

神经振荡在人类视觉工作记忆表征维持中的作用

潘亚丽^{①②}, 王亮^{①②③*}

① 中国科学院心理健康重点实验室, 中国科学院心理研究所, 北京 100101;

② 中国科学院大学, 北京 100049;

③ 中国科学院脑科学与智能技术卓越创新中心, 上海 200031

* 联系人, E-mail: lwang@psych.ac.cn

2016-01-21 收稿, 2016-02-19 修回, 2016-02-19 接受, 2016-04-26 网络版发表

国家自然科学基金(81371631, 81422024)、青年千人计划(Y4HX072006)和北京市科技新星计划(Z141110001814068)

摘要 人类的视觉系统可以同时接收外界环境中的多种视觉信息, 并以记忆表征的形式暂时存储于工作记忆之中, 以便指导后续的认知活动. 但大脑只能维持有限数量的记忆表征, 表现出工作记忆的容量有限性. 同时, 我们对视觉刺激的内部表征是充满噪音的, 即对记忆表征的维持存在精确度的变化. 本文从大脑神经活动的神经振荡特性角度出发, 系统阐述了人类视觉工作记忆的记忆维持阶段、记忆容量和记忆精确度的神经振荡特征, 以及相关的理论建模, 并对该研究领域的发展做了展望.

关键词 视觉工作记忆, 神经振荡, 记忆维持, 记忆容量, 记忆精确度

工作记忆(working memory, WM)是一种重要的认知能力, 能够编码和存储一段较短时间片段内的信息, 并在大脑中对这些信息进行操作, 指导随后的行为表现^[1]. 工作记忆与其他认知能力紧密相关, 是一些更高级认知活动的基础. 对于言语工作记忆(verbal working memory)的研究较为成熟, 当出现多个刺激时, 个体会以“组块”(chunks)的形式进行加工^[2], 而在视觉工作记忆中, 个体如何对多物体记忆表征进行加工, 目前的实验研究很多, 但尚未得到一致的结论.

当视觉刺激被编码后就进入了视觉工作记忆(visual working memory)或视觉短时记忆(visual short term memory, VSTM)的维持阶段, 记忆的项目数, 即记忆负载(memory load)对记忆表征的维持有重要的影响, 当记忆负载的增加超过一定的阈值时, 个体的行为表现就会显著下降, 这个阈值就是记忆容量(memory capacity), 可以通过Pashler^[3]或者Cowan^[4]

所提出的公式来计算个体的记忆容量, 一些经典的行为研究证实了这一认知局限的存在, 即个体只能维持一定数量的记忆表征, 由此提出了视觉工作记忆的插槽模型(slot model)^[5,6], 该模型将工作记忆视为断续而固定的插槽, 个体只能记住有限数量的记忆项目, 每个被记住的项目占据一个插槽, 因而具有较高的记忆精确度, 而超过记忆容量的记忆项目则不再被记忆. 但是记忆负载并不是一个连续的变量, 在记忆负载增加的过程中, 个体的记忆精确度(memory precision)却会发生连续的变化. Zhang和Luck^[7]通过函数建模的方式得到了记忆容量和记忆精确度各自相互独立的测量指标, 发现随着记忆负载的增加, 两者的变化趋势并不是一致的. 另有研究发现记忆容量和精确度的个体差异之间并不存在显著的相关性^[8], 而且潜变量分析也发现这两个因素之间是正交的关系, 只有个体的记忆容量才和流体智力显著相关^[9]. 由此可见, 记忆表征的容量和精确度

引用格式: 潘亚丽, 王亮. 神经振荡在人类视觉工作记忆表征维持中的作用. 科学通报, 2016, 61: 1650–1660

Pan Y L, Wang L. Role of neural oscillations in maintenance of human visual working memory representations (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 1650–1660, doi: 10.1360/N972015-01244

是工作记忆的两个不同的侧面,近年来对记忆表征精确度的研究越来越多,提出了工作记忆的资源模型(resource model),资源模型与插槽模型最大的不同之处在于,资源模型将工作记忆视作一种总量有限的连续的资源,在多个记忆项目之间可以共享,而且并没有一个明确的记忆项目数量上限,每个记忆项目所得到的记忆资源的多少则决定其记忆精确度的高低.插槽模型和资源模型一直是工作记忆领域中一个争论的热点,有待于新颖灵巧的实验范式来验证或修订现有的理论模型.

一些功能磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)实验研究发现额顶网络对工作记忆的表征维持有重要作用^[10-12], Courtney等人^[13]则发现额叶、顶叶和颞叶在人类视觉工作记忆中都有重要的作用,这是首次在人类被试上证实了以往非人灵长类动物的研究结果.这些实验证据表明视觉工作记忆是一个涉及多个脑区共同协作的认知活动,而这些在解剖上相互独立的脑区彼此之间如何在很短的时间内实现信息交流,以保证神经活动在精确的时间进程上同步地维持记忆表征的呢?神经电生理研究因其具有较高的时间分辨率,有助于研究多物体记忆表征的时间进程,以及多脑区之间信息交流的动态变化.记录的数据通常包括单/多细胞放电、局部场电位(local field potential, LFP)和全脑范围的脑电(electroencephalograph, EEG)/脑磁(Magnetoencephalograph, MEG)信号.相比细胞放电的研究,场电位信号的研究更加普遍,这些研究主要关注有节律的神经振荡(neuronal oscillations)成分,这反映了大量神经元树突或胞体膜电位相对去极化水平的节律性变化.神经振荡有助于我们了解神经活动的动态变化过程,从而探究认知活动背后的神经调节机制^[14].本文重点综述神经振荡在视觉工作记忆中表征维持阶段、记忆容量和记忆精确度中的作用.

1 神经振荡在视觉工作记忆维持阶段中的作用

在视觉工作记忆电生理研究的早期,研究者们旨在发现工作记忆中跟记忆表征维持特定相关的神经振荡频段,其中发现最多的是theta, alpha和gamma频段.而不同频段的神经活动之间还存在着复杂的交互作用,使得视觉工作记忆脑网络中的不同脑区彼此之

间协同合作,共同完成对视觉工作记忆表征的维持.

1.1 单节律神经振荡的认知功能

Theta频段的神经活动常见于啮齿类动物的海马中,当个体进行定位、导航或者其他自主活动时,theta频段的神经振荡显著增强,其中最为著名的研究是位置细胞的发现^[15].在人类的空间导航任务中也存在类似的theta效应. Kahana等人^[16]于1999年采用具有高时间、高空间分辨率以及高信噪比优点的颅内脑电(intracranial EEG或iEEG)技术,首次在人类空间导航任务中发现了theta频段的神经振荡,而且振荡的幅度依赖于实验任务的特征.然而,这并没有说明theta频段的神经振荡是与空间导航任务中的空间成分相关,还是跟记忆成分相关.一些研究证实theta频段的神经活动确实在视觉工作记忆中起着重要的作用^[17-21],其中Raghavachari等人^[21]记录了癫痫病人在完成经典的视觉工作记忆任务——Sternberg任务时的颅内脑电信号,在多个脑区都发现了theta波的认知“门控”(gating)的现象,即当实验试次的时间长度发生变化时,theta频段振幅的持续时间也会随之发生系统性的变化,而且在维持阶段theta频段的脑电活动会随着记忆负载的升高而增强^[17]. Jensen和Tesche^[20]采用数字为刺激材料的Sternberg任务,在额中叶也发现theta振荡具有类似的记忆负载依赖性(Load-dependence).一般认为这种起源于额叶的theta活动是认知控制的神经基础,反映了大脑用于实现认知控制的神经计算^[22].因此在工作记忆中,theta频段的神经活动因其频率较低的特性,可以实现较大范围的神经信息交流,有利于高级脑区对低级脑区自上而下的认知调控,以便协调多脑区共同完成对记忆表征的维持.

在人类脑电研究中,alpha波是最早发现也是最常见的神经振荡频段,由于早期的实验发现在静息或者睡眠状态下alpha频段的神经活动特别显著,而在清醒的行为任务中alpha波反而呈现出较低的幅值,即表现出一种去同步性的活动模式,因此人们认为alpha频段的脑活动反映的是大脑的一种静息或者休息状态,与认知活动之间呈相反的相关关系^[23].然而后续的研究发现alpha频段的神经活动能够反映一定的认知过程,在人类工作记忆中也发现了显著的alpha振荡^[24-29],其中Jensen等人^[24]发现后头部alpha频段中的9~12 Hz的神经振荡活动在记忆维持阶段表

现出明显的记忆负载依赖性和紧密的时间调节特性(tight temporal regulation),表明alpha活动的产生脑区和负责工作记忆的脑环路有着直接或间接的联系.少数研究者认为工作记忆中出现的alpha频段神经活动表明其直接参与工作记忆任务^[28,30,31],而更加占据主导地位的观点则认为这种现象反应了alpha频段的功能抑制作用^[32,33].Jensen和Mazaheri^[32,33]认为,这种alpha的抑制效应是一种认知活动的“门控”,即通过alpha活动的增强来抑制任务无关脑区,使得信息被传输到任务相关脑区中进行认知加工,从而实现信息“门控”的功能.Tuladhar等人^[25]用人脸做刺激材料的Sternberg研究支持了此观点,发现alpha频段的脑活动随着记忆负载的增加而逐渐上升,MEG源重建发现这种alpha的增强效应主要源自于顶枕沟附近,而这些脑区不直接参与对人脸的工作记忆表征的维持,所以这里的alpha活动反映了背侧视觉通路的非参与或者抑制效应.因此在工作记忆中,alpha频段的神经振荡反映了该脑区的非参与性或功能抑制作用,以便将认知资源用于负责工作记忆表征维持的相关脑结构中.

以往的研究发现gamma频段神经振荡参与对多物体的感知加工^[34],而Tallon-Baudry等人^[35]发现在视觉工作记忆的延迟阶段存在持续的gamma振荡,首次证实在多物体的记忆表征维持中,gamma频段的神经活动仍有重要的意义.在Howard等人^[36]的人类颅内脑电研究中,用Sternberg任务对记忆负载进行操纵,发现gamma(30~60 Hz)频段神经振荡的功率和记忆负载具有相同的变化趋势,这是第一次证明gamma振荡与工作记忆中多物体记忆表征的记忆负载之间存在显著的参数化关系.还有研究者发现通常被认为负责情景记忆编码和提取的海马,其gamma频段(48~90 Hz)的神经活动随着字母和面孔两类刺激记忆负载的升高而逐渐增强,首次证明了海马中gamma频段神经活动在人类视觉工作记忆中的重要作用^[37].有研究用前提示的范式发现前额叶中gamma频段的神经活动主要负责与任务相关的记忆表征的维持^[38].在视觉工作记忆中,gamma神经振荡有利于完成物体的特征整合,促进相关记忆表征的维持.

1.2 多频段神经活动的协同合作

大脑的神经活动包括多个频段的神经振荡,是

复杂认知加工的神经基础.大量研究已经证实视觉工作记忆任务涉及多个频段的神经活动^[30,39~43],其中Jokisch和Jensen^[43]用具有朝向信息的面孔做刺激,发现腹侧通路的alpha振荡主要负责维持面孔的特征信息,而背侧通路的gamma振荡则主要负责维持面孔的朝向信息.

频间耦合现象常见于多频段的神经电活动中,是不同频段神经活动之间进行信息交互的一种方式,对认知活动的完成具有重要意义.Jensen和Colgin^[44]阐述了人类新皮层中出现的多种神经耦合现象.其中一种主要的神经耦合方式是高频gamma频段(80~150 Hz)神经振荡的幅值会受到低频theta频段(5~8 Hz)神经振荡相位的调制作用^[45],这种耦合现象被认为是反映了较大的神经元集群之间特殊的交互作用,很可能对神经元的信息加工有深刻意义.在视觉工作记忆的实验研究中也发现了theta相位调制gamma振幅的频间耦合现象^[46,47].其中Axmacher等人^[47]用颅内脑电的实验手段,采用面孔做刺激的Sternberg实验任务,首次用认知实验的方式验证了低频神经振荡的相位调制高频振荡幅值的理论假设,发现海马是通过theta频段的神经振荡的相位信息对beta/gamma频段幅值的调制,来实现同时维持多个工作记忆表征的,这种跨频段耦合的精确度还会影响个体的行为表现.由此可见,在视觉工作记忆中,具有不同认知功能的多个频段神经振荡间的共同合作,完成对视觉工作记忆表征的维持.

1.3 脑区间神经活动的同步性

来自动物电生理的研究发现,神经元群之间的交互作用依赖于这些神经元群内部神经节律活动的相位关系,而且这种神经元相位同步的效应在时间、空间和频率上具有特异性,能够灵活地决定神经元之间交互作用的模式^[48].Rodriguez等人^[49]则首次证明相位同步直接参与人类的认知活动.对于头皮脑电和一般的颅内脑电来说,记录到的是大脑神经活动的局部场电位而不是动作电位(action potential, AP),因此这里的同步性(synchronization)指的是两脑区之间神经振荡的相位关系即相位同步;或者是同一个脑区内神经活动功率值的增加,这源于数以百万计的神经元突触后电位的同步活动^[50].视觉工作记忆涉及多脑区的共同参与,可以将其视为一个分布式脑网络对刺激信息的加工操作^[51].已有研究发

现在记忆表征的维持阶段,额顶网络存在大范围的神经同步振荡活动^[48,52]。另外,Sarnthein等人^[53]发现,前额叶和后联合皮层之间theta频段神经活动的同步性有明显的增强,还有研究者发现同时存在着多个频段的同步性神经活动^[42,54-56]。其中Palva等人^[42]采用延迟匹配任务(delayed-matching-to-sample-task, DMST),结合EEG和MEG的技术手段,用神经信息学和图论的分析方法,发现视觉工作记忆依赖于额叶、顶叶、枕叶以及颞叶组成的复杂脑网络中持续的神经活动,在记忆表征的维持阶段,额顶和视觉区之间在alpha, beta及gamma频段上的相位同步性是一直保持稳定的,而且额顶脑区间的相位同步性会随着记忆负载的上升而增强。这种脑区间神经活动的同步性可以被看作是协调和控制工作记忆中物体神经表征在系统水平上的机制。

2 神经振荡在视觉工作记忆容量中的作用

早在1956年,Miller^[2]通过物体分类、词表记忆广度和顿识三个实验,发现人类的认知极限是7左右,因而提出了“神奇的数字 7 ± 2 ”,同时还提出了著名的“组块(chunk)”概念,认为通过对刺激进行组块可以扩大认知极限。可能因为这篇论文的行文诙谐幽默,给出的结论较为含糊,之后并没有很多研究者在认知极限这个问题上深入研究(详见Cowan^[57]2015年对这篇论文的评述)。直到2001年,Cowan^[4]通过详实的综述和严谨的推理,认为工作记忆或短时记忆的极限是4左右,提出了“神奇的数字4”。无论是“神奇的数字 7 ± 2 ”还是“神奇的数字4”,都从行为研究的角度提示我们工作记忆容量的有限性,近年来有研究者从神经振荡的角度研究这一认知限制背后的神经机制。

个体记忆容量涉及两方面的因素:对相关记忆表征的维持,以及对无关记忆表征的抑制,采用双侧呈现相同数量的视觉刺激、但只要求记忆单侧物体表征的实验范式,可以很好地考察上述两个决定个体记忆容量的因素,并且可以使得视野两侧的视觉感知、注意、认知努力等额外混淆因素保持一致,从而只考察工作记忆的神经活动情况。Sauseng等人^[58]采用这种实验范式的延迟匹配任务,发现这两个因素所对应的神经机制是相互独立的:对相关信息的维持与后顶叶中theta(5 Hz左右)和gamma频段(>50 Hz)间的跨频段相位同步性有关,而对无关信息的抑制则和alpha(10 Hz左右)频段的神经活动有关,并且通

过重重复经颅磁刺激(rTMS)的实验证明alpha频段神经活动可以通过抑制无关信息来调节个体的视觉工作记忆容量。

有研究采用类似的实验范式,发现大脑后头部对侧延迟活动(contralateral delay activity, CDA)的幅值能够很好地反映工作记忆中成功记忆的物体数量^[59,60]。CDA是一种差异负慢波,通过所要记忆的实验刺激的对侧脑活动(负慢波)减去同侧脑活动所得,其幅值的绝对值随着记忆负载的增加而增大(即对侧与同侧脑活动之间的差异更大),当记忆负载达到或超过个体的记忆容量时,CDA幅值就逐渐达到顶峰。其中Vogel和Machizawa^[59]的研究发现,CDA幅值的顶峰受到记忆容量个体差异的影响,低记忆容量的个体达到CDA幅值顶峰要快于高容量的个体,因此CDA是预测个体记忆容量强有力的指标,这也是首次表明神经活动和视觉工作记忆容量之间有直接的关系。鉴于CDA只特异地产生于工作记忆的延迟阶段中,可排除长时记忆及其他记忆系统的干扰以及行为研究中无法排除的存储和提取两阶段的混淆,同时又是表征维持阶段的电生理指标,由此CDA也成为视觉工作记忆容量的脑电研究中一个重要指标。但是最近有研究认为CDA并不代表直接的记忆表征维持,而是更为一般的注意资源分配^[61],因为CDA幅值的变化是由于后头部alpha频段神经活动的非同步性造成的,而后头部的alpha活动通常反映的是一种功能抑制或非参与性的认知活动^[32],因此CDA所反映的并不是对记忆表征的直接维持过程。虽然可以确定CDA的幅值的确与个体的记忆容量高度相关,但CDA决定了记忆容量的哪个方面,以及注意资源分配和记忆容量之间的关系,还有待于进一步的直接证据。

3 神经振荡在视觉工作记忆精确度中的作用

个体在对多物体记忆表征维持的过程中,随着所呈现物体个数的变化,不只是记忆中所维持的表征数量的变化,还有表征质量,即精确度的变化。Zhang和Luck^[7]用延迟估计任务(delayed estimation task),发现当记忆项目多于记忆容量时,被记住的物体有较高的记忆精确度,而未被记住的物体的记忆精确度则为零。然而来自猴子单个神经元水平上的

研究发现,当个体的行为表现为没有记住该物体时,在神经元水平上用于维持该物体记忆表征的神经活动并不是完全消失了,而是减弱了^[62].因此记忆表征的存储并不是以一种有或无的两极化方式,而是以一种在记忆精确度上连续变化的方式.

记忆表征精确度的这种变化,表明个体对物体的内部表征是充满噪音的,Wilken和Ma^[63]发现这种表征维持的噪声会随着物体表征个数的增加而逐渐上升,另外一些研究则发现表征精确度和所记忆物体数量之间呈幂函数的关系^[64-66].即使在所呈现物体个数一定的情况下,通过操纵样例刺激和探测刺激之间相似程度,也会引起记忆表征维持的精确度发生变化^[67].此外,甚至在物体刺激特征保持不变的情况下,在不同的试次之间或同一试次的不同物体之间,记忆表征的精确度都是不同的^[68],这表明视觉工作记忆的表征维持是一个涉及随机过程的认知活动,可能是因为在记忆编码和维持过程中神经元的电活动总是伴随着随机噪声^[69],因而个体的注意和警觉状态也会发生随机变化,导致记忆表征精确度发生变化.有证据表明神经元群的神经增益(也就是平均动作电位强度)与编码精确度成正比^[70],即记忆项目的神经增益越高,则代表其占有的记忆资源越多,相应的记忆精确度也就越高,这里将视觉工作记忆的记忆资源定义为编码刺激的神经元群的增益.

有研究发现alpha功率的空间分布可用于解码大脑中所存储表征的内容和质量,并且对记忆精确度的被试间和被试内差异都有很强的预测性,这表明alpha频段的神经振荡活动能够表征记忆存储的精确度^[71].一些研究者发现CDA不仅与个体大脑中所维持的记忆表征数量有关,也和记忆表征精确度有很高的相关性,可以预测个体的记忆精确度^[72],甚至当物体个数很少时,也可以通过自由意志控制精确度来增加CDA的幅值^[73].因此个体的记忆容量和精确度在神经电活动上可能具有一定的相关性,然而来自功能磁共振的证据显示,对物体数量和复杂度的表征是由不同脑区负责的^[74],而对复杂物体的表征需要更高的记忆精确度,因此可以推测对物体数量和精确度的表征可能也是由不同的脑区负责的.虽然关于维持记忆表征数量和精确度的神经机制还有待进一步的综合证据,但对这两个方面的探究有助于对工作记忆表征维持的深入了解.目前对于记

忆表征精确度的研究以行为实验居多,大多通过行为数据的函数拟合方式来证实和支持工作记忆的资源模型理论,对精确度的神经电生理研究并找出特异的神经指标和脑区活动模式是以后一个重要的研究方向.

4 视觉工作记忆表征维持的理论建模

关于视觉工作记忆的电生理研究已有很多,研究者从不同的角度出发开展实验研究,逐渐描绘出视觉工作记忆的全景.下面重点综述基于实验数据构建的视觉工作记忆领域的理论模型.

4.1 神经振荡的频率控制模型

许多研究发现在工作记忆中,单频段的神经振荡在完成主要认知计算成分中有着重要的作用,但是并没有阐述为什么不同频段会在时间和空间上产生增强或减弱的原因.Dipoppa和Gutkin^[75]通过理论建模的方式,将单个频段的神经振荡活动和工作记忆中经典的神经运算过程在机制上建立了联系.该理论模型认为在一个可以调节输入振荡频率的“脉冲网络模型”(spiking network model)中,输入的振荡频率将网络设定成不同的状态:beta-gamma频段的神经振荡可以使网络进入到“gate-in”的状态,快速地进入记忆并产生记忆负载;接下来是“selective-gating”的状态,通过theta频段的神经活动来保持记忆痕迹同时忽略分心刺激物;最后是“gate-out”模式,通过alpha频段神经振荡来快速清除记忆痕迹.其中,前额叶对不同频率间和不同网络模式间的转换起到了重要的调控作用.这种对神经振荡频率的灵活控制为工作记忆提供了一个统一的神经机制,使得个体能在工作记忆所需的神经计算操作之间进行快速、可控的转变.

4.2 神经振荡的频率嵌套模型

为什么短时记忆中只能保持7个左右的项目?这些记忆项目是以怎样的方式存储在大脑中?Lisman和Idiart^[76]从神经计算建模的角度回答了这两个问题.他们认为短时记忆的项目是通过神经元群激活的空间模式来存储的,而对多个物体记忆表征的存储则需要一个具有嵌套(nested)的神经振荡网络,具体来说就是神经活动的高频成分(40 Hz)是嵌套于低频成分(5~12 Hz)上的,并且两频段之间有很好的频间耦

合。每一个记忆项目的神经活动模式是存储于高频振荡不同子周期上的,而这些高频振荡又嵌套于低频振荡之上,并且在每一个低频振荡的周期中,不同高频振荡子周期中所存储项目的记忆模式都会得到重复。这种记忆项目神经活动模式的重复是通过与活动相关的细胞膜兴奋性的变化而实现的,而不是通过神经环路中电活动的往返重复来实现的。也就是说在短暂的外界刺激输入之后,神经元的持续放电是通过膜兴奋性的增加来维持的,并且膜的兴奋性在脑网络振荡的每个周期都会刷新。这种持续激活存在一定的生物学基础:在神经振荡发生时会产生乙酰胆碱和5-羟色胺^[77],这些神经调制因子会引起细胞膜的后去极化,使膜的兴奋性升高^[78]。如果一个周期中引发的后去极化能够促进下一个周期的激活,这样后去极化就能够在每个周期中得到刷新,因此激活就能在多个周期之间得以维持。此模型可以成功解释为什么短时记忆只能存储7个左右的项目,因为一个theta周期上最多能嵌入7个左右的gamma周期。

很多实验研究都证实对多个物体的记忆会产生gamma振荡嵌套在theta振荡上的现象^[45,47,58]。其中Sauseng等人^[58]的实验中发现当增加物体的数量时,与theta频段锁相的(phase-locked)gamma频段神经振荡的幅值并不会发生变化,因为增加了记忆物体的个数只是增加了theta周期上嵌入的gamma周期数,而并未改变gamma频段的幅值。另外基于此模型,后续的一些研究者做了进一步的理论探讨^[79,80]。但是这些理论建模工作很少将神经生物机制和任务态脑网络结合起来,对任务相关各脑区之间的动态信息交流研究较少,另外也很少将理论模型与个体的行为表现进行关联,没有检测模型对实际行为表现的预测作用。因而今后的理论建模需要对微观的神经生物机制、宏观的脑网络连接进行更加深入的探讨,同时也要将理论模型应用于对个体行为表现的预测。

5 展望

5.1 维持阶段的动态性研究

个体除了对记忆表征进行被动的巩固维持之外,还可以对记忆表征进行主动的动态操作,例如对记忆表征的更新。Manza等人^[81]发现在记忆表征更新中alpha频段的神经活动反映的是对相关记忆内容的维

持,而不是对不再相关的记忆表征的抑制。然而在被动的表征维持中,alpha频段神经活动的增强表明该脑区的非参与性,或是对无关刺激的功能抑制,这提示我们工作记忆表征动态更新的神经机制可能与被动维持时有所不同。另外,有研究发现当增加新记忆项目时,大脑中已有的记忆表征会进行动态地更新,所有记忆表征的精确度都会有所下降;当提高某一个记忆项目的优先级时,该记忆表征的精确度会提高,同时其他记忆表征的精确度会下降,这表明记忆资源是一个总量有限但可灵活分配的资源^[82,83]。视觉注意和工作记忆有着密不可分的关系^[84],有研究者发现工作记忆的维持阶段中,通过提示线索进行多次表征更新的过程中,同样存在基于物体的注意的所有行为和神经特征^[85]。Shen等人^[86]采用顺序呈现的方式呈现蓬佐错觉的刺激材料,发现被试仍然可以在工作记忆中将这些在时间上分离的记忆表征动态性地整合在一起,从而产生了与感知加工中同等的蓬佐错觉,表明工作记忆中所维持的记忆表征并不是感知加工的终点,而是能够动态地继续进行感知觉加工。因此研究工作记忆表征的动态变化,有助于探究记忆资源的动态分配过程,以及工作记忆维持和选择性注意、感知觉加工等其他认知过程的动态交互过程。

5.2 记忆精确度的研究有助于解决工作记忆模型之争

早期的研究者们大多关注个体记忆容量的极限是多少,常使用延迟匹配范式(先呈现样例刺激,然后呈现探测刺激,被试判断这两屏刺激是否相同),实验结果符合插槽模型(slots model)^[4-6]。近年来研究者们不光关注记忆项目的数量,也开始关注记忆的质量,即记忆的精确性程度。主要采用的是延迟估计范式,与变化检测任务不同之处在于探测刺激是记忆项目特征维度的连续变化体(如连续的颜色色轮或朝向圆轮),因而可以得到个体对记忆项目的记忆精确度。Zhang等人^[7]的研究发现当记忆负载很小时,插槽可以在记忆项目之间共享,使得记忆项目的精确度较高,当记忆项负载超过记忆容量时,每个物体能分到一个或零个插槽,表现出一部分记忆项目具有较高的精确度,而另一些项目则未被记忆,该模型被称为插槽-平均模型(slots-averaging model),是插槽模型和资源模型(resource model)的过渡模型。资

源模型又分为以下两个子模型:等效精确度模型(equal precision model)^[63,65]认为记忆资源在记忆项目间平均分配,随着记忆负载的上升,每个记忆项目的记忆精确度也是同等下降;而可变精度模型(variable precision model)^[66,68]则认为记忆资源的分配存在很大的变异性,在不同的试次之间以及不同的记忆项目之间都是变化的,当记忆项目数增多时,每个记忆项目所分配到的记忆资源的变化也是不同的,表现为不同的记忆精确度。

由以上对工作记忆四大模型的阐述中可以看到不同的模型对记忆精确度随记忆负载而变化的预测是不同的,因此深入研究记忆精确度可以加速工作记忆模型的理论研究。另外,是否存在一个协同合作的脑网络来负责工作记忆精确度的神经计算,此脑网络的工作模式能否支持某种工作记忆模型,或者统合上述4种理论模型,例如初级视觉加工区符合插槽模型,而高级脑区如额顶网络则符合资源模型,这些都有待于进一步的直接实验研究来证实。

5.3 记忆表征维持阶段脑活动的神经解码

在认知活动的fMRI研究中,相比较于传统的单变量统计方法(如一般线性模型general linear model, GLM),多变量模式分析(multivariate pattern analysis, MVPA)对于大脑神经活动的统计敏感性要更高一些^[87],同时还能用于对大脑中所表征的信息进行神经解码^[88]。一些研究通过传统的GLM分析发现额顶高级皮层在维持阶段有显著的持续激活,而初级皮层的激活很快下降到基线水平,但MVPA分析却发

现只有初级皮层的神经活动才能解码出工作记忆中单个记忆表征的内容^[89,90]、记忆表征的种类信息(如人脸、身体、花朵和场景)^[91]、以及双特征维度刺激(即同时具有运动速度和运动朝向的圆点)中与任务相关的特征维度信息^[92]。Emrich等人^[93]发现感觉皮层的神经活动模式还可以解码出多个记忆表征的记忆精确度,而且每个被试随着记忆负载增加而产生的记忆表征精确度的下降,与MVPA神经解码精确度的下降之间存在很强的相关性,这直接将记忆表征精确度和神经元活动模式之间建立了联系。然而日常生活中总会伴有一些干扰分心物,Bettencourt和Xu^[94]的研究发现分心物的出现和可预期的情况不会影响顶内沟上部(superior intraparietal sulcus, superior IPS)MVPA解码的正确率,却会影响枕叶解码的正确率,因而推测superior IPS是存储VSTM内容表征的脑区。除了大脑BOLD(blood oxygenation level dependent)信号之外,脑电信号也可以解码出记忆表征信息,而且相比BOLD信号,脑电信号具有更高的时间分辨率,可以解码工作记忆过程中神经电活动的动态变化,此外脑电信号还能提供神经振荡的频率信息,有利于细致探讨神经振荡各频段的认知功能。颅内脑电更是同时兼有较高的时间和空间分辨率,能够解码出神经电活动在时间、空间和频率上的多维信息^[95]。然而目前在工作记忆领域中解码神经电活动的研究还不是很多^[38,71],这是值得深入探讨的一个研究方向,另外,将其与经颅直流电刺激(transcranial direct current stimulation, tDCS)结合使用^[96],还有助于研究脑区电活动和行为表现之间直接的因果关系。

参考文献

- 1 Baddeley A. Working memory. *Science*, 1992, 255: 556–559
- 2 Miller G A. The magical number seven plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychol Rev*, 1956, 63: 81–97
- 3 Pashler H. Familiarity and visual change detection. *Percept Psychophys*, 1988, 44: 369–378
- 4 Cowan N. The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity. *Behav Brain Sci*, 2001, 24: 87–185
- 5 Luck S J, Vogel E K. The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 1997, 390: 279–281
- 6 Vogel E K, Woodman G F, Luck S J. Storage of features, conjunctions and objects in visual working memory. *J Exp Psychol Human*, 2001, 27: 92–114
- 7 Zhang W W, Luck S J. Discrete fixed-resolution representations in visual working memory. *Nature*, 2008, 453: 233–235
- 8 Awh E, Barton B, Vogel E K. Visual working memory represents a fixed number of items regardless of complexity. *Psychol Sci*, 2007, 18: 622–628
- 9 Fukuda K, Vogel E, Mayr U, et al. Quantity, not quality: The relationship between fluid intelligence and working memory capacity. *Psych Bull Rev*, 2010, 17: 673–679

- 10 Todd J J, Marois R. Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature*, 2004, 428: 751–754
- 11 Linden D E, Bittner R A, Muckli L, et al. Cortical capacity constraints for visual working memory: Dissociation of fMRI load effects in a fronto-parietal network. *NeuroImage*, 2003, 20: 1518–1530
- 12 Xu Y, Chun M M. Selecting and perceiving multiple visual objects. *Trends Cogn Sci*, 2009, 13: 167–174
- 13 Courtney S M, Ungerleider L G, Keil K, et al. Transient and sustained activity in a distributed neural system for human working memory. *Nature*, 1997, 386: 608–611
- 14 Friston K J, Bastos A M, Pinotsis D, et al. LFP and oscillations—what do they tell us? *Curr Opin Neurobiol*, 2014, 31: 1–6
- 15 Okeefe J, Recce M L. Phase relationship between hippocampal place units and the eeg theta-rhythm. *Hippocampus*, 1993, 3: 317–330
- 16 Kahana M J, Sekuler R, Caplan J B, et al. Human theta oscillations exhibit task dependence during virtual maze navigation. *Nature*, 1999, 399: 781–784
- 17 Raghavachari S, Lisman J E, Tully M, et al. Theta oscillations in human cortex during a working-memory task: Evidence for local generators. *J Neurophysiol*, 2006, 95: 1630–1638
- 18 Tesche C D, Karhu J. Theta oscillations index human hippocampal activation during a working memory task. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 919–924
- 19 Givens B. Stimulus-evoked resetting of the dentate theta rhythm: Relation to working memory. *Neuroreport*, 1996, 8: 159–163
- 20 Jensen O, Tesche C D. Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. *Eur J Neurosci*, 2002, 15: 1395–1399
- 21 Raghavachari S, Kahana M J, Rizzuto D S, et al. Gating of human theta oscillations by a working memory task. *J Neurosci*, 2001, 21: 3175–3183
- 22 Cavanagh J F, Frank M J. Frontal theta as a mechanism for cognitive control. *Trends Cogn Sci*, 2014, 18: 414–421
- 23 Pfurtscheller G, Stancak A, Neuper C. Event-related synchronization (ERS) in the alpha band—An electrophysiological correlate of cortical idling: A review. *Int J Psychophysiol*, 1996, 24: 39–46
- 24 Jensen O, Gelfand J, Kounios J, et al. Oscillations in the alpha band (9–12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cereb Cortex*, 2002, 12: 877–882
- 25 Tuladhar A M, ter Huurne N, Schoffelen J M, et al. Parieto-occipital sources account for the increase in alpha activity with working memory load. *Hum Brain Mapp*, 2007, 28: 785–792
- 26 Klimesch W, Doppelmayr M, Schwaiger J, et al. “Paradoxical” alpha synchronization in a memory task. *Brain Res Cogn Brain Res*, 1999, 7: 493–501
- 27 Gevins A, Smith M E, McEvoy L, et al. High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: Effects of task difficulty, type of processing, and practice. *Cereb Cortex*, 1997, 7: 374–385
- 28 Sauseng P, Klimesch W, Doppelmayr M, et al. EEG alpha synchronization and functional coupling during top-down processing in a working memory task. *Hum Brain Mapp*, 2005, 26: 148–155
- 29 Bonnefond M, Jensen O. Alpha oscillations serve to protect working memory maintenance against anticipated distracters. *Curr Biol*, 2012, 22: 1969–1974
- 30 Palva S, Kulashekhar S, Hamalainen M, et al. Localization of cortical phase and amplitude dynamics during visual working memory encoding and retention. *J Neurosci*, 2011, 31: 5013–5025
- 31 Herrmann C S, Senkowski D, Rottger S. Phase-locking and amplitude modulations of EEG alpha: Two measures reflect different cognitive processes in a working memory task. *Exp Psychol*, 2004, 51: 311–318
- 32 Jensen O, Mazaheri A. Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: Gating by inhibition. *Front Human Neurosci*, 2010, 4: 1–8
- 33 Klimesch W, Sauseng P, Hanslmayr S. EEG alpha oscillations: the inhibition-timing hypothesis. *Brain Res Rev*, 2007, 53: 63–88
- 34 Tallon-Baudry C, Bertrand O. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends Cogn Sci*, 1999, 3: 151–162
- 35 Tallon-Baudry C, Bertrand O, Peronnet F, et al. Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *J Neurosci*, 1998, 18: 4244–4254
- 36 Howard M W, Rizzuto D S, Caplan J B, et al. Gamma oscillations correlate with working memory load in humans. *Cereb Cortex*, 2003, 13: 1369–1374
- 37 van Vugt M K, Schulze-Bonhage A, Litt B, et al. Hippocampal gamma oscillations increase with memory load. *J Neurosci*, 2010, 30: 2694–2699
- 38 Roux F, Wibral M, Mohr H M, et al. Gamma-band activity in human prefrontal cortex codes for the number of relevant items maintained in working memory. *J Neurosci*, 2012, 32: 12411–12420

- 39 Tallon-Baudry C, Kreiter A, Bertrand O. Sustained and transient oscillatory responses in the gamma and beta bands in a visual short-term memory task in humans. *Vis Neurosci*, 1999, 16: 449–459
- 40 Meltzer J A, Zaveri H P, Goncharova II, et al. Effects of working memory load on oscillatory power in human intracranial EEG. *Cereb Cortex*, 2008, 18: 1843–1855
- 41 Krause C M, Sillanmaki L, Koivisto M, et al. The effects of memory load on event-related EEG desynchronization and synchronization. *Clin Neurophysiol*, 2000, 111: 2071–2078
- 42 Palva J M, Monto S, Kulashekhar S, et al. Neuronal synchrony reveals working memory networks and predicts individual memory capacity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 7580–7585
- 43 Jokisch D, Jensen O. Modulation of gamma and alpha activity during a working memory task engaging the dorsal or ventral stream. *J Neurosci*, 2007, 27: 3244–3251
- 44 Jensen O, Colgin L L. Cross-frequency coupling between neuronal oscillations. *Trends Cogn Sci*, 2007, 11: 267–269
- 45 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: 1626–1628
- 46 Schack B, Vath N, Petsche H, et al. Phase-coupling of theta-gamma EEG rhythms during short-term memory processing. *Int J Psychophysiol*, 2002, 44: 143–163
- 47 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: 3228–3233
- 48 Womelsdorf T, Schoffelen J M, Oostenveld R, et al. Modulation of neuronal interactions through neuronal synchronization. *Science*, 2007, 316: 1609–1612
- 49 Rodriguez E, George N, Lachaux J P, et al. Perception's shadow: Long-distance synchronization of human brain activity. *Nature*, 1999, 397: 430–433
- 50 Fell J, Axmacher N. The role of phase synchronization in memory processes. *Nat Rev Neurosci*, 2011, 12: 105–118
- 51 Zimmer H D. Visual and spatial working memory: From boxes to networks. *Neurosci Biobehav Rev*, 2008, 32: 1373–1395
- 52 Salazar R F, Dotson N M, Bressler S L, et al. Content-specific fronto-parietal synchronization during visual working memory. *Science*, 2012, 338: 1097–1100
- 53 Sarnthein J, Petsche H, Rappelsberger P, et al. Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 7092–7096
- 54 Schack B, Klimesch W, Sauseng P. Phase synchronization between theta and upper alpha oscillations in a working memory task. *Int J Psychophysiol*, 2005, 57: 105–114
- 55 Holz E M, Glennon M, Prendergast K, et al. Theta-gamma phase synchronization during memory matching in visual working memory. *Neuroimage*, 2010, 52: 326–335
- 56 Sauseng P, Klimesch W, Gruber W R, et al. Cross-frequency phase synchronization: A brain mechanism of memory matching and attention. *NeuroImage*, 2008, 40: 308–317
- 57 Cowan N. George Miller's Magical Number of immediate memory in retrospect: Observations on the faltering progression of science. *Psychol Rev*, 2015, 122: 536–541
- 58 Sauseng P, Klimesch W, Heise K F, et al. Brain oscillatory substrates of visual short-term memory capacity. *Curr Biol*, 2009, 19: 1846–1852
- 59 Vogel E K, Machizawa M G. Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, 2004, 428: 748–751
- 60 McCollough A W, Machizawa M G, Vogel E K. Electrophysiological measures of maintaining representations in visual working memory. *Cortex*, 2007, 43: 77–94
- 61 van Dijk H, van der Werf J, Mazaheri A, et al. Modulations in oscillatory activity with amplitude asymmetry can produce cognitively relevant event-related responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 900–905
- 62 Buschman T J, Siegel M, Roy J E, et al. Neural substrates of cognitive capacity limitations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 11252–11255
- 63 Wilken P, Ma W J. A detection theory account of change detection. *J Vision*, 2004, 4: 1120–1135
- 64 Bays P M, Catalao R F G, Husain M. The precision of visual working memory is set by allocation of a shared resource. *J Vision*, 2009, 9: 1–11
- 65 Bays P M, Husain M. Dynamic shifts of limited working memory resources in human vision. *Science*, 2008, 321: 851–854
- 66 van den Berg R, Shin H, Chou W C, et al. Variability in encoding precision accounts for visual short-term memory limitations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 8780–8785

- 67 Keshvari S, van den Berg R, Ma W J. No evidence for an item limit in change detection. *PLoS Comput Biol*, 2013, 9: 1–9
- 68 Fougner D, Suchow J W, Alvarez G A. Variability in the quality of visual working memory. *Nat Commun*, 2012, 3: 1229
- 69 Deco G, Rolls E T, Romo R. Stochastic dynamics as a principle of brain function. *Prog Neurobiol*, 2009, 88: 1–16
- 70 Ma W J, Beck J M, Latham P E, et al. Bayesian inference with probabilistic population codes. *Nat Neurosci*, 2006, 9: 1432–1438
- 71 Anderson D E, Serences J T, Vogel E K, et al. Induced alpha rhythms track the content and quality of visual working memory representations with high temporal precision. *J Neurosci*, 2014, 34: 7587–7599
- 72 Anderson D E, Vogel E K, Awh E. Precision in visual working memory reaches a stable plateau when individual item limits are exceeded. *J Neurosci*, 2011, 31: 1128–1138
- 73 Machizawa M G, Goh C C W, Driver J. Human visual short-term memory precision can be varied at will when the number of retained items is low. *Psychol Sci*, 2012, 23: 554–559
- 74 Xu Y D, Chun M M. Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. *Nature*, 2006, 440: 91–95
- 75 Dipoppa M, Gutkin B S. Flexible frequency control of cortical oscillations enables computations required for working memory. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 12828–12833
- 76 Lisman J E, Idiart M A P. Storage of 7+/-2 short-term memories in oscillatory subcycles. *Science*, 1995, 267: 1512–1515
- 77 Andrade R. Cell excitation enhances muscarinic cholinergic responses in rat-association cortex. *Brain Res*, 1991, 548: 81–93
- 78 Bland B H. The physiology and pharmacology of hippocampal-formation theta rhythms. *Prog Neurobiol*, 1986, 26: 1–54
- 79 Jensen O, Idiart M A P, Lisman J E. Physiologically realistic formation of autoassociative memory in networks with theta/gamma oscillations: Role of fast NMDA channels. *Learn Mem*, 1996, 3: 243–256
- 80 Jensen O, Lisman J E. An oscillatory short-term memory buffer model can account for data on the Sternberg task. *J Neurosci*, 1998, 18: 10688–10699
- 81 Manza P, Hau C L, Leung H C. Alpha power gates relevant information during working memory updating. *J Neurosci*, 2014, 34: 5998–6002
- 82 Gorgoraptis N, Catalao R F G, Bays P M, et al. Dynamic updating of working memory resources for visual objects. *J Neurosci*, 2011, 31: 8502–8511
- 83 Bays P M, Gorgoraptis N, Wee N, et al. Temporal dynamics of encoding, storage, and reallocation of visual working memory. *J Vision*, 2011, 11
- 84 Chun M M. Visual working memory as visual attention sustained internally over time. *Neuropsychologia*, 2011, 49: 1407–1409
- 85 Peters B, Kaiser J, Rahm B, et al. Activity in human visual and parietal cortex reveals object-based attention in working memory. *J Neurosci*, 2015, 35: 3360–3369
- 86 Shen M W, Xu H K, Zhang H H, et al. The working memory Ponzo illusion: Involuntary integration of visuospatial information stored in visual working memory. *Cognition*, 2015, 141: 26–35
- 87 Lewis-Peacock J A, Postle B R. Decoding the internal focus of attention. *Neuropsychologia*, 2012, 50: 470–478
- 88 Norman K A, Polyn S M, Detre G J, et al. Beyond mind-reading: Multi-voxel pattern analysis of fMRI data. *Trends Cogn Sci*, 2006, 10: 424–430
- 89 Harrison S A, Tong F. Decoding reveals the contents of visual working memory in early visual areas. *Nature*, 2009, 458: 632–635
- 90 Serences J T, Ester E F, Vogel E K, et al. Stimulus-specific delay activity in human primary visual cortex. *Psychol Sci*, 2009, 20: 207–214
- 91 Linden D E J, Oosterhof N N, Klein C, et al. Mapping brain activation and information during category-specific visual working memory. *J Neurophysiol*, 2012, 107: 628–639
- 92 Riggall A C, Postle B R. The relationship between working memory storage and elevated activity as measured with functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci*, 2012, 32: 12990–12998
- 93 Emrich S M, Riggall A C, LaRocque J J, et al. Distributed patterns of activity in sensory cortex reflect the precision of multiple items maintained in visual short-term memory. *J Neurosci*, 2013, 33: 6516–6523
- 94 Bettencourt K C, Xu Y. Decoding the content of visual short-term memory under distraction in occipital and parietal areas. *Nat Neurosci*, 2016, 19: 150–157
- 95 Tsuchiya N, Kawasaki H, Oya H, et al. Decoding face information in time, frequency and space from direct intracranial recordings of the human brain. *PLoS One*, 2008, 3
- 96 Lu Y, Wang C M, Chen C S, et al. Spatiotemporal neural pattern similarity supports episodic memory. *Curr Biol*, 2015, 25: 780–785

Role of neural oscillations in maintenance of human visual working memory representations

PAN YaLi^{1,2} & WANG Liang^{1,2,3}

¹ Key Laboratory of Mental Health, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

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

³ Center for Excellence in Brain Science and Intelligence Technology (CEBSIT), Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200031, China

Human visual system receives many cluttered stimuli simultaneously, but only a few of visual representations can be held in the mind to guide subsequent goal-oriented behaviors, which indicates the limited capacity of visual working memory. Meanwhile, the neural representations of visual stimuli can be noisy and hence the memory precision is varying. This review systematically illustrates the roles of neural oscillations in maintaining visual working memory and neural mechanisms underlying the capacity and precision. In the end, several potential directions of this field for future studies are discussed.

A large amount of researches demonstrates that during the maintenance of visual working memory representations, the theta band oscillations can facilitate the neural information communications between brain regions throughout a relative long distance, in order to achieve the top-down cognitive control; the alpha band oscillations, which was initially considered as an electrophysiological correlate of cortical idling, are now generally treated to reflect functional inhibition or non-engagement of a given brain regions, in order to gate neural information to the task-relevant regions; as for gamma band, the high frequency oscillation property make it suitable for the integration of multiple object features in the local neural network and hold the relevant representations. Therefore, theta and gamma band engage in the maintenance of working memory representations directly, while alpha oscillations serve in an indirect way of functional inhibition. In addition, the cross frequency coupling and neural synchronization enable the collaboration of different brain regions in the working memory network.

The contralateral delay activity (CDA) is widely acknowledged to be an online electrophysiological marker of working memory capacity. In addition, the alpha oscillations in irrelevant regions also have a strong correlation with individual capacity. Early studies that aimed to explore memory capacity limit introduce the slot model of working memory, which regards working memory as few fixed discrete slots and cannot be divided between items. However, more and more experiments that are designed to study memory precision come to conceptualize working memory as a limited resource that can be shared between different representations, and put forward the resource model of working memory. One of the major differences of these two models is the change of memory precision with memory load increasing, so the study of memory precision is conducive to figure out the working memory model. Although several behavioral studies have demonstrated that both capacity and precision are two distinct aspects of working memory, some electrophysiological researches propose that CDA and alpha band oscillations can also represent the memory precision. Therefore, more studies would be needed to explore the neural substrates of memory precision.

In addition to the passive maintenance of working memory representations, the active manipulation of memories, such as updating, is a potential direction of working memory studies, since it can give us a whole picture of how the memory resources are dynamically distributed among objects. Moreover, neural decoding of objects is also an important research perspective, which can directly manifest the storage of memory representations.

visual working memory, neural oscillations, memory maintenance, memory capacity, memory precision

doi: 10.1360/N972015-01244