

视觉工作记忆内容维持的大脑神经机制

张帆^{1,2†}, 杨超群^{1,2†}, 夏云曼^{1,2†}, 桑娜^{1,2}, 王小刚^{1,2}, 毕泰勇^{1,2,3*}, 邱江^{1,2*}

1. 西南大学心理学部, 重庆 400715;

2. 认知与人格教育部重点实验室, 重庆 400715;

3. 遵义医学院管理学院, 贵州 563000

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: bitaiyong@126.com; qiujiang@swu.edu.cn

2018-03-01 收稿, 2018-04-24 修回, 2018-04-25 接受, 2018-07-10 网络版发表

国家自然科学基金(31400960, 31271087, 31571137)、重庆青年优秀人才计划、中央高校基本科研业务费(SWU1509383, SWU1509451)、重庆自然科学基金(cstc2015jcyjA10106)、中国博士后科学基金(2015M572423, 2015M580767)、重庆博士后科学基金(Xm2015037)和教育部人文与社会科学学院重点研究项目(14JJD880009)资助

摘要 视觉工作记忆指短暂维持不在视域内信息并进行活跃认知加工的过程, 在人类高级认知活动中具有极其重要的作用。但是, 目前关于人类大脑在视觉工作记忆维持阶段对多特征复杂客体(例如, 面孔信息和房子信息)信息的认知加工机制还没有得到深入的研究。另外, 对不同的客体信息进行维持是否对应不同的认知加工模式, 以及视觉工作记忆维持阶段负荷效应的神经基础还没有得到广泛的研究。因此, 本研究从面孔信息和房子信息的视觉工作记忆任务出发, 采用行为实验和功能核磁共振技术探究视觉工作记忆维持阶段中对不同记忆内容的行为表现、大脑激活强度、视觉皮层解码机制及其负荷效应, 为大脑功能方面对于视觉工作记忆内容的表征提供具有价值的影像学依据。研究结果表明, 被试在对复杂客体的视觉工作记忆任务中表现出视觉工作记忆容量的有限性和负荷效应, 可以通过双侧海马旁、双侧顶内沟的激活强度和V4、双侧梭状回、双侧颞上沟的信息解码正确率区分视觉工作记忆维持内容。另外, 双侧壳核的激活强度则体现了视觉工作记忆负荷效应。

关键词 视觉工作记忆, 维持阶段, 负荷效应, 行为表现, 激活强度, 解码机制

视觉工作记忆(visual working memory, vWM)属于工作记忆的一种, 具体是指将不在视域范围内的视觉信息进行短暂活跃加工的认知过程^[1-3]。在现实生活中, 人类在进行各项认知活动的时候都需要将当前的视觉信息进行短暂的存储以解决跟当前任务相关的认知问题。大量研究表明, 视觉工作记忆对个体行为产生了重要的影响。个体在视觉工作记忆容量差异与个体在注意控制、流体智力和学业成绩等方面的差异紧密相关^[4-7]。同时, 视觉工作记忆是连接人类知觉加工和高级认知过程之间的关键因素^[8-10]。所以, 视觉工作记忆在人类的认知活动过程中扮演

着极其重要的作用^[11,12]。视觉工作记忆维持阶段的认知神经机制研究也是已有视觉工作记忆研究涉及较广方面之一, 通过对维持阶段解码机制的研究, 利用相关指标预测个体在维持阶段所维持的具体内容, 并同时探究特定脑区在进行解码时的激活模式, 为更深入了解视觉工作记忆认知模式以及人类大脑认知过程具有非常重要的作用。

近几十年来, 研究者们对于视觉工作各个方面的研究均取得了一定的成果, 对记忆容量、负荷效应、编码机制以及存储机制等方面有了更深入的了解^[3,13-15]。在关于视觉工作记忆负荷的研究中, 研究

引用格式: 张帆, 杨超群, 夏云曼, 等. 视觉工作记忆内容维持的大脑神经机制. 科学通报, 2018, 63: 2883-2895

Zhang F, Yang C Q, Xia Y M, et al. The neural mechanisms underlying the maintenance of visual working memory contents (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 2883-2895, doi: 10.1360/N972017-01008

结果基本趋于一致: 认知加工负荷越高, 被试的工作记忆广度任务成绩越低^[14,16]. 一些研究者关于视觉工作记忆维持阶段解码机制研究探究了初级视觉皮层的激活模式, 主要目的是探究V1~V4这些脑区是否处理特定内容(content-specific)信息, 认为初级视觉皮层的激活模式可以区分朝向信息^[17,18]. 前人在视觉工作记忆维持阶段的研究中得出, 前额叶皮层(prefrontal cortex)、颞下皮层(inferior temporal cortex)、额叶-顶叶联合区域(fronto-parietal areas)等脑区的激活都体现了视觉工作记忆任务中对客体信息的维持, 但是, 在不同的研究中涉及的刺激材料有所差异导致维持阶段激活脑区可能会有所差异^[19]. 一些研究中, 当刺激材料为面孔或者房子的时候, 维持阶段的大脑激活可能会主要体现在面孔选择区(梭状回: FFA)和房子选择区(海马旁回: PPA)^[20,21]. 在对单特征客体的分析基础上, 有研究者继续探究初级视觉皮层以及其他皮层对于多特征客体(例如, 面孔和房子等信息)的激活模式, 该研究结果表明, 初级视觉皮层和客体选择区域都可以对不同种类的视觉信息进行区分^[22]. 但是也有关于初级视觉皮层的研究表明, 初级视觉皮层主要是对视觉信息进行知觉层面的加工然后作为信息传递途径将视觉信息传递到其他脑区进行进一步的认知加工处理^[23].

综上所述, 目前为止, 关于视觉初级皮层能否对多特征复杂客体信息进行解码还没有得到清楚的研究, 关于人类大脑在视觉工作记忆维持阶段对多特征复杂客体(例如, 面孔信息和房子信息)信息的认知加工机制和模式也没有得到深入的研究, 维持阶段负荷效应的神经基础同样还没有得到广泛的研究, 所以, 本研究将以多特征客体为刺激材料探究在视觉工作记忆维持阶段各个皮层的解码机制. 本实验的目的为探究在对具有复杂特征的条目进行记忆的时候, 被试的工作记忆成绩体现的负荷效应是否与刺激材料类型相关, 大脑的激活区域以及通过这些大脑区域的激活是否可以预测被试所维持的记忆内容, 我们是否可以通过视觉皮层的激活模式来解码视觉工作记忆维持阶段的视觉工作记忆表征, 在面孔/房子视觉工作记忆中, 负荷效应分别在房子和面孔记忆中是如何体现的.

假设在复杂客体信息的视觉工作记忆任务中也体现着视觉工作记忆容量有限性和负荷效应, 并且不会受到刺激材料种类的影响. 在面孔/房子视觉工

作记忆中, 前人研究中已经有所涉及的部分脑区, 如初级视觉皮层、面孔选择区(FFA)、房子选择区(PPA)、双侧颞上沟与双侧顶内沟中, 部分脑区在工作记忆维持阶段的激活强度或模式能够预测被试所维持的记忆内容, 并且预测的有效性会随着记忆负荷的不同而变化.

变化觉察范式(change detection paradigm)^[2]为视觉工作记忆研究奠定了坚实的基础. 在后续关于视觉工作记忆的研究中, 无论是单纯的行为实验研究还是将行为实验同功能核磁共振方法、电生理学研究方法相结合的研究当中, 其中涉及的行为范式基本上都是建立在变化觉察范式基础之上, 并根据实验目的做出合理改变. 视觉工作记忆维持阶段时间长短的选择也根据不同的实验目的而有所不同. 例如, 为了探究视觉信息维持过程中的大脑机制, 近些年来, 有研究将信息维持时间从前人研究的几百毫秒增加到15 s左右, 并通过大脑区域的激活证明人类对视觉信息的维持在上述时间段内是有效的^[17]. 我们的研究采用了他们的线索提示记忆范式, 只是刺激改为了面孔和房屋刺激. 线索提示记忆范式相对于其他范式在工作记忆的磁共振研究中具有独特的优势. 该范式可以保证在记忆不同内容时编码和记忆维持阶段实验物理刺激的一致性, 所变化的仅仅是记忆的内容. 因此, 相对于低级视觉刺激的研究, 该范式特别适合用来研究高级皮层的工作记忆机制. 因为如FFA等高级皮层, 本身的活动对刺激的种类具有选择性, 若在编码阶段仅给与一种刺激, 则无法区分接下来的神经活动究竟是属于物理刺激诱发的活动还是记忆内容诱发的活动. 而采用线索提示记忆范式之后, 我们可以控制不同条件下物理刺激诱发的活动保持不变, 则神经活动的差异可归结于记忆内容的差异.

1 材料与方法

1.1 被试

实验的被试有16名(7名男性, 9名女性)来自西南大学的健康本科生或者研究生参加了本次的任务态功能核磁共振数据采集, 被试的年龄为19~26岁之间, 平均年龄为22.4岁. 所有的被试在进行核磁共振扫描前均填写了自我报告问卷以进行筛选排除精神病史、手术史或者服用神经病药物史的被试. 另外, 每个被

试的视力正常或者矫正视力正常。本次核磁共振实验通过了西南大学伦理委员会的批准,同时每个被试在实验开始前都填写了相关的知情同意书。在核磁共振实验结束后给予每个被试相应的报酬。

1.2 材料与程序

行为实验中涉及的实验材料是面孔图片和房子图片,二者各60张。面孔图片来源于情绪面孔图库^[24]。由于本实验主要探究的是视觉工作记忆维持阶段的认知神经基础,需要排除带有其他情绪性质的图片,因此所有的面孔图片均为中性面孔图片。房子图片来源于互联网。所有的图片均通过Matlab进行统一加工处理,即所有图片在尺寸大小(138 px × 151 px)、亮度、对比度等性质上都保持一致。用来呈现行为实验刺激的是分辨率为1024×768,刷新率为85 Hz的阴极射线管显示器(cathode ray tube, CRT)。实验程序通过Matlab软件进行编写,在实验阶段,程序的运行通过同Matlab兼容的Psychtoolbox工具箱来呈现。在实验开始之前对被试进行指导语的讲解,并在核磁外的行为实验室通过短暂的练习实验让被试对测试内容和实验要求进行熟悉和深入的理解。被试者的下巴被要求固定在视觉实验专用的头托上,眼睛到屏幕的距离大约为57 cm,选定8个区域,实验材料被随机呈现在选定的区域当中,视角为4.59°×5.54°。

正式实验的实验流程如图1。面孔和房子图片都随机的呈现在选定的4个位置中的1个或2个位置上,每次都呈现600 ms。在负荷量为2张图片信息的情况下,先随机出现1张面孔或者房子图片,被试被要求记住这张图片,400 ms后随再呈现1张另一类的图片,被试同样被要求记住该图片(记忆图片)。待刺激呈现结束400 ms后会出现线索数字,当线索数字为“1”的时候,要求被试努力维持第一屏的视觉信息,当线索数字为“2”的时候,被试需要维持第二屏图片的视觉信息。之后会呈现1个测试图片,测试图片有50%的概率来自于要求被试记住的图片(旧图),50%的概率来自于剩下的同种类别的图片(新图)。当测试图片与记忆图片一致的时候用按下左键。当测试刺激和记忆刺激不一致的时候,按右键。被试被告知需要又快又快地进行按键反应。在接下来会有一个12 s的带有红色注视点的空屏,让被试的大脑得到足够的休息同时要求他不思考刚才的实验信息。在负荷为4张图片信息的情况下,前后两屏呈现的刺激分别为2张面

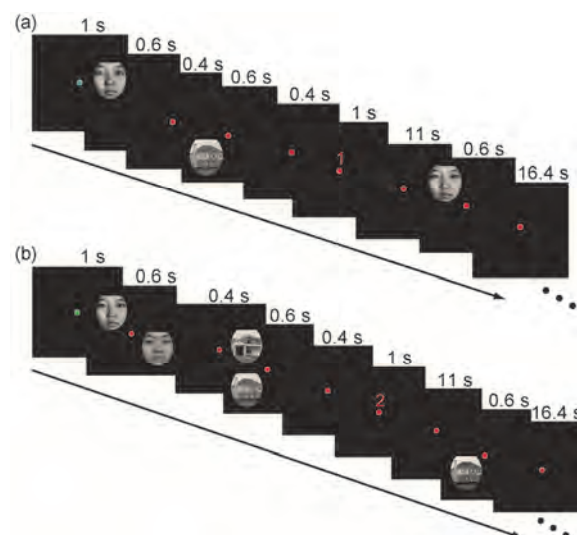


图1 (网络版彩色)实验流程图。编码阶段负荷为2张图片(a)和4张图片(b)信息时的视觉工作记忆行为实验流程图。首先呈现包括面孔和房屋的记忆刺激,然后呈现线索提示记忆哪种图片,经过11 s的记忆维持阶段后,呈现测试刺激。被试需要判断测试刺激是否和记忆刺激中的图片一样

Figure 1 (Color online) Experimental procedure. The procedure of the visual working memory behavior experimental when the encoding stage load is 2 pictures (a) and 4 pictures (b) information. First, present memory stimuli including faces and houses, and then present clues to remind which pictures to remember. After 11 s of memory maintenance phase, test stimulation is presented. Subjects need to determine whether the test stimulus is the same as the one in the memory stimulus

孔或者2张房子图片信息,前后顺序随机。除此之外其他的步骤跟负荷量为2张图片信息时完全一样。

主实验分为20个run,每个run包含8个trial。每个条件有40个trial,一共160个trial。在被试进行实验的时候,每个run持续的时间大概为5 min。每做完1个run,被试有3 min休息时间,以便下次实验可以精力充沛和缓解视觉疲劳。核磁扫描的顺序为:结构像数据采集(约8 min),低级视觉皮层定位扫描(约15 min)以及面孔和房子兴趣区扫描(约15 min),主实验(约2 h)。在完成每项实验之后,被试在核磁内有一定的休息时间(保持头部不动)。考虑到实验时间的长短和每个被试的精力和注意力分配问题,每个被试的实验都分成3 d进行(期间进行相同天数间隔)。第1次完成兴趣区的定位核磁共振扫描(约50 min),第2次完成主实验前面10个run的核磁共振数据采集(约1 h),第3次完成第11~20个run的大脑功能核磁共振扫描(约1 h)。并且,每次扫描前都要对当天的结构像进行采集以便后续分析过程中能将当天的功能像同当天的结构像对齐。

对低级视觉皮层(V1~V4)的定位用到了经典的视网膜拓扑皮层定位材料和范式^[25]. 该扫描一共包含33层覆盖全脑. 刺激通过与核磁兼容的投影仪投影到半透明的屏幕上, 该屏幕的分辨率为 1024×768, 刷新率为 60 Hz. 被试躺在核磁内通过置于眼睛上方的反光镜观察刺激材料. 面孔区(FFA, STS)、房子兴趣区(PPA)以及顶内沟(IPS)区域的定位时, 屏幕上会随机呈现3种刺激材料: 面孔图片、房子图片和模糊图片. 面孔图片来源于情绪面孔图库^[24]当连续2张图片出现一致的情况进行按键反应(右手食指). 实验采用组块设计, 每张图片呈现200 ms, 图片之间间隔300 ms, 24张相同类别的图片组成一个组块. 组块之间间隔12 s. 每个run包含3种组块各5个. 每个被试完成2个run的大脑扫描并以 33 层覆盖全脑, 持续时间约为 15 min. 我们提供给被试2个按钮用来完成按键反应. 实验全过程要求被试保持头部不要动, 集中注意力完成当前的实验, 要求被试不要说话, 休息准备等都是通过按键反应来完成.

2 核磁共振数据的参数和分析

2.1 核磁共振扫描参数的定义和预处理

每次进行实验之前都会进行结构像的采集以便于后期数据分析的时候可以将结构像和功能像进行对齐. 结构像和功能像的采集都采用西门子3.0 T核磁共振扫描仪(Siemens Medical, 德国). 被试的头部将被固定在扫描仪的海绵圈内. 用磁化准备快速采集梯度回波(magnetization-prepared rapid acquisition gradient echo, MPRAGE)序列参数来采集具有高分辨率的T1像. 重复时间(repetition time, TR)=2000 ms, 回波时间(echotime, TE)=2.52 ms, 反转时间(inversion time, TI)=1900 ms, 翻转角=9°, 成像矩阵=256×256, 层厚=1.0 mm, 体素大小=1 mm×1 mm×1 mm, 扫描176层覆盖全脑.

功能像的数据采集采用的是12通道线圈, 序列为T2加权梯度回波平面成像序列技术. 重复时间(repetition time, TR)=2000 ms, 回波时间(echo time, TE)=30 ms, 翻转角为90°, 层厚为3 mm, 视野(field of view, FOV)=192 mm×192 mm, 层间距=0, 矩阵为64×64, 所有的扫描从颞叶底部从下往上开始扫描. 功能像数据运用了BrainVoyager QX分析软件包进行预处理和兴趣区的划定. 预处理的步骤包括: 结构像

预处理、结构像与功能像对齐、头动矫正、线性趋势移除以及高通滤波(0.015 Hz)等过程. 头动参数的处理方法是: 6个头动参数均不能大于3 mm, 否则将会被删除. 有4位被试头动过大, 严谨起见, 不能进行后续研究, 所以数据被删除. 因此, 在后续有关功能核磁共振数据分析中, 本实验将只涉及12位被试的数据.

2.2 数据分析

(i) 定义兴趣区. 在进行每一项功能像数据分析之前, 我们将每一个被试的结构像数据调整前联合到空间原点, 后联合调整到与其平行的位置. 本实验中兴趣区包括初级视觉皮层以及面孔、房子兴趣区. 本实验关注的低级视觉皮层主要是V1, V2, V3, V4. 其他的皮层主要是双侧梭状回(bilateral fusiform face area, IFFA, rFFA)、双侧海马旁回(bilateral-parahippocampal place area, IPPA, rPPA)、双侧颞上沟(bilateral superior temporal sulcus, lSTS, rSTS)、双侧顶内沟(bilateral intraparietal sulcus, lIPS, rIPS). 首先将预处理之后的功能像数据拟合成一般线性模型(general linear model, GLM). 在低级视觉皮层的定位中, 利用定位功能数据把激活呈现在扁平的皮质表面, 然后根据视网膜定位图划分每个视觉区域. 接下来, 通过各个视觉区域对实验任务激活强度大小($P<0.001$), 把激活最显著的区域定义为V1~V4和IPS. 在对面孔和房子兴趣区的定位中, 在拟定的GLM模型中, 本研究利用面孔图片的激活减去房子图片的激活作为面孔兴趣区的定位, 用房子图片的激活减去面孔图片的激活作为房子兴趣区的定位, 将阈值设定为 $P<0.001$. 高级视皮层每个兴趣区最强点在Talairach 坐标体系中的坐标如表1(低级视皮层为两侧合并分析).

(ii) 激活强度和模式分析. 激活强度分析是针对我们在上文提到的12个兴趣区(V1, V2, V3, V4, IFFA, rFFA, IPPA, rPPA, lIPS, rIPS, lSTS, rSTS), 采用叠加平均法进行. 针对各个兴趣区在4种不同条件下, 以第一张记忆图片开始呈现作为起点, 提取每个TR对应的BOLD信号值. 每个trial包含16个TR. 然后再将相同条件下的所有BOLD值按照TR的顺序进行叠加平均, 得到每个条件的激活曲线图.

在激活强度分析中, 我们发现第5和第6个TR的数据适合作为视觉工作记忆维持阶段研究对象, 因

表 1 兴趣区在Talairach坐标体系中的坐标

Table 1 The coordinates of the region of interest in the Talairach coordinate system

兴趣区	X	Y	Z
IFFA	-42.93	-46.90	-16.13
rFFA	38.05	-48.16	-16.55
ISTS	-51.38	-59.15	7.44
rSTS	46.61	-52.30	8.04
lPPA	-30.63	-44.74	-10.56
rPPA	25.18	-41.99	-9.90
lIPS	-25.82	-73.62	24.78
rIPS	28.45	-71.61	27.15

为从5个TR开始刚好是激活强度经历峰值之后,该峰值代表的是刺激呈现阶段的大脑激活(具体解释请见激活强度分析结果)。在第6个TR结束之后,兴趣区激活强度值趋于平稳。因此我们提取每种条件的每个trial的第5~6个TR,也就是10~12 s的数据,然后将两者进行平均,作为维持阶段的激活强度值。

为了探究在视觉工作记忆维持阶段初级视觉皮层和兴趣区对记忆内容的解码,我们采用了多体素模式分析方法(multivoxel pattern analysis, MVPA)。在激活模式分析中,根据激活强度分析结果选择了第5到第6个TR的数据作为视觉工作记忆维持阶段研究对象。多体素模式分析建立在多个体素信号激活上并将其看做一个多维变量,该多维变量就是这些体素的空间模式。通过函数求解的方式(分类器, classifier)区分在不同的认知状态下具有的特定空间模式。多体素模式分析方法建立在对多个体素集合的空间模式的分析,因此避免了对单个体素分析时具有的信噪比低等因素带来的信号检测灵敏度低的问题。

多体素模式分析包括以下几个步骤:第一步为特征选择,特征选择可以分为以全脑体素为特征和兴趣区体素为特征。由于以全脑体素为特征的方法具有过拟合问题,所以本研究采取以感兴趣体素为特征的方法。第二步是创建样本,计算4种条件下维持阶段激活的空间模式。第三步为训练分类器,指的是将训练集样本输入分类器以便分类器在对这些数据学习中区分不同类别函数。第四步为泛化测试,其为训练的反向操作,向分类器呈现未知类别的数据空间模式来检验分类器能否正确预测模式类别,本

研究中使用的是leave-one-run-out的方法。在功能核磁共振研究中,研究者一般希望从神经信号模式中将兴趣区的认知状态表达出来,即分类器能以高于50%的正确率对不同认知过程进行解码。本研究中进行多体素模式分析的工具包为libsvm(<http://www.csie.ntu.edu.tw/~cjlin/libsvm/>)^[26]。

(iii) 全脑分析。在兴趣区的分析方法中,本研究没有发现能直接体现视觉工作记忆负荷效应的相关脑区及其认知神经指标。所以,本研究将利用全脑搜索的分析方法分析是否存在某些特定的脑区跟视觉工作记忆负荷效应直接相关。首先,针对每个voxel,提取其维持阶段的激活强度值(第5个和第6个TR的平均)。其次,对每个voxel的4个条件进行2×2的方差分析,找出交互作用和主效应显著的区域。全脑搜索的阈限为FDR多重检验, $P < 0.05$, 体素 > 200 。

3 实验结果

3.1 行为结果

我们将实验过程中按键的反应进行了记录并统计、计算了每种条件下的正确率,结果如图2。行为结果显示:维持1张面孔时信息的平均正确率为0.93 ($SD=0.05$),维持2张面孔信息平均正确率为0.72 ($SD=0.07$),维持1张房子信息的平均正确率为0.92 ($SD=0.07$),维持2张房子图片信息的正确率为0.72 ($SD=0.07$)。对4种条件下的正确率进行重复测量的多

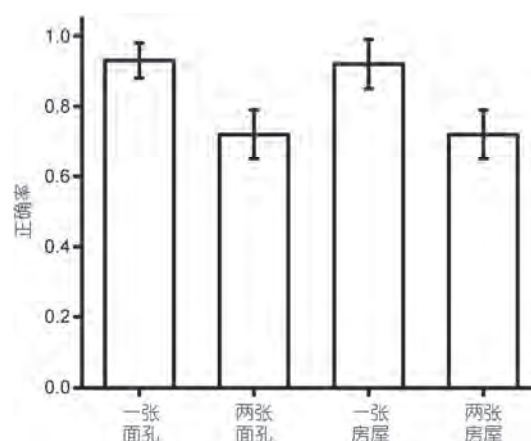


图 2 视觉工作记忆核磁中行为实验结果图。负荷量主效应显著,刺激材料主效应不显著,交互作用不显著

Figure 2 Visual working memory behavior experimental results. The main effect of load was significant, the main effect of stimulating material was not significant, and the interaction was not significant

因素方差分析, 负荷效应主效应显著($F(1,11)=233.794$, $P<0.001$), 材料类型主效应及交互作用不显著. 并且, 在4种情形下, 所有的正确率都显著高于随机水平, 可见本次任务是被试能够胜任的, 我们的实验数据是有效地反映了被试的视觉工作记忆情况的. 行为实验在负荷效应上达到了设计实验时的预期, 同时也体现了视觉工作记忆容量的有限性, 记忆维持的客体信息数量增多就会体现视觉工作记忆的负荷效应.

3.2 激活强度分析结果

我们首先提取了记忆刺激所诱发的信号峰值进行比较. 如图3所示, 记忆刺激诱发的信号在第4个TR即第8秒时达到峰值. 因此, 我们提取每个被试的第4个TR的BOLD信号值进行了2(刺激类型) $\times$ 2(负荷)方差分析. 重复测量方差分析显示, 所有脑区的交互作用均不显著, 刺激种类和负荷的主效应也都不显著. 这一结果说明, 信号的峰值主要反映的是对物理刺激的响应, 而非反映工作记忆的内容. 作出这一推测的理由在于, 呈现给被试的记忆刺激在每个trial里都是既有面孔刺激, 又有房屋刺激, 但是被试记忆维持的内容只有其中一类. 如果峰值反映了记忆维持的内容的话, 那么在记忆不同种类的刺激时, 面孔特异性脑区和房屋特异性脑区的反应应该不一致. 因此, 我们的研究将峰值信号排除出了记忆维持阶段的研究范围之外, 而采用峰值过后且测试刺激出现之前的信号来研究记忆维持阶段的神经活动. 另外, 我们排除了第7个TR的数据, 因为该TR时信号已经回落至基线水平, 可能存在地板效应. 所以我们最终选取用来研究维持阶段的信号为第5, 6个TR(第10~12 s)的信号.

通过对4种条件维持阶段激活强度的方差分析对比, 发现: 在维持阶段, 双侧海马旁回(PPA)和双侧顶内沟(IPS)的激活强度在对房子信息的维持中显著高于对面孔信息的维持, 即类型主效应显著($F(1,11)_{\text{PPA}}=41.66$, $P<0.001$; $F(1,11)_{\text{PPA}}=29.58$, $P<0.001$; $F(1,11)_{\text{IPS}}=29.09$, $P<0.001$; $F(1,11)_{\text{IPS}}=28.75$, $P<0.001$), 其他脑区则未表现出刺激类型的主效应. 此外, 所有脑区的负荷主效应以及刺激类型和负荷的交互作用均不显著. 激活强度结果表明, 我们可以通过海马旁(PPA)回和顶内沟(IPS)的激活强度来判断被试在视觉工作记忆维持阶段的记忆内容, 但是仅仅从激活强度方面还不能判断其负荷量. 对于梭状回(FFA)和颞上沟

(STS)以及低级视觉皮层来说, 记忆内容不能根据其激活强度来判断.

最后, 我们对测试刺激诱发的信号进行了分析. 从图3可以看出, 测试刺激诱发的信号在第11个TR(第22 s)时达到峰值, 因此我们提取了这个峰值信号进行了2 $\times$ 2方差分析. 结果发现, 低级视觉区的交互作用和主效应均不显著. 面孔选择区和房屋选择区的刺激类型主效应显著($F(1,11)_{\text{FFA}}=27.07$, $P<0.001$; $F(1,11)_{\text{FFA}}=11.90$, $P=0.005$; $F(1,11)_{\text{STS}}=15.66$, $P=0.002$; $F(1,11)_{\text{STS}}=20.66$, $P<0.001$; $F(1,11)_{\text{PPA}}=49.36$, $P<0.001$; $F(1,11)_{\text{PPA}}=57.47$, $P<0.001$; $F(1,11)_{\text{IPS}}=18.46$, $P=0.001$; $F(1,11)_{\text{IPS}}=13.03$, $P=0.004$), 但是负荷的主效应及交互作用均不显著. 这一结果符合我们的预期, 即面孔选择区对面孔刺激的反应大于对房屋刺激的反应; 反之, 房屋选择区对房屋刺激的反应大于对面孔刺激的反应, 说明我们的实验设计和兴趣区的选取是有效的和正确的.

3.3 激活模式分析结果

由于双侧的PPA和IPS这4个脑区在激活强度分析中已经存在对面孔和房子的显著差异, 因此无需进行激活模式分析. 激活模式分析中涉及的兴趣区为8个, 分别是V1~V4、双侧的FFA和双侧STS. 我们取记忆维持阶段(第10~12秒)每个脑区的激活模式图, 采用机器学习的方法验证激活模式是否可以区分记忆类型是面孔还是房屋. 在低负荷(维持一张图片信息)的情况下, 所有脑区的解码正确率均不显著高于50%的随机水平. 而在高负荷(维持两张图片信息)的情况下, 能对房子信息和面孔信息进行区分的脑区包括: V4($T(11)=5.17$, $P=0.002$, Bonferroni多重比较校正), 其区分率为57.40%; 左侧FFA($T(11)=5.91$, $P=0.0008$, Bonferroni多重比较校正), 区分率为59.90%; 左侧STS($T(11)=3.99$, $P=0.02$, Bonferroni多重比较校正), 区分率为56.46%; 右侧STS($T(11)=5.05$, $P=0.003$, Bonferroni多重比较校正), 区分率为60.94%; 右侧FFA($T(11)=2.65$, $P=0.02$, 未校正), 区分率为59.80%. 激活模式结果显示: 仅仅在高负荷条件下兴趣区对面孔信息和房子信息的解码正确率显著高于平均水平, 结果如图4.

3.4 全脑分析结果

在全脑分析中, 本研究利用对每个voxel的激活

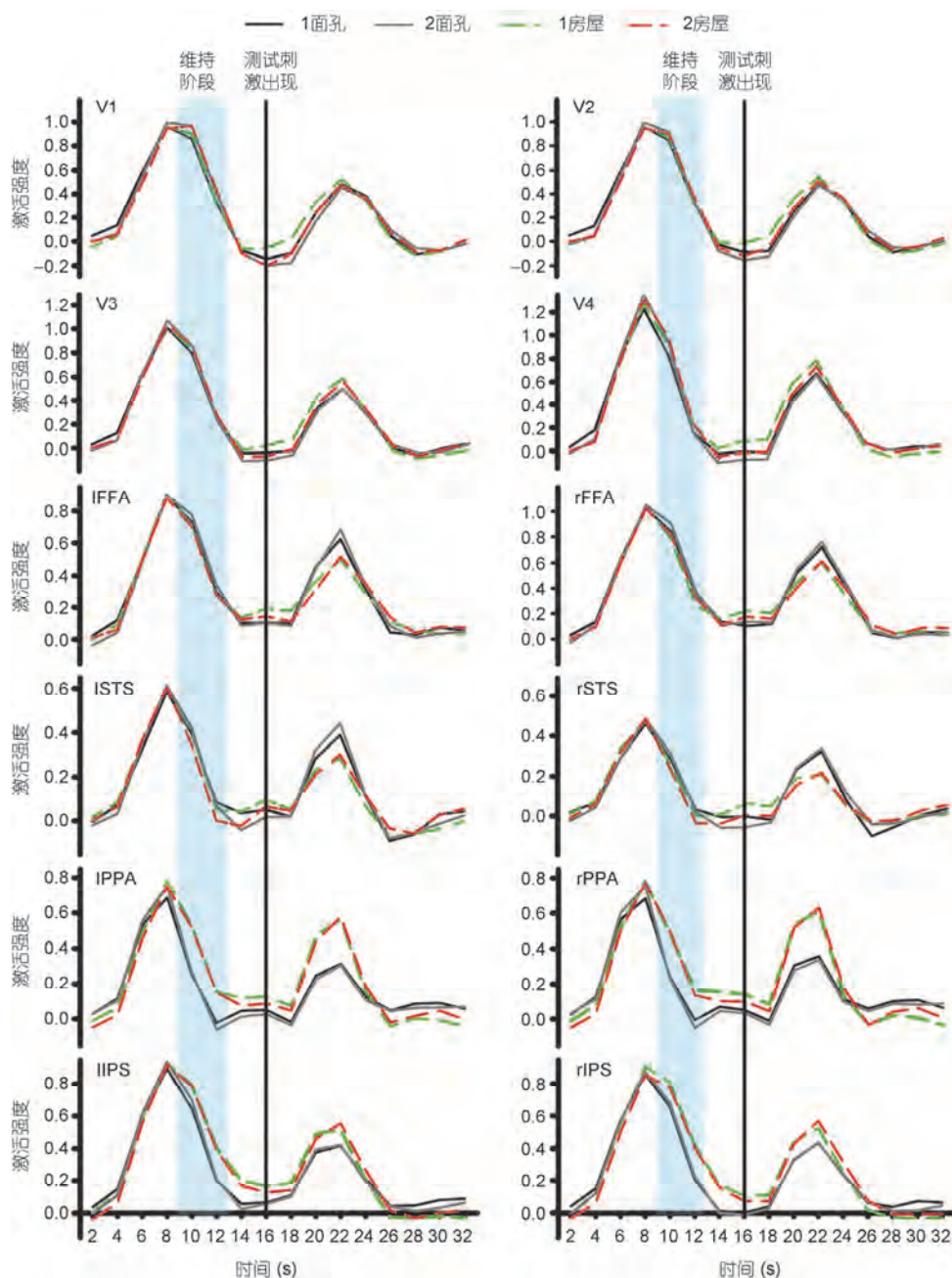


图 3 (网络版彩色)激活强度结果图. V1、V2、V3、V4、双侧FFA、双侧STS、双侧PPA、双侧IPS兴趣区的激活强度结果. 双侧PPA和IPS在视觉信息保持阶段(第10~12秒)的激活强度可以区分记忆维持内容, 其对房子信息维持中的激活强度显著高于对面孔信息维持中的激活强度. 然而, 其他兴趣区的激活强度在对面孔信息和房子信息的维持活动中不存在显著差异

Figure 3 (Color online) Activaty intensity result. Activation intensity results for regions of interest for V1, V2, V3, V4, bilateral FFA, bilateral STS, bilateral PPA, and bilateral IPS. The activation intensity of the bilateral PPA and IPS in the visual information retention phase (10–12 s) can distinguish memory-maintaining content, which is significantly stronger in activation of house information maintenance than in activation of face information. However, there is no significant difference in the activation intensity of other areas of interest in the maintenance activities of face information and house information

进行2×2方差分析, 结果显示, 在记忆维持阶段(第5, 6个TR)中, 刺激材料种类的主效应跟兴趣分析结果一致: 房子信息维持阶段体现在海马旁区和顶内沟

的激活活动中. 负荷量的主效应体现在双侧壳核(putamen)的激活强度中(FDR多重检验 $P < 0.05$, 体素 > 200). 刺激材料和负荷量之间不存在交互效应, 所

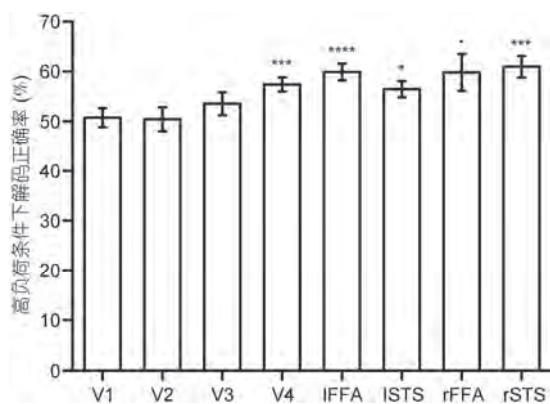


图4 记忆维持阶段中高负荷条件下多体素模式分析(MVPA)结果. V4、双侧 FFA 和双侧STS均能在维持阶段表征视觉工作记忆信息,其解码正确率显著高于 50%. 该结果经过Bonferroni多重比较校正(*: $P<0.05$; ***: $P<0.005$; ****: $P<0.001$; ∴ $P=0.02$, 未校正)

Figure 4 Multivariate pattern analysis (MVPA) results under high load. V4, bilateral FFA, and bilateral STS were able to characterize visual working memory during the maintenance phase, and their decoding accuracy was significantly higher than 50%. This result was corrected by Bonferroni multiple comparison (*: $P<0.05$; ***: $P<0.005$; ****: $P<0.001$; ∴ $P=0.02$, uncorrected)

以, 本实验中的负荷效应体现在壳核的激活强度中而不会受到刺激材料种类的影响, 左侧壳核的最强Talairach坐标为(20,4,2), 右侧壳核的最强Talairach坐标为(-24,4,8). 负荷量主效应全脑分析结果图如图5.

4 讨论

4.1 多特征客体信息的负荷效应

行为结果表明, 在对多特征客体信息的视觉工作记忆任务中存在显著负荷效应, 即随着记忆条目的增加, 记忆准确率会显著下降, 材料类型和交互效应均不显著. 在本研究中, 刺激材料分为面孔图片和房子图片, 其中负荷量主效应显著, 刺激材料种类主

效应和交互效应均不显著, 与前人研究结果相似. 一部分关于视觉工作记忆的研究中, 采用不同的刺激材料均能体现视觉工作记忆负荷效应^[2,27]. 我们的实验中, 在视觉工作记忆存在显著的负荷效应, 视觉工作记忆容量表现出有限性. 知觉负荷效应理论认为人类在对视知觉信息进行加工时的认知资源是有限的^[28]. 有限的认知资源需要分配到对复杂客体信息的记忆维持认知加工过程中, 每个客体信息都需要一定量的认知资源, 所以导致每个被试在维持较多信息时认知资源不足的情况^[29]. 在低负荷条件下, 有限的认知资源可以充分地分配在对每个客体的视觉信息加工过程中. 在高负荷条件下, 有限的认知资源不能充分地分配到对每一个客体的精确记忆维持过程中, 所以导致视觉工作记忆正确率显著下降. 知觉负荷理论以注意资源是否得到有效加工来表征视觉工作记忆任务中的负荷效应^[28]. 另外一个解释视觉工作记忆负荷效应理论是偏侧竞争模型^[30]. 该模型强调的是在视觉工作记忆任务中会存在跟记忆内容相关的自上而下的注意调控. 在低负荷条件下, 注意资源会集中在当前记忆内容中; 在高负荷条件下会因为注意资源的分配降低记忆精度. 另外, 关于工作记忆的经典理论还有Baddeley的工作记忆三系统理论, 该理论认为在工作记忆中存在3个系统: 中枢执行系统、视觉空间记事本和语音回路. 其中, 中枢执行系统主导注意控制进行当前的记忆维持任务^[1]. 这些理论可以解释在视觉工作记忆行为实验中存在显著的负荷效应和容量有限性.

两次行为实验结果都显示出负荷效应的存在, 前后实验的一致性证明本研究的稳定性和可重复性. 材料类型主效应不显著, 且交互作用不显著, 所以本研究中的实验结果并未受到被试是否偏好记忆房子信息和面孔信息的影响. 因此, 本研究中的行为实验

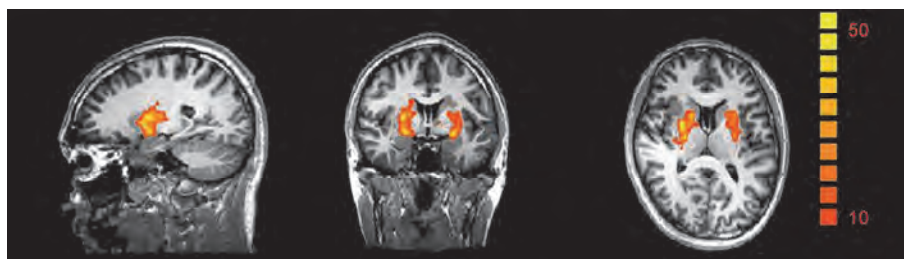


图5 (网络版彩色)全脑分析负荷主效应显著的区域. FDR校正 $P<0.05$, voxel>200

Figure 5 (Color online) Whole brain analysis results. FDR correction $P<0.05$, voxel>200

表明,在复杂客体信息的视觉工作记忆任务中也体现着视觉工作记忆容量有限性和负荷效应,并且不会受到刺激材料种类的影响。

4.2 工作记忆维持阶段视觉系统对面孔信息的表征

任务态功能核磁共振数据进行兴趣区分析显示,由记忆刺激所诱发的BOLD信号强度在峰值时无法区分面孔刺激和房屋刺激。这一结果说明峰值信号主要反映的是刺激物理属性所诱发的反应,和工作记忆的关系较小。由于采取了事后线索的方式提示记忆的内容,因此保持了记忆材料在物理属性上的一致。这样,如果在记忆编码和维持阶段,如果信号出现了面孔和房屋之间的差异,则可归结于记忆内容的不同,而非材料物理属性的不同。正如我们所预期的,在维持阶段,我们发现双侧PPA和双侧IPS对房子图片的激活强度显著高于面孔图片。但是在维持1张房子图片信息和2张房子图片信息之间的激活强度差异不显著。该分析结果说明,在本实验中,通过PPA和IPS在视觉工作记忆维持阶段的激活强度大小就可以区分维持阶段的记忆内容是房子信息还是面孔信息。前人关于海马旁区的研究当中,其激活强度与房子相关信息紧密相连^[31,32]。在对房子信息、面孔信息和移动注视点信息的选择性注意上,海马旁区、梭状回和运动区对这三者信息的激活强度分别较高并存在显著差异。但是,这3个区域对其他两种刺激也存在一定强度的激活^[31]。在知觉过程当中,海马旁区的激活能预测对房子信息的加工过程^[33]。海马旁区对特殊刺激(场景或房子信息)的记忆编码、记忆维持以及记忆搜索中都能体现显著大脑血氧信号激活。前人关于记忆的研究当中,发现海马旁区无论是在记忆的维持阶段还是再认阶段都发挥着十分重要的作用^[34,35]。在工作记忆的再认任务中,海马旁区在编码阶段和维持阶段都会对其偏好的刺激(场景)产生显著的激活^[35]。在本研究中,以直接的证据表明,海马旁区在工作记忆维持阶段的活动和记忆的内容有高度的相关。

本实验中可以通过顶内沟在视觉工作记忆维持阶段的激活强度区分其记忆维持内容为房子图片信息。虽然在对面孔图片信息和房子图片信息的记忆维持中都体现了双侧顶内沟的激活。但是,在维持过程中,顶内沟对房子信息的激活强度显著高于面孔

信息,该差异可能来源于维持内容的差异性。另外,顶内沟在空间注意加工方面的功能已受到广泛研究^[36]。房屋相对于面孔提供了更多的空间线索信息,因此顶内沟对房屋的反应更强。我们的研究表明,顶内沟不仅在刺激呈现阶段对房屋等空间信息进行加工,在刺激消失之后仍然会持续加工空间线索信息。

出乎意料的是,面孔选择性脑区(FFA和STS)在工作记忆维持阶段的活动强度无法区分面孔刺激和房屋刺激。前人的研究发现FFA和活动和工作记忆维持的内容和负荷有关^[37-39]。我们的研究和前人研究的差异在于,我们采用了线索记忆的范式,即被试需要先同时记住面孔和房屋的信息,然后根据线索再选择其中一类信息加强和巩固记忆。虽然这种范式对于物理属性的控制比较严格,但是会导致在编码阶段对面孔和房屋刺激都进行了一定程度的记忆。而面孔选择区有可能对这种短暂的记忆也十分敏感,导致其BOLD水平在被试并未有意记忆面孔的时候也会维持一个比较高的水平。这一点从面孔选择区和房屋选择区的血氧动力学曲线可以看出端倪。在记忆内容为面孔时,PPA的活动在达到峰值之后出现了一个非常陡的下降,说明面孔信息受到了较强的抑制。而FFA的活动在记忆房屋时,仍然是正常的下降水平,说明面孔信息并未受到有效的抑制。以后的研究可以在该行为范式中加入错误线索的提示来探讨记忆房屋信息时面孔信息是否也仍然得到了加工。例如,我们在线索呈现阶段,给出让被试记忆房屋的线索提示,但是在测试阶段,却出现房屋刺激。此时,被试并未记忆面孔刺激,按理来说,其行为成绩应该较差。但是若被试仍然表现出一定程度的对面孔的记忆能力,则表明面孔信息并未受到完全的抑制。

虽然激活强度分析并未发现面孔选择区对记忆内容的区分性,但是我们的激活模式分析显示,在高负荷情况下,我们可以通过V4区、梭状回以及颞上沟的激活模式来区分在记忆维持阶段的记忆内容。前人通过激活模式分析发现,初级视皮层(V1-V4)在视觉工作记忆维持阶段能通过不同的激活模式对不同朝向的光栅进行记忆维持^[17]。同时也有研究表明,在视觉工作记忆信息维持阶段,初级视觉皮层对面孔信息和房子信息能进行区分^[22]。在对低级视觉皮层的分析当中,本研究最初划定的兴趣区有V1-V4,但是多体素模式分析结果显示只有V4能够在高负荷

条件下对房子信息和面孔信息进行有效地解码。前人关于初级视觉皮层的研究表明,低级视觉皮层在对信息加工过程中可以区分为两种通道,第一种是视觉信息通过V1, V2传递到V5再到顶下小叶区域;第二种是视觉信息通过 V1, V2 传递到V4再到颞叶区域^[40~42]。所以,在本研究中V4区在高负荷条件下具有较高的解码率,表明视觉信息可能首先传入到V1区再通过V4区,并且在V4区上针对不同的刺激表现出不同的激活模式。梭状回在经过大量研究之后被定义为面孔识别区^[43~45]。颞上沟区域在对面孔相关信息进行加工时也会表现出显著激活^[46],但颞上沟在处理不同的刺激时均能被显著激活。在本研究中,梭状回和颞上沟区域在相同负荷条件下对面孔信息和房子信息的激活强度没有显著差异,也与人研究结果一致^[45,47,48]。在本研究中我们不能用梭状回和颞上沟的激活强度来判断视觉工作记忆维持阶段的记忆内容,但通过激活模式分析我们可以对面孔选择区的特异性有更加深刻的认识:面孔选择区(梭状回和颞上沟)对面孔信息的偏好不仅体现在其在对面孔信息加工时具有显著的激活,在高负荷条件下,还可以通过面孔选择区的激活模式区分被试维持的信息是房子还是面孔。另外,面孔选择区(FFA和STS)和V4区具有显著的较高解码正确率,可能是因为高负荷条件下任务相对较难,被试需要付出更多的努力才能对视觉信息进行有效维持。从行为成绩可以看出,被试在低负荷条件下的成绩可以达到90%以上,说明其仍然有较多的记忆资源可以记忆任务不相关信息,而无需对干扰刺激进行有效的抑制,从而导致解码两类刺激的能力欠佳。而在高负荷条件下,被试的成绩仅为70%左右,若不对干扰刺激进行抑制,则很难完成这一任务,因此会将所有记忆资源都用于对记忆目标刺激的维持,从而强化对该刺激的编码,导致解码正确率提高。

4.3 工作记忆的负荷效应

在全脑分析中,负荷效应的主效应体现在双侧壳核的激活强度中。在前人研究中,壳核在学习和记忆中发挥着重要作用^[49~51]。右侧杏仁核区域跟海马和壳核之间更强的功能连接体现了对记忆内容更高

的敏感性^[52]。另外,壳核区域的激活在工作记忆任务中跟过滤无关信息认知加工过程相关从而导致个体工作记忆容量表现出差异^[49]。在本研究中,壳核体现了显著的负荷量的主效应,所以我们认为壳核区域的激活在视觉工作记忆任务中跟维持客体信息数量有关,跟客体信息种类无关。在低负荷条件下和高负荷条件下需要维持的客体信息数量不同导致了壳核区域的激活强度差异显著。因此,在对面孔信息和房子信息的视觉工作记忆维持中,脑核区域的激活强度体现了视觉工作记忆负荷效应。

5 结论

本研究从多特征复杂客体(面孔信息和房子信息)的视觉工作记忆任务出发探究其在记忆维持阶段的大脑认知神经机制。研究结果表明,在对复杂客体的视觉工作记忆任务中表现出视觉工作记忆容量的有限性和负荷效应。同时,我们可以通过双侧海马旁区和双侧顶内沟区的激活强度预测维持阶段的记忆内容。然而,我们只能通过双侧梭状回、双侧颞上沟以及V4区的激活模式区分视觉工作记忆维持阶段的具体内容。另外,视觉工作记忆维持过程中的负荷效应体现在壳核区的激活强度中。

本研究的创新点体现在以下几个方面。首先,本研究对复杂客体信息的视觉工作记忆维持过程有了更加深入的认识,为理解人类大脑针对不同信息的加工模式提供了基础。另外,本研究探究了视觉皮层在记忆维持阶段是如何对不同的客体信息进行表征以及视觉工作记忆负荷效应的认知神经基础,视觉皮层和壳核区域在该任务中的认知加工机制将为进一步理解视觉工作记忆维持过程提供新依据。因此,本研究为视觉工作记忆研究领域提供了可供参考的认知神经方面的证据。

本研究的不足之处及其改进建议如下:(1) 主要关心维持阶段的机制,并未研究编码和提取阶段是否也有类似的机制;(2) 从任务态的角度探讨视觉工作记忆维持阶段的认知神经机制,个体在维持阶段的差异无法体现。因此,在将来的研究中我们可以将研究视角拓宽到对视觉工作记忆所有阶段的认知机制以及个体差异的研究中。

参考文献

- 1 Baddeley A D, Hitch G. Working memory. *Psychol Learn Motiv*, 1974, 8: 47–89
- 2 Luck S J, Vogel E K. The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 1997, 390: 279–281
- 3 Vogel E K, Machizawa M G. Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, 2004, 428: 748–799
- 4 Unsworth N, Fukuda K, Awh E, et al. Working memory and fluid intelligence: Capacity, attention control, and secondary memory retrieval. *Cogn Psychol*, 2014, 71: 1–26
- 5 Tian X. Guidance of attention from the content of working memory in high perceptual load condition (in Chinese). Doctoral dissertation. Chongqing: Southwest University, 2012 [田夏. 工作记忆中存储的信息在高知觉负荷条件下引导注意选择. 博士学位论文. 重庆: 西南大学, 2012]
- 6 Yang H B. Research on the development of visual working memory's effect on top-down attention control (in Chinese). Doctoral dissertation. Tianjin: Tianjin Normal University, 2008 [杨海波. 视觉工作记忆对自上而下注意控制影响的发展研究. 博士学位论文. 天津: 天津师范大学, 2005]
- 7 Zhou S J, Zhang L Y, Yang J. Development of working memory aattery and its validity in primary school student (in Chinese). *Chin J Clin Psychol*, 2005, 3: 261–264 [周世杰, 张拉艳, 杨娟. 工作记忆成套测验的编制及在小学生中的初步效度分析. 中国临床心理学杂志, 2005, 13: 261–264]
- 8 de Fockert J W, Rees G, Frith C D, et al. The role of working memory in visual selective attention. *Science*, 2001, 291: 1803–1806
- 9 Tek C, Gold J, Blaxton T, et al. Visual perceptual and working memory impairments in schizophrenia. *Arch Gen Psychiat*, 2002, 59: 146–161
- 10 Woodman G F, Vecera S P, Luck S J. Perceptual organization influences visual working memory. *Psychon B Rev*, 2003, 10: 80–88
- 11 Bai X J, Zang C L, Wang L H. Reasoning and working memory (in Chinese). *Adv Psychol Sci*, 2007, 15: 16–21 [白学军, 臧传丽, 王丽红. 推理与工作记忆. 心理科学进展, 2007, 15: 16–21]
- 12 Liu H J, Guo D J, Li H L, et al. Relationship among achievement goal orientation, test anxiety and working memory (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2006, 38: 254–261 [刘惠军, 郭德俊, 李宏利, 等. 成就目标定向、测验焦虑与工作记忆的关系. 心理学报, 2006, 38: 254–261]
- 13 Ester E F, Anderson D E, Serences J T, et al. A neural measure of precision in visual working memory. *J Cogn Neurosci*, 2013, 25: 754–761
- 14 Miller G A. The magical number seven plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychol Rev*, 1994, 101: 343–352
- 15 Lee S H, Baker C I. Multi-voxel decoding and the topography of maintained information during visual working memory. *Front Neurosci-SWITZ*, 2016, 10: 2
- 16 Shen M W, Yi Y J, Zhang F. A study of visual working memory load in *n*-back paradigm (in Chinese). *Stud Psychol Behav*, 2003, (3): 166–170 [沈模卫, 易宇骥, 张峰. *n*-back 任务下视觉工作记忆负荷研究. 心理与行为研究, 2003, (3): 166–170]
- 17 Harrison S A, Tong F. Decoding reveals the contents of visual working memory in early visual areas. *Nature*, 2009, 458: 632–635
- 18 Xing Y, Ledgeway T, McGraw P V, et al. Decoding working memory of stimulus contrast in early visual cortex. *J Neurosci*, 2013, 33: 10301
- 19 Tong F, Nakayama K, Moscovitch M, et al. Response properties of the human fusiform face area. *Cogn Neuropsychol*, 2000, 17: 257–280
- 20 Kanwisher N, McDermott J, Chun M M. The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci*, 1997, 17: 4302–4311
- 21 Grill-Spector K. The neural basis of object perception. *Curr Opin Neurobiol*, 2003, 13: 159–166
- 22 Tong F, Rademaker R, Cohen E. Working memory for complex objects revealed by fMRI decoding of human visual cortical activity. *J Vison*, 2012, 12: 1271–1271
- 23 Serences J T, Yantis S. Selective visual attention and perceptual coherence. *Trends Cogn Sci*, 2006, 10: 38–45
- 24 Wang Y, Luo Y J. Standardization and assessment of college students' facial expression of emotion (in Chinese). *Chin J Clin Psychol*, 2005, 13: 181–192 [王妍, 罗跃嘉. 大学生面孔表情材料的标准化及其评定. 中国临床心理学杂志, 2005, 13: 181–192]
- 25 Engel S A, Glover G H, Wandell B A. Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cereb Cortex*, 1997, 7: 181–192

- 26 Chang C C, Lin C J. LIBSVM: A library for support vector machines. *ACM T Intel Syst Tec*, 2011, 2: 1–27
- 27 Eng H Y, Chen D, Jiang Y. Visual working memory for simple and complex visual stimuli. *Psychon B Rev*, 2005, 12: 1127–1133
- 28 Downing P E. Interactions between visual working memory and selective attention. *Psychol Sci*, 2000, 11: 467–473
- 29 Alvarez G A, Cavanagh P. The capacity of visual short-term memory is set both by visual information load and by number of objects. *Psychol Sci*, 2004, 15: 106–111
- 30 Desimone R, Duncan J. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu Rev Neurosci*, 1995, 18: 193–222
- 31 O’Craven K M, Downing P E, Kanwisher N. fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature*, 1999, 401: 584–587
- 32 Spiridon M, Kanwisher N. How distributed is visual category information in human Occipito-Temporal cortex? *Neuron*, 2002, 35: 1157–1165
- 33 Summerfield C, Egner T, Mangels J, et al. Mistaking a house for a face: Neural correlates of misperception in healthy humans. *Cereb Cortex*, 2006, 16: 500–508
- 34 Ranganath C. Working memory for visual objects: Complementary roles of inferior temporal, medial temporal, and prefrontal cortex. *Neuroscience*, 2006, 139: 277–289
- 35 Ranganath C, Cohen M X, Dam C, et al. Inferior temporal, prefrontal, and hippocampal contributions to visual working memory maintenance and associative memory retrieval. *J Neurosci*, 2004, 24: 3917–3925
- 36 Corbetta M, Kincade M J, Lewis C, et al. Neural basis and recovery of spatial attention deficits in spatial neglect. *Nat Neurosci*, 2005, 8: 1603–1610
- 37 Ranganath C, DeGutis J, D’Esposito M. Category-specific modulation of inferior temporal activity during working memory encoding and maintenance. *Cognitive Brain Res*, 2004, 20: 37–45
- 38 Druzgal T J, D’Esposito M. Activity in fusiform face area modulated as a function of working memory load. *Cognitive Brain Res*, 2001, 10: 355–364
- 39 Druzgal T J, D’Esposito M. Dissecting contributions of prefrontal cortex and fusiform face area to face working memory. *J Cognitive Neurosci*, 2003, 15: 771–784
- 40 Leeuwen T V. Color specificity in the human V4 complex—An fMRI repetition suppression study//Tribal livelihood and globalisation: The potential of non-timber forest produce development in central India. *Nehru Memorial Museum Library*, 2014
- 41 Wang B, Yan T, Ohno S, et al. Retinotopy and attention to the face and house images in the human visual cortex. *Expl Brain Res*, 2016, 234: 1623–1635
- 42 Williams R J, Reutens D C, Hocking J. Functional localization of the human color center by decreased water displacement using diffusion-Weighted fMRI. *Brain Behav*, 2015, 5: e00408
- 43 Grillspector K, Knouf N, Kanwisher N. The fusiform face area subserves face perception, not generic within-category identification. *Nat Neurosci*, 2004, 7: 555–562
- 44 Sergent J, Ohta S, Macdonald B. Functional neuroanatomy of face and object processing. A positron emission tomography study. *Brain*, 1992, 115: 15–36
- 45 Kanwisher N, Tong F, Nakayama K. The effect of face inversion on the human fusiform face area. *Cognition*, 1998, 68: B1
- 46 Hoffman E A, Haxby J V. Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. *Nat Neurosci*, 2000, 3: 80–84
- 47 Gauthier I, Tarr M J, Moylan J, et al. The fusiform “face area” is part of a network that processes faces at the individual level. *J Cognitive Neurosci*, 2000, 12: 495–504
- 48 Haxby J V, Gobbini M I, Furey M L, et al. Distributed and overlapping representations of faces and objects in ventral temporal cortex. *Science*, 2001, 293: 2425–2430
- 49 McNab F, Klingberg T. Prefrontal cortex and basal ganglia control access to working memory. *Nat Neurosci*, 2008, 11: 103–110
- 50 Schendan H E, Searl M M, Melrose R J, et al. An fMRI study of the role of the medial temporal lobe in implicit and explicit sequence learning. *Neuron*, 2003, 37: 1013–1038
- 51 Voytek B, Knight R T. Prefrontal cortex and basal ganglia contributions to visual working memory. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 18167–18172
- 52 Hamilton J P, Gotlib I H. Neural substrates of increased memory sensitivity for negative stimuli in major depression. *Biol Psychiat*, 2008, 63: 1155–1162

Summary for “视觉工作记忆内容维持的大脑神经机制”

The neural mechanisms underlying the maintenance of visual working memory contents

Fan Zhang^{1,2†}, Chaoqun Yang^{1,2†}, Yunman Xia^{1,2†}, Na Sang^{1,2}, Xiaogang Wang^{1,2},
Taiyong Bi^{1,2,3*} & Jiang Qiu^{1,2*}

¹ Faculty of Psychology, Southwest University, Chongqing 400715, China;

² Key Laboratory of Cognition and Personality of Ministry of Education, Chongqing 400715, China;

³ School of Management, Zunyi Medical University, Guizhou 563000, China

† These authors equally contributed to this work

* Corresponding authors, E-mail: bitaiyong@126.com; qiujiang318@swu.edu.cn

Visual working memory (WM) refers to the maintenance and manipulation of visual information that is not in the visual field. Visual WM provides an essential connection between perception and higher cognitive functions. Previous fMRI studies with classification methods showed that early visual cortex could retain information of visual features maintained in WM. However, we still know little about the neural mechanisms of visual WM during maintenance period in higher visual cortex and the influence of memory load on such mechanisms. Therefore, the present study utilized a modified delayed match-to-sample paradigm to investigate the visual WM performance. Participants were required to maintain one or two target items (face or house) for 11s. At the same time, functional magnetic resonance imaging (fMRI) was applied to acquire the neural activities in visual cortical areas. Behavioral results showed that memory load but not stimuli significantly affected the accuracy of memory. Next, the amplitude of the neural activity during maintenance in each area was extracted. In order to reveal the areas sensitive to mnemonic stimuli, we compared the activity induced by face and house WM. The results showed that parahippocampal place area (PPA) and intra-parietal sulcus (IPS) were activated differently to different stimuli. Specifically, the neural response was stronger when house relative to face was held in memory. To further investigate whether other areas also retained visual information in WM, activation pattern analysis with decoding method was applied to the neural response in each area. The results demonstrated decoding performance in face selective areas including superior temporal sulcus (STS), FFA and V4. Taken together, these results indicated that higher visual cortex could retain visual information held in WM. Specifically, PPA and IPS showed general stronger responses to mnemonic houses than mnemonic faces, while FFA, STS, and V4 contained different detailed representations of mnemonic faces and mnemonic houses. These findings were consistent with previous findings concerning visual features, and supported the view that the contents in visual working memory are represented in visual cortex. Notably, we did not find any effects of memory load on the neural activity in PPA and IPS. However, the activity pattern analysis about other areas showed significant effects only in high memory load condition, suggesting that high memory load might refine the representations in face selective areas without boosting the average activation level. In order to find the cortical areas of which responses were significantly modulated by memory load, we further performed a voxel-based whole brain analysis. Specifically, a 2 (stimuli: face, house) * 2 (memory load: 1 item, 2 items) repeated measures ANOVA was performed for each voxel on the neural response during the maintenance. No interaction was observed in each voxel. Interestingly, the main effect for memory load was significant in bilateral putamen. In summary, our findings revealed the crucial role of higher visual cortex in maintaining visual information in WM and the important role of putamen in modulating memory load.

visual working memory, maintenance phase, load effect, behavioral performance, activation intensity, decoding mechanism

doi: 10.1360/N972017-01008