

知觉相关的神经振荡-外界节律同步化现象*

张雪^{1, 2)} 袁佩君^{1, 2)} 王莹^{1)**} 蒋毅¹⁾

¹⁾中国科学院心理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 中国科学院脑科学与智能技术卓越创新中心, 北京 100101;

²⁾中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 具有特定频率的节律性刺激能同步大脑内相应频率的神经振荡, 使神经活动与外界刺激发生相位锁定, 称之为神经振荡-外界节律同步化(neural entrainment)。这种同步化的现象伴随着大脑内神经元集群兴奋水平的周期性波动, 并与节律信息加工、知觉及注意等认知过程存在关联。得益于其非侵入、易操作以及能有效调控神经活动的特性, 神经振荡-外界节律同步化成为了研究神经振荡与知觉和认知功能关系的有力手段, 也为认知障碍诊断及干预提供了新的思路和方法。

关键词 神经振荡, 节律, 同步化, 知觉, 注意, 神经调控
学科分类号 Q189

DOI: 10.16476/j.pibb.2016.0097

节律性的神经电活动是大脑认知功能的基础。无论是单个神经元的放电、神经元集群的活动还是神经网络的活动都呈现出一定的节律性, 表现为不同类型的神经振荡(neural oscillation)。在清醒的人类大脑中, 最常见的自发神经振荡是 10 Hz 左右的脑电(electroencephalogram, EEG)信号, 由德国神经科学家 Berger 在 20 世纪 20 年代首次发现^[1]。自此之后, 越来越多的研究者开始关注人脑的神经振荡, 而神经振荡在认知功能中的作用成为了脑科学领域的热点问题^[2-4]。大量研究表明, 人脑中存在着不同频段的神经振荡, 它们反映了神经元集群兴奋性水平的周期性变化, 并与特定的认知功能有紧密的联系。这种联系包括: delta 频段(0.5~3.5 Hz)与感觉选择^[5], theta 频段(4~7 Hz)与认知控制^[6]和注意采样^[7-8], alpha 频段(8~12 Hz)与注意的抑制和选择^[9-11], beta 频段(13~30 Hz)与维持当前认知状态^[12], gamma 频段(> 30 Hz)与注意、记忆以及特征整合^[13-15]的相关。值得注意的是, 神经振荡既可以在不同频段之间, 也可以在不同脑区之间形成共振交流网络, 从而整合多个功能系统, 实现更复杂的认知功能^[16-17]。例如, 在人类海马记录到的 theta-gamma 的跨频段耦合可预测多内容工作记忆任务的表现^[18], 反馈学习过程中, 策略的改变伴随着伏核内 alpha-gamma 耦合强度的降低^[19]。

除了脑活动, 外部世界也蕴含了丰富的节律信息。年月、昼夜、分秒的更迭形成了时间的节律。传达视觉和听觉信息的光谱和声波, 可视为不同频率振荡信号的集合。日常生活中常见的动态信息, 例如语言、音乐以及生物运动, 都包含着节律。近年来, 研究者发现有节律的外界刺激可以增强大脑内相应频段的神经振荡活动^[20-21], 引起相位锁定, 称之为神经振荡与外界节律同步化(neural entrainment)。这种同步化的现象通过改变特定频率的神经振荡, 提供了一种研究神经振荡与认知活动关联的工具, 亦可作为潜在的诊断与治疗认知障碍的手段。本文将从神经振荡与外界节律同步化现象的基本特性、其与知觉及认知活动的关联及应用前景三个方面展开综述。

1 神经振荡-外界节律同步化现象的基本特性

神经振荡与外界节律同步化的现象, 从本质上

* 国家自然科学基金(31100733, 31525011)和中国科学院战略性先导专项(XDB02010003)资助项目。

** 通讯联系人。

Tel: 010-64871238, E-mail: wangying@psych.ac.cn

收稿日期: 2016-03-25, 接受日期: 2016-03-31

说, 是内生神经活动的动态特性受外在刺激动态特性的调制. Thut 等^[21]提出的简化的同步化模型(图 1)有助于我们直观地理解这一现象. 该模型模拟了大脑内一群神经元振荡器的自发活动逐渐与外部节律性刺激发生同步的过程, 并且为了简化, 仅考虑了二者频率相同的情况(在现实中, 同步化也可以在其他更复杂的情况下发生). 在这个模型里, 每个振荡器代表一个小的神经元集群, 它的动态特性可以用一个逆时针旋转的矢量来描述. 在没有外力作用的情况下, 这个矢量以特定的速度在 $0\sim 360^\circ$ 间旋转, 振幅与相位随时间的变化可以用图中的正

弦曲线表示. 当一个与振荡器具有相同频率的外力输入后, 与外力相位一致的振荡器不会受到影响(比如振荡器 2), 但那些与外力相位不一致的振荡器的相位会在外力的周期性刺激下逐渐与外力趋于一致(比如振荡器 1 或 3). 表现出来的结果是随着外力作用的周期增加, 一群神经元振荡器($n \gg 3$)的平均相位与外力逐渐趋同, 而振幅也随之逐渐增大, 即实现了同步化. 换言之, 外界节律通过反复重置内生振荡的相位, 使得神经元集群的活动逐渐趋于同步, 并与外界刺激发生相位锁定, 从而调节了神经兴奋性的节律.

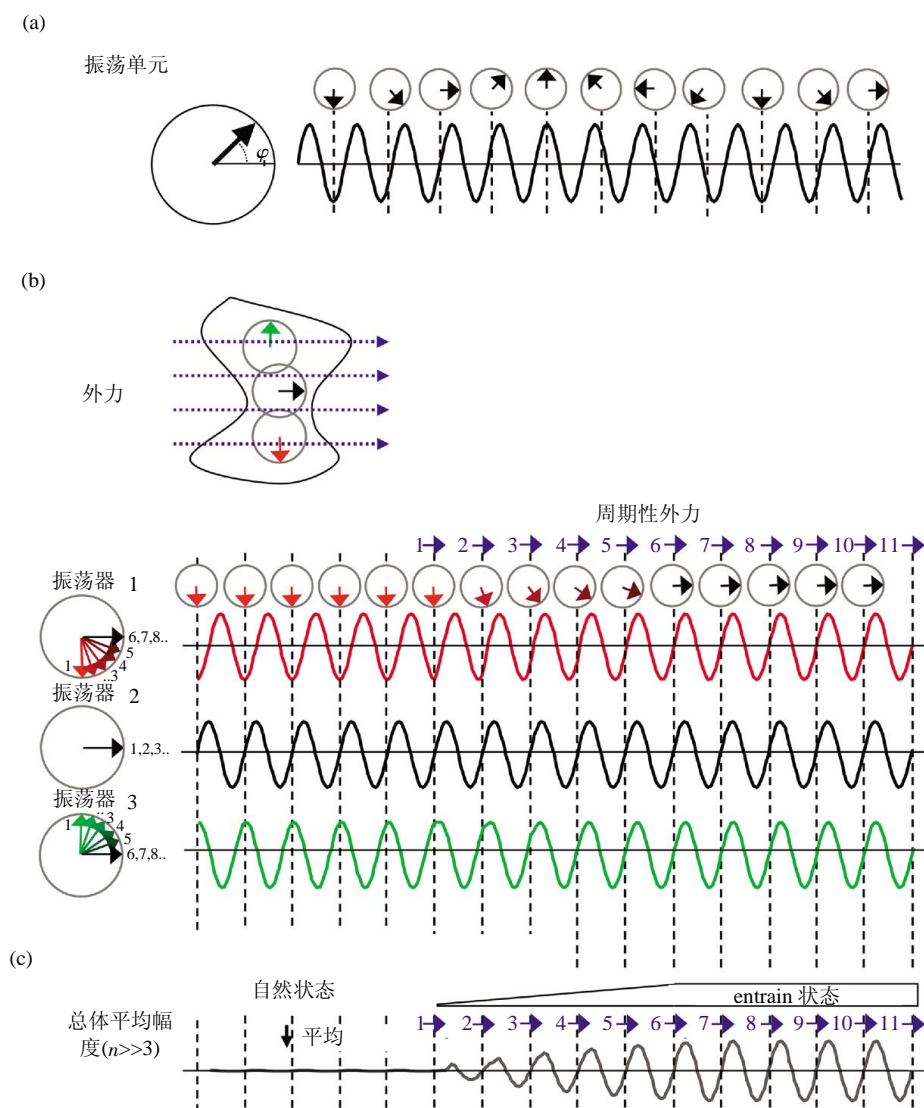


Fig. 1 Thut's model of neural entrainment

图 1 Thut 提出的神经振荡-外界节律同步化模型

(a)简化的同步化模型中的一个神经振荡单元. (b) 3 个原本相位不同的神经振荡单元在周期性外力的作用下逐渐实现了相位同步. (c) 在集群水平上, 同步化使神经振荡的幅度逐渐增强^[21].

引发神经振荡 - 外界节律同步化的刺激主要有两种, 分别来自感觉系统的输入及直接作用于神经活动的电磁信号. 感觉刺激既可以是固定频率呈现的脉冲信号, 例如有规律的敲击声^[22]和视觉闪烁^[23-24], 也可以是周期性变化的连续刺激, 例如具有层级化时间结构的自然语音^[25]、音乐片段^[26]、经过频率调制 (frequency modulation)^[27]或振幅调制 (amplitude modulation) 的声音^[28]或者在空间上连续运动的视觉刺激^[29]. 直接作用于神经活动的刺激包括经颅磁刺激 (transcranial magnetic stimulation, TMS) 及经颅交流电刺激 (transcranial alternating current stimulation, tACS) 或经颅直流电刺激 (transcranial direct current stimulation, tDCS) 等. 有研究发现, 采用上述方法对顶叶、枕叶或颞叶施加 alpha 频率的刺激能引起顶叶区域 alpha 活动的增强^[30-32].

需要注意的是并非所有频率的刺激都能同步化神经振荡并影响认知活动. 引发神经振荡同步化的刺激频率受制于内生神经振荡的频率, 也取决于涉及的脑区及认知功能. 以对视觉闪烁刺激的知觉为例, 虽然 1~90 Hz 的视觉闪烁都可以增强视觉皮层 (枕叶电极) 的活动, 但增强最明显的频段主要在 10、20、40 和 80 Hz, 揭示了视觉系统对外界节律响应的偏好^[23]. 此外, 纵观近年来关于神经振荡 - 外界节律同步化及其影响知觉及其他认知功能的实验证据, 大部分的研究使用了 delta 到 alpha 频段 (0~12 Hz) 的刺激^[20-21], 提示我们低频神经振荡可能可以作为调控人脑神经活动的切入点, 用于研究神经振荡和知觉及其他认知功能之间的关系.

2 神经振荡-外界节律同步化现象与知觉

在神经振荡与外界节律发生同步化的情况下, 神经元集群的兴奋水平随外界刺激的变化周期性起伏, 从而为节律性刺激的加工和编码提供了神经基础. 另一方面, 同步化的效应使内生神经振荡的相位与外界节律相锁定, 通过提高某些相位上的神经兴奋性来易化相应时间点上的知觉, 从而达到对知觉和注意的动态特性的调控. 最后, 当神经振荡与低频的外界刺激同步, 还可能通过耦合高频振荡的方式间接参与知觉加工. 以下将从上述三个方面阐述和知觉相关的神经振荡 - 外界节律同步化现象.

2.1 同步化现象与节律信息加工

电生理研究表明, 神经振荡 - 外界节律同步化不单与物理刺激的节律有关, 还能反映被试对信息

时间结构的组织和知觉. 这方面的证据主要集中在听觉领域, 尤其是对语音和音乐的加工上. 语音和音乐均包含了多频段的时间结构^[33-36], 这些结构可以同步化相应频率的神经振荡^[35, 37-38]. 更重要的是, 对刺激声学特征的编码并不足以解释上述效应, 至少在某些频段上, 同步化现象与对言语或音乐的知觉关系更密切. 比如, 听觉皮层的 theta 信号编码了语音中的语句信息, 而且通过 theta 相位辨别语句的能力与语音材料在知觉上的可理解度显著相关^[39]. 在对音乐的加工中, delta-theta 频段 (< 8 Hz) 和 beta 频段 (15~30 Hz) 的神经振荡同步化现象都和知觉相关, 而且同步化的效应可以通过多年的音乐训练显著提高, 揭示了同步化和知觉之间存在相互促进的双向联系^[40]. 需要指出的是, 在上述研究中, 同步神经振荡的节律总是对应着特定的声学结构, 也就是说, 由刺激引起的同步化效应和由知觉引起的同步化效应无法完全分离. 然而, 近来的一项研究分离了上述两种效应. 研究者发现, 仅仅通过想象将声音刺激 (2.4 Hz) 组织成不同的节奏单元 (两拍子 1.2 Hz, 三拍子 0.8 Hz), 就可以使节奏所在频率的神经振荡发生同步^[41]. 这一现象有力说明了声学结构并不是引起神经振荡同步化的必要条件, 同步化也可以反映仅由知觉组织引发的节律, 可能是节律信息加工的神经基础.

另外一些研究考察了注意对同步化现象的影响. 在空间注意的研究中, 视觉闪烁刺激可以在对侧视觉皮层产生稳态视觉诱发电位 (steady-state visual evoked potentials, SSVEPs), 上述效应在注意的情况下增强, 而这种增强一定程度上源于 SSVEP 与视觉闪烁的相位同步^[42]. 使用多通道刺激的研究发现, 注意会促进与任务相关的感觉通道的同步化效应. 给猕猴同时呈现相位相反的 delta 频段的视觉刺激与听觉刺激, 当猕猴只注意其中一个感觉通道, 其视觉皮层的电活动只与所注意的刺激同步^[43]. 使用颅内电极在人类大脑中也能记录到类似的注意对同步化的调节作用, 而且这种作用在感觉皮层之外也广泛存在^[44]. 整体来说, 注意可以调制神经振荡 - 外界节律同步化的效应, 而同步化可能是大脑选择性注意外界节律信息的机制^[20].

2.2 同步化现象调节知觉和注意的波动

以往研究发现, 内生神经振荡的相位是影响知觉敏感性的因素. 强度在阈限附近的刺激, 出现在 alpha 或 theta 节律的某些相位上时更容易被知觉到, 而在另一些相位上则不容易被知觉到^[45-46], 这

些结果暗示注意分配可能具有一定的节律性^[47]。神经振荡与外界节律同步化会使内生神经振荡的相位与外界节律相位锁定, 从而调节注意分配的节律以及被试对出现在不同相位上的刺激的知觉。大量研究发现, 同步化产生后, 落在不同相位上的探测刺激的知觉会不同^[20-21]。比如, 探测声音刺激的准确性会随有节律的背景声音脉冲序列(1.6 Hz)的相位而波动^[48]。另外, 频率被 δ 频段调谐的声音刺激可增强 δ 节律的波幅和相位一致性, 并且目标探测任务的成绩会随目标处在 δ 频段的不同相位而变化^[27]。再者, 当声音刺激的频率和幅度被不同的频率调谐, 可以引起两个频率的神经振荡同步化, 并且目标探测成绩会受两个频率神经振荡的相位关系影响, 表现在当两个频率都在波谷时行为成绩最好^[28]。

由于同步化所带来的相位锁定是一个动态过程, 它不会在节律性刺激消失后立即消失, 而是保持几个周期并逐渐消退, 因此节律性刺激消失之后的目标探测成绩也可以用来考察同步化对知觉的影响。听觉方面, 以 δ 频率呈现提示音序列, 可增强 δ 频段 EEG 的相位一致性, 并且随后探测刺激出现时 δ 的相位与探测反应时相关^[49]。视觉方面, 给被试呈现 α 频段的周期性视觉刺激, 不仅能引起大脑内相应频段的神经振荡相位一致性的增强, 而且引起的相位波动可以影响随后出现的目标刺激的探测率^[50]。以 δ 频率规律间隔呈现的视觉刺激, 相比不规律的间隔呈现的视觉刺激, 会带来相位一致性更强的枕叶 EEG 信号, 并且只有在规律呈现的条件下, δ 活动的相位可以预测随后的目标辨别成绩^[51]。

上述研究背后可能存在一个共同的机制, 即神

经振荡与外界节律同步化调节了注意资源在时间上的分布^[52], 从而影响知觉的波动^[20]。与此假设相一致, 同步化对刺激探测的调节经注意系统实现, 而不受节律刺激来源的限制。来自跨通道研究的证据表明, 有节律的背景声音(1.25 Hz)能促进落在节拍上的视觉单词的识别^[53], δ 频段的声音序列能促进随后落在其预期时间点上的探测刺激的反应时, 不论目标是声音还是视觉刺激^[54-55]。此外, 在没有感觉刺激的情况下, 采用以 10 Hz 振荡的 tDCS 刺激可以增强大脑内 α 振荡的幅度, 并且随后探测刺激的阈限依赖于被同步的神经振荡的相位^[52]。最近的一项研究直接展示了同步化对与注意相关的内生神经活动的调节作用。使用 TMS 刺激同步化大脑中的 α 节律, 注意视觉通道与注意听觉通道相比视觉皮层的 α 活动强度更低, 这一对应关系类似于内生 α 与注意的关系, 说明同步化影响了与注意相关的内生 α 节律^[56]。综上所述, 神经振荡与外界节律同步化很有可能是调节注意的波动并影响知觉加工动态特性的一种普遍机制。

2.3 同步化现象通过跨频耦合参与知觉加工

跨频耦合(cross-frequency coupling)指的是神经振荡在不同频段之间存在动态耦合关系, 反映了大脑神经活动在不同时间尺度上的组织和整合^[16-17]。最常见的跨频耦合形式是相位幅度耦合(phase-amplitude coupling), 特指低频神经振荡的相位与高频成分的幅度之间存在特定的共变关系(图 2)。Canolty 等^[57]采集人类被试的皮层脑电(electrocorticogram, ECoG), 发现多种行为任务中广泛存在低频段的 θ 振荡的相位与高频段的 γ 振荡能量耦合的现象, 而且这种耦合现

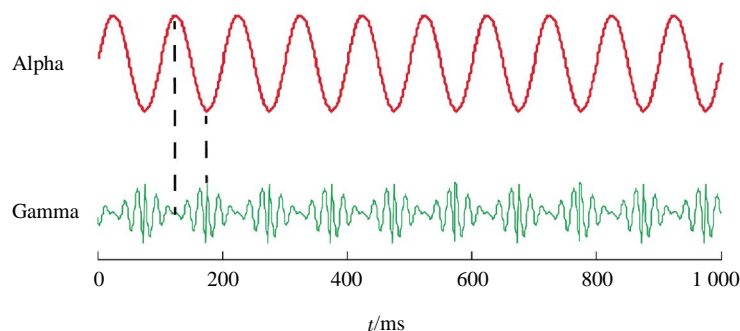


Fig. 2 Illustration of cross-frequency phase-amplitude coupling

图 2 跨频相位幅度耦合示意图

低频振荡的相位与高频振荡的幅度之间存在一定的耦合关系。在图示的例子中, α 低频信号的波峰和波谷分别对应高频 γ 信号的最低幅度和最强幅度。

象在皮层上的分布随任务而异。也有研究记录了人类闭眼时的脑磁图 (magnetoencephalography, MEG), 发现 alpha 振荡的相位调制了 gamma 振荡的能量^[58]。

跨频耦合为整合不同时间尺度和空间范围的神活动提供了一种有效的途径^[60]。如果跨频耦合中的低频振荡的相位被外界节律锁定, 就可以通过耦合高频能量的方式使后者负责的认知功能与外界节律产生联系^[60]。例如, 以往的证据表明 gamma 振荡的幅度与神经兴奋性及目标探测任务的反应时有关^[59], Lakatos 等^[43]在猕猴的视觉皮层记录到了 delta 振荡与被注意的视觉或听觉刺激同步化的现象, 并观察到 delta 相位和 gamma 振幅的耦合。在该研究中, 目标出现前 delta 节律的相位与由目标引起的神经反应的强度以及目标探测任务的反应时都相关, 而这种神经活动和知觉的相关可能是 delta 相位调控了 gamma 振幅的结果。这一研究提示, 神经振荡与低频外界节律的同步化可能可以通过跨频耦合的机制参与知觉, 成为间接调控知觉的工具。

3 神经振荡与外界节律同步化的应用前景

上述研究表明, 通过采用不同类型的刺激材料和技术手段, 可以实现内生神经振荡与外界节律的同步化, 进而调节知觉与注意等认知活动。然而, 许多高级认知功能的神经基础仍不甚清晰, 所以如何通过神经振荡 - 外界节律同步化来调节这些认知活动仍有待探索。例如人类意识的动态变化, 是否也可以通过 alpha 或者 theta 频段的刺激来调控? 对于意识不到或者并非来自感官刺激的节律信息, 比如, 阙下的旋律、想象或回忆出来的语音的表征, 是否也会引起神经振荡同步化效应并受其调节? 个体的情绪状态是否也受神经振荡 - 外界节律同步化的影响? 这些都是未来需要进一步探究的问题。值得注意的是, 复杂的认知活动往往涉及多个频段及不同脑区的神经活动, 因此研究不同脑区间的跨频耦合及其与认知活动的关联, 或许能够更全面地揭示这些认知活动背后的神经机制。

另一方面, 从影响神经活动的外界刺激来说, 所有事物都时刻处在动态变化中, 但其时间动态特征与物理属性都不尽相同, 由此引出两个相关的问题: 神经振荡 - 外界节律同步化是否是大脑组织时间信息的一般方式, 广泛作用于对动态信息的加工中? 是否存在刺激特异性的调节内生神经振荡进而

影响认知功能的机制? 对于前一个问题, 可以使用包含类似时间结构但属性不同的动态信息来考察, 研究大脑是否对这些信息具有共同的反应模式, 并对节律信息存在一般性的知觉表征。对于后一个问题, 可以使用具有特殊社会生态意义的节律性刺激, 例如生物运动或动态的情绪面孔来考察。研究这些刺激对神经振荡的同步化, 不仅有助于理解动态社会性信息的加工和知觉规律, 还可以在一定程度上揭示神经活动 - 外界节律同步化现象与社会性信息加工、乃至社会性认知障碍之间的潜在联系。

更进一步, 神经振荡与外界节律同步化作为一种非侵入式的干预神经活动的手段, 在改善认知功能和治疗认知障碍方面也具有广泛的应用前景。通过在大脑不同区域施加不同频段的 TMS 或慢振荡的 tDCS 刺激, 使大脑局部神经振荡与之同步, 不仅可以改变知觉、注意相关的行为成绩^[60], 还可以提高短时记忆容量^[61], 并有助于记忆的编码^[62]和巩固^[63]。这些发现揭示了特定频段神经节律和特定认知功能间的因果关系, 也预示了使用电磁刺激直接干预神经节律在改善认知功能方面的潜在价值。除此之外, 有证据表明某些精神疾病或认知障碍会伴随神经振荡与外界节律同步化能力的受损, 提示后者可能可以作为筛查前者的工具。例如, 精神分裂症和阅读障碍患者均表现出神经振荡与外界节律同步化的异常, 这种异常主要集中在对 delta 频段听觉刺激的同步化反应减弱、消失或与正常人相比出现系统性的相位偏差^[64-66]。上述现象背后的具体机制是什么? 不同脑区不同频率的神经振荡和各种认知能力之间存在怎样的对应关系? 特殊人群表现出来的神经同步化异常反映的是对节律信息本身的加工缺陷、在一定时间内分配注意能力的缺陷还是其他的认知加工问题? 对这些问题进行深入的研究有助于我们理解神经振荡 - 外界节律同步化和知觉及其他认知功能之间的关系, 并最终将其推广至临床诊断和干预。

综上所述, 本文总结了与知觉相关的神经振荡 - 外界节律同步化现象及其机制。外界节律刺激能使内生神经振荡的波幅增强, 相位同步性提高。这种效应可以通过改变神经元集群兴奋性的节律来调节知觉及相关的认知过程, 然而其背后的具体机制和适用范围还有待进一步的研究。作为一种非侵入性的调控脑电活动的技术, 神经振荡 - 外界节律同步化不仅提供了一种研究神经振荡在认知功能中的作用的有力手段, 也为认知功能改善和认知障碍

诊断及干预提供了新的思路和方法.

参 考 文 献

- [1] Berger H. Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, 1929, **87**(1): 527–570
- [2] Engel A K, Fries P, Singer W. Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. Nature Reviews Neuroscience, 2001, **2**(10): 704–716
- [3] Fries P. A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. Trends in Cognitive Sciences, 2005, **9**(10): 474–480
- [4] Fries P. Rhythms for Cognition: Communication through Coherence. Neuron, 2015, **88**(1): 220–235
- [5] Schroeder C E, Lakatos P. Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection. Trends in Neurosciences, 2009, **32**(1): 9–18
- [6] Cavanagh J F, Frank M J. Frontal theta as a mechanism for cognitive control. Trends in Cognitive Sciences, 2014, **18** (8): 414–421
- [7] Busch N A, Vanrullen R. Spontaneous EEG oscillations reveal periodic sampling of visual attention. Proc Natl Acad Sci USA, 2010, **107**(37): 16048–16053
- [8] Landau A N, Schreyer H M, Van Pelt S, *et al.* Distributed attention is implemented through theta-rhythmic gamma modulation. Current Biology, 2015, **25**(17): 2332–2337
- [9] Klimesch W. alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. Trends in Cognitive Sciences, 2012, **16**(12): 606–617
- [10] Hanslmayr S, Gross J, Klimesch W, *et al.* The role of alpha oscillations in temporal attention. Brain Research Reviews, 2011, **67**(1–2): 331–343
- [11] Klimesch W, Sauseng P, Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: the inhibition-timing hypothesis. Brain Research Reviews, 2007, **53**(1): 63–88
- [12] Engel A K, Fries P. Beta-band oscillations—signalling the status quo? Current Opinion in Neurobiology, 2010, **20**(2): 156–165
- [13] Singer W, Gray C M. Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. Annual Review of Neuroscience, 1995, **18**(1): 555–586
- [14] Fries P. Neuronal gamma-band synchronization as a fundamental process in cortical computation. Annual Review of Neuroscience, 2009, **32**(1): 209–224
- [15] Jensen O, Kaiser J, Lachaux J P. Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. Trends in Neurosciences, 2007, **30**(7): 317–324
- [16] Canolty R T, Knight R T. The functional role of cross-frequency coupling. Trends in Cognitive Sciences, 2010, **14**(11): 506–515
- [17] Jensen O, Colgin L L. Cross-frequency coupling between neuronal oscillations. Trends in Cognitive Sciences, 2007, **11**(7): 267–269
- [18] Axmacher N, Henseler M M, Jensen O, *et al.* Cross-frequency coupling supports multi-item working memory in the human hippocampus. Proc Natl Acad Sci USA, 2010, **107**(7): 3228–3233
- [19] Cohen M X, Axmacher N, Lenartz D, *et al.* Nuclei accumbens phase synchrony predicts decision-making reversals following negative feedback. Journal of Neuroscience, 2009, **29**(23): 7591–7598
- [20] Calderone D J, Lakatos P, Butler P D, *et al.* Entrainment of neural oscillations as a modifiable substrate of attention. Trends in Cognitive Sciences, 2014, **18**(6): 300–309
- [21] Thut G, Schyns P, Gross J. Entrainment of perceptually relevant brain oscillations by non-invasive rhythmic stimulation of the human brain. Front Psychol, 2011, **2**(1): 170–170
- [22] Will U, Berg E. Brain wave synchronization and entrainment to periodic acoustic stimuli. Neuroscience Letters, 2007, **424** (1): 55–60
- [23] Herrmann C S. Human EEG responses to 1-100 Hz flicker: resonance phenomena in visual cortex and their potential correlation to cognitive phenomena. Experimental Brain Research, 2001, **137**(3): 346–353
- [24] Spaak E, De Lange F P, Jensen O. Local entrainment of Alpha oscillations by visual stimuli causes cyclic modulation of perception. Journal of Neuroscience, 2014, **34**(10): 3536–3544
- [25] Ding N, Chatterjee M, Simon J Z. Robust cortical entrainment to the speech envelope relies on the spectro-temporal fine structure. Neuroimage, 2014, **88**(1): 41–46
- [26] Tierney A, Kraus N. Neural entrainment to the rhythmic structure of music. Journal of Cognitive Neuroscience, 2015, **27**(2): 400–408
- [27] Henry M J, Obleser J. Frequency modulation entrains slow neural oscillations and optimizes human listening behavior. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, **109**(49): 20095–20100
- [28] Henry M J, Herrmann B, Obleser J. Entrained neural oscillations in multiple frequency bands comodule behavior. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, **111**(41): 14935–14940
- [29] Rohenkohl G, Nobre A C. alpha oscillations related to anticipatory attention follow temporal expectations. Journal of Neuroscience, 2011, **31**(40): 14076–14084
- [30] Thut G, Veniero D, Romei V, *et al.* Rhythmic TMS causes local entrainment of natural oscillatory signatures. Current Biology, 2011, **21**(14): 1176–1185
- [31] Zaehle T, Rach S, Herrmann C S. Transcranial alternating current stimulation enhances individual alpha activity in human EEG. PLoS ONE, 2010, **5**(11): e13766
- [32] Neuling T, Rach S, Wagner S, *et al.* Good vibrations: oscillatory phase shapes perception. Neuroimage, 2012, **63**(2): 771–778
- [33] Giraud A L, Poeppel D. Cortical oscillations and speech processing: emerging computational principles and operations. Nature Neuroscience, 2012, **15**(4): 511–517
- [34] Patel A D. Language, music, syntax and the brain. Nature Neuroscience, 2003, **6**(7): 674–681
- [35] Gross J, Hoogenboom N, Thut G, *et al.* Speech rhythms and multiplexed oscillatory sensory coding in the human brain. PLoS Biology, 2013, **11**(12): e1001752
- [36] Koelsch S, Rohrmeier M, Torrecuso R, *et al.* Processing of hierarchical syntactic structure in music. Proc Natl Acad Sci USA,

- 2013, **110**(38): 15443–15448
- [37] Ding N, Simon J Z. Cortical entrainment to continuous speech: functional roles and interpretations. *Frontiers in Human Neuroscience*, 2014, **8**(311): 1–7
- [38] Nozaradan S, Peretz I, Mouraux A. Selective neuronal entrainment to the beat and meter embedded in a musical rhythm. *Journal of Neuroscience*, 2012, **32**(49): 17572–17581
- [39] Luo H, Poeppel D. Phase patterns of neuronal responses reliably discriminate speech in human auditory cortex. *Neuron*, 2007, **54**(6): 1001–1010
- [40] Doelling K B, Poeppel D. Cortical entrainment to music and its modulation by expertise. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, **112**(45): E6233–6242
- [41] Nozaradan S, Peretz I, Missal M, *et al.* Tagging the neuronal entrainment to beat and meter. *Journal of Neuroscience*, 2011, **31**(28): 10234–10240
- [42] Kim Y J, Grabowecy M, Paller K A, *et al.* Attention induces synchronization-based response gain in steady-state visual evoked potentials. *Nature Neuroscience*, 2007, **10**(1): 117–125
- [43] Lakatos P, Karmos G, Mehta A D, *et al.* Entrainment of neuronal oscillations as a mechanism of attentional selection. *Science*, 2008, **320**(5872): 110–113
- [44] Besle J, Schevon C A, Mehta A D, *et al.* Tuning of the human neocortex to the temporal dynamics of attended events. *Journal of Neuroscience*, 2011, **31**(9): 3176–3185
- [45] Mathewson K E, Gratton G, Fabiani M, *et al.* To see or not to see: prestimulus alpha phase predicts visual awareness. *Journal of Neuroscience*, 2009, **29**(9): 2725–2732
- [46] Busch N A, Dubois J, Vanrullen R. The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *Journal of Neuroscience*, 2009, **29**(24): 7869–7876
- [47] Landau A N, Fries P. Attention samples stimuli rhythmically. *Current Biology*, 2012, **22**(11): 1000–1004
- [48] Jones M R, Moynihan H, Mackenzie N, *et al.* Temporal aspects of stimulus-driven attending in dynamic arrays. *Psychological Science*, 2002, **13**(4): 313–319
- [49] Stefanics G, Hangya B, Hernadi I, *et al.* Phase entrainment of human delta oscillations can mediate the effects of expectation on reaction speed. *Journal of Neuroscience*, 2010, **30**(41): 13578–13585
- [50] Mathewson K E, Fabiani M, Gratton G, *et al.* Rescuing stimuli from invisibility: inducing a momentary release from visual masking with pre-target entrainment. *Cognition*, 2010, **115**(1): 186–191
- [51] Cravo A M, Rohenkohl G, Wyart V, *et al.* Temporal expectation enhances contrast sensitivity by phase entrainment of low-frequency oscillations in visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 2013, **33**(9): 4002–4010
- [52] Horr N K, Wimber M, Di Luca M. Perceived time and temporal structure: Neural entrainment to isochronous stimulation increases duration estimates. *Neuroimage*, 2016, **132**(1): 148–156
- [53] Brochard R, Tassin M, Zagar D. Got rhythm...for better and for worse. Cross-modal effects of auditory rhythm on visual word recognition. *Cognition*, 2013, **127**(2): 214–219
- [54] Bolger D, Coull J T, Schon D. Metrical rhythm implicitly orients attention in time as indexed by improved target detection and left inferior parietal activation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2014, **26**(3): 593–605
- [55] Miller J E, Carlson L A, Mcauley J D. When what you hear influences when you see: listening to an auditory rhythm influences the temporal allocation of visual attention. *Psychological Science*, 2013, **24**(1): 11–18
- [56] Herring J D, Thut G, Jensen O, *et al.* Attention modulates TMS-locked Alpha oscillations in the visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 2015, **35**(43): 14435–14447
- [57] Canolty R T, Edwards E, Dalal S S, *et al.* High gamma power is phase-locked to theta oscillations in human neocortex. *Science*, 2006, **313**(5793): 1626–1628
- [58] Osipova D, Hermes D, Jensen O. Gamma power is phase-locked to posterior Alpha activity. *PLoS ONE*, 2008, **3**(12): e3990
- [59] Womelsdorf T, Fries P, Mitra P P, *et al.* Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. *Nature*, 2006, **439**(7077): 733–736
- [60] Romei V, Gross J, Thut G. On the role of prestimulus alpha rhythms over occipito-parietal areas in visual input regulation: correlation or causation? *Journal of Neuroscience*, 2010, **30**(25): 8692–8697
- [61] Sauseng P, Klimesch W, Heise K F, *et al.* Brain oscillatory substrates of visual short-term memory capacity. *Current Biology*, 2009, **19**(21): 1846–1852
- [62] Kirov R, Weiss C, Siebner H R, *et al.* Slow oscillation electrical brain stimulation during waking promotes EEG theta activity and memory encoding. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, **106**(36): 15460–15465
- [63] Marshall L, Helgadottir H, Molle M, *et al.* Boosting slow oscillations during sleep potentiates memory. *Nature*, 2006, **444**(7119): 610–613
- [64] Lakatos P, Schroeder C E, Leitman D I, *et al.* Predictive suppression of cortical excitability and its deficit in schizophrenia. *Journal of Neuroscience*, 2013, **33**(28): 11692–11702
- [65] Soltesz F, Szucs D, Leong V, *et al.* Differential entrainment of neuroelectric delta oscillations in developmental dyslexia. *PLoS ONE*, 2013, **8**(10): e76608
- [66] Power A J, Mead N, Barnes L, *et al.* Neural entrainment to rhythmic speech in children with developmental dyslexia. *Frontiers in Human Neuroscience*, 2013, **7**(777): 1–19

Neural Entrainment and Perception*

ZHANG Xue^{1,2}, YUAN Pei-Jun^{1,2}, WANG Ying^{1**}, JIANG Yi¹

¹ 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;

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Neural oscillations are intrinsically rhythmic. With rhythmic stimulation, the endogenous neural oscillations become phase-locked to the external rhythm, resulting in oscillatory and stimulus-dependent changes in neural excitability. This phenomenon, known as neural entrainment, serves as a non-invasive method to affect brain activity that mediates rhythmic information processing, perception, attention, and other related cognitive functions. Future studies on neural entrainment will delineate the functional role of neural oscillations in perception and cognition, and may contribute to the diagnosis and intervention of cognitive disorders.

Key words neural oscillation, rhythm, entrainment, perception, attention, neuromodulation

DOI: 10.16476/j.pibb.2016.0097

* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (31100733, 31525011) and The Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDB02010003).

**Corresponding author.

Tel: 86-10-64871238, E-mail: wangying@psych.ac.cn

Received: March 25, 2016 Accepted: March 31, 2016