

综述

连接视觉长时记忆与视觉工作记忆的认知及其神经机制

张引¹, 梁腾飞¹, 陈江涛¹, 叶超雄^{1,2}, 刘强^{1,*}¹辽宁师范大学脑与认知神经科学研究中心, 大连 116029; ²于韦斯屈莱大学心理学系, 于韦斯屈莱 40014, 芬兰

摘要: 视觉记忆系统主要由视觉长时记忆与视觉工作记忆组成, 是人类信息存储的重要方式。自从Baddeley提出工作记忆的多成分模型以来, 视觉工作记忆独立于长时记忆系统的观点一直占据着主导地位。然而, 新的理论证据则支持两者之间具有紧密联系。基于所存储的信息具有不同表征状态的三嵌套成分模型, 就把长时记忆与工作记忆纳入到一个统一的记忆系统中。一方面, 视觉长时记忆能够利用其持久存储的性质来支持工作记忆的运作; 另一方面, 来自神经影像的证据也表明两者涉及共同的神经机制, 并且整个视觉记忆系统呈现出从初级感觉皮层向前额叶皮层逐步递进的加工方式。同时, 本文也为二者关系的未来研究提供展望。

关键词: 视觉长时记忆; 视觉工作记忆; 内侧颞叶; 注意焦点**中图分类号:** R338.64

The underlying mechanism for the connection between visual long-term memory and visual working memory

ZHANG Yin¹, LIANG Teng-Fei¹, CHEN Jiang-Tao¹, YE Chao-Xiong^{1,2}, LIU Qiang^{1,*}¹Research Center of Brain and Cognitive Neuroscience, Liaoning Normal University, Dalian 116029, China; ²Department of Psychology, University of Jyväskylä, Jyväskylä 40014, Finland

Abstract: Visual memory, mainly composed of visual long-term memory (VLTm) and visual working memory (VWM), is an important mechanism of human information storage. Since Baddeley proposed the multicomponent working memory model, the idea that VWM is independent of the VLTm system has been widely accepted. However, the new theoretical evidence suggested a close connection between VLTm and VWM. For instance, the three embedded components model describes the VLTm and VWM in the same framework, which suggests that VWM is only a distinct state of VLTm. On the one hand, the operating function of VWM is supported by the persistence of VLTm. On the other hand, the evidence from neuroimaging studies shows that VWM and VLTm tasks activate some same brain areas. In addition, the whole visual memory system shows a trend of processing from early visual cortex to prefrontal cortex. The present article not only reviews the current studies about the relationship between VLTm and VWM but also gives some forecasts for future studies.

Key words: visual long-term memory; visual working memory; medial temporal lobe; the focus of attention

人类接收大部分信息均通过视觉通道进入大脑进行加工。以驾驶汽车为例, 个体必须观察行人和道路上的交通指示信号来判断如何驾驶, 由于这些视觉刺激时刻在发生改变, 个体需要一个能够对这些视觉信息进行存储, 加工以及刷新的实时工作平

台, 这个视觉信息的实时分析平台被称为视觉工作记忆 (visual working memory, VWM) 系统。但如果这条马路是你经常行驶的路段, 由于你已经具备了对于这个路段足够熟悉的经验, 你可以从大脑中直接提取与交通线标志相关的视觉信息, 从而减少当

Received 2018-05-16 Accepted 2018-10-08

Research from the corresponding author's laboratory was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31571123).

*Corresponding author. Tel: +86-411-82159733; E-mail: lq780614@163.com

前驾驶任务的工作负荷，而这个能够长期存储任务相关视觉信息的平台被称为视觉长时记忆 (visual long-term memory, VLTm) 系统。这种 VLTm 系统与个体通过阅读书籍获取知识并将其存储于大脑的长时记忆系统不同，虽然阅读书籍也要通过视觉通路进行加工，但信息进入大脑被转换为语义信息进行存储，这类信息不再属于视觉表征。研究者把通过视觉通路进入大脑，并无需再次转化，存储阶段与编码阶段保持一致的表征信息定义为视觉表征，而本文中的 VWM 系统与 VLTm 系统均是指专门对视觉表征进行存储的系统^[1]。

目前针对视觉认知的研究已经具备高度精细的方法对个体的视觉功能进行评估，为视觉记忆的研究提供了牢固的基础和多种研究手段，相对而言对于其他种类 (例如听觉、触觉) 的记忆研究手段则有待进一步优化。研究者根据 Atkinson 和 Shffrin^[2,3] 三阶段模型按照视觉信息所存储的时间把视觉记忆分为三个子系统：视觉瞬时记忆，VWM 和 VLTm。VLTm 的显著特点是容量无限，个体能够记住从童年时期形成的成千上万的场景和客体表征，其表征是高度结构化的，并且由单个项目的表征到高层次的视觉概念表征等多层次的表征结构构成^[4]。不同于 VLTm 存储容量接近无限的特点，个体的 VWM 的平均存储容量只有 3~4 个单位^[5]。此外，VWM 容量存在显著的个体差异，而且其容量和个体的流体智力存在显著正相关^[6]。因此，理解 VLTm 和 VWM 间的关系十分重要。VWM 与 VLTm 不仅在容量上存在差异，对表征的加工时间以及表征稳定性也不同。相对于 VLTm 的加工，VWM 加工时间更快，但表征更不稳定，在没有不断刷新记忆的前提下，VWM 表征会随着存储时间的延长而逐步衰退。此外，在神经机制方面，VWM 表征的维持机制被认为是持续性的神经放电 (neural firing)，而 VLTm 表征的维持则来自神经突触的改变。

本文通过对 VWM 与 VLTm 关系的系统梳理，首先阐述 VWM 与 VLTm 表征的差别。其次在介绍不同理论模型的基础上讨论 VWM 与 VLTm 两者到底属于分离独立的加工系统，还是连续统一的整体。最后结合脑成像研究对二者关系的证据提出本文的总结与对未来研究的展望。

1 视觉记忆存储机制

大量研究表明，视觉记忆的能力不仅取决于记

忆数目还取决于被表征项目的精度。而 VWM 和 VLTm 系统对视觉表征存储的容量与精度关系均存在差异。下面就从记忆容量与精度两方面分别讨论 VWM 与 VLTm 的记忆存储单元机制。

1.1 VWM容量与精度

VWM 容量与精度的关系是一直被争论的话题，Luck 和 Vogel^[5] 认为，VWM 中存储的内容同时包含记忆数量和记忆精度这两个不同的维度。他们使用单一特征和捆绑特征等不同记忆材料的变化觉察任务，发现个体在记忆 3~4 项的正确率很高，一旦超过 4 项，记忆正确率急剧下降。因此推测 VWM 拥有 3~4 的固定单位容量。但变化觉察任务却无法分辨被保持项目的记忆精度。例如，探测项 (蓝色) 和记忆项 (红色) 颜色差距很大，个体只需要维持分辨率较低的表征即可做出正确反应；若探测项 (深蓝) 和记忆项 (浅蓝) 颜色差距很小，个体必须维持分辨率足够高的表征才能做出正确反应。为弥补变化觉察范式无法测得表征精度的缺陷，Zhang 和 Luck^[7] 的研究中采用回忆报告范式，独立检测出个体记忆容量和表征精度。实验流程如下 (图 1)：首先呈现记忆项目，之后记忆项目消失，中间间隔一段时间的空屏，接着出现探测界面。探测项目的位置会出现方框，被试的任务是回忆方框位置的颜色，并在 360° 的颜色环上点击选择相应的颜色。在被试回忆的过程中有两种可能，一种是方框位置的项目进入了 VWM，那么被试点击的范围会落在探测项目颜色值的周围，接近目标颜色。另外一种是没有表征编码，那么被试并不知道探测项目的颜色，就会在颜色环上随机选择。根据这一假设，可以通过函数拟合个体的反应数据，得到两个独立的参数，一个是猜测率，表示被试没有记住完全随机选择的成分，猜测率的值越大代表未记住的项目越多。另外一个记忆分布的方差，它的倒数反应记忆的精度。研究显示，在色块数量为 1~3 项时记忆精度随着项目数量的增加而下降，但在超过 3 项时精度不再发生变化；猜测率在色块数量为 1~3 项时保持不变，但在超过 3 项时猜测率随着项目数的增多显著提升。因此，他们的研究支持了被试完成 VWM 任务的业绩的确由记忆表征数量和表征精度两方面共同决定。

虽然表征数量和表征精度是视觉表征的两个不同的维度，但由于个体的 VWM 资源十分有限，所以 VWM 表征数量和精度存在着一种权衡关系，随

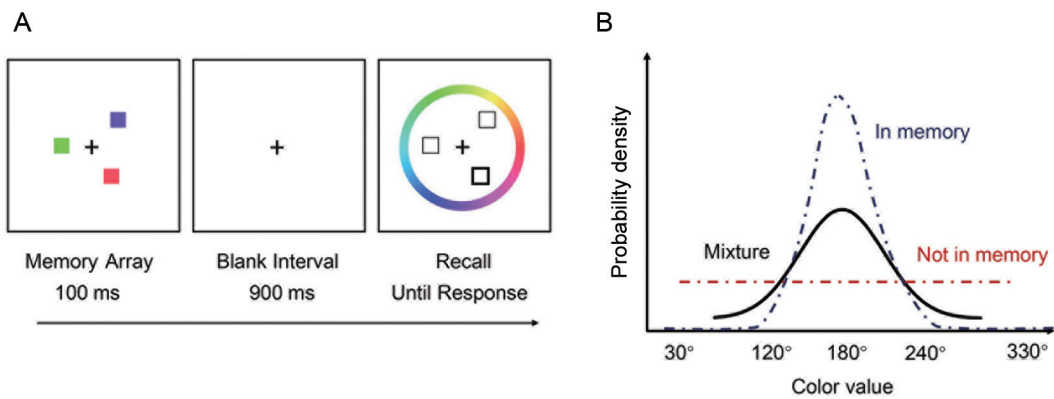


图 1. 颜色回忆报告实验流程和混合模型的数据结果

Fig. 1. Color recall task and mixture model of performance. *A*: Color recall task. *B*: Mixture model of performance, showing the probability of reporting each color in a sample color at 180°. When the probed item is in memory, the reported color would near the original color (blue dotted line). When the probed item is not in memory, the observer is equally likely to report any color value (red dotted line). Data comprise a mixture of these two trial types (black solid line)^[7].

随着记忆项目的增加, 个体表征每个项目的精度降低, 这种权衡关系已经获得了大量研究的支持^[8-13]。然而, 对于记忆相同数量的项目, 个体是否依然能根据任务要求自上而下改变数量和精度的权衡关系则成为了 VWM 表征数量与精度关系的研究热点。有研究者认为, 记忆数量和记忆精度的权衡关系是固定的, 并取决于记忆刺激的数量^[14]; 也有研究者认为, 个体可以根据任务要求自愿地改变记忆数量和记忆精度的权衡关系^[15]。最近, Ye 等人^[13]对 VWM 的资源分配提出了一个两阶段模型, 对以往矛盾的研究进行了解释。由于个体的记忆数量和精度是由 VWM 资源分配的结果所决定的, 所以个体是否能够自上而下改变数量和精度的权衡关系取决于个体是否能够自上而下地分配 VWM 资源。两阶段模型认为, 在记忆巩固加工中, 个体对于 VWM 资源分配共存在两个不同阶段, 在第一阶段, 个体只能自下而上地对刺激进行记忆巩固, 并将 VWM 资源分配到尽可能多的目标中。而当个体完成了对这些目标刺激的早期资源分配后, 资源分配将进入第二阶段, 此时个体可以自上而下重新对资源进行分配, 通过将更多资源分配到同一个项目中, 进一步提高了目标刺激的记忆精度。从而使得个体能够自上而下改变记忆数量和精度的权衡关系。综上, 当记忆项目数较少的时候, 每个视觉表征都获得较高的记忆精度, 而记忆容量和精度的权衡问题实际上是记忆资源的分配问题, 资源分配共存在两个不同阶段。而关于 VWM 记忆资源存储单位, 目前共有“插槽模型”^[5], “灵活资源模型”^[16], “插

槽 + 平均模型”^[7]这三种模型假设对其进行解释, He 等人^[17]详细介绍了三种模型假设的区别, 因此本文不再赘述。

1.2 VLTm 容量与精度

早期研究认为, VLTm 的容量没有明显限制, 但存储于其中的视觉表征精度较低^[18, 19]。Standing^[18]最早支持此观点, 他们要求被试对 10 000 张彩色场景图片进行分类记忆, 其记忆正确率能够达到 83%。但这些记忆图片和非记忆图片差异较大, 因此 Standing 推测被试采取的记忆策略是仅进行“要点记忆”, 而忽略细节部分。变化盲视 (change blindness, 探测图片和记忆图片之间加入短暂的屏蔽, 尽管探测图片相比记忆图片发生了较大的改变, 但个体却无法觉察到这种变化) 被认为是支持要点记忆的证据^[20, 21]。然而, 近期研究显示, VLTm 并未丢失细节信息^[22, 23]。当研究者提供的记忆图片和探测图片差异较大, 个体会更倾向采取“要点记忆”的方式, 但如果记忆图片与探测图片差异较小, 被试就会加工更多细节信息进入 VLTm^[23]。即个体可以根据任务要求自上而下对存储在 VLTm 表征的精度进行调节。

支持 VLTm 表征具有相当的精度并与 VWM 表征精度相等的证据来自 Brady 等人^[24]的研究。他们采用回忆报告范式, 记忆材料为现实物体 (沙发, 蜡烛, 气球等), 被试分别完成三种条件的任务: 知觉任务, VWM 任务, VLTm 任务。在知觉任务中, 同时出现两个物体, 被试需要把两个物体的颜色调节成一致; VWM 任务先呈现 3 个物体, 1 000 ms

间隔之后随机出现一个物体，被试回忆报告它的颜色；VLTM任务中每个物体以间隔1 000 ms的时间逐个呈现，连续呈现180个物体之后，被试逐个回忆报告他们的颜色。结果显示，知觉条件下的精度最高，猜测率最低，VLTM和VWM相比，前者的猜测率远高于VWM，但精度与VWM无差异。因此Brady等人推测，信息从VWM进入VLTM的精度已经稳定，VLTM对精度的保持完好，记忆精度的决定因素可能是来自于提取过程中记忆表征所受的干扰程度。但Brady等人研究中存在的问题是，他们只测试了物体颜色这一单一属性，既然物体的颜色属性可以维持较好的精度，物体整体表征精度是否也会维持较高标准？Schurgin等人^[25]通过对整体表征精度进行考察，对此问题进行了解答。具体实验过程如下：屏幕出现四个方框，其中两个方框中出现视觉刺激（现实生活中的物体），这两个物体一个是VWM项目，一个是VLTM项目，刺激消失出现掩蔽，掩蔽消失后是探测界面，探测界面出现两个物体，一个是VWM项目，一个是未出现过的全新物体，被试需要完成一个二项迫选任务，判断哪个是出现过的。在所有的试次结束之后，被试面临一个VLTM的任务，之前出现过的VLTM项目会伴随一个新项目出现，被试的任务是判断哪一个出现过的。这样VLTM和VWM的任务除了保持时间不同，其他完全相同，结果显示，VLTM任务的正确率显著低于VWM任务。实验二和实验一大致相同，只是把记忆项目打上不同程度的像素点作为干扰，增加了不同干扰程度的条件。结果显示，在VWM的任务中，干扰并不起作用，但是在VLTM的任务中，随着干扰程度变大，被试的正确率变低。实验结果说明VLTM表征更容易被干扰，并不像VWM那样稳定。Schurgin等人推测VWM和VLTM的差异主要源于两者在日常任务起作用的机制不同。VWM和VLTM分别为不同的高级加工进行服务。VLTM在现实生活中常被用于与丰富变化的客体进行比较，不稳定的表征更有利于不同表征之间的比较与整合，这也构成了想象思维的基础^[26]。而VWM则是需要用于对于实时信息的短暂存储和分析，因为唯有保持表征稳定才能确保后续加工的顺利进行。因此VLTM与VWM存储的表征并不相同。值得注意的是，虽然Schurgin等人^[25]认为VLTM表征相比VWM表征更不稳定，但却无法排除其本身能够保持较高精度这一假设，因此，

关于VLTM表征精度的问题还需进一步研究探讨。

2 VLTM与VWM的关系：独立还是统一？

VLTM与VWM的关系一直是存在争议的问题。一种极端观点认为，VWM是完全独立于VLTM的存在，VWM类似于计算机内存，用于当前较少一部分信息的存储加工，但是读取与刷新速度非常快，新存储进入的内容会对旧的内容进行覆盖；而VLTM则类似于计算机硬盘，存储空间非常大，巩固进入VLTM的内容能长时存储，不会出现记忆覆盖的问题，但读取信息更加缓慢，其存储表征的格式也不同于在VWM中存储表征的格式^[2, 27]。另一种极端观点认为，VLTM与VWM是完全连续统一的整体，两者具有完全相同的表征格式^[28]。而多数理论在这两种之间，认为VLTM与VWM有一定的联系，但VWM相对VLTM而言也具有特殊性。下面在不同模型的基础上，对VLTM与VWM的关系进行梳理和归纳。

2.1 分离独立理论

在早期的记忆研究中，Atkinson和Shiffrin^[2, 3]首先把记忆分为感觉记忆、短时记忆和长时记忆。随后研究者提出工作记忆的概念，相对于短时记忆仅具有被动地维持功能而言，工作记忆提供了可操作的加工平台，个体能够根据任务需要对工作记忆表征进行控制和更新。其中，传播最广泛的相关理论是Baddeley和Hitch在1974年^[29]提出的工作记忆系统模型。他们认为工作记忆分为中枢执行系统、语音环、视空间画板三个子系统，但后来研究发现语音环和视空间画板之间会相互影响，所以在2000年的时候提出了情景缓冲器来解释这些争论^[30, 31]。Baddeley模型中的视空间画板实际上就是本文中的VWM，随后根据Baddeley模型展开的研究大多支持VWM与VLTM是分离的系统。

分离独立的理论认为视觉的形成依赖于结构化的表征，例如颜色，形状，位置等特征的结合，尤其是在大量VWM研究中所采用的变化觉察范式中，被试需要判断探测阵列中的项目相对于记忆阵列而言是否发生变化。而这样的任务仅依靠记忆独立的项目表征是难以完成的，被试需要记忆项目的位置属性，以及整体布局才能完成最终的判断。因此分离独立理论认为在变化觉察等VWM任务中仅依靠激活VLTM表征是难以完成任务的，VWM系统必须作为一个独立存在的系统才能完成复杂的操

作过程。而连续统一理论认为 VWM 不是独立的, 只是 VLTM 的激活, 而之所以能被更新和操纵是由于注意的作用。但分离独立理论忽略了注意在完成任务中的作用。记忆表征之所以能够进行操作更新, 和注意的参与是分不开的。因此分离模型认为 VWM 需要完成复杂操作而必须独立存在的假设是不充分的。另外, 虽然有脑成像研究显示, 位于后顶叶 (posterior parietal cortex, PPC) 的顶内沟 (intraparietal sulcus, IPS) 区域的激活敏感于 VWM 的项目数量^[32-34], 但也有研究显示对 IPS 施加抑制能够干扰 VWM 任务和视知觉的注意加工^[35], 因此, IPS 区域同时和注意高度相关。也就是说 VWM 相关的脑区和视知觉注意相关的脑区有相当重合的部分, 那么 VWM 相对于 VLTM 是独立存在, 还是 VWM 与 VLTM 连续统一, 其表征被内部注意操控来完成的任务, 是具有争议的问题。

2.2 连续统一理论

近期一些理论认为长时记忆和工作记忆是同一个记忆系统, 工作记忆只是长时记忆一种特殊的表现形式^[36-38]。支持这一观点的理论模型主要有双层次模型和三嵌套模型 (图 2)。

双层次长时记忆模型认为个体的记忆共有 2 个不同的功能成分: VLTM 的激活区 (负责存储用于直接回忆的刺激) 和注意聚焦参与的快捷加工通道 (负责存储将要用于当前认知加工的刺激)。在双层次模型基础上发展而来的三嵌套模型认为, 个体的

记忆系统分为三个部分, 注意焦点 (the focus of attention)、直接存取区 (the region of direct access) 和长时记忆激活部分 (the activated part of long-term memory)^[39]。长时记忆是一个庞大的信息表征网络, 其中只有某些与当下认知活动相关的项目处于激活状态。这些处于激活状态项目的一部分表征处于直接存取区中, 而在直接存取区中, 注意焦点选择一个项目进行加工。而前人研究中对于工作记忆和长时记忆一分为二的划分可能来自注意焦点的作用^[40]。

继三嵌套模型后, 更多研究者对分离模型提出质疑, 并认为长时记忆和工作记忆的关系在时间尺度上是连贯统一的。例如, 分层系统理论认为, 早期关于工作记忆的模型大多聚焦于编码和提取时刻的大脑活动, 但是在人类的实际活动中, 信息的存储保持和提取更多是连贯的过程。大脑皮层功能具有多样性, 从对快速移动的物体的连续追踪, 到解析上下文的关系, 再到跨多个段落的信息整合, 一系列的认知活动都是将新信息与已有信息进行主动整合的过程。因此, 记忆不是固定在若干特定脑区的活动, 而是整个大脑皮层在不同时间尺度上开展的信息处理活动^[41]。

采用单细胞记录、电生理学、脑成像等技术手段开展的一些研究也提供了在不同的时间尺度上大脑皮层对信息的处理分层次进行的证据^[42-44]。Murray 等人^[43]利用单细胞记录的手段探索了同一区域内的静息态大脑信号在不同时刻的相似程度 (自相

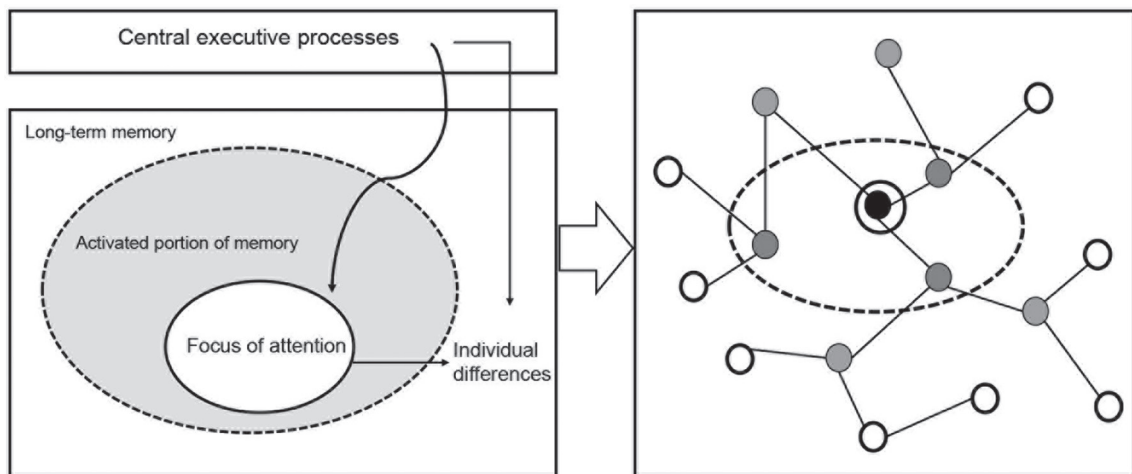


图 2. 双层次工作记忆模型^[36]与三嵌套模型^[39]

Fig. 2. Embedded-process model^[36] and three-embedded-components model^[39]. Nodes and lines in right panel represent a network of long-term memory representations, some of which are activated (black and gray nodes). A subset of these items is held in the region of direct access (dotted line oval). Within the region of direct access, one item is selected for processing by the focus of attention (solid circle).

关)。他们采用单细胞记录仪分别在恒河猴的七个脑区插入记录电极。这七个脑区的选择是根据以往研究的结论来确定的,原因是这些区域是在解剖意义上具有由低到高的层次结构^[45,46]。七个脑区包括顶叶联合区和前额叶皮层在内的五个脑区构成的视觉-前额叶的层次结构:视皮层的内侧颞叶(MT)、顶叶联合区的外侧顶内沟(LIP)、外侧前额叶(LPFC)、眶额皮层(OFC)、前扣带区域(ACC),以及两个视觉系统以外的初级躯体感觉皮层(S1)和次级躯体感觉皮层(S2)。分析的时间段取自认知任务的注视阶段,即无任务状态的基线神经活动。实验以时间接受窗口(temporal receptive window, TRW)作为因变量指标,其定义是在线加工过程中先前的信息能够影响新进入信息的时间窗。有些脑区的TRW较短(几十至几百毫秒),有些稍长(几秒甚至数十秒到数百秒)。结果显示每个实验组的TRW和皮层区域尺度显著正相关。感觉区域的TRW较短,外侧前额叶的TRW居中,而前额区的TRW最长。因此他们推测,在灵长类动物的大脑,一个脑区的TRW与该脑区自身的神经动态具有共变关系。自身神经动力性越快的脑区积累信息需要的TRW越短,而自身的神经动力性越慢的脑区积累信息需要的TRW越长。综上所述,越来越多的证据表明长时记忆与工作记忆并不完全独立,后续的高级加工过程会对初级加工过程造成影响,因此二者很可能是连续统一的系统。

3 VLTm对VWM的影响

既然VLTm与VWM有紧密的联系,那么存储于VLTm的视觉表征会对当前VWM的加工过程产生何种影响?内隐和外显的VLTm表征对VWM的影响是否一致?下面分别论述VLTm对VWM的促进作用以及这种促进可能的产生机制。

3.1 VLTm促进VWM加工

早期研究并未发现VLTm表征对VWM任务会产生影响。但近期研究采用更精细的因变量指标发现,VLTm表征对VWM具有促进作用。例如:早期Olson等人^[47]对比了重复出现和新颖的几何图案的变化觉察任务的成绩,来考察内隐形成的VLTm是否会提高当下VWM的成绩。实验流程是首先呈现3、5、7个项目的记忆阵列,被试对客体和位置进行记忆。间隔一段时间之后是探测界面,被试判断是否有客体或者位置发生了改变。结果显

示,重复呈现的阵列形成了VLTm(实验结束后被试完成对重复阵列与新异阵列的两项迫选任务,对于重复阵列的击中率达到78%),但对重复图形的VWM成绩并不比新异图形高。该结果说明内隐形成的VLTm并不会影响VWM的成绩。那么外显形成的VLTm是否会促进当下VWM的任务? Bao等人^[48]对此问题进行了探讨。他们的任务和Olson等人^[47]类似,同样采用变化觉察范式。在内隐记忆任务中,被试完成记忆6个项目的变化觉察任务,这6个项目从8个固定形状和颜色搭配的图形中随机选取(任务结束后被试能够对这些项目进行再认)。外显记忆任务不同于内隐记忆任务。外显记忆任务下要求被试提前记忆这8个形状,随后完成一个辨别任务,当被试能全部记住之后再完成VWM的变化觉察任务。结果显示,外显条件下的VWM容量K值显著大于内隐条件,说明VLTm是对当下VWM具有促进作用。他们认为这种促进可能和VLTm的激活程度有关。在Olson等人^[47]的研究中,VLTm激活水平较低,所以并未发现对当下VWM任务有促进作用。而在Bao等人^[48]的研究中,外显的VLTm诱发较高的激活水平,因此促进了VWM的加工。

由于VWM包括精度和容量两个方面,一个值得考虑的问题是VLTm对VWM的促进作用主要是发生在记忆精度方面还是记忆容量方面,以及如果VLTm与VWM之间有相似的记忆表征,VLTm是否会对当下的VWM产生干扰。

Oberauer等人^[49]随后具体探讨了VLTm对VWM的哪些方面产生了促进作用,以及在颜色特征发生错误匹配的情况下,VLTm是否会对VWM发生干扰。实验采用回忆报告范式,首先让被试记忆120个带颜色的物体,反复记忆确保进入VLTm。接下来被试完成VWM任务,记忆三个物体,随后探测物体的颜色。这三个物体中有一个是VLTm中从未出现过的全新的物体(new),有一个是VLTm中曾经出现(old match),有一个是VLTm里曾经出现过但被赋予一个新的颜色(mismatch)。结果显示三种条件精度没有差异。猜测率上,old match猜测率最低,mismatch和new的猜测率没有差异。他们的研究表明,VLTm具体提高了能够在VWM中存储的项目的个数。需要指出的是,他们并没有发现无关的VLTm对VWM表征的提取加工产生干扰。他们认为在VLTm和VWM间存在一个信息流的关卡。如

果 VLTm 和 VWM 里的信息出现错误匹配, 记忆系统会有一个特殊的关卡避免 VLTm 对 VWM 产生干扰。然而一旦 VLTm 的表征对当下 VWM 任务有利, 关卡便会开启, 帮助促进 VWM 任务的完成。

以上研究均表明 VLTm 对 VWM 具有促进作用, 然而, 已经进入 VLTm 的表征在当下的 VWM 任务中是否会促进 VWM 容量的提升依然存在争议。Fukuda 和 Woodman^[26] 的研究间接否认了这一点。他们的实验目的是探测 VLTm 的提取是否必须经过 VWM 的缓存平台, 被试需要完成常规 VWM 任务和 VLTm 提取任务两种任务, 同时记录被试的行为和脑电数据。研究的基本逻辑是: 如果 VLTm 表征信息的提取必须经过 VWM 的平台, 那么 VLTm 表征进入 VWM 的记忆容量应该与知觉表征进入 VWM 的记忆容量相同, 即 VWM 系统对知觉表征和 VLTm 表征的容量限制相同。该研究结果显示, 个体从 VLTm 中提取信息完成 VWM 的回忆任务时, 产生了类似于个体将新信息编码进入 VWM 时的神经生理学活动模式。此研究说明, VLTm 的回忆必须通过 VWM 这个缓冲平台, 并且具有和知觉进入 VWM 相同的容量限制。这意味着, 已经进入 VLTm 的表征并不会促进当下 VWM 任务容量的提升。然而, Fukuda 和 Woodman^[26] 研究的问题是记忆负荷的调控, 采用的是固定色块的空间排布。一旦颜色和排布位置固定, 个体可能会把他们组合成一个整体进行加工。因此研究者提出 VLTm 信息提取至 VWM 的容量和知觉信息进入 VWM 的容量相同的推测可能来自资源的限制, 而非容量的限制。例如: 以“盒子”作为最小记忆单元, 如果 VLTm 信息进入 VWM 最多能够维持 5 个盒子, 而知觉信息进入 VWM 最多能维持 4 个盒子。五个盒子的固定排布使得个体不仅要记忆盒子本身的属性, 还要记忆盒子之间的关系, 导致维持难度增加, 提取失败概率增大。因此, Fukuda 和 Woodman^[26] 的研究并不能否定已经存在的 VLTm 表征会促进 VWM 容量提升。此外, 在注意研究领域已经被广泛证实 VLTm 对注意有积极的引导作用^[50]。因此, VLTm 对 VWM 的促进作用很可能来自相同的机制, 即在 VWM 阶段某个已经存在于 VLTm 的表征获得了更多的注意资源, 因此得到更充分的加工。

3.2 基于注意的影响机制

已有研究显示, VWM 与视觉注意尽管持有的功能不同, 却具有相同容量以及神经机制^[51], 并且

个体对 VWM 内部表征的关注会影响外部注意分配, 外部注意分配也会影响对 VWM 内部表征的存储^[52]。因此, 一些新兴理论认为, 视觉注意与 VWM 反映了一个共同的选择机制, 不同点在于该选择机制是对当前可见客体进行选择, 还是对以前的可见客体的表征进行操作^[53, 54]。由于 VLTm 对视觉注意选择具有引导作用^[50], 假如如上述观点, VWM 可以等同于指向内部记忆表征的视觉注意, 那么 VLTm 对 VWM 产生的促进作用很可能与视觉注意具有一致的认知机制。

VLTm 的存储通常被认为是离线的存储。而注意任务则被认为是在线的任务加工, 指的是在知觉表征始终存在的情况下, 个体对当下可以直接知觉到的表征进行操作(如视觉搜索、注意追踪)的任务。传统观点认为, VWM 与注意追踪等在线任务是分离的过程, 而近期一些研究认为进入视觉系统进行在线加工的表征与 VWM 表征相同, 只是由于前额叶自上而下的控制使二者处于不同的功能状态。例如, VWM 表征投射于视觉加工系统的神经元上, 而这部分表征与新进入视觉系统的表征不同。通过前额叶的自上而下控制, 避免 VWM 表征被额外信息所干扰。因此, 存储在视觉加工系统上的 VWM 表征成为了与在线加工具有不同功能的可以进行存储和提取的表征。鉴于此, 一些研究者认为, 关于 VWM 的研究方向应该从“视觉信息如何存储并在后来的认知加工中提取”更改为“在当下的认知活动中, 先前的信息如何改变后续的加工过程”^[41]。

Fuster 在 1997 年提出网络记忆模型^[55] (network memory model), 首先针对记忆表征与在线信息的处理是分离的这一观点提出质疑。他认为记忆系统是分层级的, 没有特定的记忆系统, 个体的记忆来自于神经网络的整合, 较高级别的脑区能够整合来自较低级别脑区的记忆。长时记忆与工作记忆也并非独立分离的系统, 记忆是统一的整体, 只有激活和未被激活的部分。激活的部分被认为是记忆系统中一个不稳定的子集, 来完成当前的在线任务。该假设也得到了脑影像研究的支持, 例如有研究显示知觉和记忆在视觉区域具有重叠部分, 此外, 参与 VLTm 的重要脑区内侧颞叶也同时参与知觉加工^[56, 57]。

另一些证据同样表明, 注意加工与存储信息的神经环路并非完全独立。已存储的信息对于注意内容的加工有一定的促进作用。例如, VLTm 的内容能够通过提前调节大脑皮层的状态, 使知觉信息得

到最优化的加工。在 Stokes 等人^[50]的研究中，让被试记忆一些带有线索的图片。线索可能出现在图片的左侧、右侧或者没有线索。实验分为几个训练轮次，在这些训练中，被试建立起较稳定的 VLTm 表征。第二天被试完成内隐的注意定向任务 (covert-orienting task)。在标准的注意定向任务中，有线索指示目标的位置，而在 Stokes 等人^[50]的研究中，之前记忆的图片被当作是线索，被试在探测界面判断目标的位置。行为结果显示相对于中性条件，目标进入 VLTm 条件的反应时更短，敏感性更高。脑电结果显示，记忆导向的注意和具有空间特异性的 alpha 波去同步化相关，记忆线索的对侧出现 alpha 去同步化。与脑电结果一致，fMRI 结果显示存储于 VLTm 中的位置线索不仅能够导致对侧纹外皮层的激活增大 (包括 V3a, V4)，还能够激活注意定向系统。因此他们认为，存储于个体 VLTm 中的信息可以为注意定向做好准备。

VLTm 对于注意具有积极的引导作用已经被大量研究所证实^[50, 58]。尽管 VWM 和注意的功能不同，注意任务的在线加工主要依赖于注意的指向性和集中性，而在视觉表征消失后更多依赖于 VWM 的维持功能。但二者类似的神经机制使一些研究者认为 VWM 只是视觉表象消失后个体注意的内部表征。虽然 VWM 与注意二者功能的不同必然导致 VLTm 对二者的影响不会完全相同，但 VWM 对于个体在认知加工中的重要作用也使探索 VLTm 对其具体影响变得尤为重要。

4 内侧颞叶同时参与VLTm与VWM加工

VWM 是否只是 VLTm 的激活部分？行为研究的结果指向 VLTm 对 VWM 的完成会产生影响，尤其会在特定的情况下促进 VWM 任务的完成^[49]。而脑成像研究的逻辑主要基于内侧颞叶在 VWM 任务中能否被激活。由于内侧颞叶已经被证实是形成和存储 VLTm 表征的脑区。如果内侧颞叶对 VWM 任务不产生作用，则说明 VWM 仅依靠顶枕叶皮层即可完成，其独立于 VLTm 系统单独存在；如果该区域在 VWM 任务中被激活，则说明 VWM 很可能是 VLTm 的激活部分。

早期对内侧颞叶受损患者的研究显示，内侧颞叶损伤患者无法完成 VLTm 的任务，但其感觉记忆和 VWM 任务并不受影响^[59, 60]，这些内侧颞叶 (包括海马体及邻近的内嗅皮层，边缘皮层，海马旁回

等区域) 损伤的患者可以把少量的无意义图形信息通过复述的方式维持几秒甚至几分钟。即内侧颞叶损伤患者在 10 s 以后对难以用语言编码的视觉材料的记忆能力产生严重损伤，但 10 s 以内的 VWM 能力几乎不受影响，针对猴子和大鼠等内侧颞叶部位受损动物^[61-63] 的研究也发现了相似的结果。因此，维持时间的延长很大程度上需要依赖 VLTm，而这些内侧颞叶损伤患者在时间延长上表现出记忆受损的现象真正反映的是 VLTm 的受损。这种随着时间延长记忆能力受损的情况也可能反映了另外一种 VWM 受损的假设。理由是：即使在 10 s 以内的记忆成绩不受损，但在记忆初始受损的那一刻，该时间段内的维持依然依赖于 VWM，因此，受损的正确率可能反映的是当下时刻 VWM 能力的损伤。

近期的脑成像研究显示，VWM 甚至视知觉任务激活内侧颞叶，尤其是邻近海马回的边缘皮层^[64, 56]。另外，对双侧内侧颞叶受损伤患者的研究显示，被试完成复杂信息的 VWM 能力严重下降，例如记忆面孔^[65-67]，地图信息^[68]，或者是物体关系^[69-71]等。内侧颞叶受损患者不仅无法完成 VLTm 任务，对较短时间间隔之后的回忆也很困难，因此，内侧颞叶受损对整个记忆系统均有影响。例如 Jeneson 等人^[27]的研究让内侧颞叶损伤患者和对应年龄的对照组完成颜色的变化觉察任务。色块数目可能为 1, 2, 3, 4, 6 项，记忆项目和探测项目之间间隔为 1, 3, 4, 8 s。结果显示间隔 1 s 时两组在任意记忆数目上均无差异。间隔 3 s，内侧颞叶受损患者在记忆 1, 2 项的成绩与对照组无差异，记忆数目为 3, 4, 6 等超出容量的成绩显著低于对照组。这说明 VLTm 在记忆负荷较大时参与 VWM 任务，即 VLTm 能够有利于控制 VWM 的需求 (较长的维持时间和较多的维持数目)。而一些针对正常被试的研究也发现同样的结论，当 VWM 的负载增加，内侧颞叶被激活，说明此时需要 VLTm 的参与加工。Axmacher 等^[72]的研究显示，被试在记忆四张面孔时，编码和维持阶段左侧海马区域均被激活，但记忆一张面孔时左侧海马区域却并未被激活。此外，对于新异场景的提取，四幅场景比两幅场景在左前海马和海马下托脑区的激活程度更大^[73]。在 VWM 的维持阶段，内嗅皮层和边缘皮层也存在相同的激活模式^[73]。这说明，VLTm 与 VWM 并非分离的系统，在记忆负荷增加的情况下，VLTm 表征参与当下的 VWM 任务。

5 小结与展望

本文针对 VLTM 与 VWM 的关系、相关的理论假设、加工机制的理论解释以及神经基础等方面进行了综述。尽管针对 VLTM 和 VWM 的研究一直是认知神经科学的热点问题，但二者之间的关系却仍需进一步研究。

首先，VLTM 与 VWM 的关系并不是完全分离的系统，VLTM 对 VWM 的影响呈现促进大于干扰的趋势，已经存在的 VLTM 表征会在特定的情况下促进 VWM 任务的完成，这种促进作用的产生很可能来自 VLTM 对当下 VWM 产生了自上而下的引导，类似于 VLTM 对注意的引导^[49, 26]。VWM 是 VLTM 表征的激活，而 VWM 之所以能够完成复杂的操作与更新，是由于注意对记忆表征的操纵。更有脑成像证据证明负责 VLTM 的脑区内侧颞叶在 VWM 任务中同样能够被激活^[74]。

其次，如果 VLTM 与 VWM 是连续统一系统，那么 VLTM 对 VWM 的影响为何会表现出促进大于干扰？原因在于 VWM 作为 VLTM 的激活状态是有选择性的，并不是在 VLTM 表征中随机激活，因此在注意的控制下，任务相关的客体或者特征能够被激活进入 VWM 的直接存储区域和注意焦点区域进行加工，而无关的表征继续处于等待激活状态。因此对于 VLTM 如何影响 VWM，一个合理的解释是：如果任务 / 刺激简单，个体会选择直接在 VWM 的操作空间进行加工。但如果任务复杂无法被复述，VLTM 的表征更稳定，那么即使存储时间较短，个体依然会选择激活 VLTM 的表征，有利于完成复杂操作^[49]。如果 VWM 的任务不需要 VLTM 协助完成，那么 VLTM 表征就不必参与当下加工过程。另外，一些研究显示内侧颞叶参与 VWM 甚至是知觉任务的加工，所以对内侧颞叶仅负责 VLTM 的加的观点提出了质疑，对于回答内侧颞叶在 VWM 中扮演的角色这一问题，上面已经论述，当 VWM 可以独立完成当前任务，被试可以不依赖 VLTM，所以该问题不是 VWM 是否需要内侧颞叶参与，而是 VWM 是否需要 VLTM 表征参与。因此，对于 VLTM 如何影响 VWM 这一问题，更准确的表达应该是已经进入大脑中的表征对当前任务有何影响，如上文所述，已经进入大脑中的表征在任务难度较高时会被用于促进当前任务的完成，而在任务难度较低时则不会被激活，对当前任务无影响。

第三，如果研究者们能够区分 VWM 表征和

VLTM 表征，或者能够预测哪些表征可以被激活进入 VWM 的直接存储区域，哪些表征是未激活状态，那么将有助于进一步探讨二者之间的相互作用。例如，被激活的 VWM 表征与未被激活的 VLTM 表征是否有所不同依然有待澄清。在视觉信息进入 VWM 的过程中，单个客体以绑定特征的方式进入，当这一客体得到编码后能够获得更好的后续记忆成绩。而该客体表征在 VWM 中的存储过程依赖背景和邻近个体的关系。但在 VLTM 中，客体表征的存储对背景依赖较少。而提取过程则不同于存储过程，VLTM 的提取相对于 VWM 可能更依赖背景信息。除了对背景信息依赖的不同，二者在神经机制等方面是否也有所不同，依然需要进行探讨。

参考文献

- 1 Luck SJ, Hollingworth A. *Visual Memory*. New York: Oxford University Press, 2008, 3–8.
- 2 Atkinson RC, Shiffrin RM. Human memory: a proposed system and its control processes. *Psychol Learn Motiv* 1968; 2: 89–195.
- 3 Atkinson RC, Shiffrin RM. The control of short-term memory. *Sci Am* 1971; 225 (2): 82–90.
- 4 Brady TF, Konkle T, Alvarez GA. A review of visual memory capacity: Beyond individual items and toward structured representations. *J Vis* 2011; 11(5): 4.
- 5 Luck SJ, Vogel EK. The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature* 1997; 390(6657): 279–281.
- 6 Fukuda K, Vogel E, Mayr U, Awh E. Quantity, not quality: the relationship between fluid intelligence and working memory capacity. *Psychon Bull Rev* 2010; 17(5): 673–679.
- 7 Zhang W, Luck SJ. Discrete fixed-resolution representations in visual working memory. *Nature* 2008; 453(7192): 233–235.
- 8 Anderson DE, Vogel EK, Awh E. Precision in visual working memory reaches a stable plateau when individual item limits are exceeded. *J Neurosci* 2011; 31(3): 1128–1138.
- 9 Barton B, Ester EF, Awh E. Discrete resource allocation in visual working memory. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2009; 35(5): 1359–1367.
- 10 Bays PM, Husain M. Dynamic shifts of limited working memory resources in human vision. *Science* 2008; 321(5890): 851–854.
- 11 Gorgoraptis N, Catalao RFG, Bays PM, Husain M. Dynamic updating of working memory resources for visual objects. *J Neurosci* 2011; 31(23): 8502–8511.
- 12 Wilken P, Ma WJ. A detection theory account of change

- detection. *J Vis* 2004; 4(12): 1120–1135.
- 13 Ye C, Hu Z, Li H, Ristaniemi T, Liu Q, Liu T. A two-phase model of resource allocation in visual working memory. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 2017; 43(10): 1557–1566.
- 14 Murray AM, Nobre AC, Astle DE, Stokes MG. Lacking control over the trade-off between quality and quantity in visual short-term memory. *PLoS One* 2012; 7(8): e41223.
- 15 Machizawa MG, Goh CC, 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(6): 554–559.
- 16 Bays PM, Catalao RFG, Husain M. The precision of visual working memory is set by allocation of a shared resource. *J Vis* 2009; 9(10): 1–11.
- 17 He X (何旭), Guo CY. Capacity and resource allocation of visual working memory. *Adv Psychol Sci (心理学进展)* 2013; 21(10): 1741–1748 (in Chinese with English abstract).
- 18 Standing L. Learning 10,000 pictures. *Q J Exp Psychol* 1973; 2(2): 207–222.
- 19 Standing L, Conezio J, Haber RN. Perception and memory for pictures: Single-trial learning of 2500 visual stimuli. *Psychon Sci* 1970; 19(2): 73–74.
- 20 Simons DJ, Rensink RA. Change blindness: past, present, future. *Trends Cogn Sci* 2005; 9(1): 16–20.
- 21 Rensink RA. To see or not to see: The need for attention to perceive changes in scenes. *Psychol Sci* 2010; 8(5): 368–373.
- 22 Brady TF, Konkle T, Alvarez GA, Oliva A. Visual long-term memory has a massive storage capacity for object details. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2008; 105(38): 14325–14329.
- 23 Hollingworth A, Hollingworth A. Constructing visual representations of natural scenes: the roles of short- and long-term visual memory. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2004; 30(3): 519–537.
- 24 Brady TF, Konkle T, Gill J, Oliva A, Alvarez GA. Visual long-term memory has the same limit on fidelity as visual working memory. *Psychol Sci* 2013; 24(6): 981–990.
- 25 Schurgin MW, Flombaum JI. Visual long-term memory has weaker fidelity than working memory. *Vis Cogn* 2015; 23(7): 859–862.
- 26 Fukuda K, Woodman GF. Visual working memory buffers information retrieved from visual long-term memory. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2017; 114(20): 5306–5311.
- 27 Jeneson A, Squire LR. Working memory, long-term memory, and medial temporal lobe function. *Learn Mem* 2012; 19(1): 15–25.
- 28 Brown GDA, Neath I, Chater N. A temporal ratio model of memory. *Psychol Rev* 2007; 114(3): 539–576.
- 29 Baddeley AD, Hitch G. Working memory. *Psychol Learn Motiv* 1974; 8: 47–89.
- 30 Logie RH, Della SS, Wynn V, Baddeley AD. Visual similarity effects in immediate verbal serial recall. *Q J Exp Psychol A* 2000; 53(3): 626–646.
- 31 Baddeley A. The episodic buffer: A new component of working memory? *Trends Cogn Sci* 2000; 4 (11): 417–423.
- 32 Kuo BC, Stokes MG, Nobre AC. Attention modulates maintenance of representations in visual short-term memory. *J Cogn Neurosci* 2012; 24(1): 51–60.
- 33 Vogel EK, Mccollough AW, Machizawa MG. Neural measures reveal individual differences in controlling access to working memory. *Nature* 2005; 438(7067): 500–503.
- 34 Xu Y, Chun MM. Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. *Nature* 2006; 440 (7080): 91–95.
- 35 Emrich SM, Johnson JS, Sutterer DW, Postle BR. Comparing the effects of 10-Hz repetitive TMS on tasks of visual stm and attention. *J Cognitive Neurosci* 2016; 29(2): 286–297.
- 36 Cowan N. *Attention and Memory: An Integrated Framework*. New York: Oxford University Press, 1997.
- 37 Farrell S. Temporal clustering and sequencing in short-term memory and episodic memory. *Psychol Rev* 2012; 119(2): 223–271.
- 38 Oberauer K, Bialkova S. Accessing information in working memory: can the focus of attention grasp two elements at the same time? *J Exp Psychol Gen* 2009; 138(1): 64–87.
- 39 Oberauer K. Access to information in working memory: exploring the focus of attention. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 2002; 28(3): 411–421.
- 40 Talmi D, Grady CL, Goshengottstein Y, Moscovitch M. Neuroimaging the serial position curve. A test of single-store versus dual-store models. *Psychol Sci* 2005; 16(9): 716–723.
- 41 Hasson U, Chen J, Honey CJ. Hierarchical process memory: memory as an integral component of information processing. *Trends Cogn Sci* 2015; 19(6): 304–313.
- 42 Honey CJ, Thesen T, Donner TH, Silbert LJ, Carlson CE, Devinsky O, Doyle WK, Rubin N, Heeger DJ, Hasson U. Slow cortical dynamics and the accumulation of information over long timescales. *Neuron* 2012; 76(2): 423–434.
- 43 Murray JD, Bernacchia A, Freedman DJ, Romo R, Wallis JD, Cai X, Padoaschioppa C, Pasternak T, Seo H, Lee D. A hierarchy of intrinsic timescales across primate cortex. *Nat Neurosci* 2014; 17(12): 1661–1663.
- 44 Stephens GJ, Honey CJ, Hasson U. A place for time: the spatiotemporal structure of neural dynamics during natural audition. *J Neurophysiol* 2013; 110(9): 2019–2026.
- 45 Felleman DJ, Essen DCV. Distributed hierarchical processing in primate visual cortex. *Cerebral Cortex* 1991; 1(1): 1–47.
- 46 Barbas H, Rempel-Clower N. Cortical structure predicts the pattern of corticocortical connections. *Cerebral Cortex* 1997; 7(7): 635–646.

- 47 Olson IR, Jiang Y. Visual short-term memory is not improved by training. *Mem Cognit* 2004; 32 (8): 1326–1332.
- 48 Bao XH (鲍旭辉), Ji M, Huang J, He LG, You XQ. The effects of activation levels of visual long-term memory on visual short-term memory. *Acta Psychol Sin (心理学报)* 2014; 46(8): 1086–1093 (in Chinese with English abstract).
- 49 Oberauer K, Awh E, Sutterer DW. The role of long-term memory in a test of visual working memory: proactive facilitation but no proactive interference. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 2016; 43(1): 1–22.
- 50 Stokes MG, Atherton K, Patai EZ, Nobre AC. Long-term memory prepares neural activity for perception. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2012; 109(6): 1838–1839.
- 51 Sreenivasan KK, Curtis CE, D'Esposito M. Revisiting the role of persistent neural activity during working memory. *Trends Cogn Sci* 2014; 18(2): 82–89.
- 52 Kiyonaga A, Egner T. Working memory as internal attention: toward an integrative account of internal and external selection processes. *Psychon Bull Rev* 2013; 20(2): 228–242.
- 53 Chun MM. Visual working memory as visual attention sustained internally over time. *Neuropsychologia* 2011; 49(6): 1407–1409.
- 54 Gazzaley A, Nobre AC. Top-down modulation: bridging selective attention and working memory. *Trends Cogn Sci* 2012; 16(2): 129–135.
- 55 Fuster JM. Network memory. *Trends Neurosci* 1997; 20(10): 451–459.
- 56 Graham KS, Barense MD, Lee ACH. Going beyond LTM in the MTL: A synthesis of neuropsychological and neuroimaging findings on the role of the medial temporal lobe in memory and perception. *Neuropsychologia* 2010; 48(4): 831–853.
- 57 Barense MD, Groen II, Lee AC, Yeung LK, Brady SM, Gregori M, Kapur N, Bussey TJ, Saksida LM, Henson RN. Intact memory for irrelevant information impairs perception in amnesia. *Neuron* 2012; 75(1): 157–167.
- 58 Rosen ML, Stern CE, Michalka SW, Devaney KJ, Somers DC. Cognitive control network contributions to memory-guided visual attention. *Cerebral Cortex* 2016; 26(5): 2059–2073.
- 59 Baddeley AD, Warrington EK. Amnesia and the distinction between long- and short-term memory 1. *J Verb Learn Verbal Behav* 1970; 9(2): 176–189.
- 60 Milner B. Disorders of learning and memory after temporal lobe lesions in man. *Clin Neurosurg* 1972; 19(19): 421–446.
- 61 Overman WH, Ormsby G, Mishkin M. Picture recognition vs. picture discrimination learning in monkeys with medial temporal removals. *Exp Brain Res* 1990; 79(1): 18–24.
- 62 Alvarez P, Zola-Morgan S, Squire LR. The animal model of human amnesia: long-term memory impaired and short-term memory intact. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1994; 91(12): 5637–5641.
- 63 Clark RE, West AN, Zola SM, Squire LR. Rats with lesions of the hippocampus are impaired on the delayed nonmatching-to-sample task. *Hippocampus* 2001; 11(2): 176–186.
- 64 Ranganath C, Blumenfeld RS. Doubts about double dissociations between short- and long-term memory. *Trends Cogn Sci* 2005; 9(8): 374–380.
- 65 Nichols EA, Kao YC, Verfaellie M, Gabrieli JD. Working memory and long-term memory for faces: Evidence from fMRI and global amnesia for involvement of the medial temporal lobes. *Hippocampus* 2006; 16(7): 604–616.
- 66 Olson I, Moore K, Stark M, Chatterjee A. Visual working memory is impaired when the medial temporal lobe is damaged. *J Cogn Neurosci* 2006; 18(7): 1087–1097.
- 67 Ezzyat Y, Olson IR. The medial temporal lobe and visual working memory: comparisons across tasks, delays, and visual similarity. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2008; 8(1): 32–40.
- 68 Hartley T, Bird CM, Chan D, Cipolotti L, Husain M, Varghakhadem F, Burgess N. The hippocampus is required for short-term topographical memory in humans. *Hippocampus* 2007; 17(1): 34–48.
- 69 Hannula DE, Tranel D, Cohen NJ. The long and the short of it: relational memory impairments in amnesia, even at short lags. *J Neurosci* 2006; 26(32): 8352–8359.
- 70 Lee ACH, Rudebeck SR. Investigating the interaction between spatial perception and working memory in the human medial temporal lobe. *J Cogn Neurosci* 2010; 22(12): 2823–2835.
- 71 Toepfer M, Markowitsch HJ, Gebhardt H, Beblo T, Thomas C, Gallhofer B, Driessen M, Sammer G. Hippocampal involvement in working memory encoding of changing locations: an fMRI study. *Brain Res* 2010; 1354(7): 91–99.
- 72 Axmacher N, Mormann F, Fernández G, Cohen MX, Elger CE, Fell J. Sustained neural activity patterns during working memory in the human medial temporal lobe. *J Neurosci* 2007; 27(29): 7807–7816.
- 73 Schon K, Quiroz YT, Hasselmo ME, Stern CE. Greater working memory load results in greater medial temporal activity at retrieval. *Cerebral Cortex* 2009; 19(11): 2561–2571.
- 74 Öztekini I, Davachi L, Mcelree B. Are representations in working memory distinct from representations in long-term memory? Neural evidence in support of a single store. *Psychol Sci* 2010; 21(8): 1123–1133.