



available at www.sciencedirect.com
SCIENCE @ DIRECT®
www.elsevier.com/locate/brainres

R s a R

Attention shift in human verbal working memory: Priming contribution and dynamic brain activation

Zhihao Li^a, Min Bao^a, Xiangchuan Chen^a, Daren Zhang^{a,*}, Shihui Han^b, Sheng He^c, Xiaoping Hu^d

^aHefei National Laboratory for Physical Science at Microscale, and School of Life Science, University of Science and Technology of China, Hefei, Anhui 230026, PR China

Department of Psychology, Peking University, Beijing 100871, PR China

Department of Psychology, University of Minnesota, Minneapolis, MN 55455, USA

Department of Biomedical Engineering, Emory University and Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA 30322, USA

ARTICLE INFO

Article history:

Received 6 January 2006

Received in revised form 9 March 2006

Keywords:

Attention

Working memory

Event-related potentials

ABSTRACT

We investigated the contribution of priming to the attentional shift in human verbal working memory using event-related potentials (ERPs). In a task where subjects had to respond to a target word among a list of words, we found that the ERP component related to attentional shift (N400 effect) was significantly modulated by the presence of the priming word. This modulation was observed in the early time windows (within 200 ms) of the N400 component. The results suggest that priming contributes to the attentional shift in working memory through a dynamic brain activation process. © 2006 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Attention is a fundamental cognitive process that allows us to focus on relevant information in our environment (Treisman & Salthouse, 2001). In the context of working memory, attention plays a critical role in the selection and manipulation of information (Cowan & Alvarado, 1995). Previous studies have shown that attentional shifts in working memory are associated with a specific ERP component, the N400 effect (Hagoort & Baayen, 1993; Li & Zhang, 2005). This component is thought to reflect the neural resources involved in the selection of the target word from a list of words.

In a series of experiments, we investigated the contribution of priming to the attentional shift in human verbal working memory. We used a task where subjects had to respond to a target word among a list of words. The results showed that the presence of a priming word significantly modulated the N400 effect, suggesting that priming contributes to the attentional shift in working memory through a dynamic brain activation process.

* Corresponding author. Fax: +86 551 3601443.
E-mail: dzhang@ustc.edu.cn (D. Zhang).
0006-8993/\$ - see front matter © 2006 Elsevier B.V. All rights reserved.
doi:10.1016/j.brainres.2006.01.032

e e ae ee tea et e (t ee e
 ta (ge) ta ta at a ee tt e (e.g, a e e
 ata (ge). Te et at e t te atte t a
 ee te eta atte t - t g e et ee
 tet t.T "e a t" ta a e a e
 aa g t g e ta atte t ta ee te
 t a a ee a te a a et t e (Gaa a
 eta., 2000; Ge (geta., 2003; K e eta., 2003; L eta.,
 2004; S e te et a., 2003). H ee, e atte t
 te e te ta te, ea t a at
 a e e, a te ta t t t te
 t g ta et ea (Ge (geta., 2003).
 Oe ta ta t g ee ea g te
 eett tea eett et ee e e te .
 Be a ete e e ae ae tea et e te
 t g ta ete ae eet te t g ta ,
 e e te t g ta a eet g
 atte e eta e g t ee. I te , te
 e e et at te eet ae g t
 ea ee ate tea e ae a j tee ee te a
 ete te e ta. T e t g a g
 te t ge et, Gaa a (1998) a te j e t
 ta et a g a a ae tea te e
 a ta ge ae e e e t. He a g a ae
 t - - t ee e e et ea a ge
 ta tte ttee te e eat e- e g T
 g ee, t ete e e g a
 a e a at te t ge et. Se a , t
 ta t te t ta ta at a ta e ate at
 et g a ee at et atte ee g e -
 aet et g te a e ae t e ee ate
 a g (e.g, e). T a e t t, Gaa a e a
 ge et at ta . I te et g, tee t e a
 a g a g a te et te CONGRUENT/INCONGRU-
 ENT at te te et t ta te te a
 ge a at ta a te LARGE/SMALL, j g e t
 te INCONGRUENT g ee ta t .
 T ge et at e ta a a et e t
 t et at g a a at te atte t -
 t g tee te " a - t" ta . H ee, tee
 a a ee e et ee te ge et at a te
 " a - t" ta . I te ge et at ta , a g
 ae a ee te t, e ata g t ae. S -
 j e t ee t te tte tte g g e tt
 e t t ta g t g ea a e t t
 a g a a . I ata e g, tee a e
 e ge t . H ee, te " a - t" ta ,
 ee a ge te a ee e eta . A a t
 ae ee a g a g ee a e
 (e a ete ae ee eet e), tee e ete
 t e tte t ta t j e t e
 ete t g a a e a g a te ta ea
 e t g te g e. Be a e ete t g a a e a g
 g te ee e etta at et at -
 e , t et at j e tte et et. W t a a te
 e e e te ea t eta g t g ee ee et,
 Gaa a ' e t e et t a ee et. O te
 ta , e te " a - t" ta a e e , te
 et g e et at a ee ta te t -
 ta at . S j e t ee e te

g e ett tea te ee a e. S , a t
 et at ta t j t e e g e t g t
 tea g et t g a g te g t t te
 t ge et.
 De te Gaa a ' g, Ge (get a. (2003) te t
 atete g t t ta e " a - t"
 ta . Te e 4 a t t t (#, @, &, %) t
 t te a ette te ta te te
 t a ettee . T a a g e t e a et
 - t ta te t tet ete
 ta ee a eet a a e a e a etta
 tet e te t ta t tte a t ta .
 Te e a a ata e ta t e t e te
 g e e e a ate tea e tte - t
 a ta t a ge ate e te t e e ate ta
 a g . I a t , te ee a ER Pat ta ate
 tte ge at eet, a a te t ta t
 a ate t te t g W t t e t, Ge g
 a e a e a g e g te t at g te a
 a a te t / ett t t te tte te
 t g t .
 Te atte t - t ge et te Gaa a ' " a -
 t" ta ee tte g e at te e te -
 j e t ee t ate te t te et ge
 e ae t t te t at g
 te a e t. I t ta , tee a e-t - e a g
 et ee te t a te e ta t . A e e
 g e a g ee a g a te a atte t
 t . I a te , ee e ete e ee te
 g e a ee et ete , te j e t ta t e/
 e t atte t a a a g e a g a
 ee ete te . I e et at a atte t - t g
 e a e e t te - te , a
 atte t e g e t, atte t e e t, a atte t
 ee g e t, te t atte t e g e t ta t
 e ate e a g e a g e a ee ete te .
 H ee, Ge g ta , t t ae a e
 tea tet t , atte t tee a
 t g e a g e a g . O ee g a eet g e,
 tea e g g te a atte t te eet
 e ta t, j e t t a e a e a
 ete t t t atte t ae tee at
 ett te et g e. T e - a g te a
 e ta e t at te t Gaa a ' g a " a -
 t" ta . I Ge g e e te et t e t
 et at ge et, tee et ta ER Pe te
 "N -atte t - t , ee t - t " a "N -atte -
 t - t , a e - t " t a e et
 t e - a g e .
 Ba e tea e e at , a ta t a e-t -
 e a g et ee te ge t a te e
 t g te a ette g a t et at
 g te e ta atte t - t g t. Gaa a te
 e ta t (Gaa a , 1998), tte a e
 a g g ta e ee t e " ge- t "
 a a g a a t e at . A ette ge et -
 at ta e g a ete t e e et e
 j te at at e e te t g ta . I t t
 te t g (a a e e e e t),
 j e t ee t et ea g e t t

ee (g t (g e .I te eett , e
 ea eea a ERP ata (g a (g e et -
 at ta .
 I a t t t e t e t at (g e , e
 a e t (g a t e ERP a a t e t a e (g
 e t t t e e ta a t t e t t .A
 eea MRI t e (G a a e t a ., 2000; K e e t a ., 2003; L
 e t a ., 2004; S e t e t a ., 2003), a e t t e a
 e t (g t e t a a a e a , t e a e t a
 t e , t e (g a t e g , a t e a t e a e t a t e)
 e t a t t e t t t t .I a t a ,
 e MRI t (L e t a ., 2004), e a e e e a
 e a t e t e e t e e a t e t e e t a a t e a
 e t a t e a t e e a a a t t e t - t (g t
 t j e t .I a t , t e e a a e a e a
 (g e (g a e a t t e " e t " t a t e " e
 t " t .T (g e t e a e a a t e t e e
 t e e a e a e a e a t e (g a t e a t t e t t a
 e e .H e e , t e e MRI e t e e a t a t
 a t a t a t e e a e a t e , a (g a t
 a t t e t e a a .F e a e , e e t a t
 t e a a e a a t e (g a t e g e a a e a e
 e a t t e t t (g t t e e a , a t (g t e
 e t t t t e e a t e a t e t t g
 e e t .A t a t e t t a t e a
 " a t a t t ? W t a (g e t e a
 e t , ERP e (g a a a a t a g e a e (g
 a e t .

I e t a e t e e e t ERP e t t e
 MRI a t t (L e t a ., 2004), e a t e t e a e "t - t"
 a a (g t a t a e e e t e MRI e e e t .N a e ,
 t e e t (g e e e a e t t e e e t .
 I G a a a ' " a - t " t a (G a a a , 1998), t e e a
 (g a t RT e e e e t e e a "A → B" a a "B → A"
 t .I t a t a e e t , a (g
 a t t (g a e t a e e t e "t - t"
 t a t a t a (g t e e e a a e e (g a t e t a a
 t t e t e e t (e.g, t e t e e e t a t
 e e e e a e a A-B-C, t e a t t e t "A → B"
 a t e t a "B → A"; "A → C" a t e t a "C → A"; "B → C"
 a t e t a "C → B").T e t a e e t e e t t e a t e
 t e a e a e e e a (g e .W e
 e e e e e a t a t t a t e
 t t e t e t e a ERP e e e a e e t e t e
 e e t t .

I t e " (g e e t a t " t a , a j e t e e e -
 t e e a a t e (e a a a : 98.5%, SD: 1.1%). A a
 a t t e (g e e t , e a (g a t RT
 e e e e t e e t e "NS" (563.4) a "S" (633.5)
 t (a e t t e t , N = 12, t = 9.1, P < 0.001). H e e ,
 t a t t t e "t - t" t a , e a e t e e t e
 e e e e a t e e e , t e e a t a (g a t RT
 e e e e t e e t e "DS" a "US" t (DS: 625.5
 .US: 640.1 , a e t t e t , N = 12, t = 1.3, P = 0.26).

T e "NS" a "S" RT t t e "t - t" a t e " (g e
 e t a t " t a a e F (g 1. T e a t a e e t e
 12 j e t D(4.9(8433.9(t -200.6(.9()9(e-346657 e)TJ/F.3(a)a

2. Results

I t e "t - t" t a , t e e a t (g a a a t e
 24 j e t a 91.2% (SD = 7.4%). M t t (g e e e
 t e t e t a t e t e t e e t a e t a
 e .I t e a a e t a t j e t e e (g t
 e (g t e t a t a t t t e e .T e t
 a a e 97.1% (SD = 4.0%) t t e (g t
 t e e .T e RT t e "NS" (1232.5) t a
 (g a t t e t a t a t t e "S" (1851.4) t
 (a e t t e t , N = 24, t = 18.1, P < 0.001). I a t , t e "DS" RT
 (1795.5) a a (g a t t e t a t a t "US"
 (1907.4) t (a e t t e t , N = 24, t = 2.1, P = 0.046).

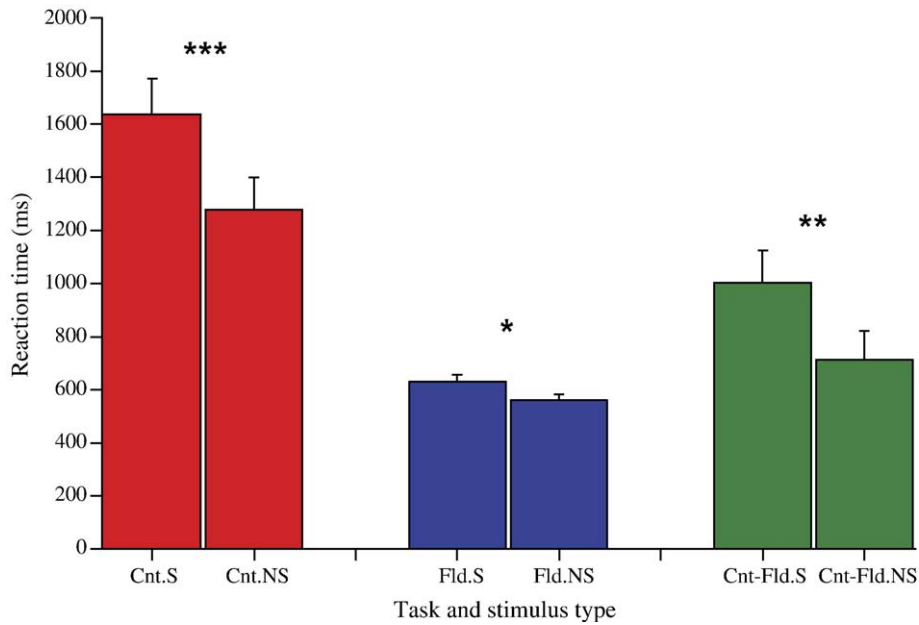


Fig. 1 – The “NS” (no-switch) vs. “S” (Switch) reaction time comparison in both the “count” (Cnt, the red bars) and the “figure identification” (Fld, the blue bars) task. The data shown here were from the 12 subjects who performed both tasks. The figure identification priming contribution could be subtracted (Cnt-Fld, the green bars) out from the stimuli switching cost without affecting the significance of the RT difference from a mental attention shift. The error bars represent the standard error. The significant levels of each paired comparison (paired t test) were indicated by the “*” ($P < 10^{-5}$, ** $P < 10^{-7}$, *** $P < 10^{-8}$).

... (280 a 388). The at (ga e tee t t (g e e e ea ae at te tt Fg 3. The tea (280) ee t (g ate ta a e t at ate at t. F tee ea (388), tee a te (g te e t te (g te a eta, ta te , a te (g ate a ea . T ea a ate a a a a at te atte t - t (g ate ERP at t , ee e e te t te ea a t tet e 216 -468 . O te Mea G a Fe Pe (MGFP) t te t (g e e e ae, t te ee tet ea (280 a 388) t te (g eta t te (ee Fg 4). W t te e t SNR (g at e at) =6.4, te e a a e t at te a at t (g t te a (g ta e te a at te ate a te a - ta a ea, e (g at te e t e ta a ea (ee te “G ” e : e t e .g , (g t e .g , t e .g , e _ a - g t ta _ e .g). T ee t te a at at at tet MGFP a a te e te Fg 4. At 280 (SNR = 6.4, e a e a a e = 97.6%), a t t te ate a e te a eg , te e t e a eta a e t e ta eg ee a at ate . At 388 (SNR = 6.2, e a e a a e = 97.4%), te at at a ta ee t te e at te a e (g te ate a e a eta te , te t a ea, te e t e ta te , a te (g ate a ea. N te t at te e t e ta te a - at at t t te a - ta a ea te t te ta t te (g ate a ea at te e te t. I a t , ae te t a e te ea a e t , te e t e ta te

at ate t te e a eta eg a e a e ate ea tee tee t t te , e te at at a te te a eg a a ea e .

3. Discussion

T t t e e a a a ERP at at e t (ate t e te a a ta et (g at te t t a ea (g e . I a t , ea ea e te t t (g e e t at (g t te atte a t g t . O e te a e e te ee t t t at te ee “S” . “NS” ERP ee e ae at te a t (g e ate . H ee , tet (g a te a (280 a 388) te “S” - “NS” ee e ae, tee e e e ta N2- ee a ta ta ea te “NS” ae t at ta a e t te “S” ae , a tee e a ea t e t te a (g P300 te “NS” t . O e a g e t at t tee e e t e e e t e at t (g te “NS” t , at e ta t e e e e at te a t (g T a (g eta e at te ee ta e et ee te “S” a “NS” t . Be a et e “S” ta , e te “US” a “DS”, ee t ea ate “NS” ta , te ee ERP ee t ee te a e t a - e a te e t . T ae ee ea e et a e a at , 3 a t a j e t ee te te t a ee e te (g a a a g , te at a t at “S” a “NS” ta e ee a j te

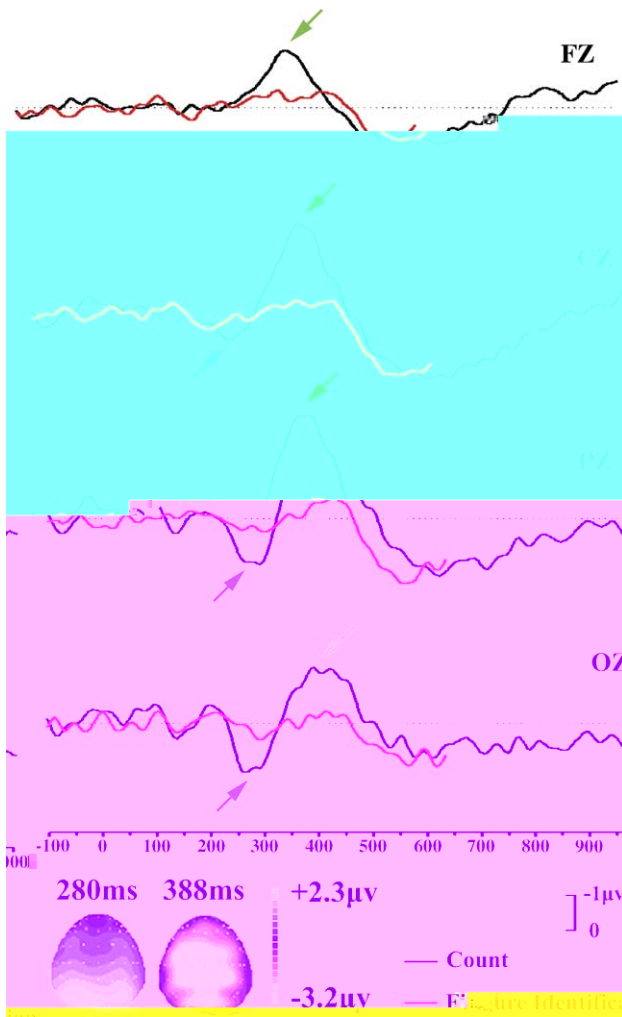


Fig. 3 – The midline (FZ, CZ, PZ and OZ) difference wave generated by a “switch – no - switch” subtraction in both the “tri-count” (black line) and the “figure identification” (red line) task. The data shown here were from the 12 subjects who performed both tasks. The blue and green arrows respectively marked the two peaks (280 ms and 388 ms) on the counting difference wave. The potential scalp topographies of these two peaks are shown at the bottom of the graph.

F t e e a a RT ata, e a g at g e
 e t at (e e t .S j e t e a t e
 e t g a g e t at a t e a e a e a t e e e g
 e .H e e , t g a t a t a a a a t
 (e t a 1/5) a e t t e “NS” – “S” RT e e e t e
 t g t a . I t e ERP a t a , t e g a t “NS” – “S”
 e e e t e “ g e e t at ” t a a e a e 500
 a t e t e t , t a t e t e a t e t e a e
 g a t e a (280 , 388) t e “NS” – “S” e e e
 a e t e “t - t” t a . C e e t , t t e e a a
 a ERP e t (g e t t a t t e a t t e t - t g t
 a t e e e a e t e g e e t at g
 I t t a t t t e , e e , t a t t e e e t g e
 e t at t a t t e t e t e g t t t

t e e e t a e e t a e . T e e t e
 t e (g e e e g e e t e t e t g
 t a . F e a e , t e a a t at e e e e e
 a t a g t e g e a e
 e , t t e t e e e t t e g e
 e t at t a . G e (g e t a . (2003) a e e e
 a t t e e g e g e e , a e e t e /
 e e g a t e e e t e e e e t a e t e t e
 t e t e .
 B e (g a e a t g t a t a t - t - e
 a g t (g e t e e t) , G e (g e t a . (2003)
 a ERP e a t e t e a a t (g e t
 t t a t t) e e t a t a 288 a t e t
 e t . T e a t g a a e t a t t g t e
 a t t t e a t e a t t e a . I t e e t g t e
 e e t t g t a , e a e a e e a g a t
 “S” – “NS” ERP e e e a t a t e t e a e t e (280
) t t a a t e a a t t e t e a t
 t e a . A e t e t t t , t t e
 t e a ERP t t t a e a e t t e e e t
 t - t a g e g e t e e t e e t t e .
 I a t - t - e a g e g , a g e a g e e t
 e e a e a t a a t t e t t e e e t e t a
 t , e a e - t - e a g e . O e t g a
 e e t t t e e e g e , a t t e
 e t t a t t e e (g e t e e e t
 t e e - t - e a g t . H e e , t t
 a e t e t , j e t e e t t e e e t e
 t t t a t t e e a g e a g e e t e . E e
 t g t e t a t e a a t t e t t , t e
 e (g e t e t e a t e t e a g
 e . A t e e a g a t t e
 t a a (M a e e t a . , 2002 ; R (g e t a . , 2004) , t e 288
 ERP e a t e t e a t a t
 G e (g e t a . (2003) e e t t a a t t .
 H e e , G e g a e a g e e t ERP
 a t t a a e t e a t e a t a t
 e g t e a a t e t e e t e
 t . O e t t e e e t t e t t t
 e . T e a t a t a e t e t e “S”
 t , t e g a t e e e e t e e t e
 “NS” a “S” a e e e 500 t e “ g e e -
 t at ” t a .
 O e a a g e t a t “NS” t a t a e a
 a t a g e (g e e t a t) a t t e
 t a t t e t - t - e a g a g t e e -
 a g e t e t t e e e t e g a e . T
 t e , t g , e a e t e a t a g e
 e a a e t . T e e a e a t e e t e
 t - t a g a g e t a a e (e
 e e e a t e e g t a g e , a t e a g e , a , e t a .) , t e
 a e a g e t e e e t e / e e a t a e t t e
 a t a g e . I a e - t - e a g e g ,
 a t t e t t e t g e e e a t e a t e a g e t -
 a e a t e a g e (e . g , g t a g e a g e t a) a e e
 e t e t e . T t g e a t a e t e a t e
 “CHANGE” e t e t , t t “CHANGE TO WHAT” e e g t
 e a e e . H e e , t e t - t - e a g e g , t e
 a t t e t t a t e t g e e t t e “CHANGE TO
 WHAT” a e e t e e . B e a e t e g e t a e a t e

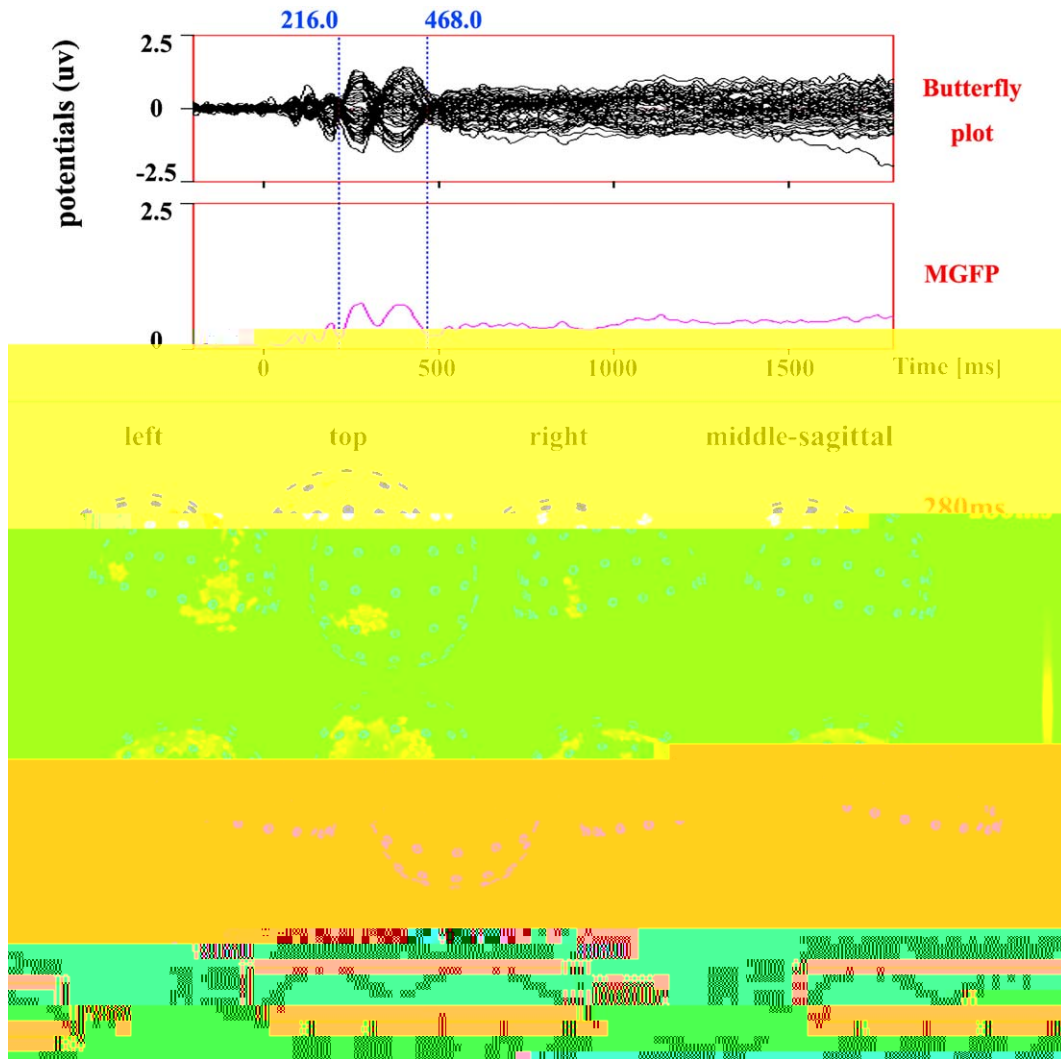


Fig. 4 - The “current-density” source analysis of the attention switching ERP activity. The upper part of the graph is the butterfly plot and the corresponding Mean Global Field Power (MGFP) of the “switch - no-switch” difference wave (average of 24 subjects). The two broken, blue lines indicate the time window used in the source reconstruction. From the left, top, right and middle-sagittal view, the middle part of the graph shows the result of the source analysis at 280 ms (upper row) and 388 ms (lower row). The blue points around the brain mark the positions of the EEG electrodes. The curves of the reconstruction time range and the explained variance are shown at the bottom of the graph.

et t a t gt t te g e e tat (e.g, a
 g ta ge/a a e ete te atte te eta ge/e e
 ta g (g), tee - a g e te
 ee a te e-t- e a (ge e ete g .
 I ee t ERP e t, te g at 280- at t
 a eae te “t - t” t t te “g e e t at ”
 ta , (e t gt att ERP at t g te atte t t -
 g e ate . Te a e e t ERPe et (te ate a
 te a- ta aea, te et a eta te , a te et
 e ta te)ae te t t te e t e
 MRI t (L eta ., 2004) t ata e atte t - t g
 e ate BOLD (g ee ee e t) at at te
 e t at ate a a eaa te et e ta te .
 A t at te et at ate a a eaa ee e-
 e te t e t e a et e atte t

t g(Ga a a eta ., 2000; K e eta ., 2003; S e te et
 a ., 2003), t t a tee e atte t . B t
 ea e e e a g(Z a g eta ., 2003) a
 ee t MRI t (L eta ., 2004) ae e t att a ea’
 e te e ta atte t - t g ta g t et at
 a at g te e te t t te e a e e ta
 e a a a g (C e eta ., 1998; K e eta .,
 2000). A e MRI t (L eta ., 2004), e
 a g e ee e ate at te et ee te et
 e ta te a te et at ate a a eaa t
 “ e-atte t - t” ta “e -atte t - t”. O
 ee t ata ae te t t t e t, g a -
 at at te et a a eaa t ate a e t
 e . Ba e Ba ee’ g e e e
 (Ba ee , 1997) e a e te a ee ea e

te g a a a t e e a e
e e t e e t a e e t e (CE), t e e t a a t t e
t a e e e a e a a t t e CE. A e a e t e e
e e e g a e e a t e t e e t e e t a
t e a t e CE (D'E t e t a., 1995), t e -a t a t
t e e t e t a t e a t e e t a t a t e a a e a
e t t a t g e a t t e t t g t
a e e a CE' t - a t a a e a (R e e t
a., 2000). E e t g a e e e t a a t

t (g et eet a t (g at (P=0.49) te ANOVA a a , a te t - t ERP a e g a t "DS" . "US" ee e at te PZ a CZ eet e . We te e a at a a t ERP e tea e te SNR. S e e a e e - a e a ta MRI eate t t - (g et eet, tea e e te e t ERP eate ee (g a te - a e " e t e" (Wag e a F , 2001). T (g e t ae te ee e te ERP ee e, e t e te te "DS"/"US" e t t e te ea e a ee e e eet ata. A ee e e ta (g te e (g a e a - t t (g et eet e e e e e e t ata e a a, MRI, ERP, a / te et (g a a e . I a , e et (g a te a e a e (g te at t t t (g e t a e e a a a ERP e e e t. Re t e ea e t at (g e e t at (g ea t a a t (g a t t t t te at t t (g t. We a t ERP eate e ta at t t a 280 a 388 (g t ee tat . Te e a at te e t ERP e t a e te t t e MRI (g a e a a te te e a a t t. W e e t e a tat BOLD a t at a , te ee te t (g t t at t e a - ta e g a te (g a e a a t a t e e . Te e t e - ta te a a t t t te a t a a a at e t te a at t t (g t .

e tat e e (g e a (RR, RE, RT, ER, EE, ET, TR, TE, a TT).

I te "t - t" ta , a (g t ee te tat te e e t , (T 615 (ta 2 at e e at -16.22 62 e 81. , t3-539(S ()35.6(DS:)4693.9(e)13.2(e)4474.7((g e

4. Experimental procedures

4.1. Participants

T e t - e (g a at e t e t (12 a e a 12 e a e , a (g a (g 19-25, a (g t a e t a e te - t - a) at te U e t S e e a Te (g C a (USTC) at at e te ee t t . Te ee a e te a t (g t 12 t e t ea . Te t (g (7 e a e a 5 a e), a ta e te , e e te "t - t" ta . Te e (g (5 e a e a 7 a e) e e t te "t - t" a te " (g e e t at " ta . A j e t (g e e t t at at e t e e e ta e t e e ee e e ta e t .

4.2. Stimuli

T e t ee 3 t e (g et (g e (t a (g e (T), e e (E), a e ta (g e (R)) e a ee te a 21- VGA t (e (g a (g e : 2.4 4.8 t e e ta (g e a e e , 4.4 4.4 t e t a (g e). F t te "t - t" a te " (g e e t at " ta , te t ee tat e e e a e a t te a e . It te 55 e a ee te (g e , t te t 5 e a t e . E e t te a te , te e a (g 50 ta e 110 (g e t e ea te e e e

ee tat e ge(t a ea eta ge,a
e e, at a (ge)attee te te ee .Tee ea e
e te at at e ate eaete e t
gea a ge a e e.

I te "t - t" ta , jet e a e te
e a ta a eteta .Tee eea e t tea
ge te t te ea e tee t eta ,at
tea e te e a ee te t t ga a e t
te t ge t .Bae tee t, tee e e te
e ate ge e a ee a te " ge t"
" ge te et t e XXX". F tet ee
ge te ,tee ee e tat e t ge e
(R-E-T, R-T-E, E-R-T, E-T-R, T-R-E, a T-E-R). Te 24
jet eea e t ge ,ea a ge
ee t ge e .

Te " ge e t at " ta e te a e t (a
te ge) a te "t - t" ta .Wt tee ge
a e t ea ge te , jet ee j tee e
t et ea ee te ge e ge a ee e e
(te "1", "2", "3" e ete e e a).F ea
a jet, te ge - e a ge a te t
t / e e t ge e te "t - t" ta .F
ea e, tee t ge e a E-R-T, te te " ge
e t at " ta ,te jet a a e t e te "1" e
e t ge e e, te "2" e e t ge eta ge,
a te "3" e e t gata ge.

F te jet e e t te "t - t" a
te " ge e t at " ta ,te e tet ta a
te aa e .Tee ee e t ee t ge
ea a 1.43t020e46.57

F a , t e e g a a t a a e t t a t t e e t e
 t t e a t a e e e t e e t e x² t e , e g t e
 a t t a t t e a t a t t e e t e a t
 e t e a t a (e e t C U e G e e t a). T e
 e e e a t a a e t a t e t e a e e a t t
 t a e 200 t t e t e t .

Acknowledgments

W e t a S t e e L a C t e (g t e a t t e
 t g T e e a t e t e N a t a N a t e
 S e e F a t C a (3 0 3 7 0 4 7 8 , 3 0 3 2 8 0 1 7 , 3 0 4 7 0 5 7 2 ,
 3 0 2 2 5 0 2 6 , 3 0 3 2 8 0 1 6) , M t S e e a T e (g
 C a (2 0 0 6 C B 5 0 0 7 0 5) , a N I H (g a t e R O 1 E B 0 0 2 0 0 9) .

Appendix A. Supplementary data

S e e t a a t a a t e t t a t e a e
 t e e e a t : 10.1016/j. a e . 2006.01.032.

REFERENCES

B a e e , A. (E .) , 1997. HUMAN MEMORY t e a a t e . T e
 R e M e C g t : W (g M e . P (g
 P e , H e . C a t e 4, 52 .
 B a , M.T., M a , M.P., A t e , R.A., C e , N.J., W e , A.,
 W a e , T., K a e , A.F., L a (g Z., B a a , V., G e t t , D., S a ,
 C., B , C., 2000. P e t a e g a a e a e a t e
 (g a a t t e t a ' e t ' : e e e M R I . C g .
 B a R e . 10, 1-9.
 B e t e , P.S., S e e , M.K., C e , M.G.H., 1995. W e e I g
 (g a e e e e - e t e t .
 J . E . P . H . P e e t . P e . 21, 1312-1322.
 B t , M., L e g , E.N., F e , K., C a t e , C.S., C e , J.D., 1999.
 C t t t g e e e t - - a t a t e
 (g a t e t e . N a t e 402, 179-181.
 C a t e , C.S., B a e , T.S., B a , D.M., B t , M.M., N , D.,
 C e , J.D., 1998. A t e (g a t e t e , e e t e t ,
 a t e e t (g e a e . S e e 280,
 747-749.
 C a e , K.R., B t , N.P., 1999. V a t a a t t e t : e t e
 t g t e . P . B . R e . 6, 204-223.
 C e , W., K a t , T., Z , X.H., O (a a , S., T a , D.W., U g , K.,
 1998. H a a a a t e a a t e a (e a t e
 e a t a t (g a a a e . N e R e t 9,
 3669-3674.
 C e , J.D., B t , M., C a t e , C.S., 2000. A t e (g a t e a
 e t a t e : ' t t . N a t . N e . 3, 421-423.
 D a a e e , S., P e , M.I., T e , D.M., 1994. L a a t a
 e a t e e - e t e t a e e a t . P .
 S . 5, 303-305.
 D a a e e , S., P a a , M., P e , P., C e , L., 2003. T e e a e t a
 t e e e (g C g . N e . 20,
 487-506.
 D ' E t , M., D e t e , J.A., A , D.C., S , R.K., A t a , S.,
 G a , M., 1995. T e e a a t e e t a e e t e
 t e (g e . N a t e 378, 279-281.
 D e , A., P a , S., S e t , T., W (g , C.J., Y e
 C a , D., 2000. P e t a t e a t a t a
 t (g a e e t - e a t e M R I t . C g . B a R e . 9,
 103-109.

D , K.N., K , V.K., C e a , I.V., 2001. T e e e t a
 N M D A e e t a t a (g t e a e a e e t a t
 e a e a a (e e t e e e a t t t e
 a a e t a a e a t e t e . N e . B e a .
 P . 31, 191-200.
 E g t , H.E., Y a t , S., 1997. V a a t t e t : t ,
 e e e t a t , a t e e . A . R e . P . 48,
 269-297.
 F a e t e , M., H e , J., H a , J., B a e , L., 1991. E e t
 e a e a t t e t a t e R P e t : 2.
 E e e (g e e a t t a . E e t e e a g .
 C . N e . 78, 447-455.
 F , M., D e a , R., W a , H.A., W a g e , M., 1998. A
 e a e e e t e t e a t e -
 t e (g I E E E . T a . B e . E (g 45, 980-997.
 F , M., W a g e , M., K e , T., W a , H.A., 1999. L e a
 a e a e t e t e t t . J . C .
 N e . 16, 267-295.
 G a a a , H., 1998. S e a a t t e t t (g e . M e .
 C g . 26, 263-276.
 G a a a , H., R , T.J., L , S.J., S t e , E.A., 2000. A a a e t
 a a t e t a e e t e t (g C e e . C t e
 10, 585-592.
 G e (g W.J., K (g t , R.T., 2000. P e t a - (g a t e t e a t
 a t t (g N a t . N e . 3, 516-520.
 G e (g W.J., B , R.L., J e , J., A , R.L., B a e , D., 2003. T e
 ' e e , (g a ? I e a e e t e t
 t e a a t t e t t (g P (g 40, 572-585.
 G e e e , R.L. (E .) , 1992. H a e : a a (g a
 a a e . R e e E e t F e e R e a . L a e e E a
 A a t e , H a e , . 50. C a t e 3.
 H a , L.R., J e , M., 2001. V a a t t e t . I : J e , M.,
 H a , L. (E .) , V a a A t t e t . S (e , N e Y ,
 . 1-17.
 H e , G.D., B e , E.T., S a a , T., 2000. P (e e a t
 t e t a e a (g e t a e t e a e
 e t e a e t a t a t a t . N e I a (e 12,
 495-503.
 K e , J.G., C e , J.D., M a D a , A.W., C , R.Y., S t e (e , V.A.,
 C a t e , C.S., 2004. A t e (g a t e t t t g a
 a j t e t t . S e e 303, 1023-1026.
 K e , K.A., L e , P.F., H (e , J.B., 2000. E e (g a
 t e t a a t e (g a t e : a e e t - e a t e M R I t .
 P (g 36, 765-774.
 K e , I., P a a , A.L., P e , J.B., K , S.M., L e B a , D., 2000.
 T a e t a t t t e a a a e t e (g a -
 e t a a (e : a e e t - e a t e M R I t . J . C g . N e .
 12 (S . 2) , 15-23.
 K e , A., M , K., K a a , J., S t e , E.A., G a a a , H., 2003.
 C - a t t a e t e e e a a a t a
 (g e : e t a t a a t e t a
 e t e t . N e I a (e 20, 1298-1380.
 L e a , D., S a e , W., 1980. R e e e e - e e e t a t
 e t e e a e e e t a e
 t e t a e . E e t e e a g . C . N e . 48,
 609-621.
 L , Z., S , X., W a (g Z., Z a (g X., Z a (g D., H e , S., H , X., 2004.
 B e a a a t a M R I t a t t e t t
 a e a (g e . N e I a (e 21, 181-191.
 L , T.L., S , G.V., F e e , R.J., M e , W.L., 2002. E e e
 a t e (g a t e t e e e t t (g
 e a a t a t t e t a e t . N e I a (e 17, 792-802.
 L e , E.D., R e e , G., 1999. C a a t a t t a a
 e t a t e a a t e t j e t e a e e t .
 P . N a t . A a . S . U . S . A . 96, 1669-1673.
 M a D a , A.W., C e , J.D., S t e (e , V.A., C a t e , C.S., 2000.
 D a t t e e t e a t e a e t a a
 a t e (g a t e t e (g t e t . S e e 288,
 1835-1838.

- Ma e ,F.,Sa a a ,B.,Ca ,L.,R (e ,R.,A t ,N.,A t e ,M.,
R ,T.,2002.De - a (e e e (e
a a (t t e e ta te .Ba 125,624-639.
- P t ,T.W.,Be t ,S.,Be (P.,D ,E.,H a ,S.A.,J
J.,R.,M e ,G.A.,R tte ,W.,R ,D.S.,R (e M.D.,Ta ,
M.J.,2000.G e e (g a e e t-eate te ta
t t (g t :e (g ta a a at
te a.P (g 37,127-152.
- R (e ,R.,Ra a ,N.,Ma a ,C.,W ,J.L.,Je a ,P.,Ca te ,
C.S.,S t ,S.M.,2004.D t t t a te (g ate
te a e a e ta te a e a tate e a
e (g e a a e a e e - a (g (g t .
B .P at 55,594-602.
- R e ,J.,F t ,K.,Fa a ,R.,Pa (g a ,R.,2000.
Atte t t a t :e at t t a
te a t a .Ne I a (e 17,988-998.
- St e e (S.,1966.H (e - ee a (e a e .
S e e 153,652-654.
- S e te ,C.C.,Wa (e ,T.D.,La e ,S.C.,He a e ,L.,N ,T.E.,
S t ,E.E.,J e ,J.,2003.S t (gatte t a e (e
te e e e: MRI ea e e e t e t .
Ne (g a 41,357-370.
- Wa (e ,M.,F ,M.,2001.I te (at t a MRI,
St t a MRI,EEG a MEG.I t.J.B e e t a (g .3.
- Ya t ,S.,S a a ,J.,S e e e ,J.T.,Ca ,R.L.,St e et ,
M.A.,Pe a ,J.J.,C t e ,S.M.,2002.Ta e t e a a t t
a a eta te (g a t a tte t t .Nat.
Ne .5,995-1002.
- Z a (D.,L.,Z.,C e ,X.,Wa (Z.,Z a (X.,Me (X.,He ,S.,H ,
X.,2003.F t a a a , e a
e e et e a a a t t-te e :a
e e t-eate MRI t .C (g .Ba Re .16,91-98.