

обзор литературы

Зрительная рабочая память: методы, исследования, теории

Игорь С. Уточкин

Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Россия

Мария А. Юревич

Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Россия

Мария Е. Булатова

Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Россия

Аннотация. В обзоре рассматриваются исследования зрительной подсистемы рабочей памяти (ЗРП), выполненные преимущественно в последние 15–20 лет. Дается описание методов исследования ЗРП с подробным разбором двух методов, направленных на измерение объема и точности ЗРП (раздел 2). Это наиболее распространенные в современной исследовательской практике методы обнаружения изменений и градуального отчета (в том числе модификация с использованием моделей смещения). Рассматриваются вопросы организации структурных единиц ЗРП при кодировании и хранении, в частности путем связывания независимых признаков и сжатия информации о нескольких объектах в форме статистической репрезентации ансамбля (раздел 3). Описываются теории, объясняющие природу ограничений ЗРП: структурные (ячеечные), ресурсные, их гибриды (теории «ячейки+ресурсы»), а также недавно сформулированная теория иерархического кодирования (раздел 4). Приводятся взгляды на механизмы забывания в ЗРП (раздел 5). Наконец, разбираются нейронные корреляты кодирования и хранения в ЗРП, а также обсуждаются нейрофизиологические модели ЗРП, построенные на вышеназванных теориях (раздел 6).

Контактная информация: Игорь С. Уточкин (автор-корреспондент), isutochkin@inbox.ru; 109316, Москва, Волгоградский пр-т, д. 46Б; Мария А. Юревич, yurevichm@yandex.ru; Мария Е. Булатова, bulatovamaria@yandex.ru.

Ключевые слова: рабочая память, зрительная рабочая память, объем рабочей памяти, репрезентации, структурные единицы, связывание признаков

© 2016 Игорь С. Уточкин, Мария А. Юревич, Мария Е. Булатова. Данная статья доступна по лицензии [Creative Commons “Attribution”](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) («Атрибуция») 4.0. всемирная, согласно которой возможно неограниченное распространение и воспроизведение этой статьи на любых носителях при условии указания авторов и ссылки на исходную публикацию статьи в данном журнале в соответствии с канонами научного цитирования.

Благодарности. Исследование поддержано грантом РФФИ №15-06-07514.

Статья поступила в редакцию 26 июля 2016 г. Принята в печать 27 сентября 2016 г.

1. Зрительная рабочая память в рамках общих представлений о рабочей памяти

Воспринимаемый нами мир наполнен объектами, с которыми происходит множество динамических событий и в отношении которых мы осуществляем определенные действия. Мы можем представить его как последовательность зрительных стимулов, которые

отображаются на рецепторных поверхностях органов чувств. Оперировать детальной и избыточной информацией, поступающей для анализа, и принимать на ее основе решения нам помогает *рабочая память* (далее — РП), представляющая собой систему, позволяющую удерживать ограниченный объем релевантной информации в активном и непосредственно доступном для анализа и управления действии состоянии. РП имеет важнейшее значение для функционирования всей когнитивной системы и системы управления

действиями. Ее характеристики (в первую очередь объемом) коррелируют с уровнем общего интеллекта, способностью к обучению и качеством восприятия информации при чтении (Baddeley, 1986). Этот вывод поддержан современными теоретическими представлениями о РП, трактующими ее как временное хранилище информации, принимающее участие в мышлении человека и являющееся связующим звеном между системами восприятия, долговременной памяти и действия (там же).

Понятие «рабочая память» было впервые предложено Дж. Миллером, Ю. Галантером и К. Прибрамом (Miller et al., 1960), а затем серьезно разработано А. Бэддели и Г. Хитчем (Baddeley, Hitch, 1974). Исследователи подчеркивали, что, в сравнении с кратковременной памятью, которая исполняет лишь функцию хранения информации, рабочая память является многокомпонентной системой, несущей функцию хранения и активной обработки поступающих стимулов, а также играющей функциональную роль в осуществлении когнитивных процессов, таких как мышление, понимание и научение.

Помимо активного характера обработки информации, по классической модели А. Бэддели и Г. Хитча, отличительной особенностью РП является ее внутреннее деление на три подчиненные системы¹: фонологическую петлю, или вербальную рабочую память (далее — ВРП), зрительную рабочую память (далее — ЗРП) и центральный управляющий блок. ВРП и ЗРП являются относительно независимыми хранилищами информации, с сильными связями внутри подсистем и более слабыми — между собой, с долговременной памятью и с восприятием. Тем не менее, в более поздних работах появилось представление о том, что и сама ЗРП не является монолитной подсистемой. Так, согласно ряду авторов (например, Smith et al., 1995), внутри ЗРП иногда выделяют подсистему, репрезентирующую пространственную компоновку сцены (пространственная ЗРП), а также подсистему, содержащую данные о наборе простых характеристик объекта (объектная ЗРП).

Исторически более ранними можно считать исследования ВРП, поскольку исследования кратковременной памяти в рамках двухкомпонентной модели проводились на вербальном материале, кодирование связывалось с языковыми и мыслительными функциями. Интерес к ЗРП возник после экспериментов М. Познера и Э. Коника (Posner, Konick, 1966), которые показали возможность удерживания воспоминания о местоположении точки на линии свыше 30 секунд, с последующим прерыванием при восприятии новой информации. Интерпретируя результаты, авторы предположили существование в ЗРП процесса внутреннего повторения, аналогичного повторению в ВРП.

В современной когнитивной психологии можно выделить несколько фокусов исследования, или подходов к изучению ЗРП, которые выводят на первый план либо роль внимания и волевого контроля

в функционировании ЗРП, либо моделирование и описание структур системы ЗРП (ячейки, ресурсы, иерархическая система), или же концентрируются на роли индивидуальных различий в функционировании отдельных компонентов ЗРП.

2. Методы изучения зрительной рабочей памяти

2.1. Особенности методов изучения ЗРП по сравнению с ВРП

Методология изучения вербальной кратковременной, а затем и рабочей памяти исторически сложилась раньше, чем аналогичная методология для изучения ЗРП. Традиционно она основана на последовательном предъявлении в определенном темпе зрительных и слуховых, как правило хорошо вербализуемых стимулов — букв, цифр, слов, бессмысленных слогов, — о которых испытуемый должен дать отчет спустя некоторое время после предъявления. Отчет дается либо в форме полного воспроизведения (recall), либо в форме частичного отчета (partial recall) о зондовом стимуле, который предъявляется в конце. От испытуемого требуется сообщить о наличии/отсутствии в запомненном наборе, о его позиции или других признаках. Одним из наиболее часто используемых в современной исследовательской и диагностической практике методом подобного рода является методика “n-back” (Kane et al., 2007). Задача испытуемого при тестировании этим методом состоит в том, чтобы отслеживать последовательно предъявляемые зрительно или на слух стимулы и определять, является ли текущий стимул повторением стимула, предъявленного на n позиций раньше (например, n = 1 означает, что испытуемый должен сравнивать текущий стимул с предыдущим). По тому, как меняется точность ответов в зависимости от позиции n, можно судить об ограничениях ВРП.

Однако методы, основанные на последовательном предъявлении, не получили столь широкого распространения в исследованиях ЗРП. Возможно, это связано с тем, что последовательный способ предъявления хорошо соотносится с вербальным кодированием в слуховой модальности и речевым отчетом, что свойственно скорее ВРП. Напротив, для ЗРП более естественным представляется скорее симультанное кодирование образа сцены — объектов и их пространственной компоновки. Более часто в экспериментах с ЗРП исследователи прибегают к использованию *одновременного предъявления*, при котором наблюдателю одновременно и, как правило, на очень непродолжительное время предъявляются все подлежащие запоминанию объекты, образующие сцену. Таким образом, наблюдателю необходимо запоминать сами объекты и их пространственное расположение. Это представляется более адекватным изучаемому предмету, поскольку не только использует более соответствующую зрительной модальности форму кодирования — симультанную и пространственную, — но и снижает возможность использования стратегий вербального

¹ В более позднем варианте своей модели А. Бэддели вводит четвертый блок — эпизодический буфер — интегрирующий информацию от ВРП, ЗРП и системы долговременной памяти (Baddeley, 2000).

кодирования в задачах на ЗРП. Предотвращение использования таких стратегий представляется важным, в противном случае результаты измерения собственно ЗРП будут искажены (например, оценка ее объема может оказаться преувеличенной).

Впрочем, проблема использования вербальных стратегий в задачах на ЗРП не всегда решается только одновременным и кратким предъявлением. Например, даже при предъявлении нескольких цветных объектов всего на 100 мс испытуемый может успеть про себя назвать цвета нескольких из них, сохранив эти названия в ВРП. Одним из способов минимизации вербального кодирования может быть использование трудно вербализуемых стимулов (например, сложных бессмысленных фигур). Однако более часто исследователи прибегают к использованию методического приема, известного под названием *артикуляторного подавления* (*articulatory suppression*). Испытуемого просят во время выполнения задачи на ЗРП произносить вслух одно и то же слово или бессмысленный слог или вести устный счет в темпе, навязанном экспериментатором. Предположительно, это делает невозможным мысленное проговаривание информации о зрительном стимуле. Опасностью использования артикуляторного подавления является то, что выполнение параллельной вербальной задачи является потенциально интерферирующей активностью, которая может ухудшать результаты теста на ЗРП. Однако в исследовании Э. Фогеля, Дж. Вудмана и С. Лака (Vogel et al., 2001) было показано, что использование артикуляторного подавления практически не влияет на результаты выполнения тестов, предположительно измеряющих ЗРП. Этот вывод также хорошо соотносится с классической моделью А. Бэддели и Г. Хитча (Baddeley, Hitch, 1974), утверждающей независимость зрительного и вербального блоков РП. Таким образом, артикуляторное подавление действительно может быть использовано в качестве методического приема для диссоциации ЗРП и ВРП в зрительных задачах.

2.2. Метод обнаружения изменений

Самым широко применяемым методом с одновременным предъявлением всех элементов зрительной сцены является методика *обнаружения изменений* (*change detection*), в современном виде впервые использованная в экспериментах С. Лака и Э. Фогеля (Luck, Vogel, 1997). Исследователи использовали вариант методики последовательного сравнения, первоначально разработанной У. Филлипсом (Phillips, 1974). В экспериментах С. Лака и Э. Фогеля, которые задали эталон методики обнаружения изменений, наблюдателю на короткое время (100 мс) предъявлялся набор, состоящий из 1–12 объектов (стимул-образец), после исчезновения которых наблюдателю требовалось в течение 900 мс удерживать информацию о наборе в памяти. По истечении этого времени набор предъявлялся повторно (стимул-тест) либо в неизменном виде, либо с изменением одного из объектов сцены (например, один из объектов мог менять цвет). Наблюдателю необходимо было ответить, произошло изменение или нет. При-

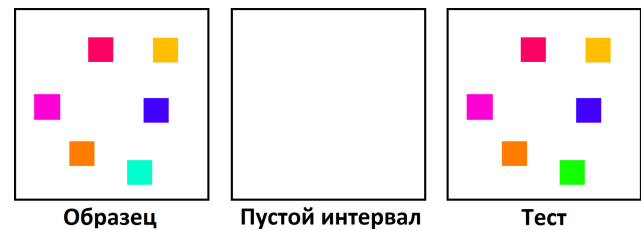


Рисунок 1. Общий вид временной последовательности событий (слева направо) в стандартной пробе методики обнаружения изменений

мер организации пробы в методике обнаружения изменений представлен на рисунке 1.

Основным показателем, на измерение которого направлен метод обнаружения изменений, является *объем* (*capacity*) ЗРП. С. Лак и Э. Фогель предложили следующий простой критерий для установления предельного объема ЗРП. До тех пор, пока увеличение количества предъявляемых на экране элементов не приводит к увеличению количества ошибок (то есть процент правильных ответов близок к 100 или, по крайней мере, не отличается от условия с одним единственным объектом), мы предполагаем, что все эти элементы попадают в ЗРП. Как только процент ошибок начинает увеличиваться, это значит, что предельный объем ЗРП достигнут, то есть какие-то элементы с определенной вероятностью не удерживаются в памяти. Позднее Н. Коуэн (Cowan, 2001) развил идею С. Лака и Э. Фогеля и предложил собственный показатель, который позволяет не просто установить единичное значение предельного объема ЗРП, но и оценить, сколько в действительности элементов в среднем оказывается в ЗРП при любом количестве предъявленных объектов. Данный показатель основан на идее, что вероятность попадания тестируемого элемента в ЗРП (а значит, и вероятность правильного ответа) является функцией, с одной стороны, максимального объема ЗРП, а с другой — количества предъявленных элементов: чем сильнее количество предъявленных элементов превышает объем ЗРП, тем ниже вероятность правильного ответа. Поскольку количество предъявляемых элементов известно, а процент правильных ответов может быть измерен в ходе эксперимента, то вычисление объема ЗРП становится тривиальной задачей. Н. Коуэн предлагает следующее уравнение, получившее название *формулы Коуэна*:

$$K = n \times (p(H) - p(FA)),$$

где K — максимальный объем ЗРП, n — количество предъявленных элементов, $p(H)$ — вероятность «попаданий» (то есть правильных ответов «да», когда изменение было), $p(FA)$ — вероятность «ложных» тревог (то есть ошибочных ответов «да», когда изменения не было). Из данной формулы очевидно, что чем выше количество попаданий и чем ниже количество ложных тревог, тем ближе оценка объема ЗРП к количеству предъявленных элементов.

2.3. Метод градуального отчета

Несмотря на широкое распространение, метод обнаружения изменений имеет некоторые ограничения.

В частности, критики данного метода обращают внимание на следующую проблему: поскольку классический метод требует сравнения двух сцен — до и после периода удержания материала в ЗРП, то на решение о наличии/отсутствии изменений влияет непредсказуемая комбинация двух процессов — припоминания, основанного на *общем впечатлении от сцены (gist)*, и припоминания каждого отдельного объекта. Это может влиять на достоверность оценки объема ЗРП на отдельные объекты (Wilken, Ma, 2004).

Эту проблему позволяет решить другой метод, получивший в литературе название «*градуального отчета*» (*continuous report*), являющийся в действительности вариантом классического психофизического метода подравнивания (*adjustment*), или средней ошибки (*mean error*). Эта методика впервые была применена в исследовании П. Уилкена и В.-Дж. Ма (Wilken, Ma, 2004). Предложенная ими задача построена следующим образом: наблюдателю на короткое время предъявляется набор объектов (образец), количество которых варьируется так же, как в экспериментах по методике обнаружения изменений. После пустого интервала, следующего за исчезновением образца, испытуемому предъявляется схематичное изображение исходной сцены (тест), где все объекты занимают свои места, однако отсутствует информация об их целевых признаках. Например, если испытуемый должен запомнить цвета объектов, то на тестовом экране ему показываются лишь бесцветные контурные изображения. Один из объектов (цель) выделяется специальным образом (например, жирным контуром), указывая, что признак именно этого объекта испытуемый должен восстановить по памяти. Например, в задаче припоминания цвета испытуемый должен установить по памяти цветовой оттенок целевого объекта, кликая курсором мышки на цветовой круг, предъявляемый специально в момент отчета (рисунок 2А). Статистическая мера разброса (стандартное отклонение, *SD*) оценок испытуемого относительно правильного ответа (например, истинного оттенка целевого круга) отражает степень *точности (precision)*, или *надежности (fidelity)* репрезентации данного объекта, хранимого в ЗРП.

Метод градуального отчета, в отличие от задачи обнаружения изменений, позволяет избежать влияния процесса припоминания, основанного на общем впечатлении от сцены, и оценивать исключительно память собственно на отдельные объекты. Стоит заметить, что в случае совместного использования в исследовательской практике эти два теста могут очень неплохо взаимно дополнять друг друга, поскольку измеряют две разные характеристики ЗРП — объем и точность.

2.4. Метод градуального отчета с моделью смещения

В дальнейшем В. Жань и С. Лак (Zhang, Luck, 2008), развивая метод градуального отчета, предложили альтернативный способ анализа полученных с его помощью данных, позволяющий разделять объем и точность ЗРП по распределению ответов. По мнению авторов, новый метод анализа является более корректным спо-

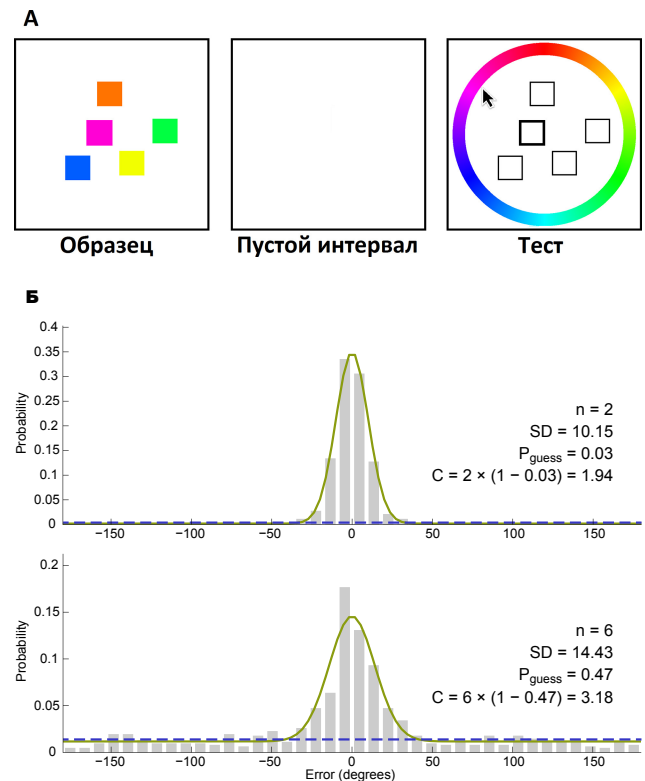


Рисунок 2. А) общий вид временной последовательности событий (слева направо) в стандартной пробе методики градуального отчета о цвете; Б) распределения ответов и основанные на них модели смещения для эксперимента с запоминанием двух (слева) и шести (справа) объектов (данные взяты из: Markov, Utocikin, 2016; графики плотности вероятностей и параметры модели получены с помощью Mem-Toolbox, Suchow et al., 2013)

собом оценки характеристик ЗРП, чем простой расчет стандартного отклонения ошибок, предложенный П. Уилкеном и В.-Дж. Ма (Wilken, Ma, 2004). Содержательная логика анализа основана на том, что испытуемый в ходе опыта по методу градуального отчета может демонстрировать два вида ошибок: 1) ошибку, связанную с не идеально точным хранением объекта, который все же присутствует в памяти, и 2) ошибку, связанную с попыткой дать отчет об объекте, который не был удержан в памяти. Эти два вида ошибок дают два качественно разных статистических распределения. Первый вид ошибки должен приводить к относительно компактной группировке ответов вокруг эталонного ответа. Например, если испытуемому был предъявлен объект красного цвета и он помнит этот цвет, то он будет выбирать ответ только среди оттенков красного, но не среди оттенков синего, зеленого или желтого. Таким образом, ответы данного вида формируют нормальное распределение² со средним, равным нулю (что соответствует отсутствию ошибки, то есть идеально точному воспроизведению эталона), и стандартным отклонением, характеризующим меру точности запоминания. Однако распределение ответов кардинально меняется в случае, когда испытуемый до-

² Поскольку в большинстве проводимых по методу градуального отчета экспериментов целевым признаком для запоминания является либо цветовой тон, либо пространственная ориентация — признаки, которые можно представить в виде кругового измерения, — то для анализа используется не классическое нормальное распределение, а его аналог для круговых случайных величин — распределение фон Мизеса.

пускает второй вид ошибок, связанный с отсутствием тестируемого элемента в памяти. В этом случае наиболее вероятной стратегией ответа будет стратегия случайного угадывания, при которой испытуемый с равной вероятностью может установить любое значение тестируемого признака в предлагаемом диапазоне ответа. Например, если предъявлен эталон красного цвета, но испытуемый этого не помнит, то он с одинаковой вероятностью может выбрать любой из оттенков красного, синего или любого другого цвета. Таким образом, накопленные в ходе эксперимента случайно выбранные ответы теоретически должны дать равномерную форму распределения.

Очевидно, что если испытуемый запоминает все предъявленные ему элементы, то он будет демонстрировать только ответы первого типа, и распределение его ответов будет соответствовать нормальному распределению; вероятно, это возможно только в том случае, если в ЗРП хоть в каком-то виде представлена информация обо всех предъявленных объектах. Однако, как показывают В. Жань и С. Лак (Zhang, Luck, 2008), при довольно большом количестве элементов (предположительно превышающем 3–4) испытуемые демонстрируют смешение двух типов ответов, что можно представить как равномерное распределение с возвышающимся над ним «колоколом» нормального распределения. Это значит, что в ходе эксперимента испытуемый в одних пробах успешно запоминал тестовый элемент и был способен о нем отчитаться с той или иной степенью точности, а в других пробах просто угадывал. Иными словами, часть элементов действительно сохраняется в ЗРП и с большей или меньшей погрешностью воспроизводится при тестировании, а часть элементов не сохраняется вовсе.

Однако если распределение ответов испытуемого представляет собой «смесь» успешных воспроизведений и случайных угадываний, то как можно количественно измерить характеристики ЗРП? Для этого В. Жань и С. Лак предлагают использовать *модель смешения (mixture model)* — статистический метод максимально правдоподобного разложения эмпирического распределения на компоненты более простых распределений — в данном случае на компоненты нормального и равномерного распределений (рисунок 2Б). В результате разложения для каждого из компонентов могут быть независимо оценены несколько параметров, информативных для оценки характеристик ЗРП. Для компонента нормального распределения рассчитываются 1) среднее μ , которое показывает, есть ли систематический сдвиг в оценках целевого признака (как правило, в реальных экспериментах по запоминанию цвета или ориентации этот параметр оказывается равным нулю что указывает на отсутствие систематического сдвига) и 2) стандартное отклонение SD , характеризующее *точность* репрезентации элементов, присутствующих в ЗРП. Для компонента равномерного распределения рассчитывается показатель суммарной площади под линией функции плотности вероятности этого распределения, который эквивалентен вероятности случайного угадывания P_{guess} (рисунок 2Б). Отсюда нетрудно видеть, что $(1 - P_{\text{guess}})$ — это вероятность неслучайного ответа, то есть вероятность запоминания

тестируемого элемента (P_m). Таким образом, зная величину P_m и общее количество предъявленных объектов n , можно вычислить фактический объем ЗРП (C)³ при данном n :

$$C = n \times P_m$$

На рисунке 2Б приведены примеры моделей смешения для наборов из двух и шести объектов (данные для моделирования взяты из: Markov, Utochkin, 2016). На графиках плотности вероятности пунктирная линия отделяет компонент равномерного распределения и компонент нормального распределения. Нетрудно видеть, что площадь первого компонента, соответствующая вероятности случайных угадываний, в случае шести объектов существенно выше ($P_{\text{guess}} = .47$), чем в случае двух ($P_{\text{guess}} = .03$). При подстановке в формулу для расчета объема ЗРП это дает оценку $C = 3.18$ при шести объектах и $C = 1.94$ при двух объектах. Это значит, что в моделируемом эксперименте из двух предъявленных объектов оба эффективно удерживались в ЗРП, в то время как из шести объектов в среднем удерживалось около трех. На рисунке можно также видеть, что показатели SD , рассчитанные для компонентов нормального распределения, составляют 10.15 в случае двух объектов и 14.43 в случае шести объектов, указывая на то, что репрезентации двух объектов более точны, чем репрезентации шести объектов (впрочем, учитывая показатель C , корректнее говорить о точности репрезентаций трех объектов, остающихся в ЗРП), хотя это различие и не разительное (Zhang, Luck, 2008).

Для реализации метода анализа параметров ЗРП, основанного на модели смешения, в настоящее время доступны пакеты для Matlab и R. Так, для пользователей Matlab доступно бесплатное приложение Memtoolbox (Suchow et al., 2013), в котором модель В. Жаня и С. Лака представлена в виде готового алгоритма, выдающего на выходе параметры μ , SD и P_{guess} (<http://visionlab.github.io/MemToolbox/>). Приведенные на рисунке 2Б модели получены с использованием MemToolbox. Пользователям R доступен пакет mixtools для построения настраиваемых моделей смешений, в котором требуемые компоненты — компонент нормального распределения и компонент равномерного распределения — задаются вручную (Benaglia et al., 2009, <https://cran.r-project.org/web/packages/mixtools/index.html>).

3. Объем ЗРП и организация ее структурных единиц

Наша способность удерживать информацию в ЗРП достаточно жестко ограничена. Начиная с первых предположений о максимальном количестве элементов, которые может удержать РП, посвященные ей исследования сфокусировались на понимании механизмов ограничений и единиц измерения ее объема. Сильные положительные корреляции индивидуальных разли-

³ Мы используем здесь обозначение C (от англ. capacity) вместо ранее введенного K , для того чтобы отличать данный способ оценки объема ЗРП от «формулы Коуэна», прочно закрепившейся в литературе за обозначением K . Вместе с тем, содержательный смысл обоих показателей очень близок.

чий объема рабочей памяти и академических достижений (Alloway, Alloway, 2010; Fukuda et al., 2010) также пробуждают интерес к изучению определяющих факторов ограничений.

На протяжении достаточно долгого времени вопрос об ограничениях объема РП остается активно обсуждаемым. Автор одной из самых известных работ в данной области Дж. Миллер (Miller, 1956) выдвинул предположение о том, что объем кратковременной памяти ограничен «магическим числом» — семью элементами (плюс-минус два). Такое ограничение выявлялось во многих экспериментах, и Миллер шутливо заметил: «это число преследовало меня... иногда маскируясь и представляясь чуть меньшим или чуть большим, чем обычно, но никогда не становясь неузнаваемым» (Miller, 1956, p. 181). На основании имеющихся данных он также заключил, что ограничения объема возможно частично преодолеть путем организации информации в структурные единицы (*chunks*), то есть количество элементов, удерживаемых в рабочей памяти, остается неизменным, но фактическое количество запоминаемой информации может быть увеличено.

Однако в большом количестве работ после Дж. Миллера авторы демонстрировали более скромные оценки предельного объема кратковременного хранения. В своей известной обзорной работе Н. Коуэн (Cowan, 2001) суммирует многочисленные данные, полученные в разнообразных экспериментальных парадигмах, и приходит к выводу, что более корректно оценивать предельный объем РП как четыре элемента (плюс-минус один). При этом Н. Коуэн ссылается на результаты исследований как ВРП, так и ЗРП. По аналогии с «магическим числом» Миллера, новую уточненную оценку предельного объема РП (и ЗРП как одной из ее подсистем) стали называть «магическим числом» Коуэна.

3.1. Связывание в ЗРП

В качестве одной из наиболее естественных форм организации структурных единиц ЗРП, приводящей к более эффективному использованию ее ограниченного объема, рассматривается *связывание (binding)* независимых признаков (таких как цвет, размер, пространственная ориентация и пр.) в репрезентацию целостного объекта. Так, в одном из самых цитируемых исследований ЗРП С. Лак и Э. Фогель (Luck, Vogel, 1997), используя методику обнаружения изменений (см. параграф 2.2), показали, что количество отдельных признаков, удерживаемых в ЗРП, может быть существенно увеличено, если эти признаки «привязаны» к одним и тем же объектам. Например, испытуемые в их экспериментах были способны запомнить около 3–4 отдельных цветов, если каждый цвет принадлежал отдельному объекту; однако это количество практически удваивалось, когда два цвета встречались в одном объекте — например, сложном концентрическом квадрате, где внутренняя часть была окрашена в один цвет, а внешняя — в другой (однако противоположные результаты см. в: Wheeler, Treisman, 2002). Когда С. Лак и Э. Фогель варьировали до четырех независимых признаков объектов (цвет, ориентацию, длину, наличие/отсутствие разрыва посередине), испытуемые по-прежнему

обнаруживали изменение любого из них, если количество объектов было не более четырех — то есть эффективный объем ЗРП составлял уже около 16 признаков! При этом эффективность запоминания всех четырех признаков у четырех объектов (16 в сумме) была не ниже эффективности запоминания одного признака (например, только цвета) у каждого из четырех объектов (четыре признака в сумме), что указывает на практически автоматический и непреодолимый характер процесса связывания в ЗРП.

Однако в других работах было показано, что объем ЗРП на объекты не константен, как следует из представлений С. Лака и Э. Фогеля, а может сильно варьироваться в зависимости от типа объектов, подлежащих запоминанию. Например, Дж. Альварес и П. Каванах (Alvarez & Cavanagh, 2004) показали, что этот объем ограничен четырьмя-пятью элементами в случае простых объектов (например, цветных квадратов) и снижается до полутора-двух объектов при предъявлении более сложных объектов (например, иероглифы или многоугольники). Дж. Альварес и П. Каванах приводят два возможных объяснения такому расхождению. Во-первых, простейшие, базовые признаки (размер, ориентация, цвет) могут храниться отдельно, и в таком случае ограничения объема информации об одном признаке не будут мешать запоминанию информации о другом признаке того же объекта. Таким образом, объем памяти на сочетания таких базовых признаков будет примерно соответствовать объему памяти на отдельные признаки. Это также означает, что каждое хранилище может в реальности содержать признаки разных объектов, не обязательно связанных между собой. Например, при предъявлении шести объектов могут быть сохранены цвета от одной, а ориентации от другой половины, что при тестировании даст оценку объема ЗРП в три единицы как на признаки, так и на объекты. Действительно, как показали Д. Фунье и Дж. Альварес (Fougnie, Alvarez, 2011), тестирование памяти сразу на два признака одного и того же объекта (цвет и ориентацию) показывает, что точность воспроизведения одного признака не коррелирует с точностью воспроизведения другого. Во-вторых, возможно, что существует минимальный набор признаков, которые обрабатываются и кодируются всегда, вне зависимости от задачи, и увеличение количества таких признаков не выльется в увеличение информационной нагрузки на ЗРП, так как они уже были обработаны и удерживаются в памяти. При этом более сложные признаки, не входящие в минимальный набор, будут увеличивать нагрузку и приводить к ситуации, когда кодирование всех признаков для каждого объекта уменьшает количество запоминаемых объектов или, наоборот, когда при кодировании большого количества объектов не все признаки будут запоминаться одинаково хорошо.

Д. Фунье и коллеги (Fougnie et al., 2010) показали, что даже для простых и очевидно независимых признаков, таких как цвет и ориентация, связывание в ЗРП также имеет свои издержки. Используя метод градуального отчета с моделью смешения (см. параграф 2.4), они отдельно анализировали объем и точность ЗРП в задачах запоминания только цветов или

только ориентаций трех треугольников (отдельные признаки) и сравнивали с аналогичными показателями в задаче запоминания и цвета, и ориентации (сочетание признаков). Было обнаружено, что объем памяти на сочетание признаков не отличается от объема памяти на отдельные признаки, что в целом соответствует классическим результатам С. Лака и Э. Фогеля (Luck, Vogel, 1997). Однако точность репрезентаций и цвета, и ориентации каждого объекта в задаче на запоминание сочетания признаков была ниже, чем в задачах на запоминание отдельных признаков. Тем не менее, по результатам Д. Фунье и коллег, хранение признаков в связанной форме действительно имеет преимущества: испытуемые демонстрировали лучшие показатели объема и точности ЗРП, когда должны были запомнить цвета и ориентации трех объектов, чем когда их просили запомнить цвета трех объектов и ориентации еще трех объектов.

3.2. Сводная статистика ансамблей как форма сжатия единиц ЗРП

Еще одной эффективной стратегией, которая, вероятно, может использоваться для увеличения фактического объема ЗРП, может быть репрезентация множества объектов в виде набора *сводных статистик ансамблей* (*ensemble summary statistics*) — средних значений, стандартных отклонений, грубых оценок количества. Действительно, такие статистики могут быть довольно удобны для сохранения в ЗРП информации об объектах, количество которых превышает любые «магические числа». Например, вместо запоминания информации о двадцати размерах и двадцати местоположениях отдельных объектов (всего 40 индивидуальных параметров или, по крайней мере, 20 связанных пар) достаточно сохранить в памяти по одному набору сводных статистик для размера и позиции. Таким образом, даже не имея точной репрезентации для большинства из предъявленных объектов, наблюдатель может произвести не совсем случайную и довольно надежную оценку для любого из них, просто аппроксимировав среднее значение и скорректировав его на стандартное отклонение, которое дает правдоподобную оценку того, насколько индивидуальный объект может отличаться от среднего. Действительно, в многочисленных экспериментах показано, что сводные статистики ансамблей кодируются чрезвычайно эффективно при кратком предъявлении больших наборов объектов; при этом точная информация о каждом объекте в отдельности почти не извлекается и заменяется информацией о статистиках (Ariely, 2001; Parkes et al., 2001)⁴. Подобную стратегию организации структурных единиц ЗРП можно охарактеризовать как *сжатие* (*compression*). При такой стратегии информация о большом массиве данных (признаков индивидуальных объектов) на этапе кодирования заменяется более компактным сводным описанием; на этапе извлечения по этому компактному описанию производится восстановление информации об исходном массиве, хотя и с некоторой потерей качества.

⁴ Более подробные обзоры исследований в области сводных статистик ансамблей см. в: Alvarez (2011); Haberman, Whitney (2012).

В экспериментах, в которых тестируется память на сводные статистики ансамблей, оценки ограничений объема ЗРП чаще всего не превышают двух элементов. Такие ограничения были получены в задачах на усреднение размера ансамблей: точное усреднение было возможно только в наборах с не более чем двумя ансамблями объектов (Attarha et al., 2014; Im, Chong, 2014), в задачах на оценку количества объектов в ансамбле была возможна точная оценка численности не более трех ансамблей, включающих в себя и «суперансамбль», то есть всю совокупность объектов, вне зависимости от деления на цветные подгруппы (Halberda et al., 2006), и в задачах на оценку численности с частичным отчетом (Poltoratski, Xu, 2013) — не более двух ансамблей. Таким образом, объем ЗРП на ансамбли (например, два множества цветных кругов, перемешанных в пространстве) оказывается существенно ниже, чем объем ЗРП на объекты, заданные тем же признаком (например, отдельные цветные круги). Тот факт, что методики, с помощью которых были получены оценки объема ЗРП для объектов и для ансамблей, достаточно существенно отличаются, не позволяет с полной уверенностью ответить вопрос о том, является ли ограничение объема двумя элементами следствием дополнительных затрат на кодирование ансамблей или просто следствием различий в самих методиках.

4. Гипотезы о природе ограничений: теории ЗРП

О природе ограничений зрительной рабочей памяти (ЗРП) ведется немалое количество споров. Как правило, противопоставляется идея об ограниченном числе отдельных «ячеек», в которых хранятся зрительные репрезентации, и идея об определенном объеме «ресурсов», распределяемом по удерживаемым с необходимой точностью или детализацией репрезентациям. Относительно недавно также появилась «гибридная» гипотеза об иерархическом кодировании в ЗРП.

4.1. Дискуссия о структурных (ячеечных) и ресурсных ограничениях

Одна из первых структурных, или ячейчных, моделей кратковременной памяти в когнитивной науке была предложена Дж. Миллером (Miller, 1956). Согласно этой модели, максимальный объем кратковременного запоминания ограничен фиксированным количеством дискретных единиц хранения (*ячеек*, или *слов*), каждая из которых предназначена для одного и только одного структурного элемента, каким бы он ни был. Дж. Миллер не определял объем информации, который потенциально может быть удержан в ячейках: если информация может быть структурирована в один элемент, будь то слог, число, слово или другая единица, то она занимает одну ячейку. Подобная идея о существовании дискретных ячеек получила широкое распространение в теориях РП. В частности, Н. Коуэн (Cowan, 2001) в результате сопоставления обширных литературных данных из разных экспериментальных парадигм отмечает, что все они в конечном итоге демонстрируют одно и то же фундаментальное ограни-

чение в 3–4 структурных элемента, в отношении которых задача может выполняться более-менее без потерь в точности. К таким задачам относятся собственно разнообразные тесты памяти, а также задачи, непосредственно память не измеряющие, такие как мгновенная оценка количества (*rapid enumeration*) или слежение за несколькими движущимися объектами (*multiple-object tracking*). Поскольку все эти парадигмы имеют дело с совершенно разными типами материала и инструкциями испытуемым, то, по мнению Н. Коуэна, это может означать существование неких инвариантных структур хранения, в которые может быть помещен любой релевантный материал в количестве 3–4 структурных единиц.

Применительно собственно к ЗРП, важным аргументом в пользу ячеечных теорий стали классические данные С. Лака и Э. Фогеля (Luck, Vogel, 1997) о том, что запоминание целостных объектов позволяет удерживать фактически любое количество признаков этих объектов, если только само количество объектов не превышает 3–4. Как было показано выше (см. параграф 3.1), существует целый ряд факторов, ограничивающих этот первоначальный вывод. Такими факторами, например, являются сложность самих запоминаемых объектов или сложность различения между объектами или их признаками. Например, в ситуации, когда цвет запоминаемого образца может лишь немного отличаться по тону от цвета тестового объекта, объем ЗРП в задаче на обнаружение изменений значительно меньше, чем в тех случаях, когда цвета образца и теста отличаются существенно (например, Fougne et al., 2010). Таким образом, похоже, что ограничения ЗРП зависят не только от структуры запоминаемого материала, но и от требуемого уровня точности.

Идея о зависимости количества удерживаемой в ЗРП информации от требуемого уровня точности получила разработку в рамках *ресурсных моделей*. Их основным постулатом является утверждение о том, что объем ЗРП ограничен не количеством ячеек, а некоторым «ресурсом», который может быть потрачен на любое количество структурных единиц, но только за счет качества репрезентации каждой из этих единиц (Ma et al., 2014). Например, если наблюдателю предъявлено восемь цветных объектов, то он может запомнить все цвета, но с меньшей точностью, чем он смог бы запомнить цвета четырех объектов. В качестве альтернативы, если бы наблюдателю понадобилось запомнить объекты более точно, то он бы, возможно, предпочел уменьшить объем запоминаемой информации, но выделить больше ресурсов на запоминание каждого из объектов. Именно такой паттерн уменьшения объема ЗРП на сложные объекты обнаружили Дж. Альварес и П. Каванак (Alvarez, Cavanagh, 2004).

Используя комбинацию методов обнаружения изменений и градуального отчета (см. параграфы 2.2 и 2.3), П. Уилкен и В.-Дж. Ма (Wilken, Ma, 2004) попытались напрямую оценить, как меняется точность репрезентаций ЗРП при изменении нагрузки. Они провели серию экспериментов, в которых тестировали ЗРП на цвет, пространственную частоту и ориентацию. В задаче на обнаружение изменений варьировалось количество признаков, количество объектов и количество

изменений этих объектов. В экспериментах по методу градуального отчета испытуемые должны были отчитаться о признаке релевантного объекта, при этом также варьировалось количество объектов на экране. По результатам экспериментов на обнаружение изменений строились модели репрезентаций ЗРП на основе математического аппарата теории обнаружения сигнала (ТОС). Особенность ТОС при моделировании ЗРП состоит в том, что в данном случае каждый объект в памяти представлен как непрерывная переменная с гауссовым шумом, а не как дискретный элемент в отсутствие шума (то есть присутствие которого нельзя ложно подтвердить). Данные показали, что зашумленность репрезентации сигнала в моделях возрастала с увеличением числа объектов в наборе. Аналогичный результат дал и метод градуального отчета, в котором параметр шума оценивается более прямо — как стандартное отклонение (*SD*) распределения величин ошибок. Авторы делают вывод, что нет необходимости постулировать второй, более высокий, уровень хранения для объяснения ограничений, возникающих при увеличении количества объектов в наборе. Шум в активности нейронов и простое правило принятия решений достаточны для объяснения большей части данных по ЗРП. Результаты указывают на независимое, параллельное кодирование всех стимулов и ограничение эффективности внутренним шумом. Иными словами, ЗРП так или иначе кодирует все предъявленные объекты, однако качество репрезентации каждого из этих объектов уменьшается по мере возрастания их количества — эта идея соответствует логике скорее ресурсной, чем ячеечной модели. При этом стандартное отклонение ответов, являющееся в ТОС мерой внутреннего шума и характеризующее точность репрезентации, монотонно увеличивается как степенная функция от количества запоминаемых стимулов (Bays, Husain, 2008; Ma et al., 2014).

Однако сторонники ячеечной теории В. Жань и С. Лак (Zhang, Luck, 2008) подвергли критике выводы П. Уилкена и В.-Дж. Ма, которые не учитывали, что измеряемый в экспериментах уровень шума (дисперсия величины ошибки) включает в себя ошибку, связанную со случайными угадываниями, которая скорее говорит об отсутствии тестируемого элемента в памяти, чем о падении точности репрезентации. Иными словами, возрастание величины ошибки с увеличением объема запоминаемого множества может объясняться ростом количества объектов, попросту не попадающих в ЗРП (что соответствует ячеечной модели), а не уменьшением точности каждой репрезентации в связи с «растеканием» ресурсов по всем элементам. Применив метод анализа, основанный на моделях смешения (см. описание в параграфе 2.4), к данным эксперимента по методу градуального отчета, В. Жань и С. Лак действительно показали, что при увеличении объема запоминаемого множества с трех до шести растет только вероятность случайного угадывания (P_{guess}), в то время как уровень точности неслучайных ответов (показатель *SD*) остается постоянным. Более того, при переводе P_{guess} в показатель объема *C* по формуле, приведенной в параграфе 2.4, обнаруживается, что возрастание количества объектов для запоминания не меняет фактического объема ЗРП. Иными словами, по мнению

В. Жаня и Лака, в ЗРП сохраняется фиксированное количество элементов с одинаковой точностью, а все остальные элементы не сохраняются вовсе. Этот вывод говорит скорее о структурной, чем о ресурсной природе ограничений ЗРП.

В исследовании П. Бэйса и коллег (Bays et al., 2009) испытуемым было необходимо вспомнить цвет объекта в указанной позиции. Таким образом, измерялись ошибки репрезентации цвета и позиции (в предшествующих исследованиях не бралась в расчет необходимость запоминания позиции объектов). Результаты показали снижение точности вследствие увеличения числа объектов в наборе, что, по мнению авторов, свидетельствует в пользу механизма динамического распределения общего ресурса по зрительной сцене и о необязательности привлечения структурных ограничений для репрезентации объектов. В другом эксперименте (Huang, 2010) испытуемым предлагалось запомнить и воспроизвести шесть цветов (из возможных восьми). При моделировании распределения верных ответов эмпирический паттерн соответствовал предсказанию ресурсной модели, но заметно отличался от структурной. Результат анализа зависимости также указал на независимую параллельную репрезентацию объектов.

4.2. Модели «ячейки+ресурсы»

Таким образом, имеющиеся на сегодняшний день данные не позволяют сделать определенного выбора в пользу структурного или ресурсного механизма, объясняющего природу ограничений ЗРП. Одной из естественных попыток выхода из подобного тупика явилось появление *моделей «ячейки+ресурсы» (slots+resources models)*, предполагающих, что, в зависимости от типа стимулов, а также способа измерения и анализа данных, ЗРП может вести себя в соответствии с предсказаниями как структурных, так и ресурсных моделей. Например, в исследованиях Джорджа Альвареса и Патрика Каванаха (Alvarez, Cavanagh, 2004), а также Эдварда О и коллег (Awh et al., 2007) с использованием методики обнаружения изменений (параграф 2.2) было показано, что объем ЗРП нелинейным образом зависит от комбинации сложности кодируемых стимулов и сложности сравнения стимула-образца и стимула-теста. Так, в задаче обнаружения крупных изменений цвета (простые кодируемые стимулы) объем ЗРП был стабильно равен 4–5 элементам. Однако в задаче со сложными кодируемыми стимулами (например, иероглифами и кубами с разноокрашенными гранями) оценка объема зависела от сложности сравнения: она составляла около двух элементов, когда образец и тест были похожи (например, когда один иероглиф заменялся на другой), и выходила на уровень около четырех элементов, когда образец и тест сильно различались (например, иероглиф заменялся на куб). Таким образом, Эдвард О и коллеги предположили существование двухфакторного механизма ЗРП, при котором в случае низкой сложности объектов ограничения обуславливаются исключительно количеством ячеек, однако при увеличении сложности происходит качественное изменение в характере обработки и включаются «ресурсные» ограничения.

В. Жань и С. Лак (Zhang, Luck, 2008) в своем исследовании по методу градуального отчета с моделью смешения (см. параграф 2.4) также обнаружили результат, не вписывающийся целиком в структурную модель, которую они принимают в качестве основной. Дело в том, что при малых количествах объектов (например, при переходе от одного к двум объектам) они обнаружили небольшое, но все же значимое снижение точности репрезентаций в ЗРП при сохранении очень низкой вероятности случайных угадываний P_{guess} в то время как при больших количествах запоминаемых элементов (более трех) точность не менялась, а P_{guess} увеличивалась. Этот результат означает, что в пределах структурных ограничений (до 3–4 ячеек), на которых настаивают В. Жань и С. Лак, возможно некоторое перераспределение ресурсов, при котором один элемент будет запоминаться точнее, чем два или три; однако при превышении структурных ограничений ресурс будет выделяться только на попавшие в ячейки элементы, обеспечивая для них стабильный уровень точности, в то время как все остальные элементы будут попросту забыты. Таким образом, модель В. Жаня и С. Лака можно рассматривать как пример модели «ячейки+ресурсы», в которой роль ячеек первична.

4.3. Иерархическое кодирование

«Третий взгляд» на ЗРП, который объединяет факты в пользу как ячейечной, так и ресурсной моделей, но предлагает принципиально новый механизм, получил название *теории иерархического кодирования (hierarchical encoding theory)*, Brady et al., 2011). Она предполагает, что репрезентации элементов в ЗРП формируются отдельно на нескольких уровнях: уровне отдельных признаков, уровне связанных объектов, а также уровне или даже нескольких уровнях, кодирующих информацию о целых группах объектов. Каждый уровень обладает своими ограничениями, которые сами по себе могут быть довольно жесткими (что соответствует идее фиксированного количества ячеек или ресурсов). Однако параллельное кодирование тех же стимулов на других уровнях позволяет удерживать больше информации и на том уровне, который наиболее релевантен поставленной задаче (Brady, Alvarez, 2015), при сохранении его собственных ограничений. Например, одновременное запоминание цветов и ориентаций трех одновременно предъявленных объектов (итого шесть независимых признаков) приводит к значительному снижению точности запоминания, по сравнению с задачей, когда требуется запоминать только цвета или только ориентации (итого три признака) (Fougnie et al., 2010). Этот результат свидетельствует о существовании ограничений на уровне кодирования признаков. Однако вместе с этим на эффективность запоминания влияет и кодирование информации на объектном уровне: испытуемые демонстрировали более высокий объем ЗРП на цвета и ориентации, когда признаки относились к одним и тем же объектам (три треугольника, каждый имеет определенную ориентацию и цвет), чем когда они принадлежали разным объектам (три ахроматических треугольника разной ориентации и три цветных круга). Второй результат хорошо соотносится с классическими данными С. Лака и Э. Фог-

ля (Luck, Vogel, 1997), однако первый делает затруднительным объяснение с помощью ячеечной модели, которой придерживаются эти авторы (Luck & Vogel, 2013), поскольку ячейки должны вмещать в себя фиксированное количество единиц (объектов во всей совокупности их признаков) с фиксированной точностью. Аналогичным образом, не подходит для объяснения результатов и ресурсная модель, но по противоположным причинам: она предсказывает одинаковые точность и объем ЗРП при запоминании шести признаков — будь то признаки трех или шести объектов.

Важным следствием теории иерархического кодирования, которое не предсказывается другими теориями, является то, что запоминаемое содержание на одном уровне кодирования будет неизбежно пронизуемо для процессов, происходящих на другом уровне. Т. Брэйди и Дж. Альварес (Brady, Alvarez, 2011), показали, как подобные межуровневые взаимодействия в ЗРП могут приводить к систематическим искажениям запоминаемого материала. В их экспериментах испытуемым предъявлялись наборы кругов разного размера и цвета. Задача испытуемых состояла в том, чтобы запомнить размеры всех кругов, а затем подравнять по памяти размер зондового круга под размер эталона, показанного в том же месте, что и зонд. Авторы обнаружили, что при подравнивании размеры кругов систематически сдвигались к среднему, то есть размер наибольших кругов систематически занижался, а размер наименьших завышался. Иными словами, происходило взаимодействие процессов кодирования информации об отдельных объектах и иерархически более высокой единице – группе, или ансамбле (см. параграф 3.2). Таким образом, согласно теории иерархического кодирования, информация об объектах и их признаках не хранится в виде независимых структур; репрезентации конструируются благодаря интеграции информации с разных уровней абстракции. Такой способ репрезентации информации является весьма эффективным, так как позволяет «сжимать» информацию о множестве объектов и, как следствие, обрабатывать большее ее количество за меньшее время.

Несомненно, в теории иерархического кодирования довольно явно прослеживается более старая идея организации структурных единиц (chunking), предложенная Дж. Миллером (Miller, 1956). Теория иерархического кодирования оригинально разрабатывает эту идею, основываясь на новых экспериментальных подходах и данных.

5. Забывание в ЗРП

Помимо ограничений объема и точности, рассмотренных выше, еще одним фундаментальным ограничением ЗРП является время хранения, которое, как следует из определения, является довольно коротким (как правило, речь идет о нескольких секундах). Это означает, что даже в случае успешного кодирования и удержания следа с течением времени возрастает вероятность того, что испытуемый сможет отчитаться об этом следе неточно, не полностью или не отчитаться вовсе, что говорит о забывании в ЗРП.

Стандартный прием, который используется в исследованиях динамики памяти, заключается в варьировании времени между этапами запоминания (кодирования) и тестирования (извлечения). Предполагается, что это позволяет оценить состояние материала на момент, когда производится тестирование. Эта логика используется в исследованиях как кратковременного, так и долговременного хранения, а также сопутствующих им процессов забывания.

Важным отличием ЗРП от ВРП, на материале которой разработана основная часть методологии изучения хранения и забывания, является континуальный характер ее содержания — зрительного образа (в противоположность более дискретному характеру вербального материала). Эта особенность имеет особое значение при разработке методологии, позволяющей оценивать тонкую динамику репрезентаций ЗРП. Такая методология должна превосходить по мощности методы, позволяющие констатировать наличие или отсутствие определенного элемента в памяти на определенном интервале тестирования. Один из перспективных подходов к динамике ЗРП состоит в измерении порогов различения стимула-образца и стимула-теста при разных интервалах хранения. В сущности, данный метод основывается на классическом психофизическом методе констант, в который в качестве фактора добавлена задержка, необходимая для оценки характеристик репрезентации ЗРП на том или ином этапе хранения.

Исследования, проведенные с помощью метода измерения порогов при различных задержках, привели к формулировке так называемой *теории угасания*. Согласно данной теории, хранимые в ЗРП репрезентации действительно подвергаются определенным трансформациям в процессе хранения. В результате этих трансформаций образ памяти постепенно становится все менее точным, что в конечном счете ведет к его полному исчезновению. Так, в экспериментах было показано, что с течением времени с момента запоминания (в разных исследованиях были протестированы интервалы от 0.5 до 30 секунд) пороги различения простых стимульных характеристик образца и теста неуклонно растут (Cornelissen, Greenlee, 2000; Lee, Harris, 1996; Paivio, Bleasdale, 1974; Ricker, Cowan, 2010; Ricker et al., 2014). При этом привлечение внимания к одному из хранимых в памяти объектов спустя короткое время после предъявления стимула-образца существенно снижает скорость угасания (Asthle et al., 2012; Berryhill et al., 2012; Pertzov et al., 2013), что указывает на важную роль внимания в процессах не только кодирования, но и удержания информации в ЗРП.

Однако теория угасания была подвергнута критике. Так, В. Жань и С. Лак (Zhang, Luck, 2009) считают, что вывод о постепенном снижении точности репрезентаций построен на ошибочной интерпретации динамики порогов. По их мнению, увеличение значения порога (который традиционно вычисляется через построение зависимости вероятности правильных ответов от величины стимула) с течением времени может быть частично объяснено возрастанием вероятности случайных угадываний, указывающих на полное отсутствие элемента в памяти. Напомним, подобное со-

ображение лежит в основе критики В. Жанем и С. Лакком стандартного подхода к анализу данных метода градуального отчета (Zhang, Luck, 2008 — см. параграфы 2.3 и 2.4). Используя метод градуального отчета с моделью смешения (параграф 2.4) при разных интервалах удержания информации (1, 4 и 10 секунд), В. Жань и С. Лак обнаружили, что уровень точности репрезентаций, остающихся в памяти (показатель SD компонента нормального распределения) не менялся в течение всего тестируемого времени; однако в период между 4 и 10 секундами происходило возрастание показателя P_{guess} свидетельствующее об учащении случайных угадываний. Этот результат привел авторов к теории «внезапной смерти» (*sudden death*), согласно которой репрезентация в ЗРП сохраняет стабильный уровень точности на протяжении всего времени хранения, однако по прошествии определенного времени (предположительно, свыше четырех секунд) возрастает вероятность ее забывания; при этом само забывание происходит мгновенно (см. также Donkin et al., 2015).

Если теории угасания и «внезапной смерти» предполагают, что решающим фактором забывания является само время, то широкий класс теорий *интерференции* предполагает, что трансформации, происходящие с отдельными репрезентациями, со временем приводят ко все возрастающему смешению репрезентаций между собой, что, в свою очередь, ведет к невозможности их различения. Разные варианты этих теорий предполагают немного различающиеся механизмы интерференции. Одна из точек зрения заключается в том, что с течением времени признаки отдельных объектов *усредняются*, что приводит к тому, что испытуемый скорее извлекает из ЗРП воспоминание о «типичном» объекте, чем о действительно предъявленном (Dubé et al., 2014). Эта точка зрения хорошо согласуется с представлениями об относительной эффективности кодирования сводных статистик по сравнению с отдельными объектами (см. параграф 3.2) и теорией иерархического кодирования (см. параграф 4.4). Другой вариант теории интерференции предполагает, что при хранении может происходить «развязывание» (*unbinding*) репрезентаций объектов (процесс, противоположный связыванию, см. параграф 3.1) с последующим связыванием в произвольной комбинации при воспроизведении. Это может приводить к тому, что при высокой сохранности репрезентаций отдельных признаков информация об объекте может быть воспроизведена неверно (по аналогии с ошибками связывания при восприятии объектов — иллюзорными соединениями признаков). Так, Й. Перцов с коллегами (Pertzov et al., 2012) продемонстрировали, что при сохранении способности к опознанию объектов, предъявленных на короткое время, испытуемые испытывали затруднения, когда их просили расположить эти объекты по памяти в пространстве экрана, чтобы расположение соответствовало образцу. При этом вероятность и величина ошибки возрастали при увеличении количества объектов, что соответствует типичной картине интерференции. Иными словами, при хорошей ЗРП на объекты участники эксперимента испытывали проблемы со связыванием репрезентаций объектов и пространственных признаков, часто демонстрируя

ошибочное связывание объектов с местами, реально принадлежавшими другим объектам.

6. Нейрофизиологические корреляты ЗРП

6.1. Пространственная организация нейронной сети ЗРП

Данные, полученные в серии исследований с применением методов нейрокартирования и записи активности единичных нейронов, указывают на то, что в процесс кодирования материала в ЗРП вовлечена широко распределенная нейронная сеть. Важно отметить, что анатомически эта сеть существенно, хотя и не полностью, пересекается со структурами зрительной коры и ее работа основана на ряде фундаментальных принципов, общих с принципами обработки реального изображения. К наиболее важным из таких принципов относятся 1) ретинотопическая организация — сходство пространственного расположения нейронов, селективно чувствительных к определенным участкам зрительного поля, с расположением самих этих участков в физическом пространстве — и 2) специфичность кодирования, которая предполагает возникновение селективной активности (то есть повышение частоты спайков) определенных нейронов при стимуляции их рецептивного поля. Иными словами, при удержании стимулов в ЗРП в паттерне активации нейронных ансамблей в некотором смысле «проигрывается» перцептивный паттерн, возникающий при кодировании местоположений и признаков объектов. Одно из первых экспериментальных доказательств такого кодирования было получено в работе по пространственной ЗРП у обезьян (Funahashi et al., 1989). Обезьян тренировали запоминать пространственное расположение кратко предъявляемых во время фиксации взора стимулов и по сигналу переводить взгляд на позицию этого стимула. Во время периода задержки между предъявлением стимула и сигналом к переводу взора фиксировалась избирательная активность нейронов дорзальной префронтальной коры, зависящая от места предъявления стимула; расположение этих нейронов было ретинотопическим.

Префронтальная кора, задние отделы которой имеют большое количество ассоциативных связей с высшими отделами дорзального (пространственного) зрительного пути, играет важную роль не только в запоминании пространственных местоположений. Анатомическая связь передней префронтальной коры через ассоциативные волокна с областями вентрального («объектного») зрительного пути позволяет ей оказывать влияние на процессы удержания информации об объектах и их признаках. Так, Л. Унгерляйдер, С. Кортни и Дж. Хаксби в экспериментах с использованием позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ) и функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) просили запоминать либо местоположение, либо идентичность нескольких последовательно предъявляемых лиц (Ungerleider et al., 1998). Они обнаружили, что выполнение первой задачи в большей степени коррелиру-

ет с активацией заднего отдела префронтальной коры, а выполнение второй задачи — с активацией переднего отдела. Далее Л. Унгерляйдер и коллеги обнаружили, что вместе с передней префронтальной корой в задаче запоминания лиц активируется нижневисочная кора, которая является частью вентрального пути; в свою очередь, в задаче запоминания лиц вместе с задней префронтальной корой активировались теменно-затылочные области, являющиеся частью дорзального пути. В контрольном эксперименте испытуемые выполняли аналогичные задачи (локализацию и опознавание лиц) в условиях непосредственного предъявления стимулов (то есть восприятия). При сравнении паттернов активации в экспериментах с восприятием и запоминанием обнаружилось, что второй случай отличается от первого именно активацией передней или задней префронтальной коры. В дальнейшем паттерн активации префронтальной коры при решении задач на ЗРП устойчиво воспроизводился в большом количестве исследований с использованием различных методов нейрокартирования (по: Constantinidis, Wang, 2004).

Полученные Л. Унгерляйдером и коллегами (Ungerleider et al., 1998) результаты позволили им сделать два важных вывода. Во-первых, префронтальная кора играет одну из центральных ролей в нейронной сети, обеспечивающей работу ЗРП. Во-вторых, процесс удержания следа в ЗРП в значительной мере задействует те же области мозга, которые вовлечены в процесс зрительного восприятия. Дальнейшие исследования показали, что активация во время удержания следа в ЗРП распространяется вплоть до первичной зрительной коры (Super et al., 2001).

6.2. Динамические нейронные паттерны при кодировании и хранении в ЗРП

Как отмечают Х. Константинидис и С.-Дж. Ванг (Constantinidis, Wang, 2001), типичное время хранения информации в ЗРП, измеряемое секундами, сильно превышает биологически правдоподобные длительности, в течение которых может поддерживаться активация нейронов в случае удаления стимуляции. По мнению авторов, столь длительное поддержание активности нейронной сети может быть осуществлено только за счет работы распределенной нейронной сети, в которой одни нейронные ансамбли активируют другие, а те, в свою очередь, генерируют сигналы обратной связи, возобновляющие активность первых. Подобный принцип получил название «возвратной петли» (recurrent loop). Х. Константинидис и С.-Дж. Ванг, основываясь на данных нейрофизиологических исследований, предполагают, что генератором подобного рода возвратной активности является префронтальная кора. Ее клетки первично активируются восходящими сигналами от зрительной коры, а затем распространяют активацию обратно на те области зрительной коры, с которой они связаны ассоциативными волокнами, после чего процесс повторяется. Таким образом, происходит циклический обмен сигналами между зрительной и префронтальной корой, который поддерживается в течение всего интервала времени до момента отчета или спонтанного прекращения реверберации в петле, что, предположительно, соответствует мгновенному забыванию («внезапной смерти», Zhang, Luck, 2009) содержания ЗРП. Большинство данных в поддержку пространственно-специфичного (см. параграф 6.1) нейронного механизма поддержания рабочей репрезентации, запускаемого перцептивным событием и продолжающегося в форме реверберующей активности, получено в результате компьютерного моделирования биологически правдоподобных нейронных сетей (см. обзор: Constantinidis, Wang, 2004).

Нейронные процессы, связанные с поддержанием активной репрезентации в ЗРП, хорошо обнаруживаются на макроуровне. В последние годы для исследования процессов зрительного хранения ученые активно используют описанный в 2004 году компонент вызванного потенциала, получивший название *контралатеральной активности, связанной с отсрочкой* (contralateral delay activity) — CDA (Vogel, Machizawa, 2004). Традиционно экспериментальная парадигма, в которой регистрируется CDA, представляет собой задачу обнаружения изменений, в которой испытуемому предъявляют объекты для запоминания (как правило, цветные фигуры) по обе стороны от точки фиксации, однако требуют запомнить фигуры только из одного полушария, о чем заранее сообщает подсказка в форме стрелки в районе фиксации. Результат этой процедуры проявляется в виде асимметрии вызванных потенциалов, регистрируемых с затылочных электродов. Эта асимметрия возникает с латентностью примерно в 300 мс с момента предъявления стимула-образца и длится вплоть до предъявления стимула-теста, когда репрезентация образца должна быть извлечена для сравнения с тестом. Асимметрия состоит в относительном увеличении амплитуды негативного потенциала в полушарии, контралатеральном запоминаемому полушарию. Разница в амплитудах контралатерального и ипсилатерального потенциалов и представляет собой CDA. Поскольку объекты предъявляются в обоих полушариях, то CDA приписывают исключительно факту удержания одного из полушарий в ЗРП, а не зрительному анализу, который также ассоциирован с активностью в затылочных областях.

Результаты исследований с использованием CDA показали, что этот компонент вызванного потенциала надежно коррелирует с поведенческими показателями эффективности запоминания. В частности, его амплитуда растет пропорционально количеству запоминаемых объектов, причем рост практически выходит на плато при достижении «магического числа» — примерно 3–4 объектов (McCollough et al., 2007; Vogel, Machizawa, 2004; Luria et al., 2016). Амплитуда CDA также коррелирует с точностью ответа (McCollough et al., 2007): в случае правильного обнаружения изменения она, как правило, выше, чем в случае пропуска — таким образом, в ней, вероятно, находят свое отражение свои кодирования и/или хранения. Индивидуальные различия между испытуемыми по амплитуде CDA показывают достаточно высокие положительные корреляции с индивидуальными различиями в средней оценке объема ЗРП, измеренного с помощью К Коуэна (параграф 2.2.), а также с индивидуальными различиями в целом ряде других задач, предположительно задействующих ЗРП — например, в зрительном поиске,

слежении за несколькими движущимися целями и др. (см. обзор: Luck, Vogel, 2013; Luria et al., 2016). Р. Лурия и соавторы (Luria et al., 2016) особенно отмечают методические и теоретические преимущества исследований с CDA, который оказывается весьма чувствительным к экспериментальным манипуляциям на этапе кодирования и хранения, а потому позволяет более тонко зондировать механизмы ЗРП, чем единичный поведенческий ответ об обнаружении или необнаружении изменения на выходе.

6.3. Нейрофизиологические объяснения ограничений ЗРП

Апелляция к данным нейрофизиологии и построенным на их основе вычислительным моделям позволяет по-новому подойти к вопросу о природе фундаментальных ограничений ЗРП. Основная дискуссия вокруг этого вопроса разворачивается между сторонниками структурных (ячеечных) и ресурсных теорий.

В своей обзорной статье С. Лак и Э. Фогель (Luck, Vogel, 2013), сторонники ячейечной теории, опираясь на работы по компьютерному моделированию биологически правдоподобных нейронных сетей ЗРП, делают вывод, что ограниченный объем ЗРП является следствием структурных ограничений механизма реверберации в возвратной петле, обеспечивающей удержание репрезентации до момента отчета. Если выше мы обсуждали реверберацию внутри одной петли (см. параграф 6.2), то для понимания природы ограничений объема ЗРП нам необходимо ввести представление об одновременной активности нескольких таких петель. Опираясь на представления о мозговых механизмах интеграции признаков в восприятии, А. Раффоне и Г. Уолтерс (Raffone, Wolters, 2001) предполагают, что хранение репрезентации каждого отдельного объекта требует формирования отдельной возвратной петли, что физически выражается в *синхронной* генерации спайков распределенными нейронными ансамблями, кодирующими различные признаки этого объекта. Подобная синхронизация, по мнению А. Раффоне и Г. Уолтерса, разделяемому С. Лаком и Э. Фогелем, является механизмом *связывания* в ЗРП. Биофизически правдоподобные свойства нейронных ансамблей в модели А. Раффоне и Г. Уолтерса предполагают, что за каждой серией синхронных спайков следует период постепенного затухания спайковой активности до следующей серии спайков, обеспечивающих процесс реверберации активности нейронной сети. При кодировании следующего объекта другие нейронные ансамбли также должны синхронизироваться между собой для создания еще одной возвратной петли; при этом новая петля должна десинхронизироваться с петлей, кодирующей первый объект. Иными словами, нейроны одной сети должны разряжаться в одну фазу, в то время как разрядки нейронов разных сетей должны быть разнесены по фазе (и возможно, по частоте). Таким образом, при запоминании нескольких объектов образуется несколько синхронизированных внутри себя нейронных сетей, каждая из которых ставится в очередь вместе с другими нейронными сетями (физиологическое подтверждение такой десинхронизации было получено на материале записей ответов единичных нейронов

обезьян, запоминавших два объекта, Siegel et al., 2009). Чем длиннее эта очередь (то есть чем больше объектов необходимо удерживать в ЗРП), тем больше интервал между сериями спайков внутри одной сети. Если такой интервал превышает определенное критическое время затухания спайковой активности, то последующее возобновление активности в этой сети становится невозможным, что означает потерю репрезентации объекта из ЗРП, то есть его забывание. Биофизически правдоподобные параметры нейронов, заложенные А. Раффоне и Г. Уолтерсом в модель (имитирующие свойства нейронов префронтальной коры и нижневисочной коры), позволяют поставить в очередь не более 3–4 разнесенных по фазе ревербирующих сетей, что предсказывает успешное хранение не более 3–4 объектов и хорошо соотносится с результатами поведенческих экспериментов (параграф 3.1). Нетрудно видеть, что подобный механизм хранения репрезентаций предполагает действие закона «все-или-ничего»: репрезентация либо хранится целиком (до тех пор, пока поддерживается реверберация в синхронизированной сети), либо исчезает целиком (если синхронная активность прекратилась вследствие превышения критического времени «ожидания» очереди или просто со временем). Действие закона «все-или-ничего» в большей степени соответствует метафорическому описанию ЗРП в виде ячеек, хранящих дискретные репрезентации фиксированной точности (см. параграф 4.1).

Существуют, однако, и представления, говорящие скорее в пользу ресурсных моделей. П. Бэйс (Baas, 2014, 2015), являющийся одним из наиболее последовательных сторонников ресурсной теории ЗРП, приводит альтернативное нейрофизиологическое объяснение ограничений ЗРП. Разделяя в целом представления о ревербирующей активности в нейронных сетях, П. Бэйс считает, что активность внутри каждой такой сети становится шумом для других, параллельно активных сетей. Таким образом, общий уровень шума в нейронных ансамблях, кодирующих каждый из запоминаемых элементов, неизбежно возрастает при возрастании количества таких элементов, что и приводит к *плавному* снижению точности и надежности каждой из репрезентаций. Механизм возрастания шума в нейронных ансамблях П. Бэйс описывает через хорошо известный в нейрофизиологии механизм популяционных ответов. Каждый запоминаемый признак объекта (например, цвет или ориентация) на стадии восприятия кодируется популяцией пространственно- и признако-селективных нейронов, частота спайков которых зависит от степени близости предъявленного стимула к «предпочитаемому» нейроном месту и значению признака; на стадии удержания стимула в памяти этот механизм продолжает работать в режиме «реверберации». Таким образом, суммарная активность всех нейронов представляет собой «шум» относительно ответа каждого нейрона в отдельности, и выделение сигнала (то есть определение стимульного признака) происходит за счет нахождения нейрона с пиковой активностью, что требует деления частоты спайков каждого нейрона на общепопуляционную величину — таким образом, определяется нормализованная активность каждого нейрона. При увеличении количества запоми-

наемых элементов задействуется все больше локальных нейронных популяций, что приводит к разрастанию общей активности, являющейся шумом по отношению к активности каждого селективного нейрона. Следовательно, нормализованная активность каждого нейрона оказывается относительно низкой и сглаженной по сравнению с остальными, что затрудняет выделение сигнала (то есть удержание в ЗРП точной репрезентации оригинального стимула). Работа подобного механизма была подтверждена в исследовании с регистрацией ответов единичных нейронов у обезьян в задаче обнаружения изменений цветowych стимулов (Buschman et al., 2011). Авторы регистрировали активность нейронов префронтальной и теменной областей коры, в рецептивных полях которых предъявлялись стимулы. В результате было обнаружено, что чем больше было количество запоминаемых объектов, тем ниже была частота спайков в рецептивном поле нейрона, кодирующего каждый отдельный объект. Похожие результаты были получены при анализе фМРТ испытуемых-людей, решавших задачу запоминания местоположения одного или двух объектов (Sprague et al., 2014). Анализируя активность затылочных и теменных областей при запоминании местоположения одного объекта, авторы обнаружили повторяющийся сразу в нескольких областях коры паттерн мощной активации локальной области, соответствующей ретинотопическим координатам запоминаемого объекта. В задаче запоминания двух местоположений обнаруживалось два активационных «пятна», причем амплитуда каждого из них была существенно меньше активации единичного очага в случае запоминания одного местоположения. Ослабление амплитуды коррелировало с поведенческими данными: точность воспроизведения координат целевых объектов при условии запоминания двух местоположений была ниже, чем при условии запоминания только одного местоположения.

В нейрофизиологической литературе и литературе по компьютерному моделированию представлены взгляды, пытающиеся примирить взгляды структурных и ресурсных моделей. Условно их можно соотнести с общими моделями типа «ячейки+ресурсы» (см. параграф 4.2). Так, одна из недавних компьютерных моделей включает в себя как механизм, ограничивающий количество синхронизированных нейронных популяций, так и амплитуду нормализованного ответа каждой такой популяции в зависимости от активности других популяций (Wei et al., 2012). Я. Сю и М. Чан (Xu, Chun, 2006) в своем фМРТ-исследовании показали, что отдельные части нейронной сети ЗРП могут демонстрировать паттерны, соответствующие скорее структурному принципу, в то время как другие — скорее ресурсному принципу. Авторы показали наличие зон в нижней части внутритеменной борозды (IPS) и латеральном затылочном комплексе (LOC), которые работают параллельно для обеспечения кодирования и удержания зрительной информации. Вне зависимости от сложности объекта, репрезентации в IPS ограничены фиксированным числом объектов в различных областях пространства, что, по мнению авторов, указывает на вовлечение механизма пространственного внимания, который может выбирать и определять макси-

мальное количество удерживаемых в ЗРП объектов. Репрезентации же в LOC ограничены не количеством объектов, а их сложностью и общим объемом закодированной зрительной информации.

Хотя результаты нейрофизиологических исследований на животных и человеке, а также попытки моделирования нейронных механизмов могут, как мы видели, приводить к противоречивым выводам относительно фундаментальных вопросов, таких как природа ограничений ЗРП, они все же, несомненно, обеспечивают существенный прогресс в понимании ее механизмов. Одним из важных следствий, которые проистекают из подобных работ, является, в частности, демистификация «магических чисел» и попытки дать им биологически правдоподобное объяснение.

7. Резюме

В данном обзоре мы рассмотрели современное состояние исследований в области зрительной рабочей памяти (ЗРП). Мы проследили развитие методологии, которая в силу естественных предметных связей с исследованиями зрительного восприятия унаследовала ряд тонких психофизических и нейрофизиологических методов (разделы 2 и 6). Применение этих методов позволило исследователям построить аккуратные процедуры для проверки целого ряда фундаментальных вопросов. Среди этих вопросов — вопросы о содержательном характере репрезентаций, хранимых в памяти (раздел 3 о структурных единицах ЗРП), а также о природе ограничений объема и точности ЗРП, который выходит далеко за пределы данной специальной области (см. раздел 4). Неслучайно этот вопрос вызывает весьма серьезные дебаты между сторонниками различных теорий, основными из которых являются структурная (ячеечная) и ресурсная. Впрочем, появление теории иерархического кодирования, возможно, открывает возможность выхода за пределы дискуссии «ячейки-ресурсы» и нового взгляда на организацию ЗРП, созвучную многим классическим и современным представлениям об организации зрительного восприятия.

Таким образом, развитие исследований в области ЗРП движется в направлении моделей, основанных, с одной стороны, на существующих психологических теориях, а с другой — на результатах остроумных нейрофизиологических экспериментов, позволяющих сделать такие модели биологически правдоподобными (раздел 6).

Литература

- Alloway T.P., Alloway R.G. Investigating the predictive roles of working memory and IQ in academic attainment // *Journal of Experimental Child Psychology*. 2010. Vol. 106. No. 1. P. 20–29. doi:10.1016/j.jecp.2009.11.003
- Alvarez G.A. Representing multiple objects as an ensemble enhances visual cognition // *Trends in Cognitive Sciences*. 2011. Vol. 15. No. 3. P. 122–131. doi:10.1016/j.tics.2011.01.003
- Alvarez G.A., Cavanagh P. The capacity of visual short-term memory is set both by visual information load and by number of objects // *Psychological Science*. 2004. Vol. 15. No. 2. P. 106–111. doi:10.1111/j.0963-7214.2004.01502006.x

- Ariely D.* Seeing sets: Representation by statistical properties // *Psychological Science*. 2001. Vol. 12. No.2. P. 157–162. doi:10.1111/1467-9280.00327
- Astle D.E., Summerfield J., Griffin I., Nobre A.C.* Orienting attention to locations in mental representations // *Attention, Perception, & Psychophysics*. 2012. Vol. 74. No.1. P. 146–162. doi:10.3758/s13414-011-0218-3
- Attarha M., Moore C.M., Vecera S.P.* Summary statistics of size: Fixed processing capacity for multiple ensembles but unlimited processing capacity for single ensembles // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 2014. Vol. 40. No.4. P. 1440–1449. doi:10.1037/a0036206
- Awh E., Barton B., Vogel E.K.* Visual working memory represents a fixed number of items regardless of complexity // *Psychological Science*. 2007. Vol. 18. No.7. P. 622–628. doi:10.1111/j.1467-9280.2007.01949.x
- Baddeley A.* Working Memory. Oxford, UK: Clarendon Press, 1986.
- Baddeley A.* The episodic buffer: a new component of working memory? // *Trends in Cognitive Sciences*. 2000. Vol. 4. No.11. P. 417–423. doi:10.1016/S1364-6613(00)01538-2
- Baddeley A.D., Hitch G.* Working memory // *Psychology of Learning and Motivation*. 1974. Vol. 8. P. 47–89. doi:10.1016/s0079-7421(08)60452-1
- Bays P.M.* Noise in neural populations accounts for errors in working memory // *The Journal of Neuroscience*. 2014. Vol. 34. No.10. P. 3632–3645. doi:10.1523/jneurosci.3204-13.2014
- Bays P.M.* Spikes not slots: noise in neural populations limits working memory // *Trends in Cognitive Sciences*. 2015. Vol. 19. No.8. P. 431–438. doi:10.1016/j.tics.2015.06.004
- Bays P.M., Catalao R.F., Husain M.* The precision of visual working memory is set by allocation of a shared resource // *Journal of Vision*. 2009. Vol. 9. No.10. P. 7:1–11. doi:10.1167/9.10.7
- Benaglia T., Chauveau D., Hunter D., Young D.* Mixtools: An R package for analyzing finite mixture models // *Journal of Statistical Software*. 2009. Vol. 32. No.6. P. 1–29. doi:10.18637/jss.v032.i06
- Berryhill M.E., Richmond L.L., Shay C.S., Olson I.R.* Shifting attention among working memory representations: Testing cue type, awareness, and strategic control // *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*. 2012. Vol. 65. No.3. P. 426–438. doi:10.1080/17470218.2011.604786
- Brady T.F., Alvarez G.A.* Hierarchical encoding in visual working memory: Ensemble statistics bias memory for individual items // *Psychological Science*. 2011. Vol. 22. No.3. P. 384–392. doi:10.1177/0956797610397956
- Brady T.F., Alvarez G.A.* No evidence for a fixed object limit in working memory: Spatial ensemble representations inflate estimates of working memory capacity for complex objects // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. 2015. Vol. 41. No.3. P. 921–929. doi:10.1037/xlm0000075
- Brady T.F., Konkle T., Alvarez G.A.* A review of visual memory capacity: Beyond individual items and toward structured representations // *Journal of Vision*. 2011. Vol. 11. No.5. P. 4:1–34. doi:10.1167/11.5.4
- Buschman T.J., Siegel M., Roy J.E., Miller E.K.* Neural substrates of cognitive capacity limitations // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. Vol. 108. No.27. P. 11252–11255. doi:10.1073/pnas.1104666108
- Constantinidis C., Wang X.-J.* A neural circuit basis for spatial working memory // *The Neuroscientist*. 2004. Vol. 10. No.6. P. 553–565. doi:10.1177/1073858404268742
- Cornelissen F.W., Greenlee M.W.* Visual memory for random block patterns defined by luminance and color contrast // *Vision Research*. 2000. Vol. 40. No.3. P. 287–299. doi:10.1016/S0042-6989(99)00137-6
- Cowan N.* The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity // *The Behavioral and Brain Sciences*. 2001. Vol. 24. No.1. P. 87–114. doi:10.1017/S0140525X01003922
- Donkin C., Nosofsky R., Gold J., Shiffrin R.* Verbal labeling, gradual decay, and sudden death in visual short-term memory // *Psychonomic Bulletin & Review*. 2015. Vol. 22. No.1. P. 170–178. doi:10.3758/s13423-014-0675-5
- Dubé C., Zhou F., Kahana M.J., Sekuler R.* Similarity-based distortion of visual short-term memory is due to perceptual averaging // *Vision Research*. 2014. Vol. 96. P. 8–16. doi:10.1016/j.visres.2013.12.016
- Fougnie D., Alvarez G.A.* Object features fail independently in visual working memory: Evidence for a probabilistic feature-store model // *Journal of Vision*. 2011. Vol. 11. No.12. P. 3:1–13. doi:10.1167/11.12.3
- Fougnie D., Asplund C.L., Marois R.* What are the units of storage in visual working memory? // *Journal of Vision*. 2010. Vol. 10. No.12. P. 27:1–11. doi:10.1167/10.12.27
- Fukuda K., Vogel E., Mayr U., Awh E.* Quantity, not quality: The relationship between fluid intelligence and working memory capacity // *Psychonomic Bulletin & Review*. 2010. Vol. 17. No.5. P. 673–679. doi:10.3758/17.5.673
- Funahashi S., Bruce C.J., Goldman-Rakic P.S.* Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex // *Journal of Neurophysiology*. 1989. Vol. 61. No.2. P. 331–349. URL: <http://jn.physiology.org/content/jn/61/2/331.full.pdf>.
- Haberman J., Whitney D.* Ensemble perception: Summarizing the scene and broadening the limits of visual processing // *From perception to consciousness: Searching with Anne Treisman / J. Wolfe, L. Robertson (Eds.)*. New York: Oxford University Press, 2012. P. 339–349.
- Halberda J., Sires S.F., Feigenson L.* Multiple spatially overlapping sets can be enumerated in parallel // *Psychological Science*. 2006. Vol. 17. No.7. P. 572–576. doi:10.1111/j.1467-9280.2006.01746.x
- Huang L.* Visual working memory is better characterized as a distributed resource rather than discrete slots // *Journal of Vision*. 2010. Vol. 10. No.14. P. 8:1–8. doi:10.1167/10.14.8
- Im H.Y., Chong S.C.* Mean size as a unit of visual working memory // *Perception*. 2014. Vol. 43. No.7. P. 663–676. doi:10.1068/p7719
- Kane M.J., Conway A.R., Miura T.K., Colflesh G.J.* Working memory, attention control, and the N-back task: a question of construct validity // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. 2007. Vol. 33. No.3. P. 615–622. doi:10.1037/0278-7393.33.3.615
- Lee B., Harris J.* Contrast transfer characteristics of visual short-term memory // *Vision Research*. 1996. Vol. 36. No.14. P. 2159–2166. doi:10.1016/0042-6989(95)00271-5
- Luck S.J., Vogel E.K.* The capacity of visual working memory for features and conjunctions // *Nature*. 1997. Vol. 390. No.6657. P. 279–281. doi:10.1038/36846
- Luck S.J., Vogel E.K.* Visual working memory capacity: From psychophysics and neurobiology to individual differences in cognitive ability // *Trends in Cognitive Sciences*. 2013. Vol. 17. No.8. P. 391–400. doi:10.1016/j.tics.2013.06.006
- Luria R., Balaban H., Awh E., Vogel E.K.* The contralateral delay activity as a neural measure of visual working memory // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2016. Vol. 62. P. 100–108. doi:10.1016/j.neubiorev.2016.01.003
- Ma W.J., Husain M., Bays P.M.* Changing concepts of working memory // *Nature Neuroscience*. 2014. Vol. 17. No.3. P. 347–356. doi:10.1038/nn.3655
- Markov Y., Utochkin I.* The compression of bound features in visual short-term memory // *Journal of Vision*. 2016. Vol. 16. No.12. P. 1071. doi:10.1167/16.12.1071
- McCullough A.W., Machizawa M.G., Vogel E.K.* Electrophysiological measures of maintaining representations in visual working memory // *Cortex*. 2007. Vol. 43. No.1. P. 77–94. doi:10.1016/S0010-9452(08)70447-7
- Miller G.A.* The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information // *Psychological Review*. 1956. Vol. 63. No.2. P. 81–97. doi:10.1037/h0043158
- Miller G.A., Galanter E., Pribram K.H.* Plans and the structure of behavior. New York: Henry Holt, 1960. doi:10.1037/10039-000

- Paivio A., Bleasdale F. Visual short-term memory: A methodological caveat // *Canadian Journal of Psychology/Revue Canadienne de Psychologie*. 1974. Vol. 28. No. 1. P. 24–31. doi:10.1037/h0081973
- Parkes L., Lund J., Angelucci A., Solomon J.A., Morgan M. Compulsory averaging of crowded orientation signals in human vision // *Nature Neuroscience*. 2001. Vol. 4. No. 7. P. 739–744. doi:10.1038/89532
- Pertzov Y., Bays P.M., Joseph S., Husain M. Rapid forgetting prevented by retrospective attention cues // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 2013. Vol. 39. No. 5. P. 1224–1231. doi:10.1037/a0030947
- Pertzov Y., Dong M.Y., Peich M.-C., Husain M. Forgetting what was where: The fragility of object-location binding // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. No. 10. P. e48214. doi:10.1371/journal.pone.0048214
- Phillips W.A. On the distinction between sensory storage and short-term visual memory // *Perception & Psychophysics*. 1974. Vol. 16. No. 2. P. 283–290. doi:10.3758/BF03203943
- Poltoratski S., Xu Y. The association of color memory and the enumeration of multiple spatially overlapping sets // *Journal of Vision*. 2013. Vol. 13. No. 8. P. 6:1–11. doi:10.1167/13.8.6
- Posner M.I., Konick A.F. On the role of interference in short-term retention // *Journal of Experimental Psychology*. 1966. Vol. 72. No. 2. P. 221–231. doi:10.1037/h0023458
- Raffone A., Wolters G. A cortical mechanism for binding in visual working memory // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2001. Vol. 13. No. 6. P. 766–785. doi:10.1162/08989290152541430
- Ricker T.J., Cowan N. Loss of visual working memory within seconds: The combined use of refreshable and non-refreshable features // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. 2010. Vol. 36. No. 6. P. 1355–1368. doi:10.1037/a0020356
- Ricker T.J., Spiegel L.R., Cowan N. Time-based loss in visual short-term memory is from trace decay, not temporal distinctiveness // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. 2014. Vol. 40. No. 6. P. 1510–1523. doi:10.1037/a0020356
- Siegel M., Warden M.R., Miller E.K. Phase-dependent neuronal coding of objects in short-term memory // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. Vol. 106. No. 50. P. 21341–21346. doi:10.1073/pnas.0908193106
- Smith E.E., Jonides J., Koeppel R.A., Awh E., Schumacher E.H., Minoshima S. Spatial versus object working memory: PET investigations // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 1995. Vol. 7. No. 3. P. 337–356. doi:10.1162/jocn.1995.7.3.337
- Sprague T.C., Ester E.F., Serences J.T. Reconstructions of information in visual spatial working memory degrade with memory load // *Current Biology*. 2014. Vol. 24. No. 18. P. 2174–2180. doi:10.1016/j.cub.2014.07.066
- Suchow J.W., Brady T.F., Fournie D., Alvarez G.A. Modeling visual working memory with the MemToolbox // *Journal of Vision*. 2013. Vol. 13. No. 10. P. 9:1–8. doi:10.1167/13.10.9
- Super H., Spekreijse H., Lamme V.A. A neural correlate of working memory in the monkey primary visual cortex // *Science*. 2001. Vol. 293. No. 5527. P. 120–124. doi:10.1126/science.1060496
- Ungerleider L.G., Courtney S.M., Haxby J.V. A neural system for human visual working memory // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1998. Vol. 95. No. 3. P. 883–890. doi:10.1073/pnas.95.3.883
- Vogel E.K., Machizawa M.G. Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity // *Nature*. 2004. Vol. 428. No. 6984. P. 748–751. doi:10.1038/nature02447
- Vogel E.K., Woodman G.F., Luck S.J. Storage of features, conjunctions, and objects in visual working memory // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 2001. Vol. 27. No. 1. P. 92–114. doi:10.1037/0096-1523.27.1.92
- Wei Z., Wang X.-J., Wang D.-H. From distributed resources to limited slots in multiple-item working memory: a spiking network model with normalization // *The Journal of Neuroscience*. 2012. Vol. 32. No. 33. P. 11228–11240. doi:10.1523/JNEUROSCI.0735-12.2012
- Wheeler M.E., Treisman A.M. Binding in short-term visual memory // *Journal of Experimental Psychology: General*. 2002. Vol. 131. No. 1. P. 48–64. doi:10.1037/0096-3445.131.1.48
- Wilken P., Ma W.J. A detection theory account of change detection // *Journal of Vision*. 2004. Vol. 4. No. 12. P. 1120–1135. doi:10.1167/4.12.11
- Xu Y., Chun M.M. Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects // *Nature*. 2006. Vol. 440. No. 7080. P. 91–95. doi:10.1038/nature04262
- Zhang W., Luck S.J. Discrete fixed-resolution representations in visual working memory // *Nature*. 2008. Vol. 453. No. 7192. P. 233–235. doi:10.1038/nature06860
- Zhang W., Luck S.J. Sudden death and gradual decay in visual working memory // *Psychological Science*. 2009. Vol. 20. No. 4. P. 423–428. doi:10.1111/j.1467-9280.2009.02322.x

review article

Visual Working Memory: Methods, Research, Theory

Igor S. Utochkin

National Research University “Higher School of Economics”, Moscow, Russia

Maria A. Yurevich

National Research University “Higher School of Economics”, Moscow, Russia

Maria E. Bulatova

National Research University “Higher School of Economics”, Moscow, Russia

Abstract. This article reviews the research in visual working memory (VWM) over the past two decades. We describe research methodologies in the field and focus on commonly used paradigms such as change detection and continuous report (including the use of mixed models for analysis) that aim to measure the capacity and precision of VWM. We also consider the organization of units of storage in VWM; in particular, we describe feature binding and representing multiple objects as ensemble summary statistics. We review theories that try to explain the nature of VWM limitations: structural theories (slot-based), resource theories, hybrid theories (slot and resource theories), and a recently suggested hierarchical encoding theory. Theories aiming to explain forgetting mechanisms in VWM are reviewed. We also discuss the neural correlates of VWM encoding and storage, as well as neurophysiological models of VWM that are substantially influenced by the mentioned theories.

Correspondence: Igor S. Utochkin (corresponding author), isutochkin@inbox.ru; Psychology Department, Higher School of Economics, 46-B Volgogradsky Prospect, Room 321, 109316 Moscow, Russia. Maria A. Yurevich, yurevichm@yandex.ru; Maria E. Bulatova, bulatovamaria@yandex.ru

Keywords: working memory, visual working memory, working memory capacity, representations, structural units, feature binding

Copyright © 2016. Igor S. Utochkin, Maria A. Yurevich, Maria E. Bulatova. This is an open-access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) (CC BY), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided that the original authors are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice.

Acknowledgements. This work is supported by the Russian Foundation for Basic Research (№15-06-07514).

Received 26 July 2016, accepted 27 September 2016.

References

- Alloway, T.P., & Alloway, R.G. (2010). Investigating the predictive roles of working memory and IQ in academic attainment. *Journal of Experimental Child Psychology*, 106(1), 20–29. doi:10.1016/j.jecp.2009.11.003
- Alvarez, G.A. (2011). Representing multiple objects as an ensemble enhances visual cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(3), 122–131. doi:10.1016/j.tics.2011.01.003
- Alvarez, G.A., & Cavanagh, P. (2004). The capacity of visual short-term memory is set both by visual information load and by number of objects. *Psychological Science*, 15(2), 106–111. doi:10.1111/j.0963-7214.2004.01502006.x
- Ariely, D. (2001). Seeing sets: Representation by statistical properties. *Psychological Science*, 12(2), 157–162. doi:10.1111/1467-9280.00327
- Astle, D.E., Summerfield, J., Griffin, I., & Nobre, A.C. (2012). Orienting attention to locations in mental representations. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 74(1), 146–162. doi:10.3758/s13414-011-0218-3
- Attarha, M., Moore, C.M., & Vecera, S.P. (2014). Summary statistics of size: Fixed processing capacity for multiple ensembles but unlimited processing capacity for single ensembles. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 40(4), 1440–1449. doi:10.1037/a0036206

- Awh, E., Barton, B., & Vogel, E.K. (2007). Visual working memory represents a fixed number of items regardless of complexity. *Psychological Science*, 18(7), 622–628. doi:10.1111/j.1467-9280.2007.01949.x
- Baddeley, A. (1986). *Working Memory*. Oxford, UK: Clarendon Press.
- Baddeley, A. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences*, 4(11), 417–423. doi:10.1016/S1364-6613(00)01538-2
- Baddeley, A.D., & Hitch, G. (1974). Working memory. *Psychology of Learning and Motivation*, 8, 47–89. doi:10.1016/s0079-7421(08)60452-1
- Bays, P.M. (2014). Noise in neural populations accounts for errors in working memory. *The Journal of Neuroscience*, 34(10), 3632–3645. doi:10.1523/jneurosci.3204-13.2014
- Bays, P.M. (2015). Spikes not slots: noise in neural populations limits working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(8), 431–438. doi:10.1016/j.tics.2015.06.004
- Bays, P.M., Catalao, R.F., & Husain, M. (2009). The precision of visual working memory is set by allocation of a shared resource. *Journal of Vision*, 9(10), 7:1–11. doi:10.1167/9.10.7
- Benaglia, T., Chauveau, D., Hunter, D., & Young, D. (2009). mixtools: An R package for analyzing finite mixture models. *Journal of Statistical Software*, 32(6), 1–29. doi:10.18637/jss.v032.i06
- Berryhill, M.E., Richmond, L.L., Shay, C.S., & Olson, I.R. (2012). Shifting attention among working memory representations: Testing cue type, awareness, and strategic control. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 65(3), 426–438. doi:10.1080/17470218.2011.604786
- Brady, T.F., & Alvarez, G.A. (2011). Hierarchical encoding in visual working memory: Ensemble statistics bias memory for individual items. *Psychological Science*, 22(3), 384–392. doi:10.1177/0956797610397956
- Brady, T.F., & Alvarez, G.A. (2015). No evidence for a fixed object limit in working memory: Spatial ensemble representations inflate estimates of working memory capacity for complex objects. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 41(3), 921–929. doi:10.1037/xlm0000075
- Brady, T.F., Konkle, T., & Alvarez, G.A. (2011). A review of visual memory capacity: Beyond individual items and toward structured representations. *Journal of Vision*, 11(5), 4: 1–34. doi:10.1167/11.5.4
- Buschman, T.J., Siegel, M., Roy, J.E., & Miller, E.K. (2011). Neural substrates of cognitive capacity limitations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(27), 11252–11255. doi:10.1073/pnas.1104666108
- Constantinidis, C., & Wang, X.-J. (2004). A neural circuit basis for spatial working memory. *The Neuroscientist*, 10(6), 553–565. doi:10.1177/1073858404268742
- Cornelissen, F.W., & Greenlee, M.W. (2000). Visual memory for random block patterns defined by luminance and color contrast. *Vision Research*, 40(3), 287–299. doi:10.1016/S0042-6989(99)00137-6
- Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity. *The Behavioral and Brain Sciences*, 24(1), 87–114. doi:10.1017/S0140525X01003922
- Donkin, C., Nosofsky, R., Gold, J., & Shiffrin, R. (2015). Verbal labeling, gradual decay, and sudden death in visual short-term memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, 22(1), 170–178. doi:10.3758/s13423-014-0675-5
- Dubé, C., Zhou, F., Kahana, M.J., & Sekuler, R. (2014). Similarity-based distortion of visual short-term memory is due to perceptual averaging. *Vision Research*, 96, 8–16. doi:10.1016/j.visres.2013.12.016
- Fougnie, D., & Alvarez, G.A. (2011). Object features fail independently in visual working memory: Evidence for a probabilistic feature-store model. *Journal of Vision*, 11(12), 3: 1–12. doi:10.1167/11.12.3
- Fougnie, D., Asplund, C.L., & Marois, R. (2010). What are the units of storage in visual working memory? *Journal of Vision*, 10(12), 27: 1–11. doi:10.1167/10.12.27
- Fukuda, K., Vogel, E., Mayr, U., & Awh, E. (2010). Quantity, not quality: The relationship between fluid intelligence and working memory capacity. *Psychonomic Bulletin & Review*, 17(5), 673–679. doi:10.3758/17.5.673
- Funahashi, S., Bruce, C.J., & Goldman-Rakic, P.S. (1989). Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 61(2), 331–349. Retrieved from <http://jn.physiology.org/content/jn/61/2/331.full.pdf>.
- Haberman, J., & Whitney, D. (2012). Ensemble perception: Summarizing the scene and broadening the limits of visual processing. In J. Wolfe, & L. Robertson (Eds.), *From perception to consciousness: Searching with Anne Treisman* (pp. 339–349). New York: Oxford University Press.
- Halberda, J., Sires, S.F., & Feigenson, L. (2006). Multiple spatially overlapping sets can be enumerated in parallel. *Psychological Science*, 17(7), 572–576. doi:10.1111/j.1467-9280.2006.01746.x
- Huang, L. (2010). Visual working memory is better characterized as a distributed resource rather than discrete slots. *Journal of Vision*, 10(14), 8: 1–8. doi:10.1167/10.14.8
- Im, H.Y., & Chong, S.C. (2014). Mean size as a unit of visual working memory. *Perception*, 43(7), 663–676. doi:10.1068/p7719
- Kane, M.J., Conway, A.R., Miura, T.K., & Colflesh, G.J. (2007). Working memory, attention control, and the N-back task: a question of construct validity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 33(3), 615–622. doi:10.1037/0278-7393.33.3.615
- Lee, B., & Harris, J. (1996). Contrast transfer characteristics of visual short-term memory. *Vision Research*, 36(14), 2159–2166. doi:10.1016/0042-6989(95)00271-5
- Luck, S.J., & Vogel, E.K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 390(6657), 279–281. doi:10.1038/36846
- Luck, S.J., & Vogel, E.K. (2013). Visual working memory capacity: From psychophysics and neurobiology to individual differences in cognitive ability. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(8), 391–400. doi:10.1016/j.tics.2013.06.006
- Luria, R., Balaban, H., Awh, E., & Vogel, E.K. (2016). The contralateral delay activity as a neural measure of visual working memory. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 62, 100–108. doi:10.1016/j.neubiorev.2016.01.003
- Ma, W.J., Husain, M., & Bays, P.M. (2014). Changing concepts of working memory. *Nature Neuroscience*, 17(3), 347–356. doi:10.1038/nn.3655
- Markov, Y., & Utochkin, I. (2016). The compression of bound features in visual short-term memory. *Journal of Vision*, 16(12), 1071. doi:10.1167/16.12.1071
- McCullough, A.W., Machizawa, M.G., & Vogel, E.K. (2007). Electrophysiological measures of maintaining representations in visual working memory. *Cortex*, 43(1), 77–94. doi:10.1016/S0010-9452(08)70447-7
- Miller, G.A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63(2), 81–97. doi:10.1037/h0043158
- Miller, G.A., Galanter, E., & Pribram, K.H. (1960). *Plans and the structure of behavior*. New York: Henry Holt. doi:10.1037/10039-000
- Paivio, A., & Bleasdale, F. (1974). Visual short-term memory: A methodological caveat. *Canadian Journal of Psychology/Revue Canadienne de Psychologie*, 28(1), 24–31. doi:10.1037/h0081973
- Parke, L., Lund, J., Angelucci, A., Solomon, J.A., & Morgan, M. (2001). Compulsory averaging of crowded orientation signals in human vision. *Nature Neuroscience*, 4(7), 739–744. doi:10.1038/89532
- Pertsov, Y., Bays, P.M., Joseph, S., & Husain, M. (2013). Rapid forgetting prevented by retrospective attention cues. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 39(5), 1224–1231. doi:10.1037/a0030947

- Pertsov, Y., Dong, M.Y., Peich, M.-C., & Husain, M. (2012). Forgetting what was where: The fragility of object-location binding. *PLoS One*, 7(10), e48214. doi:10.1371/journal.pone.0048214
- Phillips, W.A. (1974). On the distinction between sensory storage and short-term visual memory. *Perception & Psychophysics*, 16(2), 283–290. doi:10.3758/BF03203943
- Poltoratski, S., & Xu, Y. (2013). The association of color memory and the enumeration of multiple spatially overlapping sets. *Journal of Vision*, 13(8), 6: 1–11. doi:10.1167/13.8.6
- Posner, M.I., & Konick, A.F. (1966). On the role of interference in short-term retention. *Journal of Experimental Psychology*, 72(2), 221–231. doi:10.1037/h0023458
- Raffone, A., & Wolters, G. (2001). A cortical mechanism for binding in visual working memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(6), 766–785. doi:10.1162/08989290152541430
- Ricker, T.J., & Cowan, N. (2010). Loss of visual working memory within seconds: The combined use of refreshable and non-refreshable features. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 36(6), 1355–1368. doi:10.1037/a0020356
- Ricker, T.J., Spiegel, L.R., & Cowan, N. (2014). Time-based loss in visual short-term memory is from trace decay, not temporal distinctiveness. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 40(6), 1510–1523. doi:10.1037/a0020356
- Siegel, M., Warden, M.R., & Miller, E.K. (2009). Phase-dependent neuronal coding of objects in short-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(50), 21341–21346. doi:10.1073/pnas.0908193106
- Smith, E.E., Jonides, J., Koeppe, R.A., Awh, E., Schumacher, E.H., & Minoshima, S. (1995). Spatial versus object working memory: PET investigations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7(3), 337–356. doi:10.1162/jocn.1995.7.3.337
- Sprague, T.C., Ester, E.F., & Serences, J.T. (2014). Reconstructions of information in visual spatial working memory degrade with memory load. *Current Biology*, 24(18), 2174–2180. doi:10.1016/j.cub.2014.07.066
- Suchow, J.W., Brady, T.F., Fougny, D., & Alvarez, G.A. (2013). Modeling visual working memory with the MemToolbox. *Journal of Vision*, 13(10), 9: 1–8. doi:10.1167/13.10.9
- Super, H., Spekreijse, H., & Lamme, V.A. (2001). A neural correlate of working memory in the monkey primary visual cortex. *Science*, 293(5527), 120–124. doi:10.1126/science.1060496
- Ungerleider, L.G., Courtney, S.M., & Haxby, J.V. (1998). A neural system for human visual working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 883–890. doi:10.1073/pnas.95.3.883
- Vogel, E.K., & Machizawa, M.G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, 428(6984), 748–751. doi:10.1038/nature02447
- Vogel, E.K., Woodman, G.F., & Luck, S.J. (2001). Storage of features, conjunctions, and objects in visual working memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 27(1), 92–114. doi:10.1037/0096-1523.27.1.92
- Wei, Z., Wang, X.-J., & Wang, D.-H. (2012). From distributed resources to limited slots in multiple-item working memory: a spiking network model with normalization. *The Journal of Neuroscience*, 32(33), 11228–11240. doi:10.1523/JNEUROSCI.0735-12.2012
- Wheeler, M.E., & Treisman, A.M. (2002). Binding in short-term visual memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, 131(1), 48–64. doi:10.1037/0096-3445.131.1.48
- Wilken, P., & Ma, W.J. (2004). A detection theory account of change detection. *Journal of Vision*, 4(12), 1120–1135. doi:10.1167/4.12.11
- Xu, Y., & Chun, M.M. (2006). Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. *Nature*, 440(7080), 91–95. doi:10.1038/nature04262
- Zhang, W., & Luck, S.J. (2008). Discrete fixed-resolution representations in visual working memory. *Nature*, 453(7192), 233–235. doi:10.1038/nature06860
- Zhang, W., & Luck, S.J. (2009). Sudden death and gradual decay in visual working memory. *Psychological Science*, 20(4), 423–428. doi:10.1111/j.1467-9280.2009.02322.x