

自下而上注意的神经机制*

张喜淋^{1**} 方方^{2,3,4,5}

(1. 国立卫生研究院/心理健康研究所, 马里兰州 20892 美国; 2. 北京大学心理与认知科学学院和行为与心理健康北京市重点实验室, 北京 100871; 3. 北京大学机器感知与智能教育部重点实验室, 北京 100871; 4. 北京大学麦戈文脑研究所, 北京 100871; 5. 北京大学-清华大学生命科学联合中心, 北京 100871)

摘要 由刺激驱动的注意选择即为自下而上注意, 又称为瞬时注意或外源性注意。对其神经机制的研究可使我们更好地理解大脑如何产生意识。自下而上选择对注意的分配迅速且高效, 但其神经基础一直存在争论。回顾了该研究领域的两大理论模型及其研究证据: 基于显著性的注意模型和初级视皮层(V1)显著性模型。最后讨论了该领域未来的研究方向。

关键词 注意 自下而上注意 显著图 脑成像 初级视皮层(V1)

中图分类号:B849 **文献标识码:**A **文章编号:**1006-6020(2017)-02-0099-11

1 引言

人类每时每刻均处于“信息轰炸”状态中。个体有限的心理和神经资源不可能同时处理如此浩瀚的信息, 只能选择性地处理高优先性信息而忽视低优先性信息, 即注意选择。选择性注意指心理资源被选择性地分配给某些认知加工过程, 从而易化这些认知过程(*The Principles of Psychology*, pp. 403-404, James 1890)。注意选择是一个极其重要的认知过程, 对选择性注意的研究自上个世纪八十年代以来一直是认知科学的热点领域。

选择性注意研究的核心问题是: 注意选择如何产生? 大脑如何决定哪些信息进入脑信息加工系统(意识), 从而引导个体行为反应? 总结起来, 注意选择的优先性由两方面决定(见综述 Corbetta & Shulman, 2002): 一是自上而下、目标驱动机制(top-down & goal-directed mechanism), 例如, 与他人交流时, 注视方向保持在对方脸上, 但想知道对方的姓名、职位等信息时(即目标、意图), 则把注意力转移到对方的胸牌, 这种注意也被称为自上而下注意(top-down attention)、持续性注意(sustained attention)或内源性注意(endogenous attention); 二是自下而上、刺激驱动机制(bottom-up &

* 基金项目: 国家自然科学基金(31230029, 31421003, 61621136008, 61527804)和国家重点基础研究发展计划(2015CB351800)。

** 通信作者: 张喜淋, 男, 美国国立卫生研究院/心理健康研究所博士后, e-mail: xilin.zhang@nih.gov。

stimulus-driven mechanism), 例如, 与他人交流时, 突然掉落的咖啡杯(外部事件)会自动吸引个体的注意力, 这种注意也被称为自下而上注意(bottom-up attention)、瞬时注意(transient attention)或外源性注意(exogenous attention)。在日常生活中, 选择性注意往往被上述两方面因素共同决定。

前人大量研究对自上而下选择的神经基础进行了揭示, 包括额眼区(frontal eye field, FEF)、背内侧前额叶(dorsomedial prefrontal cortex, DMPFC)、外侧前额叶(lateral prefrontal cortex, LPFC)、前扣带皮层(anterior cingulate cortex, ACC)、后顶叶(posterior parietal cortex, PPC)、顶内沟(intraparietal sulcus, IPS)等额-顶叶注意网络(frontoparietal attentional network)及默认网络(default network)(Baluch & Itti, 2011; Botvinick et al., 2001; Bush et al., 2000; Kastner & Ungereider, 2000; Noudoost et al., 2010; Serences & Yantis, 2006; Swisher et al., 2007; Zhang et al., 2016)。研究发现, 相比自上而下选择, 自下而上选择对注意的分配更加迅速和有效(Jonides, 1981; Nakayama & Mackeben, 1989)。William James 指出自下而上注意分配的迅速、自动化特点反应了生物体本能属性, 使得个体对野生动物、怪异、鲜艳漂亮事物、自然灾害、金属、血等迅速选择、反应, 对生物体的生存具有重大意义。然而, 自下而上注意的神经基础一直存在争论。

2 自下而上注意模型

2.1 基于显著性的注意模型

在视觉场景中, 当一部分场景相对于其他部分更加显著(salient)时, 这部分场景则会自动吸引注意资源。其显著性(sali-

ency)代表了大脑对该部分的反应与其他部分的反应差别。关于显著性的自下而上模型, 主要源于认知心理学的一些研究成果(Niebur & Koch, 1998; Olshausen et al., 1993; Tsotsos et al., 1995)。Koch 和 Ullman (1985)最早提出, 在视觉空间中某一位置所对应神经元活动能引起的自下而上注意吸引强度, 反映了大脑表征该视觉空间位置的显著性大小(参见 Treisman 提出的主地图 master map, Treisman, 1988)。具体是, 他们把视觉场景中每个位置的刺激显著性响应作为输入并编码成一个外显的二维显著性图, 沿着此图中显著性降低的顺序提供一种有效的注意扫描方式。

在此基础之上, Itti 等人(1998)提出了具有重大影响力的基于显著性的视觉注意模型(见图1)。该模型首先利用高斯金字塔方法得到原始输入图像9个尺度的图像, 然后分别提取出红、绿、蓝三个颜色通道, 用前三者的均值作为图像强度通道, 这样就得到了关于颜色与强度的多尺度图像通道, 然后用中心-周围差分(centre-surround differencing)的方法分别得到关于颜色和强度, 以及局部图像方向的多个特征图。中央-周围差分方法指用 c 级尺度的图像(或者颜色、强度、朝向)插值到上一级尺度 $c-1$, 然后与原来 $c-1$ 尺度图像对应点相减就得到了特征图。颜色通道就得到了12个特征图, 强度通道6个特征图, 局部朝向信息通过朝向性 Gabor 金字塔来得到24个特征图。下一步则对这42个特征图进行规则化并结合起来形成一个显著性图, 最后用“winner-take-all”的原则逐步决定视觉注意的位置, 并在此过程中利用心理物理学中的返回抑制(inhibition of return)法则(Klein, 2000), 即一旦确定了当前的注意位置后, 其所在的小领域区域应该在后续的关注搜寻过程中处于被抑制的

状态而避免重新找到当前注意位置。Itti 等人(1998)模型的最大贡献在于结合了 Treisman 的特征整合理论(feature integrated theory, Treisman & Gelade, 1980)提取了颜

色、强度、朝向等多种特征图,提出了中心-周围差分方法计算特征图,并设计有效的策略来规则化和特征结合,最后用返回抑制法得到注意扫描方式(见图1)。

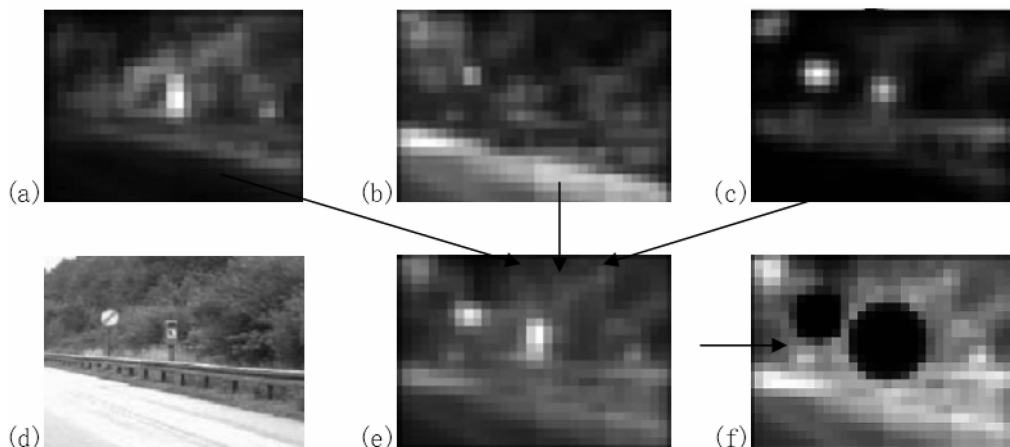


图1

图1是基于显著性的视觉注意模型。(a)颜色特征图,(b)强度特征图,(c)朝向特征图,(d)为输入图像,(e)显著图,(f)阻挡返回的注意扫描方式。图片摘自 Itti et al., 1998。

Itti 等(1998)提出的显著性模型认为显著图源于不同视觉特征(如颜色、朝向等)的整合,这些视觉特征由不同的通道进行加工,并且相互完全独立(Itti & Koch, 2001; Koch & Ullman, 1985; Wolfe, 1994)。因此,前人关于显著图的研究主要关注高级脑区,特别是顶叶脑区。因为高级脑区的神经元并不像初级视皮层(V1)神经元对特定的视觉特征具有很强的选择性,进而可表征各种视觉特征的显著性。在此基础上,大量电生理及脑成像研究发现,表征自下而上显著性的脑区包含上丘(superior colliculus; Fecteau & Munoz, 2006; Kustov & Robinson, 1996)、枕核(pulvinar; Shipp, 2004)、顶叶(parietal cortex; Bisley & Goldberg, 2010; Bogler et al., 2011; Geng & Mangun, 2009; Gottlieb et al., 1998; Serences et al., 2005)、V4(Mazer & Gallant, 2003)、

额眼区(FEF; Serences & Yantis, 2007; Thompson & Bichot, 2005)及前额叶(PFC; Katsuki & Constantinidis, 2012)等。

2.2 V1 显著性模型

前人电生理研究发现 V1 表层神经元间存在大量的水平连接,这些水平连接使得神经元对相同特征(如朝向)存在相互抑制,呈现出上下文情境影响(Allman et al., 1985; Gilbert & Wiesel, 1983; Rockland & Lund, 1983)。Li (1999, 2002)基于此电生理发现,认为 V1(与前人研究发现的显著性表征区域存在直接或间接的神经投射, Shipp, 2004)神经元内部间由水平连接导致的相互抑制,使得 V1 神经元对刺激反应依赖于背景信息,因而产生显著图。例如,两个相同或相似性高的朝向,其 V1 神经元间的抑制作用强,因而显著性低。相反地,当某一朝向从背景信息中凸显(pop-out)出来时,其所受到的抑制作用较小,因而其显著性高。并且,该理论还认为某一空间位置的显著性反映的是感受野处于该位置(相对于感受野处于其他位置)的所有 V1 神经元中的反应最大值而非总和(见图2)。因

此,显著性是一个相对值而非绝对值。例如,被试在非一致背景中搜索一个多维特征目标(如在许多绿色-竖直短棒和红色-水平短棒中搜索红色-竖直短棒)十分困难,但在一致背景中搜索一个凸显出来的目标(如在红色-水平短棒中搜索红色-竖直短棒)则非常容易(Hegdé & Felleman, 2003)。如上所述,皮层内部相同特征

间的互相抑制使得 V1 对于一致背景的群体反应较低,并且低于由多维特征组成的非一致性背景。因此,即使 V1 对于刺激的整体反应较低,但单维特征目标比多维特征目标的显著性会更高。显著性是一个相对而非绝对的反应,这也表明要分析一个场景的显著性时,应该记录其群体反应而非单个神经元的反应。

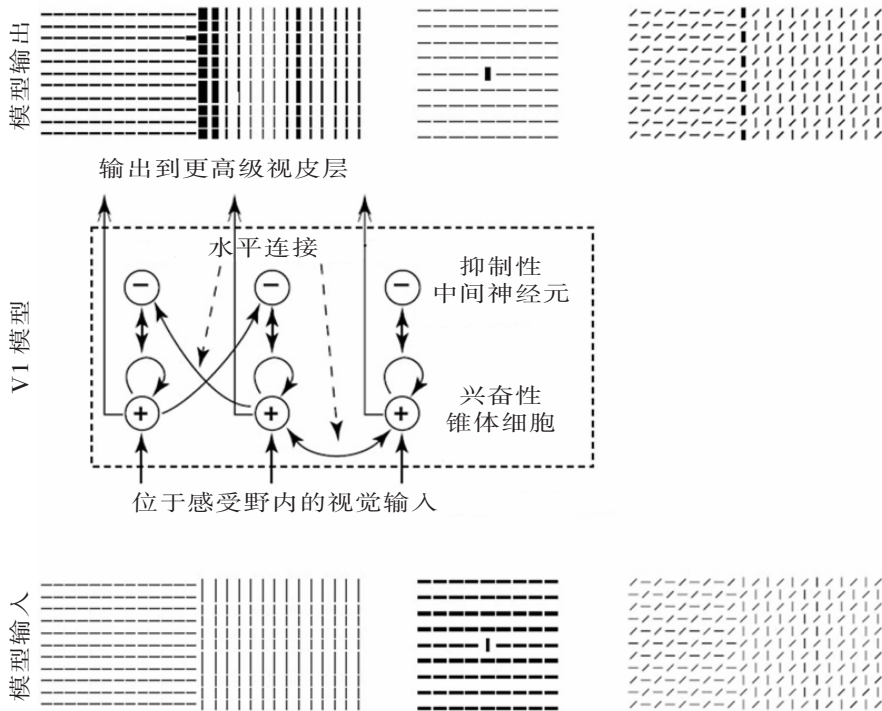


图 2

图 2 V1 显著性模型。底部为三个输入图片,顶部为三个图片对应的输出结果。每个短棒的粗细代表其显著性强度,输入图片中每一个短棒的强度一致。图片摘自 Li, 2002。

目前,基于 V1 显著性模型的诸多预测也得到了一些心理物理学实验的验证(Koene & Zhaoping, 2007; Zhaoping & May, 2007)。其中,最为有力的证据来自 Zhao ping(2008)的研究。实验中给被试一只眼睛(如左眼)呈现一个单一的短棒,另一只眼睛(即右眼)呈现许多其他的短棒(与左眼单一短棒空间位置不重合),其中一个短

棒朝向与其他短棒朝向不同,即具有显著性(见图 3)。结果发现左眼呈现的单一短棒干扰了右眼显著短棒的视觉搜索,即使被试并不知道单一的短棒是否呈现在左眼。实验中,被试并不能区分单一的短棒呈现在左眼还是右眼,但左眼呈现的单一短棒干扰了右眼显著短棒的视觉搜索。研究证实,除了 V1(双眼信息在 V1 之后融合在一起,Palmer, 1999)以外的其他脑区也不能进行区分。因此,该研究结果强有力地支持了 V1 显著性模型。值得一提的是 Wolfe 和 Franzel(1988)研究表明被试并不能搜索到源于单眼的目标。这一矛盾的结

果进一步表明,识别或搜索到一个特定的目标刺激与该目标刺激引起注意分配可能相互独立。

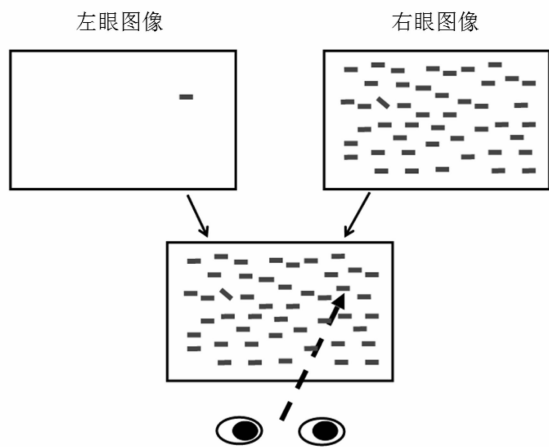


图3 单眼刺激影响注意分配
(图片摘自 Zhaoping, 2008)

2.3 两模型的比较

上述两模型均认为显著性是一个相对值,依赖于背景信息(上下文情境效应),相同的刺激在不同的场景下其显著性可能不同。而二者的区别主要在于显著图生成的脑区。基于显著性的注意模型认为,显著图生成于高级脑区,如额顶叶 (Itti et al., 1998)。显著图源于不同视觉特征(如颜色、朝向等)的整合,初级视皮层仅仅对这些视觉特征进行独立加工,然后向上传递信息至高级脑区,产生显著图。高级脑区的神经元并不像初级视皮层神经元对特定的视觉特征具有很强的选择性,进而可表征各种视觉特征的显著性。然而,V1 显著性模型则认为显著图生成于 V1 而非额顶叶高级脑区。前人研究发现的额顶叶脑区对显著性的表征可能仅仅是 V1 显著图的输出 (Li, 1999, 2002)。前人研究并不能确定额顶叶脑区对显著性的表征是源于其自身神经元活动还是接受了其他脑区神经元活动信号的传递(沿着视觉加工通路)。此外,额顶叶脑区已被证实可以整合自下而上和自上而下两种注意分配 (Bisley et al.,

2010)。然而,前人研究并没有分离这两种注意过程而单独考察自下而上显著图的生成。因此,前人研究并不能确定额顶叶脑区的表征是注意选择的成因(显著图的生成)还是注意选择的结果(显著图的输出)。此外,前人研究中,显著的刺激往往进入个体意识,观察到的额顶叶脑区对显著性的表征可能仅仅是大脑对已选择刺激的知觉结果(自上而下反馈)。例如,前人研究发现损伤 V4 仅仅损害了对场景中非显著性刺激的选择,而没有损害对显著性刺激的选择 (Schiller & Lee, 1991),并且 V4 神经元对显著性刺激位置的反应在猴子准备跳到其他与目标相关的位置时显著降低 (Burrows & Moore, 2009),表明 V4 可能仅是显著性计算的输出而非生成显著性的脑区。类似地,Lynch 发现(1987)前额眼区损伤干扰了视觉捕捉而对显著性刺激的眼跳不存在影响 (Schiller et al., 1987)。

Zhang 等人(2012)创新性地采用后掩蔽范式(backward masking; Enns & Di Lollo, 2000),使得前景处于被试阈下知觉,从而分离自下而上注意和自上而下注意两种过程,为上述争论提供了有效的解决途径。在其研究中,目标刺激呈现时间非常短暂,紧接着呈现一个高对比度的掩蔽刺激,使得目标刺激不能进入意识,最大限度降低了自上而下因素的影响。实验中,显著性由前景与背景短棒间的朝向差异(朝向对比度)决定(图 4A)。结果发现,阈下前景可自动吸引被试的空间注意,其 Posner 空间线索提示效应 (Posner et al., 1980)随着朝向对比度的增加而递增,且对应的 V1 神经元活动也随之递增。然而,IPS 的神经元活动却并没有随着朝向对比度的增加而存在显著变化(图 4C),证实了 V1 而非传统理论认为的 IPS 产生自下而上显著图。此外,前景诱发的 C1 幅值也随着朝向对比度

的增加而增大(图4B)。前人研究指出 C1 来源于 V1 对刺激的感觉表征 (Clark et al., 1995; Martinez et al., 1999), 因此该结果进一步支持了 V1 显著性模型。在此基础上, Chen 等人 (2012, 2016) 采用更加复杂的自然场景(自然场景中包含了大量的各种视觉特征, 而非单一的朝向信息)对

V1 显著性模型提供了进一步的研究证据。因此, 综上所述证实了自下而上的注意及其分布完全可由 V1 神经元活动预测, 支持了 Li 的 V1 显著性模型 (1999, 2002), 挑战了额顶叶网络负责注意生成和调节这一传统注意理论。

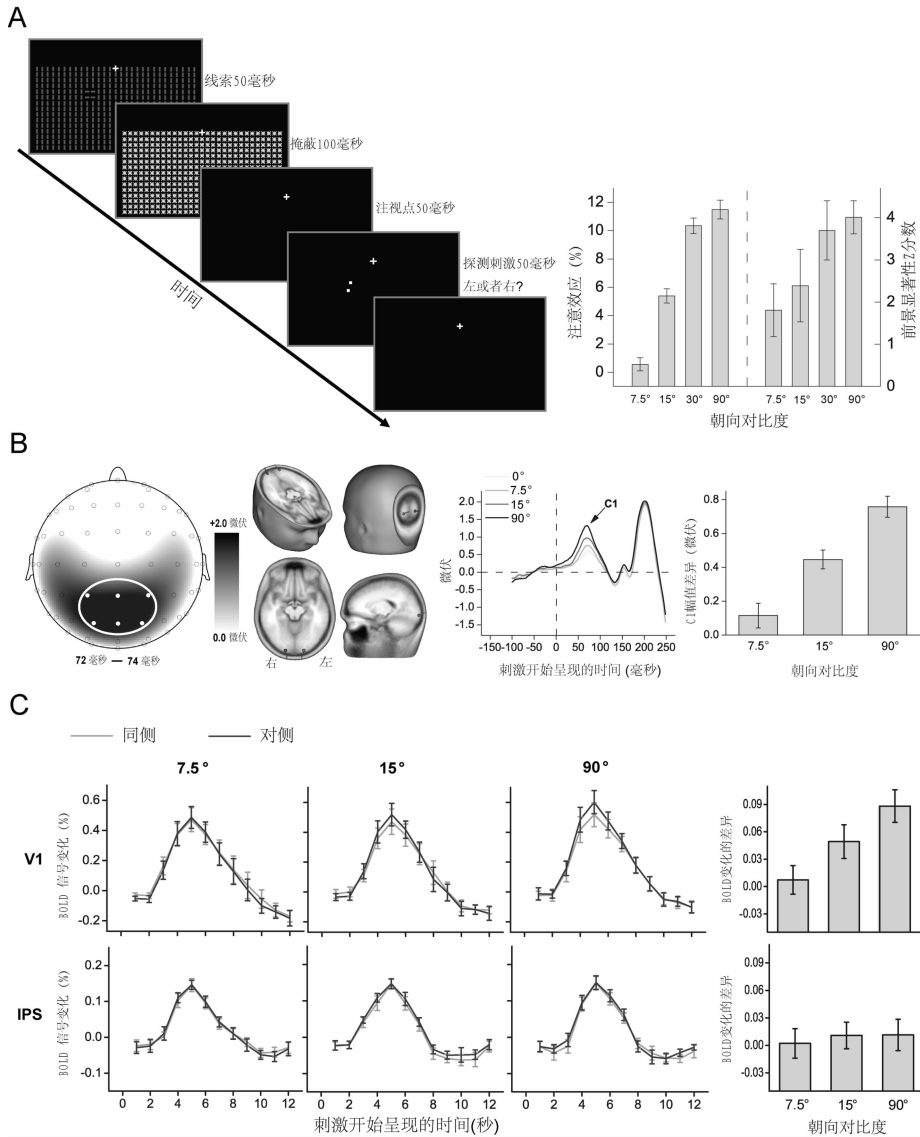


图4 V1 神经元产生自下而上显著图

(图中误差线均为标准误。图片摘自 Zhang et al., 2012)

3 未来研究方向

在日常生活中,选择性注意既包含自上而下的注意选择,也包含自下而上的注意选择。从神经基础角度,二者存在巨大差异。负责自上而下注意的为背侧额-顶网络,主要包括额眼区(FEF)及顶内沟(IPS),而负责自下而上注意的为腹侧额-顶网络,主要包括颞顶联合区(TPJ)、腹侧额叶(VFC)(Corbetta et al., 2002)及V1(Chen et al., 2016; Li, 1999, 2002; Zhang et al., 2012)。然而,两种注意过程如何协同作用并最终引导个体行为反应?一方面,日常生活经验表明,突然出现的特异性刺激会干扰甚至中断个体自上而下注意,即当前进行的“目标任务”。Asplund 等人(2010)研究发现突然出现的刺激降低了额下回联合区(inferior frontal junction, IFJ)与FEF、IPS间相关,同时增强了IFJ与TPJ、VFC间相关,表明额下回联合区在这种突然出现的刺激干扰自上而下注意过程中起着重要作用。自下而上注意干扰个体当前进行的“目标任务”,本质上是一个选择性地处理部分感觉信号的过程,其微观神经活动(部分感觉信号表征)与个体意识及宏观行为反应间存在怎样的联系有待进一步揭示。

另一方面,自上而下注意对自下而上注意是否存在影响以及如何影响?一些研究发现自上而下因素对自下而上注意存在促进作用。如Li和Gilbert(2002),Li等人(2008),McManus等人(2011)研究均发现学习可促进V1轮廓整合。Freeman等人(2003)研究发现自上而下注意影响V1神经元内部的侧抑制。Li等人(2004)研究发现V1神经元对感受野内刺激的反应受到任务的调节。实验中,当要求被试完成游

标卡尺任务(vernier task)时,即与V1神经元感受野内短棒共线的短棒(处于感受野外)为任务相关刺激。结果发现,这些短棒对神经元反应存在显著调节作用,而当要求被试完成平分任务(bisection task)时,共线的短棒对神经元反应调节作用消失。类似地,当要求被试完成游标卡尺任务时,平行的短棒对神经元反应不存在调节作用,而当要求被试完成平分任务时,平行的短棒则对神经元反应显著调节。表明V1神经元反应受实验任务的调节。相反地,Zhao ping和Guyader(2007)研究发现自上而下因素(客体识别)对自下而上显著性存在强烈的干扰作用(图5)。在刺激A中,单个短棒由于朝向和背景短棒朝向差异而凸显(pop-out)出现,被试对其视觉搜索非常容易。然而,在刺激A的基础之上加上一些由竖直或水平短棒组成的平面刺激时,被试对A中凸显出来的短棒视觉搜索则变得非常困难。该结果源于个体受到先验知识的影响,自动把刺激中两条短棒组合成了各种不同朝向的字母“X”,因而干扰了自下而上视觉搜索。表明自上而下因素对自下而上注意选择存在抑制而非促进作用。综上研究表明,自下而上注意同样受到自上而下因素的影响,且既有促进作用又有抑制作用。然而,自上而下反馈的是什么、反馈信号如何实现、其作用机制是什么、促进或抑制效应依赖的条件是什么等问题有待进一步研究揭示。

此外,参与自下而上注意选择的大脑结构不仅仅有大脑皮层,还有皮层下核团(Krauzlis et al., 2013; Michael & Buron, 2005; Saalmann & Kastner, 2011)。如上丘(Fecteau et al., 2006; Kustov et al., 1996)和枕核(Shipp, 2004; Snow et al., 2009)等。Zénon和Krauzlis(2012)研究发现损伤猴子的上丘,其注意行为受损。同时,他们还发

现一个有趣的结果,注意选择行为受损的猴子其大脑皮层的信号并没有改变,表明大脑皮层可能不是注意选择的充分条件,

而皮层下核团可能更加重要。因此,皮层下核团在自下而上注意中的作用有待进一步揭示。

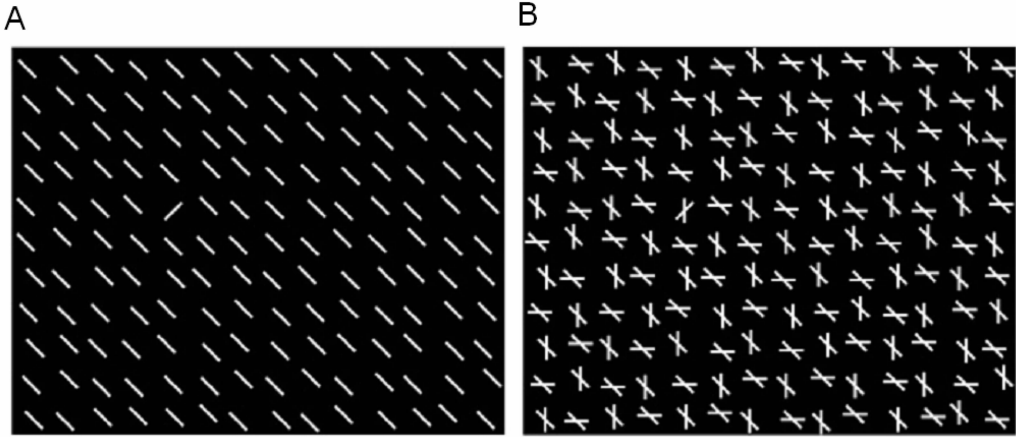


图5 视觉搜索受客体信息的影响
(图片摘自 Zhaoping & Guyader, 2007)

参考文献

- Allman, J. , Miezin, F. , & McGuinness, E. (1985). Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: Neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons. *Annual Review of Neuroscience* 8, 407 - 430.
- Asplund, C. L. , Todd, J. J. , Snyder, A. P. , & Marois, R. (2010). A central role for the lateral prefrontal cortex in goal-directed and stimulus-driven attention. *Nature Neuroscience* , 13 (4) , 507 - 512.
- Baluch, F. , & Itti, L. (2011). Mechanisms of top-down attention. *Trends in Neurosciences* , 34 (4) , 210 - 224.
- Bisley, J. W. , & Goldberg, M. E. (2010). Attention, intention, and priority in the parietal lobe. *Annual Review of Neuroscience* , 33 , 1 - 21.
- Bogler, C. , Bode, S. , & Haynes, J. (2011). Decoding successive computational stages of saliency processing. *Current Biology* , 21 (19) , 1667 - 1671.
- Botvinick, M. M. , Braver, T. S. , Barch, D. M. , Carter, C. S. , & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review* , 108 (3) , 624.
- Burrows, B. E. , & Moore, T. (2009). Influence and limitations of popout in the selection of salient visual stimuli by area V4 neurons. *Journal of Neuroscience* , 29 , 15169 - 15177.
- Bush, G. , Luu, P. , & Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in Cognitive Sciences* , 4 (6) , 215 - 222.
- Chen, C. , Zhang, X. , Wang, Y. , & Fang, F. (2012). Measuring the attentional effect of the bottom-up saliency map of natural images. In *International Conference on Intelligent Science and Intelligent Data Engineering* (pp. 539 - 548). Springer Berlin Heidelberg.
- Chen, C. , Zhang, X. , Wang, Y. , Zhou, T. , & Fang, F. (2016). Neural activities in V1 create the bottom-up saliency map of natural scenes. *Experimental Brain Research* , 234 (6) , 1769 - 1780.
- Clark, V. P. , Fan, S. , & Hillyard, S. A. (1995). Identification of early visually evoked potential generators by retinotopic and topographic analysis. *Human Brain Mapping* , 2 , 170 - 187.
- Corbetta, M. , & Shulman, G. L. (2002). Control of

- goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Review Neuroscience*, *3*, 201 – 215.
- Enns, J. T. , & Di Lollo, V. (2000). What's new in visual masking? *Trends in Cognitive Sciences*, *4* (9), 345 – 352.
- Fecteau, J. H. , & Munoz, D. P. (2006). Saliency, relevance, and firing: A priority map for target selection. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*, 382 – 390.
- Freeman, E. , Driver, J. , Sagi, D. , & Zhaoping, L. (2003). Top-down modulation of lateral interactions in early vision: Does attention affect integration of the whole or just perception of the parts? *Current Biology*, *13*, 985 – 989.
- Geng, J. J. , & Mangun, G. R. (2009). Anterior intraparietal sulcus is sensitive to bottom-up attention driven by stimulus saliency. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*, 1584 – 1601.
- Gilbert, C. D. , & Li, W. (2013). Top-down influences on visual processing. *Nature Review Neuroscience*, *14*, 350 – 363.
- Gilbert, C. D. , & Wiesel, T. N. (1983). Clustered intrinsic connections in cat visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *3*, 1116 – 33.
- Gottlieb, J. P. , Kusunoki, M. , & Goldberg, M. E. (1998). The representation of visual saliency in monkey parietal cortex. *Nature*, *391*, 481 – 484.
- Hegd e, J. , & Felleman, D. J. (2003). How selective are V1 cells for pop-out stimuli? *Journal of Neuroscience*, *23*, 9968 – 9980.
- Itti, L. , & Koch, C. (2001). Computational modeling of visual attention. *Nature Review Neuroscience*, *2*, 194 – 203.
- Itti, L. , Koch, C. , & Niebur, E. (1998). A model of saliency-based visual attention for rapid scene analysis. *IEEE Transactions on pattern analysis and machine intelligence*, *20* (11), 1254 – 1259.
- James, W. (1890). *The principles of psychology*. 2. London: MacMillan. 403 – 404.
- Jonides, J. (1981). Voluntary vs. automatic control over the mind's eye's movement. In: M. I. Posner and O. Marin (Eds.), *Attention and performance*, Vol. XI, Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates (Publishers), pp. 187 – 205.
- Kastner, S. , & Ungerleider, L. G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review of Neuroscience*, *23*, 315 – 341.
- Katsuki, F. , & Constantinidis, C. (2012). Early involvement of prefrontal cortex in visual bottom-up attention. *Nature Neuroscience*, *15* (8), 1160 – 1166.
- Klein, R. M. (2000). Inhibition of return. *Trends in Cognitive Sciences*, *4* (4), 138 – 147.
- Koch, C. , & Ullman, S. (1985). Shifts in selective visual attention: Towards the underlying neural circuitry. *Human Neurobiology*, *4*, 219 – 227.
- Koene, A. R. , & Zhaoping, L. (2007). Feature-specific interactions in saliency from combined feature contrasts: Evidence for a bottom-up saliency map in V1. *Journal of Vision*, *7*, 1 – 14.
- Krauzlis, R. J. , Lovejoy, L. P. , & Z enon, A. (2013). Superior Colliculus and Visual Spatial Attention. *Annual Review of Neuroscience*, *36*, 165 – 182.
- Kustov, A. A. , & Robinson, D. L. (1996). Shared neural control of attentional shifts and eye movements. *Nature*, *384*, 74 – 77.
- Li, W. , & Gilbert, C. D. (2002). Global contour saliency and local colinear interactions. *Journal of Neurophysiology*, *88* (5), 2846 – 2856.
- Li, W. , Pi ech, V. , & Gilbert, C. D. (2004). Perceptual learning and top-down influences in primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, *7* (6), 651 – 657.
- Li, W. , Pi ech, V. , & Gilbert, C. D. (2008). Learning to link visual contours. *Neuron*, *57* (3), 442 – 451.
- Li, Z. (1999). Contextual influences in V1 as a basis for pop out and asymmetry in visual search. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*, 10530 – 10535.
- Li, Z. (2002). A saliency map in primary visual cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *6*, 9 – 16.
- Lynch, J. C. (1987). Frontal eye field lesions in

- monkeys disrupt visual pursuit. *Experimental Brain Research*, *68*, 437 – 441.
- Martinez, A. , Anllo-Vento, L. , Sereno, M. I. , Frank, L. R. , Buxton, R. B. , Dubowitz, D. J. , Wong, E. C. , Hinrichs, H. , Heinze, H. J. , & Hillyard, S. A. (1999). Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nature Neuroscience*, *2*, 364 – 369.
- Mazer, J. A. , & Gallant, J. L. (2003). Goal-related activity in V4 during free viewing visual search: Evidence for a ventral stream visual salience map. *Neuron*, *40*, 1241 – 1250.
- McManus, J. N. , Li, W. , & Gilbert, C. D. (2011). Adaptive shape processing in primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(24), 9739 – 9746.
- Michael, G. A. , & Buron, V. (2005). The human pulvinar and stimulus-driven attentional control. *Behavioral Neuroscience*, *119*(5), 1353.
- Nakayama, K. , & Mackeben, M. (1989). Sustained and transient components of focal visual attention. *Vision Research*, *29*, 1631 – 1647.
- Niebur, E. , & Koch, C. (1998). Computational architectures for attention. *The Attentive Brain*, 163 – 186.
- Noudoost, B. , Chang, M. H. , Steinmetz, N. A. , & Moore, T. (2010). Top-down control of visual attention. *Current Opinion in Neurobiology*, *20*, 183 – 190.
- Olshausen, B. A. , Anderson, C. H. , & Van Essen, D. C. (1993). A neurobiological model of visual attention and invariant pattern recognition based on dynamic routing of information. *Journal of Neuroscience*, *13*(11), 4700 – 4719.
- Palmer, S. E. (1999). Vision science: Photons to phenomenology. Cambridge: The MIT Press.
- Posner, M. I. , Snyder, C. R. R. , & Davidson, B. J. (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology: General*, *109*, 160 – 174.
- Rockland, K. S. , & Lund, J. S. (1983). Intrinsic laminar lattice connections in primate visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, *216*, 303 – 18.
- Saalmann, Y. B. , & Kastner, S. (2011). Cognitive and perceptual functions of the visual thalamus. *Neuron*, *71*(2), 209 – 223.
- Saalmann, Y. B. , Pinsk, M. A. , Wang, L. , Li, X. , & Kastner, S. (2012). The pulvinar regulates information transmission between cortical areas based on attention demands. *Science*, *337*(6095), 753 – 756.
- Schiller, P. H. , & Lee, K. (1991). The role of the primate extrastriate area V4 in vision. *Science*, *251*, 1251 – 1253.
- Schiller, P. H. , Sandell, J. H. , & Maunsell, J. H. (1987). The effect of frontal eye field and superior colliculus lesions on saccadic latencies in the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, *57*, 1033 – 1049.
- Serences, J. T. , Shomstein, S. , Leber, A. B. , Golay, X. , Egeth, H. E. , & Yantis, S. (2005). Coordination of voluntary and stimulus-driven attentional control in human cortex. *Psychological Science*, *16*(2), 114 – 122.
- Serences, J. T. , & Yantis, S. (2006). Selective visual attention and perceptual coherence. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*, 38 – 45.
- Serences, J. T. , & Yantis, S. (2007). Spatially selective representations of voluntary and stimulus-driven attentional priority in human occipital, parietal, and frontal cortex. *Cerebral Cortex*, *17*, 284 – 293.
- Shipp, S. (2004). The brain circuitry of attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*, 223 – 230.
- Snow, J. C. , Allen, H. A. , Rafal, R. D. , & Humphreys, G. W. (2009). Impaired attentional selection following lesions to human pulvinar: Evidence for homology between human and monkey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(10), 4054 – 4059.
- Swisher, J. D. , Halko, M. A. , Merabet, L. B. , McMains, S. A. , & Somers, D. C. (2007). Visual topography of human intraparietal sulcus. *Journal of Neuroscience*, *27*, 5326 – 5337.
- Thompson, K. G. , & Bichot, N. P. (2005). A visual salience map in the primate frontal eye field.

- Prog. Brain Research*, 147, 251 – 262.
- Treisman, A. (1988). Features and objects: The fourteenth Bartlett memorial lecture. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 40(2), 201 – 237.
- Treisman, A. M., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12(1), 97 – 136.
- Tsotsos, J. K., Culhane, S. M., Kei Wai, W. Y., Lai, Y., Davis, N., & Nuflo, F. (1995). Modeling visual attention via selective tuning. *Artificial Intelligence*, 78(1), 507 – 545.
- Wolfe, J. M. (1994). Visual search in continuous, naturalistic stimuli. *Vision Research*, 34, 1187 – 1195.
- Wolfe, J. M., & Franzel, S. L. (1988). Binocularity and visual search. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 44, 81 – 93.
- Zénon, A., & Krauzlis, R. J. (2012). Attention deficits without cortical neuronal deficits. *Nature*, 489(7416), 434 – 437.
- Zhang, X., Japee, S., Safiullah, Z., Mlynaryk, N., & Ungerleider, L. G. (2016). A Normalization Framework for Emotional Attention. *PLoS Biology*, 14(11), e1002578.
- Zhang, X., Zhaoping, L., Zhou, T., & Fang, F. (2012). Neural activities in V1 create a bottom-up saliency map. *Neuron*, 73, 183 – 192.
- Zhaoping, L. (2008). Attention capture by eye of origin singletons even without awareness—A hallmark of a bottom-up saliency map in the primary visual cortex. *Journal of Vision*, 8, 1 – 18.
- Zhaoping, L., & Guyader, N. (2007). Interference with bottom-up feature detection by higher-level object recognition. *Current Biology*, 17(1), 26 – 31.
- Zhaoping, L., & May, K. A. (2007). Psychophysical tests of the hypothesis of a bottom-up saliency map in primary visual cortex. *PLoS Computational Biology*, 3, e62.

Neural Mechanisms of Bottom-up Attention

ZHANG Xi-lin¹ FANG Fang^{2,3,4,5}

(1. National Institutes of Health/National Institute of Mental Health, Maryland, 20892, USA;

2. School of Psychological and Cognitive Sciences and Beijing Key Laboratory of Behavior and Mental Health, Peking University, Beijing 100871, China;

3. Key Laboratory of Machine Perception (Ministry of Education), Peking University, Beijing 100871, China;

4. PKU-IDG/McGovern Institute for Brain Research, Peking University, Beijing 100871, China;

5. Peking-Tsinghua Center for Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract

The stimulus-driven contribution to the allocation of attention is bottom-up attention. Investigating its neural mechanisms leads to a better understanding of how the brain creates consciousness. Although bottom-up selection is typically quick and potent, there are controversies concerning the brain regions involved. Two models with their respective evidence a-

bout bottom-up attention over the past decades were reviewed: the saliency-based attention and primary visual cortex (V1) saliency map models. Issues for future studies were further discussed.

Key words: attention, bottom-up attention, saliency map, brain imaging, primary visual cortex (V1)