of internal and

- external selection processes. *Psychonomic Bulletin & Review*, 20(2), 228–242.
- Kiyonaga, A., & Egner, T. (2014). The working memory stroop effect. *Psychological Science*, 25(8), 1619–1629.
- Kuo, B. C., Nobre, A. C., Scerif, G., & Astle, D. E. (2016). Top-down activation of spatiotopic sensory codes in perceptual and working memory search. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28(7), 996–1009.
- Kuo, B. C., Rao, A. L., Lepsien, J., & Nobre, A. C. (2009). Searching for targets within the spatial layout of visual short-term memory. *Journal of Neuroscience*, 29(25), 8032–8038.
- Kuo, B. C., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2012). Attention modulates maintenance of representations in visual short term memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(1), 51–60.
- Kuo, B. C., Stokes, M. G., Murray, A. M., & Nobre, A. C. (2014). Attention biases visual activity in visual short-term memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(7), 1377–1389.
- Lara, A. H., & Wallis, J. D. (2014). Executive control processes underlying multi-item working memory. *Nature Neuroscience*, 17(6), 876–883.
- Lara, A. H., & Wallis, J. D. (2015). The role of prefrontal cortex in working memory: A mini review. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 9, 173.
- LaRocque, J. J., Lewis-Peacock, J. A., & Postle, B. R. (2014). Multiple neural states of representation in short-term memory? It's a matter of attention. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 5.
- LaRocque, J. J., Lewis-Peacock, J. A., Drysdale, A. T., Oberauer, K., & Postle, B. R. (2013). Decoding attended information in short-term memory: An EEG study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(1), 127–142.
- Lewis-Peacock, J. A., Drysdale, A. T., Oberauer, K., & Postle, B. R. (2012). Neural evidence for a distinction between short-term memory and the focus of attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(1), 61–79.
- Luria, R., Balaban, H., Awh, E., & Vogel, E. K. (2016). The contralateral delay activity as a neural measure of visual working memory. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 62, 100–108.
- Magen, H., Emmanouil, T. A., McMains, S. A., Kastner, S., & Treisman, A. (2009). Attentional demands predict short-term memory load response in posterior parietal cortex. *Neuropsychologia*, 47(8–9), 1790–1798.
- Makovski, T., Shim, W. M., & Jiang, Y. V. (2006). Interference from filled delays on visual change detection. *Journal of Vision*, 6(12), 1459–1470.
- Matsukura, M., & Vecera, S. P. (2015). Selection of multiple cued items is possible during visual short-term memory maintenance. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 77(5), 1625–1646.
- Munneke, J., Belopolsky, A. V., & Theeuwes, J. (2012). Shifting attention within memory representations involves early visual areas. *PLoS One*, 7, e35528.
- Myers, N. E., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2017). Prioritizing information during working Memory: Beyond sustained internal attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 21(6), 449–461.
- Nee, D. E., & D'Esposito, M. (2016). The representational basis of working memory. In *Current Topics in Behavioral Neurosciences* (pp. 1–18). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Nee, D. E., & Jonides, J. (2013). Trisecting representational states in short-term memory. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 796.
- Oberauer, K., & Hein, L. (2012). Attention to information in working memory. *Current Directions in Psychological Science*, 21(3), 164–169.
- Olivers, C. N. L., Peters, J., Houtkamp, R., & Roelfsema, P. R. (2011). Different states in visual working memory: When it guides attention and when it does not. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(7), 327–334.
- Palva, J. M., Monto, S., Kulashekhar, S., & Palva, S. (2010). Neuronal synchrony reveals working memory networks and predicts individual memory capacity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(16), 7580–7585.
- Panagopoulos, A. (2013). *Hemifield asymmetries in the spatial distribution of selective attention* (Unpublished doctoral dissertation). Concordia University.
- Pasternak, T., Lui, L. L., & Spinelli, P. M. (2015). Unilateral prefrontal lesions impair memory-guided comparisons of contralateral visual motion. *Journal of Neuroscience*, 35(18), 7095–7105.
- Peters, B., Kaiser, J., Rahm, B., & Bledowski, C. (2015). Activity in human visual and parietal cortex reveals object-based attention in working memory. *Journal of Neuroscience*, 35(8), 3360–3369.
- Poole, V. N., Robinson, M. E., Singleton, O., DeGutis, J., Milberg, W. P., McGlinchey, R. E., ... Esterman, M. (2016). Intrinsic functional connectivity predicts individual differences in distractibility. *Neuropsychologia*, 86, 176–182.
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3–25.
- Reynolds, J. H., Pasternak, T., & Desimone, R. (2000). Attention increases sensitivity of V4 neurons. *Neuron*, 26(3), 703–714.
- Riggall, A. C., & Postle, B. R. (2012). The relationship between working memory storage and elevated activity as measured with functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, 32(38), 12990–12998.

- Robitaille, N., Marois, R., Todd, J., Grimault, S., Cheyne, D., & Jolicœur, P. (2010). Distinguishing between lateralized and nonlateralized brain activity associated with visual short-term memory: fMRI, MEG, and EEG evidence from the same observers. *NeuroImage*, 53(4), 1334–1345.
- Roelfsema, P. R., & Houtkamp, R. (2011). Incremental grouping of image elements in vision. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 73(8), 2542–2572.
- Saenz, M., Buracas, G. T., & Boynton, G. M. (2002). Global effects of feature-based attention in human visual cortex. *Nature Neuroscience*, 5(7), 631–632.
- Sahan, M. I., Verguts, T., Boehler, C. N., Pourtois, G., & Fias, W. (2016). Paying attention to working memory: Similarities in the spatial distribution of attention in mental and physical space. *Psychonomic Bulletin & Review*, 23(4), 1190–1197.
- Schneider, D., Mertes, C., & Wascher, E. (2015). On the fate of non-cued mental representations in visuo-spatial working memory: Evidence by a retro-cuing paradigm. *Behavioural Brain Research*, 293, 114–124.
- Serences, J. T. (2016). Neural mechanisms of information storage in visual short-term memory. *Vision research*, 128, 53–67.
- Serences, J. T., & Boynton, G. M. (2007). Feature-based attentional modulations in the absence of direct visual stimulation. *Neuron*, 55(2), 301–312.
- Serences, J. T., Ester, E. F., Vogel, E. K., & Awh, E. (2010). Stimulus-specific delay activity in human primary visual cortex. *Psychological Science*, 20(2), 207–214.
- Shen, M., Xu, H. K., Zhang, H. H., Shui, R. D., Zhang, M., & Zhou, J. F. (2015). The working memory Ponzo illusion: Involuntary integration of visuospatial information stored in visual working memory. *Journal of Vision*, 141, 26–35.
- Shomstein, S., & Behrmann, M. (2006). Cortical systems mediating visual attention to both objects and spatial locations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(30), 11387–11392.
- Silver, M. A., & Kastner, S. (2009). Topographic maps in human frontal and parietal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(11), 488–495.
- Somers, D. C., Dale, A. M., & Seiffert, A. E. (1999). Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4), 1663–1668.
- Sprague, T. C., Ester, E. F., & Serences, J. T. (2016). Restoring latent visual working memory representations in human cortex. *Neuron*, 91(3), 694–707.
- Sreenivasan, K. K., Curtis, C. E., & D'Esposito, M. (2014). Revisiting the role of persistent neural activity during working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(2), 82–89.
- Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2011). Top-down biases in visual short-term memory. In G. R. Mangun (Ed.) *The neuroscience of attention: Attentional control and selection* (pp. 209–228). Oxford: Oxford University Press.
- Stokes, M. G. (2015). 'Activity-silen' working memory in prefrontal cortex: A dynamic coding framework. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(7), 394–405.
- Stokes, M. G., Kusunoki, M., Sigala, N., Nili, H., Gaffan, D., & Duncan, J. (2013). Dynamic coding for cognitive control in prefrontal cortex. *Neuron*, 78(2), 364–375.
- Stoppel, C. M., Boehler, C. N., Strumpf, H., Krebs, R. M., Heinze, H. J., Hopf, J. M., & Schoenfeld, M. A. (2013). Distinct representations of attentional control during voluntary and stimulus-driven shifts across objects and locations. *Cerebral Cortex*, 23(6), 1351–1361.
- Tamber-Rosenau, B., Esterman, M., Chiu, Y. C., & Yantis, S. (2011). Cortical mechanisms of cognitive control for shifting attention in vision and working memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(10), 2905–2919.
- Treue, S., & Martínez Trujillo, J. C. (1999). Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature*, 399(6736), 575–579.
- Tsubomi, H., Fukuda, K., Watanabe, K., & Vogel, E. K. (2013). Neural limits to representing objects still within view. *Journal of Neuroscience*, 33(19), 8257–8263.
- van der Lubbe, R. H., Bundt, C., & Abrahamse, E. L. (2014). Internal and external spatial attention examined with lateralized EEG power spectra. *Brain Research*, 1583, 179–192.
- van Dijk, H., van der Werf, J., Mazaheri, A., Medendorp, W. P., & Jensen, O. (2010). Modulations in oscillatory activity with amplitude asymmetry can produce cognitively relevant event-related responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(2), 900–905.
- van der Stigchel, S., Meeter, M., & Theeuwes, J. (2006). Eye movement trajectories and what they tell us. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30(5), 666–679.
- Vecera, S. P., & Farah, M. J. (1994). Does visual attention select objects or locations. *Journal of Experimental Psychology: General*, 123(2), 146–160.
- Walter, S., Keitel, C., & Müller, M. M. (2016). Sustained splits of attention within versus across visual hemifields produce distinct spatial gain profiles. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28(1), 111–124.
- Wannig, A., Stanisor, L., & Roelfsema, P. R. (2011). Automatic spread of attentional response modulation along gestalt criteria in primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 14(10), 1243–1244.
- Woodman, G. F., & Luck, S. J. (2003). Serial deployment of attention during visual search. *Journal of Experimental Psychology Human Perception & Performance*, 29(1), 121–

- 138.
- Woolgar, A., Hampshire, A., Thompson, R., & Duncan, J. (2011). Adaptive coding of task-relevant information in human frontoparietal cortex. *Journal of Neuroscience*, 31(41), 14592–14599.
- Xu, Y. D., & Chun, M. M. (2006). Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. *Nature*, 440(7080), 91–95.
- Ye, C. X., Hu, Z. H., Tapani, R., Maria, G., & Liu, Q. (2016). Retro-dimension-cue benefit in visual working memory. *Scientific Reports*, 6, 35573.
- Zokaei, N., Manohar, S., Husain, M., & Feredoes, E. (2014). Causal evidence for a privileged working memory state in early visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 34(1), 158–162.

Attentional selection in the perceptual scenes and internal working memory representations: A unitized perspective

LIANG Tengfei; WU Haiyan; ZHANG Yin; LONG Fangfang;
CHEN Jiangtao; HU Zhonghua; LIU Qiang

(Research Center of Brain and Cognitive Science, Liaoning Normal University, Dalian 116029, China)

Abstract: Attentional selection does not only exist in the visual processing, but also points to a number of short-stored memory representations. At the behavioral level, both types of attentional mechanisms exert a facilitatory effect on the task performance. Besides, this facilitatory effect is stable across different patterns of attentional distribution. At the neural level, on the one hand, due to the fact that the encoding and short-term storage of the visual information are mainly processed in the occipital region (V1~V4) topologically related to retina, these regions can thus serve as a valid platform for the operation of the two types of attentional selection; on the other hand, the controlling signal from dorsal fronto-parietal network could modulate the selective attention processing in the visual cortex in a top-down manner, which consequently facilitates the priority of the target processing. These new evidence indicating that both types of attentional selection may arise from a unified control mechanism. At the same time, the neural frameworks described in this article also provide a new perspective for re-understanding of the relationship between attention and visual working memory.

Key words: attentional selection; dorsal fronto-parietal network; visual cortex; internal attention; perceptual attention