

## 综述

# 时间结构信息在人类知觉中的作用及其脑机制

胡瑞晨<sup>1,2</sup>, 袁佩君<sup>1,2</sup>, 蒋毅<sup>1,2</sup>, 王莹<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院心理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 脑科学与智能技术卓越创新中心, 北京 100101; <sup>2</sup>中国科学院大学心理学系, 北京 100049

**摘要:** 外界信息包含了丰富的时间结构, 提取这些时间结构信息对于人类适应动态变化的环境具有重要的意义。然而, 纵观认知科学领域, 目前尚缺乏对这一问题的系统探讨。本文总结了时间结构信息的类型及特性, 综述了视觉和听觉过程中, 不同类型的时间结构信息广泛参与并调节认知活动的行为证据, 及产生这些现象的神经基础。据此, 本文提出对时间结构信息的提取和利用是人类认知的基本特点。来自不同通道、源于不同规律的时间结构信息不但可以通过调制神经振荡及诱发预期编码等机制在大脑中得到表达, 还可以在此基础上有效调节知觉、注意甚至无意识信息加工等过程。同时, 不同的时间结构信息也可能通过各自特异性的加工机制对认知产生影响。上述观点为理解大脑如何利用多样性的时间结构信息优化动态信息处理提供了理论基础, 也激发研究者对这些现象背后的脑机制展开更加深入的探索。

**关键词:** 时间结构; 知觉; 注意; 意识; 神经振荡; 预期编码

**中图分类号:** B84; B842

## The functional role of temporal structure in human perception: behavioral evidence and neural correlates

HU Rui-Chen<sup>1,2</sup>, YUAN Pei-Jun<sup>1,2</sup>, JIANG Yi<sup>1,2</sup>, WANG Ying<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, CAS Center for Excellence in Brain Science and Intelligence Technology, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; <sup>2</sup>Department of Psychology, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** To extract the temporal structure of sensory inputs is of great significance to our adaptive functioning in the dynamic environment. Here we characterize three types of temporal structure information, and review behavioral and neural evidence bearing on the encoding and utilization of such information in visual and auditory perception. The evidence together supports a functional view that the brain not only tracks but also makes use of temporal structure from diverse sources for a broad range of cognitive processes, such as perception, attention, and unconscious information processing. These functions are implemented by brain mechanisms including neural entrainment, predictive coding, as well as more specific mechanisms that vary with the type of temporal regularity and sensory modality. This framework enriches our understanding of how the human brain promotes dynamic information processing by exploiting regularities in ubiquitous temporal structures.

**Key words:** temporal structure; perception; attention; awareness; neural oscillations; predictive coding

Received 2018-06-01 Accepted 2018-09-25

Research from the corresponding author's laboratory was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (No. 31525011, 31771211 and 31830037), the Strategic Priority Research Program (No. XDB32010300), the Key Research Program of Frontier Sciences (No. QYZDB-SSW-SMC030), and the Youth Innovation Promotion Association of the Chinese Academy of Sciences (No. 2018116).

\*Corresponding author. Tel: +86-10-64871238; E-mail: wangying@psych.ac.cn

极少有人可以准确判别一个音符的绝对音高,然而绝大多数人都能在一段旋律响起时,轻松地辨认出正在播放的《生日快乐歌》。这种看似矛盾的现象反映了人类信息加工的一个基本特点,即相对于刺激的具体属性,我们对刺激的变化规律更为敏感。对变化规律的提取本质上是对事物在时间维度上联结关系的编码和表征。当这种联结具有一定的规律性,就会形成可以被感知的时间结构。在听音乐的例子中,一组离散的音符通过特定的句法原则在不同的时间尺度上发生联系,从而形成具有复杂时间结构的序列<sup>[1]</sup>,而人们可以利用这种结构化的信息,对旋律进行分类,记忆并再认一首歌曲。

时间结构作为动态信息的基本组织方式,远不止出现在音乐中,也不局限于听觉信息处理。例如,对人类交流至关重要的语言同样包含了丰富的时间结构<sup>[2]</sup>,相应的节律信号可以通过语音,也可以通过唇部运动和手语等视觉信号传达<sup>[3,4]</sup>,这种结构信息和语义信息共同影响了人对语言的理解<sup>[2]</sup>。再者,如果将现实生活比作一部电影,其中的元素绝非零散无序,而是串成了一幕幕动态变换的场景——闪烁的霓虹灯、转动的车轮、行走的人、甚至电影的配音和字幕无不包含了具有特定规律的时间结构。加工这些广泛存在的时间结构信息对于我们适应动态的环境,有效探测、提取及组织外界信息无疑具有非常重要的意义。然而,纵观认知科学领域,目前尚缺乏对这一问题的系统探讨。

为此,本文从视觉和听觉这两个承载了最为丰富的动态信息的感觉通道入手,系统梳理人类提取并利用感觉信息时间结构的证据。我们从功能的视角对这些证据加以审视和解释,试图搭建一个理解时间结构信息认知加工机制的理论框架。在这一框架中,我们将逐步深入地探讨三个基本的科学问题:人类能够从纷繁动态的外部世界中提取哪些时间结构信息?对这些时间结构的提取如何影响我们对动态信息的加工?人类得以编码和利用时间结构信息背后的神经基础是什么?

## 1 时间结构信息的分类和特性

在概念上,时间结构既可用于指代信息在时间上分布的模式<sup>[5,6]</sup>,也可以泛指所观察对象随时间变化的模式<sup>[2,7,8]</sup>。为了更加精准地对这一概念所涵盖的广大研究进行讨论,本文依据时间结构信息的产生规律,将其划分为三种类型:(1)基于刺激呈

现时间规律的结构,通常存在于一串等时(isochronous)呈现或呈现间隔长度规律变化的刺激序列中,例如,钟表的滴答或心脏的跳动。在实验室中,常用的刺激包括以固定频率呈现的单音<sup>[5,6]</sup>或视觉闪烁<sup>[9,10]</sup>等。(2)基于刺激变化规律的结构,一般体现为刺激的物理属性(如频率、振幅、亮度、大小、形状、位置等)按特定模式发生变化,比如,消防车的警报声和变换闪烁的警示灯。在实验研究中,刺激操控方法主要包括周期性地调制单一刺激的物理属性<sup>[11–13]</sup>,或使多个刺激在某种属性上发生共变<sup>[7]</sup>。此外,当一串刺激的呈现顺序或出现的概率符合一定的统计规律,也可以产生基于内容变化规律的时间结构信息<sup>[14–17]</sup>。(3)基于句法规律的结构,通常出现在语言或音乐中。实验刺激以符合句法原则的自然或人工语言、文字和音乐片段为主<sup>[18,19]</sup>(图1)。

上述分类反映了外界信息在时间维度形成联系的三种基本方式,值得注意的是,三种类别之间并非完全平行。其中,基于时间规律的结构主要体现了时间因素(尤其是物理时长)本身随时间变化的特点,而基于刺激变化规律和句法规律的结构侧重于信息内容在时间上的联系。在后两者中,提取基于刺激变化规律的结构通常依赖于对刺激变化模式的学习,而提取句法结构更多依赖于关于语言和音乐的先验知识。以上分类虽然无法穷尽动态信息的所有表现形式,但为我们了解时间结构信息的多样性,揭示它在知觉加工中的作用及其认知神经机制提供了一个基本的框架。更重要的是,不同时间结构类型之间的区别暗示对时间结构信息的加工和利用可能包含了复杂多水平的认知神经机制,这一观点在本文第二和第三部分中均会涉及。

与此同时,尽管外在表现形式迥异,不同类型的时间结构信息也具有一些共性。首先,时间结构信息具有节律性(rhythmicity)和层级性(hierarchy)。当一种感觉信息随时间有序地展开,它所包含的基本时间结构单元可能通过重复产生节律,也可能嵌套在更大尺度的结构单元中出现,产生层级。上文提到的视觉闪烁、生物运动等都可视为节律性信息的代表。而音乐和语言不但富有节律<sup>[3,4,19]</sup>,还存在时间结构的嵌套<sup>[1,2]</sup>,充分展示了节律性和层级性在复杂动态信息中的共存。其次,时间结构信息具有一定的可预测性(predictability)。这种可预测性的来源既包含基于时间本身的规律,也包含基于刺激内容的规律,二者均可以诱发人的预期(expectation)。

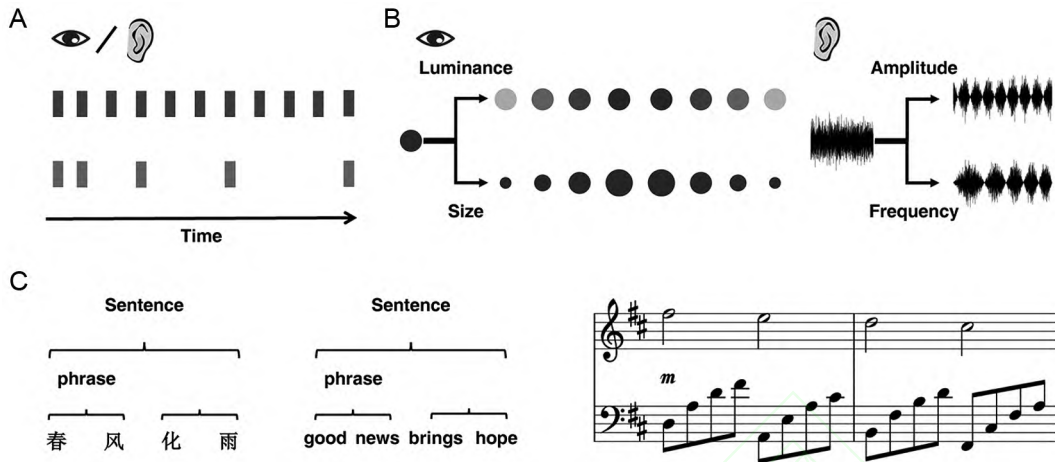


图 1. 时间结构信息不同类型

Fig. 1. Illustrations of different types of temporal structure information. *A*: Structure from time-based regularities. Auditory or visual information streams are presented isochronously or with regularly changed inter-stimulus intervals. *B*: Structure from stimulus-based regularities. The luminance or size of the visual stimulus and the amplitude or frequency of the auditory stimulus are modulated in periodic manners. *C*: Structure from syntactic regularities. Speech and music are the typical sources of syntactic regularities, which are hierarchically organized.

这些共性决定了不同的时间结构信息可能共享某些加工机制，并通过这些机制影响人的知觉、注意及其他认知过程。具体而言，对节律和层级化信息的神经编码以及与预期相关的神经活动可能是大脑加工时间结构信息的基础，我们将在本文的第三部分对这些内容展开更为深入的探讨。

## 2 时间结构在知觉加工中的作用

来自新生儿研究的结果提示，对时间结构信息的敏感性是人类信息加工过程的固有特点。早在生命初期，人们就已表现出对基于节拍、音高、音程和谐等不同水平特征的音乐结构信息的敏感<sup>[20, 21]</sup>，而脑电研究发现刚出生的婴儿已经可以探测声音序列的起止和呈现频率改变等时间规律<sup>[22]</sup>。上述能力的存在对人类的生存和进化有何意义？或者说，时间结构信息的加工在认知上有何功能？在以下章节中，我们将以视觉和听觉信息加工为切入点，综述时间结构信息服务于人类认知活动的证据。这些证据表明，时间结构作为影响人类信息加工过程的一个基本因素，广泛参与并调节了知觉组织、物体识别、注意等认知过程，而且对某些时间结构信息的提取和利用甚至可以在意识下发生，从而对无意识水平的信息加工过程产生影响。

### 2.1 知觉组织

传统的格式塔理论认为，除了空间属性，外界

刺激的时间属性同样可以影响知觉组织<sup>[23]</sup>。具体而言，以相同方向、相同速度运动的客体往往容易被知觉为一个整体，这种倾向被称为知觉的协变律 (the law of common fate)。换言之，基于内容变化规律的时间结构信息可以通过知觉组织促进动态信息的整合。例如，在 Alais 和 Blake 的研究中，不同位置上的四个光栅分别向四个不同的方向运动，被试时而知觉到四个方向不同的局部运动，时而将其整合为一个整体运动，且知觉到的运动方向为四个局部运动方向的矢量和。在这种双稳态知觉现象中，四个光栅之间的时间相关性越高，被试越容易知觉到整体运动；反之，则更容易知觉到四个局部运动<sup>[24]</sup>，说明包含共变规律的时间结构可以促进简单运动信息的组织和整合。

相似的组织原则也存在于听觉物体感知中<sup>[25]</sup>，主要体现为在嘈杂的听觉环境中，促进对多个听觉物体的分割。一个典型的例子是人们可以主动屏蔽背景噪音和其他无关的谈话，选择性地注意一个谈话对象的声音，这种现象被称为鸡尾酒会效应 (cocktail party effect)<sup>[26]</sup>。在鸡尾酒会效应中，语音所包含的多种时间结构信息可能通过不同的方式影响知觉。人们既可以利用听觉特征的时间结构对语音信号进行自下而上的组织，也可以利用基于句法结构的知识对语音进行自上而下的加工，从而实现听觉物体的组织和分割。

在视觉研究中, 空间结构一直被认为是主导图形-背景分割的主要因素, 直到上世纪 90 年代, 研究者们才逐渐认识到, 刺激的时间结构也会对视觉场景分割产生影响<sup>[8]</sup>。首先, 通过操纵两组闪烁刺激的呈现异步性 (asynchrony), 制造亮度变化的相位差, 可以引发纹理边界或形状的知觉<sup>[27, 28]</sup>, 提示时间线索可以促进纹理分割。为了进一步考察单纯的时间结构信息在场景分割中的作用, Lee 和 Blake 使用局部元素空间属性完全随机的视觉场景——彻底排除了空间线索对分割的贡献, 同时操纵目标区域内所有元素的时间相关性——使它们同步但不可预测地改变运动方向, 发现后者产生的单独的时间结构线索足以引发形状知觉, 从而实现视觉场景的分割<sup>[7]</sup>。需要注意的是, 上述效应在刺激本身缺乏空间结构时最为显著, 而当时空结构信息发生冲突时, 对视觉物体的组织和分割主要由空间结构信息 (如共线性、平均亮度) 主导<sup>[29, 30]</sup>, 说明在视觉加工中, 对时间结构的利用受空间结构信息的制约。

## 2.2 物体识别

上文提到时间结构可以引发知觉组织, 促进对视觉或听觉物体的分割。除此之外, 基于内容规律的时间结构信息还可以作为一种与空间结构并行或交互的特征, 服务于听觉和视觉物体的识别。在听觉领域, 音乐和语言都包含了基于句法规则的时间结构信息, 而对二者的感知都依赖于对句法结构的加工和利用<sup>[1]</sup>。在视觉领域, 基于客体动态变化的时间结构信息可以和客体的空间结构特征相结合, 形成时空标记 (spatiotemporal signature), 易化客体识别<sup>[31]</sup>。当时间结构信息被改变, 即使空间结构完全保留, 也会引起时空标记的改变, 使识别成绩受损, 而且这一效应和观察者对刺激序列统计规律的提取有关, 并受客体自身时间结构规律性的调节<sup>[32]</sup>。作为一种人们非常熟悉的动态物体, 生物运动的识别也受时间结构信息的影响。Johansson 利用光点动画模拟人体重要关节的运动, 提取出独立于形状特征的生物运动刺激序列。当光点运动序列静止时, 观察者只能看到一些无意义的散点; 而当光点动画正常播放时, 观察者却能将其知觉为运动的人<sup>[33]</sup>, 并识别出动作、性别、情绪等丰富的信息<sup>[34–36]</sup>。在后一种情况中, 观察者需要对构成生物运动的光点在时空中进行整合<sup>[37]</sup>, 从中获取识别所需的信息, 而破坏时间结构信息会损害对生物运动内容 (如前进或倒退) 的识别<sup>[38]</sup>。

综合以上证据, 我们推测, 对时间结构信息的提取可能是识别具有动态性的视觉或听觉物体的基础。在此过程中, 时间结构信息主要通过两种方式起作用。一方面, 有规律的时间结构可以促进知觉组织, 使人知觉到物体的存在。另一方面, 每个物体所包含的特定的时间结构特征可作为它的内在属性, 与刺激的空间属性相结合, 为识别提供有效的线索。

## 2.3 注意分布

时间结构信息的另一重认知功能是通过诱发预期 (prediction) 调节注意资源的分布。首先, 基于时间规律的预期可以将注意引导至特定的时间点。Jones 等人最早对这一问题进行探索, 并提出了动态注意理论 (dynamic attending theory, DAT), 认为外界节律信息可以同步化注意的内在波动, 并通过影响注意资源的时间分布调节知觉<sup>[5, 6, 39, 40]</sup>。他们的一系列开创性研究发现, 等时呈现的听觉节律信息能够提高人对随后出现的听觉刺激的敏感性, 人对处于预期将出现正拍的时间点上的目标刺激表现出最好的探测成绩<sup>[5, 41]</sup>。这种行为成绩的提升, 不但可以即时发生, 甚至在节律刺激消失了若干个周期后仍然存在<sup>[42]</sup>, 但是, 当破坏了固有的等时性节律之后, 这一效应消失, 说明了节律信息对时间注意分配调控的必要性<sup>[43]</sup>。来自视觉通道的研究同样支持了他们的理论, 发现视觉节律信息亦可以提高人在目标探测任务中的表现<sup>[44]</sup>, 并且这一现象还可以在视听间跨通道发生<sup>[45, 46]</sup>。与此同时, 基于刺激内容的预期也可以调控注意。比如, 有研究者发现, 呈现经过调幅的听觉节律信号能够使人对随后出现的听觉刺激的感受性发生波动<sup>[47]</sup>。对于句法信息而言, 人对出现在重音位置上的目标音节的识别更准确, 反应时也更短<sup>[48]</sup>; 而对比无规律重音变化的言语材料, 被试对具有规律重音变化的言语材料中出现的目标刺激反应更快<sup>[49]</sup>, 表明对重音位置的预期吸引了注意。上述现象强调了时间结构信息对注意在时间分布上的影响, 究其本质, 可能源于大脑利用当前信息的时间结构对未来将要接收的信息进行预测, 并根据预测的结果动态调节认知资源的分配, 这种解释支持了知觉受大脑对外界信息预期引导的观点<sup>[17]</sup>。

在另一方面, 时间结构对注意的影响不仅局限于时间维度, 还能增强与之捆绑的对象的凸显性 (saliency), 使其捕获注意。支持这一假设的证据主

要来自于对刺激顺序规律的统计学习研究<sup>[50-53]</sup>。Zhao 等人于四个空间位置分别呈现不同的人工符号序列，其中一个位置呈现由几个顺序固定的三联体组成的结构化序列，其他三个位置则呈现顺序随机的刺激序列。被试的任务是在四个位置上探测目标刺激并反应。结果显示，被试在结构化序列所在位置上反应最快，表明被试提取了顺序规律信息而且这一信息特异性地引导了空间注意。类似地，当将不同视觉特征（如颜色）与结构化和随机的人工符号序列分别绑定时，与结构化序列绑定的视觉特征同样能够特异性地吸引人的注意<sup>[16]</sup>。随后，Yu 和 Zhao 进一步发现，在上述范式中，当注意偏向形成后，即使中途从原有位置移除结构化序列，或者保留结构化序列但是在其他随机位置增添新的结构化序列，都不会改变对原有位置的注意偏好<sup>[54]</sup>。这些结果表明，基于刺激顺序规律的时间结构信息可以有力并特异性地增强与之捆绑的客体属性（如空间位置，视觉特征）的显著性，调节注意资源的分配。

#### 2.4 无意识水平的作用

尽管已有大量研究揭示时间结构信息可以在意识水平得到加工并影响知觉，但对于时间结构信息的提取和利用能否在意识下发生，目前仍存在争议，有限的证据主要来自于过去 20 年的研究。

在基于时间规律的结构方面，最近的一项研究以阈下强度的声音序列为材料，逐渐增加声音的响度，发现被试在有节律的等时序列中探测到声音刺激的绝对阈限比在随机序列中测得的阈限更低，提示包含等时规律的听觉信息可以在意识下引导时间注意分配以提高人对听觉刺激的感受性<sup>[55]</sup>。在视觉研究中，Bauer 等人通过提高视觉闪烁的频率至 50 Hz，使被试在意识上无法知觉到闪烁，发现这种 gamma 频段的意识下视觉节律信息可以特异性地吸引被试的空间注意，缩短被试对节律出现位置的刺激探测的反应时<sup>[56]</sup>。然而，随后的研究结果并未完全支持这一结果的可靠性<sup>[57, 58]</sup>，因而目前尚无法定论包含等时结构信息的视觉刺激能否在意识下引导空间注意。

对时间结构的提取依赖于时间维度上的信息整合。Faivre 和 Koch 采用连续闪烁抑制 (continuous flash suppression, CFS) 范式考察了意识下的视觉信息整合，从侧面揭示了基于刺激变化规律的时间结构信息在意识下得到加工和利用的可能。他们发现简单似动和生物运动信息都可以在意识下发生时间

整合，诱发视觉适应效应，影响被试对随后出现的可见刺激的判断<sup>[59]</sup>。但和意识水平的效应相比，意识下的信息整合只能在很短的时间窗口内发生，说明复杂动态信息内容整合及其时间结构加工对意识的依赖并非全或无，而受刺激序列时间特性的影响。

关于句法结构信息能否在意识下得到加工，目前直接证据较少，但有间接证据表明，对音乐和语言内容的时间整合可能需要意识的参与。Lee 等人采用双眼竞争范式，向被试的双眼分别呈现乐谱片段和漂移光栅，并同时给被试听与乐谱一致的音乐片段，结果发现相对于无音乐的条件，听音乐能够延长乐谱信息在意识中保持的时间<sup>[60]</sup>。该效应只在接受过音乐训练的人身上存在，说明观测到的是发生在符号意义层面上的整合。进一步的实验和分析表明，这种效应主要来自于视听一致性延长了乐谱信息在意识中的保持时间，而在意识下的抑制阶段中，并没有发现跨通道整合的作用，暗示了对音乐信息的时间整合可能无法在意识下发生。与之类似，在关于语言的研究中，van Gaal 等人采用掩蔽启动范式，发现不可见且顺序呈现的包含语义违反的词组无法诱发 N400 成分<sup>[61]</sup>，Zhou 等人采用通过视觉拥挤和 CFS 范式掩蔽的中文成语材料发现了相似的结果<sup>[62, 63]</sup>，暗示语义信息的时间整合以及语言结构的提取可能无法在意识下发生。

以上结果提示对时间结构信息的提取和利用可以一定程度上发生在无意识水平，其效应取决于信息的类型。那么，如何从功能的视角对这些现象加以解释？意识的整合信息理论 (integrated information theory, IIT) 为回答这个问题提供了一个思路。该理论认为，意识产生的过程即信息整合的过程，人将不同信息单元整合到同一复合体的能力决定了意识的水平，而整合的程度决定了意识的范围<sup>[64]</sup>。由此可以推测，时间维度的信息整合在意识下就已开始，而时间结构信息的作用在于促进这种整合的发生，进而自动化地影响人的认知和行为。至于哪些特定的时间结构信息可以在意识下得到提取，可能取决于相应信息整合的难度，以及这种信息本身在生物学上的意义。

### 3 时间结构信息加工及利用的神经基础

在上文中，我们通过大量的行为学证据，揭示了时间结构信息加工对人类知觉及其他认知过程具有重要的功能意义。为实现上述功能，人脑中需要

存在编码并利用时间结构信息的机制。值得注意的是,这种机制应该不仅表现为大脑对外界刺激物理结构的追踪,还应该和认知活动具有密切的联系。为此,在本章中,我们将探讨和时间结构信息加工有关的神经活动,着重阐明这些神经活动和知觉及注意等认知活动的关联。

### 3.1 神经振荡编码

不论是时间规律还是内容规律,都可以产生具有节律的时间结构信息。而大脑自身的活动也具有节律性,通过高时间分辨率的脑电图(EEG)或脑磁图(MEG),我们可以记录到不同频率的神经振荡,或称脑节律<sup>[65]</sup>。研究者发现,节律化的感觉信息可以使相应频段的内生神经振荡发生相位锁定,增强神经活动能量,引起神经振荡-外界节律同步化(neural entrainment)现象,这种同步化效应在知觉加工中的作用是近年来备受关注的研究热点<sup>[66, 67]</sup>。一个基本的共识是,神经振荡-外界节律同步化并非只是大脑对外界物理刺激的被动响应,而与人对节律信息的注意和知觉密切相关,提示这一现象可能是时间结构信息在人脑中得到编码和利用的神经基础。

首先,以一定频率等时呈现的节律刺激可以使相应频率的神经振荡发生同步化,并通过神经活动和刺激的锁相关系影响知觉以及注意在时间上的分布。例如,当给被试呈现 delta 频段的听觉或视觉刺激序列,被试对出现在等时序列中的目标的感受性相比于随机序列条件下更高,且其行为成绩受与刺激锁定的 delta 频段神经振荡相位的调节<sup>[68, 69]</sup>。当在被试的左右视野分别呈现 alpha 频段和随机的视觉闪烁时,被试在注意任务中的行为成绩受目标刺激出现相位的影响,而且这种相位调节效应的强度可以为被试脑电 alpha 能量的强度所预测<sup>[70]</sup>。此外,当向被试呈现同一频率但是相位不同的视听刺激时,如果被试的知觉发生变化,那么他们脑内神经振荡的相位也会发生对应变化,进一步说明同步化的神经振荡可能通过相位编码的方式提取并利用感觉信息的时间结构<sup>[71]</sup>。

此外,基于内容变化规律的时间结构也可以引起神经活动的同步化,并且通过同步化效应与知觉发生联系。在聆听经不同频率分别调频和调幅的听觉刺激时,被试的脑电信号在两种频率上同时表现出神经振荡同步化效应,并且他们的行为表现受两种频率神经振荡相位关系的调控<sup>[11]</sup>。在音乐和语言

研究中也发现了知觉相关的神经同步化效应。在听音乐时,神经振荡可以与 delta-theta 频段的音符速率(note rate)发生同步化,该同步化过程反映了大脑对音乐初级结构单元的追踪,其强度可以预测被试对音乐内容(音高)的感知<sup>[19]</sup>。更有趣的是,在聆听包含切分音的鼓声时,即使听觉刺激在节拍对应的频率上不存在能量峰,被试的脑磁信号依然会在相应频率表现出神经活动能量增强,并且该效应和被试对拍速的知觉相关<sup>[72]</sup>。而且,即便只呈现匀速的拍子而没有明确的小节,通过对小节的想象同样可以诱发相应频率的神经活动同步化<sup>[73]</sup>。这些现象有力证明了神经振荡不单对音乐的物理特性进行编码,还反映了特异于节奏知觉的时间结构表征。与音乐类似,语言信息一样可以诱发相应频段神经振荡能量的增强,并表现出由不同频率编码不同层级结构的加工方式,如 delta 频段对于短句和词语的编码<sup>[18, 74]</sup>, theta 频段对于音节和字的编码<sup>[75]</sup>。有研究显示,以 theta 频段呈现的句子可以引发同频段的神经振荡同步化,并且同步化神经振荡的相位能够区分不同的句子,这种区分能力还与言语材料的可懂度有关<sup>[76]</sup>。更进一步地,听觉皮层活动对语音结构频率和相位特征的准确响应与言语理解密切相关<sup>[77]</sup>,表明存在与语言知觉相关的神经振荡编码。

需要指出的是,在音乐和语言结构信息的神经编码中,个体的知识和经验起了尤为重要的作用,从另一个角度反映了神经振荡编码和认知之间的关联。比如,与普通人的相比,音乐家可以通过神经振荡同步化捕捉到更为低频( $< 1$  Hz)的节拍,并且这种效应的强度与接受音乐训练的时间长短存在显著相关<sup>[19]</sup>,说明对音乐结构的神经编码受个体经验调控。对语言结构的提取同样受到经验的调控。对于完全没有接触过某种语言的人而言,即使可以对较为基本的语言元素,如单字,产生神经响应,但却无法像语言习得者一样对高层级的句法结构信息进行神经表征<sup>[18]</sup>,而只有后者才和对言语内容的知觉显著相关<sup>[74]</sup>。关于手语的研究显示,尽管手语动作的时间结构信息能引发正常人和手语者枕叶电极脑电的相位锁定反应,但是在额顶电极处,手语者的脑电信号和刺激结构之间的同步化现象显著强于正常人,说明对手语的知识可能特异性地增强了与言语理解相关的神经编码过程。

### 3.2 预期编码

在上文中提到,时间结构信息影响认知活动的

机制之一是引起预期<sup>[17]</sup>。因而观察和预期编码有关的神经活动，可以从侧面反映大脑对时间结构信息的加工和利用。一方面，时间结构产生的预期作用可能通过外界节律同步化内生神经振荡，调控不同时间点上的神经活动兴奋性来进行（参见 3.1）。另一方面，还可以利用和预期违背有关的脑电成分来研究大脑对时间结构信息的提取和利用。这些成分主要包括失匹配负波（mismatch negativity, MMN）、N400 和 P600 等。其中，MMN 与对听觉信息的时间预期存在着紧密而广泛的联系：违背听觉刺激规律，在频率、时长、强度、声源位置及其他任何听觉属性上发生改变，均能够诱发 MMN<sup>[78]</sup>。除此之外，对声音序列所包含的抽象结构规律（如音高走向）的违背也会诱发 MMN，表明人可以提取并记忆声音信息过往的结构信息，用于对将要出现的声音信息的预期和知觉<sup>[79]</sup>。与 MMN 不同，N400 反映了更特异的信息加工过程。通常情况下，N400 成分出现在语义违反的条件中，但也有研究显示，不合乎韵律的重音结构和不符合习惯的短语结构，能独立于语义单独地诱发出 N400 成分<sup>[80-82]</sup>。与此同时，规律的重音音节结构，相比于无规律的控制条件，能够减小语义违背诱发的 N400 成分<sup>[83, 84]</sup>。以上结果提示语言的句法结构可以带来基于刺激内容的预期，当这一时间结构被破坏，可能会对语言知觉和理解产生影响。此外，Patel 等人发现，当音乐家聆听存在句法结构违背的语言和音乐材料时，均会诱发 P600 成分，且二者诱发的 P600 在强度和皮层分布上均无显著差别，提示这一成分可能与对音乐和语言通用的句法结构的编码有关<sup>[85]</sup>。

值得注意的是，神经振荡 - 外界节律同步化可以独立于意识发生<sup>[9]</sup>，而 MMN 和 N400 等成分也具有一定的自动化加工特性，可以用于检测人对意识下预期违背的反应<sup>[86, 87]</sup>。这些指标的存在为研究感觉信息的时间结构影响无意识信息加工的神经机制提供了可行的方法。

### 3.3 神经表征分布

功能核磁共振成像（functional magnetic resonance imaging, fMRI）研究结果表明，相比于无节律的听觉刺激，等时呈现的节律信息能够更强地激活基底神经节<sup>[88-90]</sup>、辅助运动区<sup>[88, 91, 92]</sup>、前运动区<sup>[91, 92]</sup>和小脑<sup>[91, 92]</sup>。上述参与加工由时间规律形成的时间结构的脑区往往也参与计时（timing）过程<sup>[93]</sup>。这种脑区上的重合说明这类时间结构的编码和表征与计

时本身在神经机制上并非完全独立，可能与后者具有依存关系。

对基于内容规律的时间结构的加工过程较为复杂，其中一个关键问题是：不同内容包含的时间结构信息是否共享相同的神经表征？音乐和语言为回答这个问题提供了一个切入点，二者都具有层级化的句法结构，并且都能诱发多个频段的神经活动同步化效应<sup>[18, 19]</sup>。虽然神经影像学的证据表明加工音乐和语言句法结构的脑区有所重叠，然而神经心理学研究发现二者的加工存在分离。为了解释这一矛盾，Patel 提出了“共享句法整合资源假设”（shared syntactic integration resource hypothesis）。该假设区分了加工和表征，认为在音乐和语言的句法加工中，共享的是提供句法整合所需资源的过程，这一过程发生在“加工脑区”，而对构成句法结构的信息的表征及整合本身可能发生在具有刺激特异性的“表征脑区”，两者分别位于大脑的前部和后部<sup>[1]</sup>。

## 4 讨论与展望

外部世界无时不处于变化之中，而反映其变化规律的正是动态信息的时间结构。本文区分了三类时间结构信息：基于时间规律的时间结构，基于刺激变化规律的时间结构和基于句法规律的时间结构，总结了在视觉和听觉加工中，不同类型的时间结构信息影响知觉组织、物体识别、注意分配等认知过程，甚至在意识下影响感觉信息加工的证据，并对人类加工和利用时间结构信息的神经基础展开了讨论。据此，我们提出时间结构是影响动态信息加工的一般性因素，而对时间结构信息的提取和利用是人类认知的基本特点。来自不同通道、源于不同规律的时间结构信息都可以通过对神经活动的节律化调控及预期编码等神经机制参与并调节知觉及注意等认知过程。同时，它们也可能具有各自特异的加工特性及认知功能。上述观点为理解大脑如何利用多样性的时间结构信息优化动态信息处理提供了理论基础，同时也激励未来的研究对更多相关的科学问题展开深入的探索。

首先，不同类型的时间结构信息是否具有特异性的认知加工机制？大部分研究只关心单一类型时间结构信息的加工，而很少对不同类型时间结构信息的加工进行比较。在句法结构的研究中，有研究者提出了加工 - 表征二元论<sup>[1]</sup>，认为音乐和语言结构共享加工机制但具有不同的表征，然而这一假设

可否推广到其他基于内容的时间结构信息的加工尚未可知。更进一步地, 这些不同类别的时间结构信息是否会产生交互作用? 现有考察基于内容规律的时间结构信息的研究中, 研究者往往使用等时或有规律的刺激序列, 而未操控刺激呈现时间本身的规律性, 使得结果很难区分时间因素及内容因素的影响。今后的研究可以通过联合操控上述因素, 考察时间规律是否会调节基于刺激变化规律的结构或句法结构的知觉加工, 以及人能否单纯依靠内容的变化完成对时间结构的提取。

其次, 时间结构信息的加工有无通道特异性? 纵观现有的基于内容规律的时间结构信息的研究, 大都集中于听觉通道, 尤其在研究层级化时间结构时, 主要采用语言和音乐等复杂听觉刺激, 而甚少采用作为感觉输入主要来源的视觉通道的刺激。少数使用复杂视觉刺激材料的研究使用的也是语言相关的材料<sup>[3]</sup>。这与视觉和听觉通道的特性有关: 视觉善于传达空间信息而听觉具有更高的时间分辨率。在视觉通道中, 层级化的时间结构信息是否也存在着和在听觉通道中类似的认知功能和神经编码机制? 视觉时间结构信息加工是否存在特殊之处, 是否表现出与听觉结构信息加工不同的特征? 这些问题有待进一步的研究。

在调控注意的机制方面, 尽管现有的研究已经表明时间结构可以通过时间预期效应调控注意分配, 但这种预期效应的具体机制目前仍不清楚。Bouwer 和 Honing 通过实验区分了两种影响动态注意分配的成分<sup>[94]</sup>。他们给被试呈现强弱交替的听觉节拍, 观察被试在不同位置上探测变异刺激的能力。结果显示, 在强拍位置增强刺激强度会带来更高的正确率, 体现了内容预期对动态注意分配的影响, 而在弱拍位置增加刺激强度则可以诱发更快的反应, 反映了时间预期的作用。Morillon 等人进一步发现, 不等时和等时呈现的听觉节律序列一样可以增强对出现在预期位置上刺激的感受性, 但只有等时节律可以加快被试的反应。而当保持物理时长不变, 改变听觉节律的频谱时, 感受性的加工优势消失, 只有反应时的优势得以保留<sup>[95]</sup>。这些分离的结果提示, 行为实验上观察到的时间结构对注意的调控作用实际上可能来源于两种时间预期效应: 基于时间规律的预期和基于刺激内容的预期。在神经层面, 基于时间规律的预期, 可能主要是通过外界节律同步化内生神经振荡, 调控不同时间点上的神经

活动兴奋性来实现的<sup>[17]</sup>; 而基于刺激内容的预期, 由于其来源更加广泛, 既可以来自于特定刺激形成的时间预测性线索, 也可以来自于意识下的统计学习过程, 因而还可能与特定刺激对相应神经元活动的调节有关。两者具体的知觉加工和神经编码机制还需进一步研究。

意识和时间结构信息加工的关系也是未来研究的一个方向。这方面的研究尚处于起步阶段, 但已获得了一些初步的结果。比如, 意识下的听觉节律信息可以引导注意<sup>[55]</sup>, 而对于较高水平的语言或音乐材料, 对它们的时间结构的提取和利用可能需要注意和意识的参与<sup>[60, 62]</sup>。根据意识的整合信息理论<sup>[64]</sup>, 我们认为, 对意识水平的依赖可以作为一种区分不同水平时间结构信息自动化加工程度的指标, 对某类时间结构的加工和利用是否需要意识, 可能受信息整合的时间窗口及刺激的生物学意义等因素的影响。

在神经振荡编码方面, 对外界信息时间结构的加工受结构信息时间尺度(频率)及相应频率上神经振荡功能的影响。比如, 尽管大量的研究支持了外界节律可以增强人在刺激锁定相位上探测和分辨目标的能力, 但 Spaak 等人采用 10 Hz 的视觉闪烁刺激, 发现呈现视觉节律后, 被试在刺激锁定相位上出现的目标的探测成绩比反相位上更差<sup>[70]</sup>。这其中一个可能的原因是, alpha 频段视觉节律能够引发 alpha 频段脑电能量的增强, 而这通常代表着对于当前认知加工的抑制<sup>[96–98]</sup>, 因此损害了对处于正相位上的刺激的加工。直到最近, 才有新的研究指出, alpha 频段的视觉节律的正相位增强作用, 必须发生于空间上的非注意位置<sup>[99]</sup>, 这为兼容 alpha 视觉节律的正相位促进作用和 alpha 能量增强代表的抑制作用提供了一个新的窗口。需要注意的是, 上述调节作用一定程度上依赖于刺激所在频段的内生神经振荡的作用。在 Mathewson 等人的研究中, 无论是神经水平的同步化效应还是行为水平的波动都受到了个体自发 alpha 振荡能量的影响, 表明外界节律很可能通过调制内生 alpha 振荡对皮层兴奋性的周期性抑制来引发知觉水平上的波动<sup>[44]</sup>。这些研究结果提示, 不同时间尺度的时间结构信息作用于知觉加工的神经机制可能不同, 其作用可能受相应频段内生神经振荡作用的影响, 从另一个角度暗示了时间结构信息加工包含多水平神经编码机制的可能性。



此外，由于时间结构信息本身的动态特性，以往研究大多利用高时间分辨率的研究技术（如 EEG 和 MEG）探究大脑如何编码表征各种类型的时间结构信息。为了回答时间结构信息的表征在大脑中有何种分布特性，未来可以考虑利用超级快速的 fMRI 技术结合群感受野等方法<sup>[100]</sup>，提高脑成像信号的时空分辨率，对这一问题展开研究。

### 参考文献

- Patel AD. Language, music, syntax and the brain. *Nat Neurosci* 2003; 6(7): 674–681.
- Marslen-Wilson W, Tyler LK. The temporal structure of spoken language understanding. *Cognition* 1980; 8(1): 1–71.
- Brookshire G, Lu J, Nusbaum HC, Goldin-Meadow S, Casasanto D. Visual cortex entrains to sign language. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2017; 114(24): 6352–6357.
- Chandrasekaran C, Trubanova A, Stillitano S, Caplier A, Ghazanfar AA. The natural statistics of audiovisual speech. *PLoS Comput Biol* 2009; 5(7): e1000436.
- Jones MR, Kidd G, Wetzel R. Evidence for rhythmic attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1981; 7(5): 1059–1073.
- Jones MR, Boltz M. Dynamic attending and responses to time. *Psychol Rev* 1989; 96(3): 459–491.
- Lee SH, Blake R. Visual form created solely from temporal structure. *Science* 1999; 284(5417): 1165–1168.
- Blake R, Lee SH. The role of temporal structure in human vision. *Behav Cogn Neurosci Rev* 2005; 4(1): 21–42.
- Herrmann CS. Human EEG responses to 1-100 Hz flicker: resonance phenomena in visual cortex and their potential correlation to cognitive phenomena. *Exp Brain Res* 2001; 137(3–4): 346–353.
- Sokoliuk R, VanRullen R. Global and local oscillatory entrainment of visual behavior across retinotopic space. *Sci Rep* 2016; 6: 25132.
- Henry MJ, Herrmann B, Obleser J. Entrained neural oscillations in multiple frequency bands comodulate behavior. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2014; 111(41): 14935–14940.
- Keitel C, Thut G, Gross J. Visual cortex responses reflect temporal structure of continuous quasi-rhythmic sensory stimulation. *Neuroimage* 2017; 146: 58–70.
- Giani AS, Ortiz E, Belardinelli P, Kleiner M, Preissl H, Noppeney U. Steady-state responses in MEG demonstrate information integration within but not across the auditory and visual senses. *Neuroimage* 2012; 60(2): 1478–1489.
- Turk-Browne NB, Junge J, Scholl BJ. The automaticity of visual statistical learning. *J Exp Psychol Gen* 2005; 134(4): 552–564.
- Turk-Browne NB, Scholl BJ, Chun MM, Johnson MK. Neural evidence of statistical learning: efficient detection of visual regularities without awareness. *J Cogn Neurosci* 2009; 21(10): 1934–1945.
- Zhao J, Al-Aidroos N, Turk-Browne NB. Attention is spontaneously biased toward regularities. *Psychol Sci* 2013; 24(5): 667–677.
- Nobre AC, van Ede F. Anticipated moments: temporal structure in attention. *Nat Rev Neurosci* 2018; 19(1): 34–48.
- Ding N, Melloni L, Zhang H, Tian X, Poeppel D. Cortical tracking of hierarchical linguistic structures in connected speech. *Nat Neurosci* 2016; 19(1): 158–164.
- Doelling KB, Poeppel D. Cortical entrainment to music and its modulation by expertise. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2015; 112(45): E6233–E6242.
- Winkler I, Haden GP, Ladinig O, Sziller I, Honing H. Newborn infants detect the beat in music. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2009; 106(7): 2468–2471.
- Trehub SE. The developmental origins of musicality. *Nat Neurosci* 2003; 6(7): 669–673.
- Haden GP, Honing H, Torok M, Winkler I. Detecting the temporal structure of sound sequences in newborn infants. *Int J Psychophysiol* 2015; 96(1): 23–28.
- Koffka K. *Principles of Gestalt Psychology*. Routledge, 1935, 106–176.
- Alais D, Blake R. Interactions between global motion and local binocular rivalry. *Vision Res* 1998; 38(5): 637–644.
- Darwin CJ. Auditory grouping. *Trends Cogn Sci* 1997; 1(9): 327–333.
- Arons B. A review of the cocktail party effect. *J Am Voice I/O Soc* 1992; 12(7): 35–50.
- Fahle M. Figure-ground discrimination from temporal information. *Proc R Soc Lond B* 1993; 254(1341): 199–203.
- Rogers-Ramachandran DC, Ramachandran VS. Psychophysical evidence for boundary and surface systems in human vision. *Vision Res* 1998; 38(1): 71–77.
- Kandil FI, Fahle M. Purely temporal figure-ground segregation. *Eur J Neurosci* 2001; 13(10): 2004–2008.
- Usher M, Donnelly N. Visual synchrony affects binding and segmentation in perception. *Nature* 1998; 394(6689): 179–182.
- Stone JV. Object recognition using spatiotemporal signatures. *Vision Res* 1998; 38(7): 947–951.
- Wang Y, Zhang K. Decomposing the spatiotemporal signature in dynamic 3D object recognition. *J Vis* 2010; 10(10): 23.

- 33 Johansson G. Visual-perception of biological motion and a model for its analysis. *Percept Psychophys* 1973; 14(2): 201–211.
- 34 Dittrich WH, Troscianko T, Lea SE, Morgan D. Perception of emotion from dynamic point-light displays represented in dance. *Perception* 1996; 25(6): 727–738.
- 35 Dittrich WH. Action categories and the perception of biological motion. *Perception* 1993; 22(1): 15–22.
- 36 Mather G, Murdoch L. Gender discrimination in biological motion displays based on dynamic cues. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 1994; 258(1353): 273–279.
- 37 Neri P, Morrone MC, Burr DC. Seeing biological motion. *Nature* 1998; 395(6705): 894–896.
- 38 Lange J, Lappe M. The role of spatial and temporal information in biological motion perception. *Adv Cogn Psychol* 2007; 3(4): 419–428.
- 39 Jones MR. Time, our lost dimension: toward a new theory of perception, attention, and memory. *Psychol Rev* 1976; 83(5): 323–355.
- 40 Jones MR. Dynamic pattern structure in music: recent theory and research. *Percept Psychophys* 1987; 41(6): 621–634.
- 41 Jones MR, Johnston HM, Puente J. Effects of auditory pattern structure on anticipatory and reactive attending. *Cogn Psychol* 2006; 53(1): 59–96.
- 42 Barnes R, Jones MR. Expectancy, attention, and time. *Cogn Psychol* 2000; 41(3): 254–311.
- 43 Jones MR, Moynihan H, MacKenzie N, Puente J. Temporal aspects of stimulus-driven attending in dynamic arrays. *Psychol Sci* 2002; 13(4): 313–319.
- 44 Mathewson KE, Prudhomme C, Fabiani M, Beck DM, Lleras A, Gratton G. Making waves in the stream of consciousness: entraining oscillations in EEG alpha and fluctuations in visual awareness with rhythmic visual stimulation. *J Cogn Neurosci* 2012; 24(12): 2321–2333.
- 45 Miller JE, Carlson LA, McAuley JD. When what you hear influences when you see: listening to an auditory rhythm influences the temporal allocation of visual attention. *Psychol Sci* 2013; 24(1): 11–18.
- 46 ten Oever S, Schroeder CE, Poeppel D, van Atteveldt N, Zion-Golumbic E. Rhythmicity and cross-modal temporal cues facilitate detection. *Neuropsychologia* 2014; 63: 43–50.
- 47 Hickok G, Farahbod H, Saberi K. The rhythm of perception: entrainment to acoustic rhythms induces subsequent perceptual oscillation. *Psychol Sci* 2015; 26(7): 1006–1013.
- 48 Cutler A, Foss DJ. On the role of sentence stress in sentence processing. *Lang Speech* 1977; 20(1): 1–10.
- 49 Quene H, Port RF. Effects of timing regularity and metrical expectancy on spoken-word perception. *Phonetica* 2005; 62(1): 1–13.
- 50 Otsuka S, Nishiyama M, Nakahara F, Kawaguchi J. Visual statistical learning based on the perceptual and semantic information of objects. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 2013; 39(1): 196–207.
- 51 Otsuka S, Koch C, Saiki J. Visual statistical learning produces implicit and explicit knowledge about temporal order information and scene chunks: Evidence from direct and indirect measures. *Vis Cogn* 2016; 24(2): 155–172.
- 52 Otsuka S, Saiki J. Gift from statistical learning: Visual statistical learning enhances memory for sequence elements and impairs memory for items that disrupt regularities. *Cognition* 2016; 147: 113–126.
- 53 Otsuka S, Saiki J. Neural correlates of implicit knowledge about statistical regularities. *Exp Brain Res* 2017; 235(12): 3573–3583.
- 54 Yu RQ, Zhao J. The persistence of the attentional bias to regularities in a changing environment. *Atten Percept Psychophys* 2015; 77(7): 2217–2228.
- 55 Ten Oever S, Schroeder CE, Poeppel D, van Atteveldt N, Mehta AD, Megevand P, Groppe DM, Zion-Golumbic E. Low-frequency cortical oscillations entrain to subthreshold rhythmic auditory stimuli. *J Neurosci* 2017; 37(19): 4903–4912.
- 56 Bauer F, Cheadle SW, Parton A, Muller HJ, Usher M. Gamma flicker triggers attentional selection without awareness. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2009; 106(5): 1666–1671.
- 57 Alais D, Locke SM, Leung J, Van der Burg E. No attentional capture from invisible flicker. *Sci Rep* 2016; 6: 29296.
- 58 van Diepen RM, Born S, Souto D, Gauch A, Kerzel D. Visual flicker in the gamma-band range does not draw attention. *J Neurophysiol* 2010; 103(3): 1606–1613.
- 59 Faivre N, Koch C. Temporal structure coding with and without awareness. *Cognition* 2014; 131(3): 404–414.
- 60 Lee M, Blake R, Kim S, Kim CY. Melodic sound enhances visual awareness of congruent musical notes, but only if you can read music. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2015; 112(27): 8493–8498.
- 61 van Gaal S, Naccache L, Meuwese JD, van Loon AM, Leighton AH, Cohen L, Dehaene S. Can the meaning of multiple words be integrated unconsciously? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2014; 369(1641): 20130212.
- 62 Zhou J, Lee CL, Li KA, Tien YH, Yeh SL. Does temporal integration occur for unrecognizable words in visual crowding? *PLoS One* 2016; 11(2): e0149355.
- 63 Yang YH, Tien YH, Yang PL, Yeh SL. Role of consciousness in temporal integration of semantic information. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2017; 17(5): 954–972.
- 64 Mudrik L, Faivre N, Koch C. Information integration without

- awareness. *Trends Cogn Sci* 2014; 18(9): 488–496.
- 65 Buzsaki G. *Rhythms of the Brain*. Oxford University Press, 2006.
- 66 Haegens S, Zion Golumbic E. Rhythmic facilitation of sensory processing: A critical review. *Neurosci Biobehav Rev* 2018; 86: 150–165.
- 67 Zhang X (张雪), Yuan PJ, Wang Y, Jiang Y. Neural entrainment and perception. *Prog Biochem Biophys (生物化学与生物物理进展)* 2016; 43(4): 308–315 (in Chinese with English abstract).
- 68 Cravo AM, Rohenkohl G, Wyart V, Nobre AC. Temporal expectation enhances contrast sensitivity by phase entrainment of low-frequency oscillations in visual cortex. *J Neurosci* 2013; 33(9): 4002–4010.
- 69 Henry MJ, Obleser J. Frequency modulation entrains slow neural oscillations and optimizes human listening behavior. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2012; 109(49): 20095–20100.
- 70 Spaak E, de Lange FP, Jensen O. Local entrainment of alpha oscillations by visual stimuli causes cyclic modulation of perception. *J Neurosci* 2014; 34(10): 3536–3544.
- 71 Kosem A, Gramfort A, van Wassenhove V. Encoding of event timing in the phase of neural oscillations. *Neuroimage* 2014; 92: 274–284.
- 72 Tal I, Large EW, Rabinovitch E, Wei Y, Schroeder CE, Poeppel D, Zion Golumbic E. Neural entrainment to the beat: the “missing-pulse” phenomenon. *J Neurosci* 2017; 37(26): 6331–6341.
- 73 Nozaradan S, Peretz I, Missal M, Mouraux A. Tagging the neuronal entrainment to beat and meter. *J Neurosci* 2011; 31(28): 10234–10240.
- 74 Ding N, Melloni L, Yang A, Wang Y, Zhang W, Poeppel D. Characterizing neural entrainment to hierarchical linguistic units using electroencephalography (EEG). *Front Hum Neurosci* 2017; 11: 481.
- 75 Doelling KB, Arnal LH, Ghitza O, Poeppel D. Acoustic landmarks drive delta-theta oscillations to enable speech comprehension by facilitating perceptual parsing. *Neuroimage* 2014; 85 Pt 2: 761–768.
- 76 Luo H, Poeppel D. Phase patterns of neuronal responses reliably discriminate speech in human auditory cortex. *Neuron* 2007; 54(6): 1001–1010.
- 77 Ahissar E, Nagarajan S, Ahissar M, Protopapas A, Mahncke H, Merzenich MM. Speech comprehension is correlated with temporal response patterns recorded from auditory cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2001; 98(23): 13367–13372.
- 78 Garrido MI, Kilner JM, Stephan KE, Friston KJ. The mismatch negativity: a review of underlying mechanisms. *Clin Neurophysiol* 2009; 120(3): 453–463.
- 79 Näätänen R, Tervaniemi M, Sussman E, Paavilainen P, Win-  
kler I. ‘Primitive intelligence’ in the auditory cortex. *Trends Neurosci* 2001; 24(5): 283–288.
- 80 Luo Y, Zhou X. ERP evidence for the online processing of rhythmic pattern during Chinese sentence reading. *Neuroimage* 2010; 49(3): 2836–2849.
- 81 Magne C, Astesano C, Aramaki M, Ystad S, Kronland-Martin R, Besson M. Influence of syllabic lengthening on semantic processing in spoken French: behavioral and electrophysiological evidence. *Cereb Cortex* 2007; 17(11): 2659–2668.
- 82 Magne C, Jordan DK, Gordon RL. Speech rhythm sensitivity and musical aptitude: ERPs and individual differences. *Brain Lang* 2016; 153–154: 13–19.
- 83 Marie C, Magne C, Besson M. Musicians and the metric structure of words. *J Cogn Neurosci* 2011; 23(2): 294–305.
- 84 Rothermich K, Schmidt-Kassow M, Kotz SA. Rhythm’s gonna get you: regular meter facilitates semantic sentence processing. *Neuropsychologia* 2012; 50(2): 232–244.
- 85 Patel AD, Gibson E, Ratner J, Besson M, Holcomb PJ. Processing syntactic relations in language and music: an event-related potential study. *J Cogn Neurosci* 1998; 10(6): 717–733.
- 86 Bekinschtein TA, Dehaene S, Rohaut B, Tadel F, Cohen L, Naccache L. Neural signature of the conscious processing of auditory regularities. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2009; 106(5): 1672–1677.
- 87 Kiefer M. The N400 is modulated by unconsciously perceived masked words: further evidence for an automatic spreading activation account of N400 priming effects. *Cogn Brain Res* 2002; 13(1): 27–39.
- 88 Grahn JA, Brett M. Rhythm and beat perception in motor areas of the brain. *J Cogn Neurosci* 2007; 19(5): 893–906.
- 89 Grahn JA, Rowe JB. Feeling the beat: premotor and striatal interactions in musicians and nonmusicians during beat perception. *J Neurosci* 2009; 29(23): 7540–7548.
- 90 Grahn JA, Brett M. Impairment of beat-based rhythm discrimination in Parkinson’s disease. *Cortex* 2009; 45(1): 54–61.
- 91 Chen JL, Penhune VB, Zatorre RJ. Listening to musical rhythms recruits motor regions of the brain. *Cereb Cortex* 2008; 18(12): 2844–2854.
- 92 Bengtsson SL, Ullen F, Ehrsson HH, Hashimoto T, Kito T, Naito E, Forssberg H, Sadato N. Listening to rhythms activates motor and premotor cortices. *Cortex* 2009; 45(1): 62–71.
- 93 Merchant H, Harrington DL, Meck WH. Neural basis of the perception and estimation of time. *Annu Rev Neurosci* 2013; 36: 313–336.
- 94 Bouwer FL, Honing H. Temporal attending and prediction

- influence the perception of metrical rhythm: evidence from reaction times and ERPs. *Front Psychol* 2015; 6: 1094.
- 95 Morillon B, Schroeder CE, Wyart V, Arnal LH. Temporal prediction in lieu of periodic stimulation. *J Neurosci* 2016; 36(8): 2342–2347.
- 96 Klimesch W, Sauseng P, Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Res Rev* 2007; 53: 63–88.
- 97 Klimesch W. Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. *Trends Cogn Sci* 2012; 16(12): 606–617.
- 98 Mathewson KE, Lleras A, Beck DM, Fabiani M, Ro T, Gratton G. Pulsed out of awareness: EEG alpha oscillations represent a pulsed-inhibition of ongoing cortical processing. *Front Psychol* 2011; 2: 99.
- 99 Ciavarro M, Ambrosini E, Tosoni A, Committeri G, Fattori P, Galletti C. rTMS of medial parieto-occipital cortex interferes with attentional reorienting during attention and reaching tasks. *J Cogn Neurosci* 2013; 25(9): 1453–1462.
- 100 Ekman M, Kok P, de Lange FP. Time-compressed preplay of anticipated events in human primary visual cortex. *Nat Commun* 2017; 8: 15276.