利用功能性磁共振成像估算认知任务中的信息处理度量

Chetan Gohil[1,2,3], Oliver M. Cliff[1,3], James M. Shine[2,3], Ben D. Fulcher[3,4], 和 Joseph T. Lizier[1,3]

[1]悉尼大学计算机科学学院，澳大利亚新南威尔士州[2]悉尼大学脑与心智中心，澳大利亚新南威尔士州[3]悉尼大学复杂系统中心，澳大利亚新南威尔士州[4]悉尼大学物理学院，澳大利亚新南威尔士州

arXiv:2602.03240v1 [q-bio.NC] 3 Feb 2026

摘要

认知越来越多地被视为信息处理过程，但大多数功能性磁共振成像分析关注的是激活或功能连接，而非量化信息如何存储和传递。为解决这一问题，我们提出一个框架，用于估算任务态功能磁共振成像中的信息处理度量：主动信息存储（AIS）、传递熵（TE）和净协同。AIS 衡量某一区域内保留的信息，TE 描述定向信息流，而净协同则对比高阶协同相互作用与冗余相互作用。至关重要的是，为了使该框架得以应用，我们采用了一种近期开发的信息论测度计算方法：交叉 互信息。该方法结合静息态和任务数据，以应对任务态功能磁共振成像中样本量有限、非平稳性和情境等挑战。我们将此框架应用于人类连接组计划中的工作记忆（N-back）任务（470 名参与者）。结果显示，随着工作记忆负荷增加，额顶区域的主动信息存储上升；传递熵揭示控制通路中的定向信息流增强；净协同则表明整体转向冗余。本研究建立了一种量化任务态功能磁共振成像中信息处理的新方法。

1 引言

认知越来越多地被置于信息处理的框架下理解：大脑可被视为一种复杂的动态系统，能够对信息进行编码、存储和操作（Neisser，2014）。这一视角构成了若干重要理论框架的基础，例如预测编码（Rao和Ballard，1999年）、自由能原理（Friston，2010年）、认知计算模型（Anderson等，2015）以及整合信息理论（Tononi等，2016）。然而，要检验这些理论，需要采用定量方法来表征大脑如何处理信息。

本研究聚焦于利用功能性磁共振成像（fMRI）量化认知任务期间信息处理的不同方面（存储和信息传递）。功能性磁共振成像是一种测量脑活动的无创技术。它能检测与神经活动相耦合的血氧合和血流变化，即血氧水平依赖（BOLD）信号，从而间接测量局部脑功能（Logothetis，2008年）。基于任务的功能性磁共振成像使研究人员能够识别参与特定认知过程（如工作记忆、注意或决策）的脑区，并考察活动模式如何随任务要求而变化（Barch等，2013）。

信息论（Cover，1999年）为量化交互组分系统中的信息量提供了一个有原则的框架。多项研究探索了其在神经影像学中的应用，以刻画脑功能。早期研究计算功能磁共振成像数据的互信息，以刻画区域间的功能连接（Gómez-Verdejo 等人，

2012年；Hlinka 等人，2011年）。后来的方法将其扩展至传递熵，将其作为有向连接的度量（Lizier 等人，2011年；Vicente 等人，2011年；Wibral 等人，2014年b），而近期的发展则采用部分信息分解，以分离神经信息处理中的冗余贡献和协同贡献（Wibral 等人，2017年；Mediano 等，2019年；Rosas 等，2019年；Luppi，2022年；Varley，2023年）。

以往绝大多数研究都聚焦于将信息论应用于静息态功能磁共振成像数据，因为这类记录往往时长较长，且通常被认为更符合平稳性假设：实验条件固定，因此这些特征有利于估计计算信息论测度所需的潜在概率分布。用于估计任务态功能磁共振成像中信息处理的方法则尚不成熟。仍有一些根本性问题有待解决：哪些度量最为恰当、如何在认知背景下对其进行解读，以及如何妥善应对这种成像方式所带来的挑战。任务态功能磁共振成像记录本质上是非平稳的（Laumann等人，2024年），且通常时长较短。此外，功能磁共振成像的时间分辨率受缓慢的血流动力学响应函数（HRF）限制（Logothetis，2008年）。本研究首先通过反卷积处理HRF（Wu等人，2013年）来应对这些问题。更重要的是，我们采用了一种近期开发的、用于处理非平稳性和短时记录的方法：交叉 互信息（Gohil等人，2025年）。

我们将重点使用三种互补的信息处理测量指标来表征脑活动（Lizier，2012；Liet等人，2019；Voges等人，2024）：

- 主动信息存储（AIS），用于量化某个脑区过去的信息有多少能够随时间得以保留（Lizier 等人，2012）。
- 传递熵（TE），用于捕捉脑区间的定向信息流，可视为格兰杰因果关系的非线性推广（Schreiber，2000）。
- 净协同，用于比较多个输入共同作用时产生的信息量，与各输入单独作用时产生的信息量有何差异。

这些测量指标共同提供了一种有理论依据的方法，用于表征认知过程中大脑如何存储和传递信息。它们还能够区分脑区间相互作用主要是冗余还是协同，从而进一步阐明信息处理在认知功能中的作用。

在本研究中，我们将分析人类连接组计划（HCP）的功能磁共振成像数据。该大型资源提供了健康个体的高质量功能磁共振成像数据（Van Essen等人，2013）。我们聚焦于 N-back任务，这是一种广泛使用的范式，通过要求参与者监测一系列刺激，并判断当前刺激是否与 N 步之前呈现的刺激相匹配，以调动工作记忆（Owen等人，2005）。 N-back任务可稳定激活额顶控制网络（包括背外侧前额叶皮层、顶叶皮层、丘脑和岛叶），同时使默认模式网络（DMN）失活；其活动水平随记忆负荷而变化（Owen等人，2005；Emch等人，2019）。在HCP数据集中，无论群体层面还是个体层面，都能可靠地观察到这些模式（Barch等，2013；Lamichhane等人，2020），从而能够大规模研究工作记忆功能的变异性。此外， N-back任务已用于研究认知负荷下功能网络的动态重构（Shine等人，2016；De Alteriis等人，2025），因此非常适合进行信息论分析：记忆中保持项目与主动信息存储自然相关，额顶网络间的动态协调体现传递熵，而整合来自多个脑区的输入则为考察协同相互作用与冗余相互作用提供了条件。

在第2节中，我们介绍如何从基于任务的功能磁共振成像数据中估算信息处理度量的方法，并特别关注诸如如何为数据定义底层概率分布等挑战。第3节展示了 HCP数据集中的 N-back任务结果。第4节讨论研究发现的意义，第5节总结研究贡献并展望未来。

2 方法

2.1 人类连接组项目（HCP）数据集

本研究分析了 HCP数据集中的工作记忆（N-back）任务（Barch等，2013；Van Essen等，2013）。HCP数据集包含 0-back（基线注意）条件和 2-back（工作记忆）条件——将 2-back 减去 >0-back，可直接比较高认知负荷与低认知负荷（Barch等，2013）。此外，HCP数据集还包含每位受试者的一段独立静息态记录。我们研究了 500名受试者发布版本。

预处理

作为最小预处理流程的一部分，对每位受试者的功能性磁共振成像记录（静息态和 N-back 分别处理）进行了偏场校正和运动校正（使用 FSL 的 FLIRT，12 个线性自由度）（Glasser 等，2013）。通过计算标准体积重对齐过程中估计的六个刚体配准参数的导数所对应的逐帧位移（Power 等，2014），以及相邻体积间 BOLD信号的均方根变化（DVARS），识别各数据集中的时间伪影。未从数据中剔除异常帧。

检测伪影后，使用 CompCor 策略（Behzadi 等，2007）从数据中回归去除与六个线性头部运动参数（及其时间导数）、逐帧位移、DVARS，以及脑脊液和大脑深部白质解剖掩模相关的干扰协变量。根据这一流程，共有 27 名受试者因头动显著而被剔除（逐帧位移 $>2.5\%$ 和/或 DVARS >0.25）（Power 等，2014）。

脑区划分

预处理之后，使用Gordon图谱（Gordon等人，2016年）从333个预定义感兴趣区（ROI）中各提取一条平均时间序列：左半球161个区域，右半球162个区域。

准备

脑区划分之后，我们对数据进行了标准化（z评分）和去趋势处理。随后应用零相位三阶正反向巴特沃斯滤波器（$0.01<\mathrm{f}<0.08$ Hz）。然后对数据[1] 进行全局信号回归（Murphy和Fox，2017年）。为减轻血流动力学响应函数对信息处理度量的影响，我们采用盲去卷积技术从数据中去除血流动力学响应函数（Wu等人，2013年）。两名受试者的血流动力学响应函数反卷积失败，因而被剔除。此外，一名受试者因没有2-back准确率得分而被剔除。最终共得到470名同时具有静息态和 N-back数据的受试者。

最后，为避免带通滤波器引起的边缘效应问题，我们从 N-back 记录中截去前 52 个和后 55 个样本（剩余 298 个样本），并从静息态记录中截去前后各 100 个样本（剩余 1000 个样本）。随后将这些时间序列用于后续分析。

2.2 信息论测度

在此，我们介绍本研究用于量化信息处理的度量方法。我们重点估计通过功能性磁共振成像（fMRI）测量的大脑中的存储和信息传递（Bryant 等人，2025）。所有信息论测度均使用 JIDT 工具箱中的 KSG1估计器（Kraskov

[1]这一步并未 对本文中呈现的结果产生重大影响， 本文。

等人，2004）计算。该估计器克服了其他基于核的估计器的局限性；后者会受到分箱偏差的影响，或对数据概率分布的形式作出严格假设。

自相关。信息论测度通常假设底层时间序列的各个样本之间相互独立且同分布（Lizier 等，2012；Bossomaier 等人，2016）。然而，功能磁共振成像数据具有很强的自相关性，这是由内在神经动力学以及缓慢的血流动力学响应函数共同造成的。这种自相关性可能导致信息论测度的估计值偏高，因为信号中的依赖关系可能只是源于时间上的平滑性，而非真正的信息处理（Cliff 等人，2021）。我们对数据进行了预处理，以缓解这些问题（去趋势、滤波、血流动力学响应函数反卷积；见第2.1节）。此外，在计算信息论测度时，我们排除了自相关样本（Theiler，1986），以减少估计器中与自相关相关的偏差（JIDT 中的 DYN_CORR_EXCL=15，其取值设定为大于所分析的任何时间序列保留统计显著自相关的时间长度）。

互信息（MI）

交叉互信息。每种度量都基于互信息（Cover，1999年；Gohil等人，2025年）

$$I(X;Y) = \mathbb{E}_{x,y\sim p(x,y)}\{i(x,y)\} = \mathbb{E}_{x,y\sim p(x,y)}\left\{\log\left(\frac{q(x,y)}{q(x)q(y)}\right)\right\} \quad (1)$$

其中，$i(x,y) = \log\left(\frac{q(x,y)}{q(x)q(y)}\right)$ 表示随机变量 X 和 Y 的样本 x 和 y 之间的局部（或逐点）互信息，$q(x,y)$ 为参考分布，$p(x,y)$ 为检验分布。这里，互信息是对检验分布 $p(x,y)$ 中的数据样本取平均，但在计算局部互信息时使用的是参考分布 $q(x,y)$ 给出的概率。请注意，以这种方式计算互信息意味着我们采用了交叉互信息（Gohil等人，2025年）。这是一个重要的选择，可确保我们使用参考分布正确考虑系统可能探索的状态（x, y 值）。

参考分布。该分布旨在描述我们预期大脑会呈现的全部状态（x，y 值）的概率。为此，我们建议使用针对某位受试者所能获取的全部功能磁共振成像数据计算出的经验分布（此处包括静息态和 N回任务数据）。将静息态记录纳入该参考分布，可为 N回条件提供适当的背景。这样我们便能考虑到，在 N回条件下，功能磁共振成像数据可能处于状态空间中的低概率区域。此外，纳入所有可用记录可提供充足的基线数据，从而可靠地估计概率分布。

检验分布。这是我们在方程 (1) 中取期望所依据的分布。交叉互信息用于评估 X 与 Y 之间的关系（如参考分布所定义）在检验分布中实际体现得有多强。为此，若要评估某项特定任务的交叉互信息，就应仅使用该任务的数据来估计检验分布。在这里，我们将分别使用 2-back、0-back 和静息态数据。

条件互信息。上述基于交叉互信息的方法不同于传统互信息计算，后者会将检验分布用作参考，即 $q(x, y) = p(x, y)$。在 fMRI任务分析的语境下，任务数据将用于定义一个经验分布，并将该分布用于 $p(x, y)$ 和 $q(x, y)$。这种参考分布的选择定义了一个仅基于任务期间记录数据的概率空间。实际上，这相当于以任务为条件（Gohil等人，2025），这意味着它缺乏适当的背景，无法判断任务条件下的 x-y 依赖关系与基线静息态条件相比是否异常（概率是否较低）。我们将这种传统互信息计算称为条件互信息，因为它基于一个以任务为条件的概率分布。此外，该方法还存在以下问题：参考分布 $q(x, y)$ 是根据非常短且非平稳的数据确定的。

交叉互信息与条件互信息

本研究中计算的所有度量都将基于交叉互信息。将这一方法用于基于任务的功能性磁共振成像分析，是本文的关键创新之一。通过使用模拟数据，(Gohil等人，2025)详细研究了交叉互信息相较于条件互信息的特征。正如 (Gohil等人，2025) 所述，交叉互信息的一个较大的正局部值 $i(x,\ y)$ 意味着，在参考分布下，联合出现（$x,\ y$）的概率相对而言高于独立性所预期的概率；随后，对任务样本（检验分布）取期望，可以判断这种（可能较为罕见的）共同出现是否在任务期间系统性地发生。比较交叉互信息与条件互信息：

- 交叉互信息和条件互信息都较高，表明任务中的 X-Y 依赖关系很强，而且通常在静息时也能观察到。
- 交叉互信息较高但条件互信息较低，表明静息时罕见的 X-Y 依赖关系在任务中频繁出现。这可能是因为出现了少数信息量很高的任务特异性事件。在此，针对任务进行条件化会消除一种冗余，从而削弱条件互信息所测量的 X-Y 关系。
- 交叉互信息较低但条件互信息较高，表明任务中的 X-Y 依赖关系很强，但通常在静息时观察不到。在此，针对任务进行条件化会揭示一种协同，从而增强条件互信息所测量的 X-Y 关系。

在任务态功能磁共振成像分析中，响应取决于上下文：仅观察任务数据时看似很强的依赖关系，仍可能属于大脑正常活动的一部分，而这种活动在静息时也能观察到。交叉互信息使我们能够判断，任务事件（在检验分布中）相对于受试者更广泛的基线活动（由参考分布表征）而言，是否代表了非典型的 X-Y 依赖关系。在探讨“任务是否诱发了与基线相比不同寻常的连接”时，交叉互信息是一项有用的指标。

为在 JIDT 中计算交叉互信息，我们将 N-back 任务和静息态数据都作为参考分布（本研究中通过按时间顺序拼接 N-back 任务和静息态数据来实现）。随后估计局部值 $i(x,\ y)$，从而得到该信息论度量的时变估计。在计算条件互信息的情况下，我们会明确说明。

主动信息存储（AIS）

我们建议使用 AIS 作为信息存储的度量（Lizier 等，2012年） ，

$$A_X = I(X_t; X_{<t}), \tag{2}$$

其中，X 是特定感兴趣区域（ROI）的时间序列数据。AIS 量化了当前时间点 X_t 在多大程度上可以由过去的 $X_{<t} = \{X_{t-1}, X_{t-2}, ...\}$预测；值越高，表示随时间主动维持的信息越多。与基于自相关的度量不同，AIS 从信息论角度量化时间依赖性，既能反映线性动力学，也能反映非线性动力学；它还会将多个过去时间点提供的所有信息累积起来，而不是分别处理。因此，AIS 已广泛应用于神经数据的信息存储研究（Wibral 等，2014年a；Voges 等，2024年；Brodski-Guerniero 等，2017年；Puche Sarmiento 等，2020年）。

要计算主动信息存储，我们需要指定在 $X_{<t}$ 中用于互信息计算的先前时间点数量。在这项工作中，我们使用了 2 个时间步（JIDT 中的 k_HISTORY$=2$ ），这为此处的时间序列提供了最大的偏差校正值（Garland 等，2016年；Erten 等，2017）。

传递熵（TE）

为量化信息流，我们建议使用传递熵（Bossomaier 等人，2016年；Wibral 等人，2014年b），

$$T_{X\to Y} = I(Y_t; X_{<t}|Y_{<t}), \tag{3}$$

其中， X 和 Y 分别是源ROI 和目标ROI 的时间序列。TE 是格兰杰因果关系的非线性推广（Schreiber，2000年），能够捕捉脑区之间具有方向性、存在时间滞后且可能为非线性的依赖关系。与传统的基于相关性的度量（例如皮尔逊相关）不同，TE 同时考虑源和目标的历史，因此反映了在目标自身过去 $Y_{<t}$ 已提供的信息基础上，源 $X_{<t}$ 为预测目标 Y_t 的未来贡献了多少新信息。这使 TE 特别适合用于研究功能性磁共振成像和其他神经数据中的有向相互作用（Lizier 等人，2011年；Vicente 等人，2011年；Wibral 等人，2014年b；Marinazzo 等人，2012年；Voges 等，2024年）。

要计算 TE，我们需要指定用于源和目标历史的时间点数。本研究中，我们根据先按照主动信息存储（AIS）优化目标过去，再以类似方式确定源过去（具体而言，取各对之间最常见的值），将二者的时间步数均设为 2（在 JIDT 中分别为 k_HISTORY=2和 l_HISTORY=2 ），以最大化偏差校正传递熵。

净协同

净协同（也称为交互信息）（McGill，1954年；Williams 和 Beer，2010年）提供了一种方法，用于比较两个源所提供的协同信息对预测目标未来的贡献（超出单独归因于其中任一源的信息），以及冗余信息（可能单独存在于任一源中）（McGill，1954年）。在这里，我们将目标自身的过去视为一个源（即向目标提供主动信息存储的源），并将另一个独立的感兴趣区域视为另一源（即向目标提供传递熵的源），据此考察两者之间的净协同；这种做法与其他研究类似（Williams 和 Beer，2011年；Wibral 等人，2017年；Lizier 等人，2013年）。对这些源的净协同度量为

$$S_{X\to Y} = T_{X\to Y} - I(X_{<t}; Y_t) = I(Y_t; X_{<t}|Y_{<t}) - I(X_{<t}; Y_t), \tag{4}$$

其中， X 和 Y 分别是传递熵中的源时间序列和目标时间序列。关键在于，这一度量反映的是协同信息与冗余之间的净值：协同信息只有在同时考察源和目标的历史时才会显现，而冗余则是源和目标过去中同时存在的重叠信息。 $S_{X\to Y}$ 的值为正，表明协同信息多于冗余信息（这也足以判定存在协同信息）；值为负则表明冗余信息多于协同信息（因此足以判定存在冗余信息）。因此，这一度量使我们得以超越单纯量化定向相互作用，进而理解区域间的信息交换是协同的还是冗余的（Williams 和 Beer，2010年；Rosas 等，2019年；Mediano 等，2019年）。

要计算净协同，我们需要指定源和目标历史所使用的时间点数。在本研究中，我们对两者均使用了 2 个时间步（在 JIDT 中分别为 k_HISTORY=2 和 l_HISTORY=2），并同时估算主动信息存储（AIS）和传递熵（TE）。

2.3 任务分析

我们的目标是估计每个 N-back条件（2-back、0-back）以及静息态条件下的A_X、 $T_{X\to Y}$和 $S_{X\to Y}$。为此，我们采用与传统任务平均激活分析（Lindquist，2008年）类似的方法。首先，我们估计每个时间点上的局部（瞬时）测量值

（图1A）。然后，我们拟合一个第一层一般线性模型（GLM），其中包含感兴趣的每个条件对应的一个回归量（图1B）。请注意，由于我们对功能磁共振成像数据进行了反卷积，因此不需要将任务设计矩阵与血流动力学响应函数（HRF）进行卷积。相反，我们在设计矩阵中使用区块（箱形）回归量。这意味着，我们只需计算每个条件对应时间点上的局部测量值平均值，即可得到特定于条件的测量值。每个区域/边均有一个独立的第一层一般线性模型（GLM）。

第一层对比

在为每位受试者计算条件特异性指标（2-back、0-back、静息）之后，我们计算了两个第一层对比：

1. 2-back对比静息（2-back减去静息）。该对比刻画每位受试者相对于静息基线、在工作记忆负荷增加时的反应，并突出任务所调动的脑区及相互作用。2. 2-back对比0-back（2-back减去0-back）。该对比控制两种条件中均存在的感觉、运动和注意过程，从而分离出*N*-back任务中工作记忆需求所特有的神经及信息加工变化。

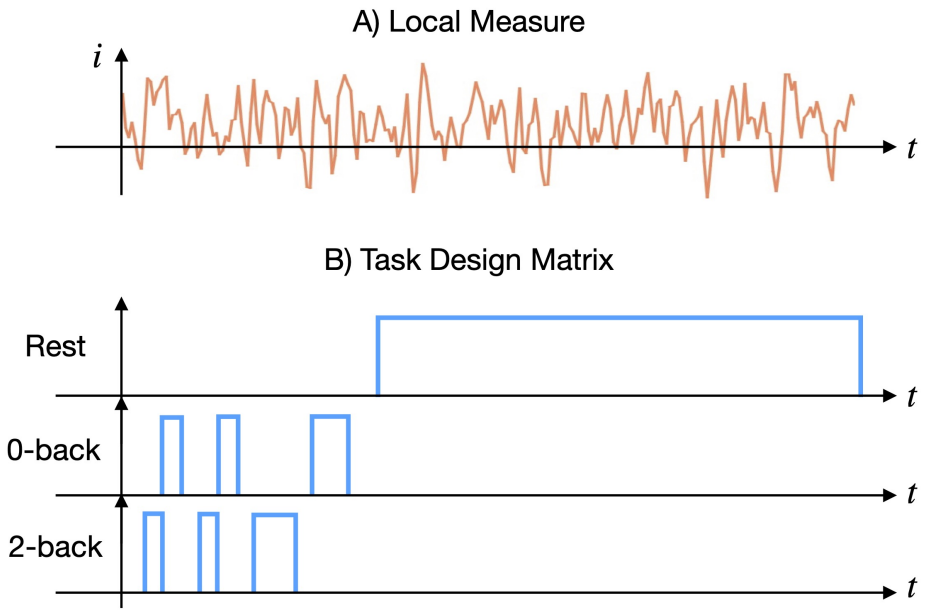

图1：**条件特异性指标的计算**。A）某一局部（瞬时）指标i的时间序列。示例包括BOLD信号、局部AIS（针对某一脑区）和局部MI（针对某一连接边）。B）任务设计矩阵的可视化，其中蓝线标示对应于静息、0-back和2-back条件的时间点。

2.4 统计显著性检验

组均值

为在组水平评估统计显著性，我们在广义线性模型框架内使用了非参数置换检验（Winkler等人，2014年）。将含单一均值回归量的组水平一般线性模型拟合到第一层对比，并使用符号翻转置换生成组均值等于零这一假设下的零分布。为控制多重比较，我们使用了最大 *t*统计量校正（针对区域/边）。

任务表现（2-back准确率）

为检验任务表现（2-back准确率）的个体间变异性是否与信息处理度量相关，我们拟合了一个组水平一般线性模型，以（z评分的）2-back准确率分数作为回归量，并同时包含一个均值回归量。我们使用符号翻转置换生成零分布，其假设为信息处理度量与任务表现之间不存在关系。为控制多重比较，我们使用了最大 t统计量校正（针对区域/边）。

3 结果

3.1 传统平均激活和功能连接分析能够定位变化，但无法表征信息处理

首先，我们使用传统指标考察任务响应。图2显示了2-back 与静息对比和2-back与0-back对比下，BOLD信号（平均激活）及使用互信息（MI）测得的功能连接（FC）变化。

平均激活呈现出与既往研究（Barch等，2013年）中变化相符的预期空间模式。在2-back条件下，我们观察到：视觉区活动增强；额顶区域活动增强；默认模式区域活动减弱。需要指出的是，我们的研究与既往工作的一个关键区别在于，我们已从功能磁共振成像数据中反卷积去除血流动力学响应函数（HRF）。图2A表明，这一步骤并未显著改变任务引发的空间活动模式。

对于功能连接的测量，我们使用条件互信息和交叉互信息，分别见图2B和图2C。我们发现，互信息计算中参考分布的选择对各对比下功能连接的变化有显著影响（这与Gohil等人，2025年所呈现的数值实验结果一致）。观察交叉互信息（图2C）可见，与2-back与0-back对比相比，2-back 与静息对比下的功能连接变化更大，而且两个对比中功能连接变化的方向一致。相比之下，条件互信息（图2B）显示，两个对比下功能连接变化的幅度相近，但变化方向不同（2-back 与静息对比下功能连接总体增强，而2-back与0-back对比下则减弱）。由于我们预期工作记忆会在两个对比中引起一致的变化，这些结果表明，将静息态数据纳入参考分布（即使用交叉互信息），能更好地为观察2-back条件相对于静息和0-back条件的变化提供背景。

图 2 所示的传统度量表明，参与 N-back 任务的脑区在 FC 方面发生了显著变化。然而，这些度量并未揭示活动变化的性质，也就是说，未说明各脑区的信息处理发生了哪些变化。在后续分析中，我们使用信息论测度探究 N-back 任务中的信息存储和信息传递如何变化。

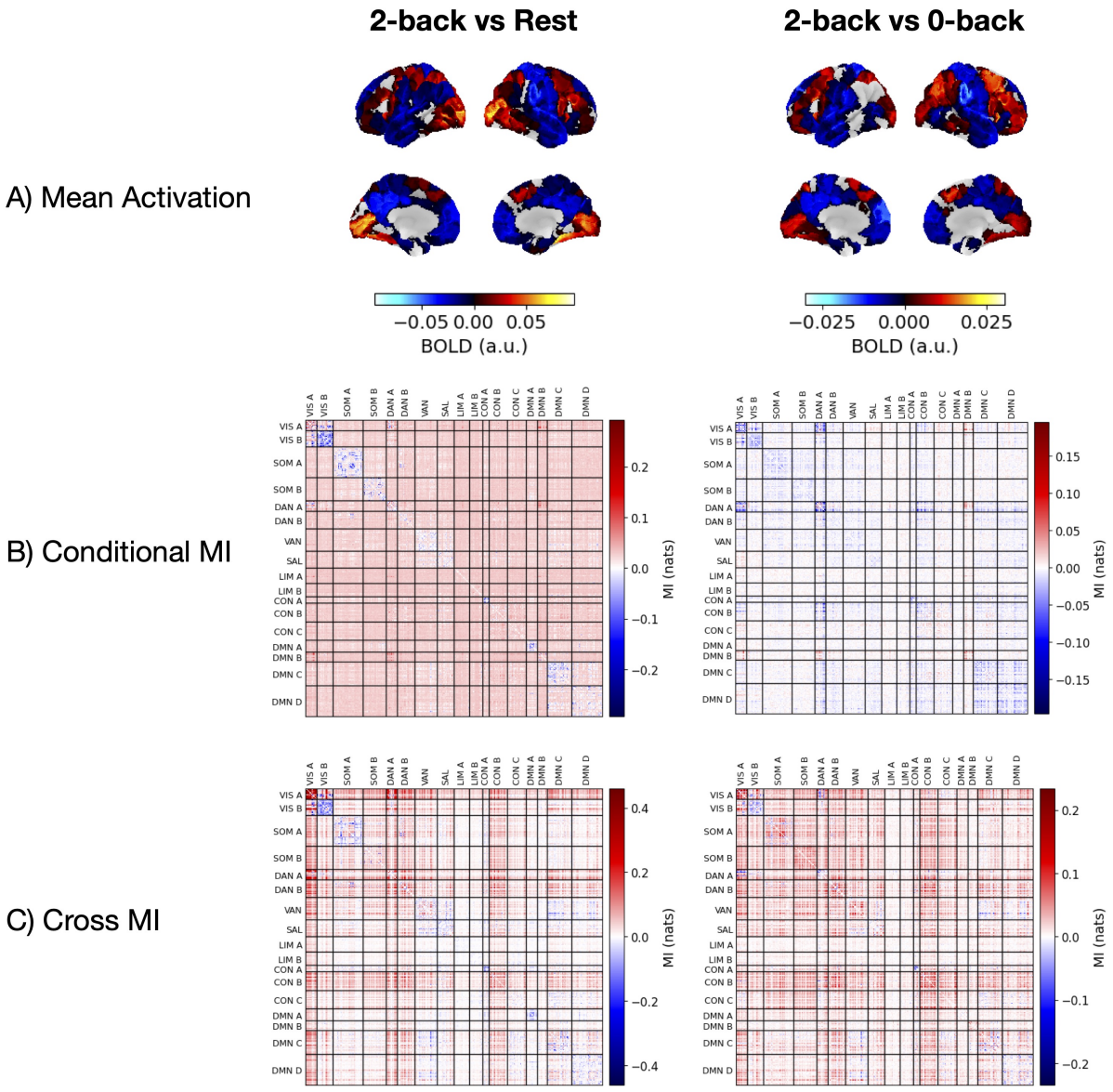

图 2：**用于研究任务态功能磁共振成像数据的常规指标**。对于 2-back 与静息条件（左）和 2-back 与 0-back 条件（右）：A）平均活动的变化，对受试者取平均。B）条件互信息的变化，对受试者取平均。这是使用常规方法计算的，以任务数据定义参考分布。C）交叉互信息的变化，对受试者取平均。这是使用新方法计算的，以静息态和任务数据作为参考分布。所有图均已设定阈值，仅显示 p 值为 < 0.05 的对比。 P 值使用组水平一般线性模型符号翻转置换计算，取区域/边上的最大 t统计量，以控制多重比较。

3.2 信息处理变化按模块组织

图 3 显示了 2-back 与静息对比的 AIS、TE 和净协同。TE 和净协同的完整脑区逐一矩阵见图 S1 和图 S2。根据 Yeo 图谱（Yeo et al., 2011）定义的功能模块，各项度量所显示的变化大致具有一致性。因此，对于 TE 和净协同，我们对图 3B 和 C 中归属于某个 Yeo 功能模块的边取平均值，从而得到每个对比的模块级响应。

信息存储（主动信息存储；图3A）全局增加，其中视觉模块（VIS A和B）增幅最大。信息传递（传递熵；图3B）显示，模块间传递（传入与传出）均下降（尤其是涉及CON A的传递），但视觉模块（VIS A）、注意模块（DAN A）和控制模块（CON B）除外，这些模块呈增加。就各模块内部的传递而言，除VIS A外所有区域均下降，其中VIS B、CON A和DMN A下降最为显著。这表明，由于 N-back任务中的（视觉）刺激，信息主要由视觉区流向所有其他区域。

图3C显示各模块净协同的变化。负值表明，除VIS B、CON A和DMN A外，几乎所有模块均出现向冗余的全局转变；而在VIS B、CON A和DMN A中，模块内部的信息传递转向协同信息。VIS B、CON A和DMN A内部的协同传递尤为值得关注，因为它与这些区域内成对转移熵（将独特信息和冗余信息与目标过去相加）的下降形成对比。

2-back 与静息对比包含与 N-back 任务的视觉输入和运动反应相关的功能变化。在这一对比中，由视觉刺激引起的信息处理变化占主导地位。下一节中，我们通过考察 2-back 与 0-back 对比，分离出与工作记忆相关的变化。

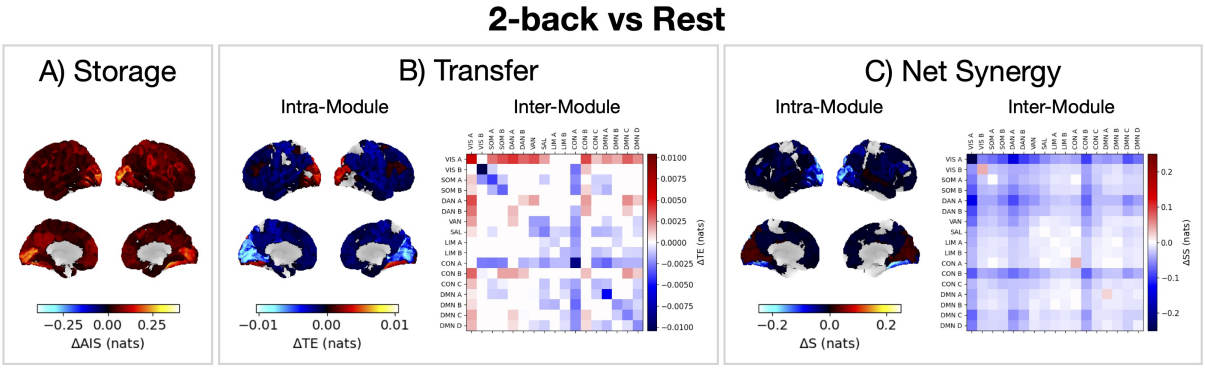

图 3：**信息论分析揭示了 2-back 任务期间的模块重组（2-back 与静息对比）**。A) 按受试者平均的主动信息存储（使用公式（2）计算）变化。可以看到，主动信息存储整体增加，尤其是在视觉模块中。B) 按受试者以及对应于 Yeo 模块的边平均的传递熵（使用公式（3）计算）变化。可以看到，传递熵在大多数模块中下降，但在 VIS A、DAN A 和 CON B 中上升。C) 按受试者以及对应于 Yeo 模块的边平均的净协同（使用公式（4）计算）变化。可以看到，除 VIS B 和 CON A 外，各模块的净协同均向冗余转变。仅显示 $p < 0.05$ 的对比。 P-值通过组水平广义线性模型符号翻转置换计算，并取区域/边上的最大 t统计量，以控制多重比较。

3.3 工作记忆增加存储和信息传递，并转向冗余

在此，基线条件（0-back）控制了视觉刺激、运动反应和注意力，使2-back与0-back对比能够分离出与在工作记忆中维持一个项目相关的信息处理变化。

额顶区域的信息存储增加（主动信息存储；图4A），与图2A中发现的平均活动变化相呼应。主动信息存储增加表明，工作记忆任务所涉及区域的活动具有更高的时间稳定性，这与工作记忆依赖于神经表征随时间维持的观点一致（Constantinidis和Klingberg，2016年）。

皮层各处的信息传递普遍增加（传递熵；图4B）。模块间信息传递增加，表明工作记忆是一种涉及模块间通信的分布式过程。值得注意的是，VIS B 和 CON A 模块内的信息传递有所减少，这表明工作记忆任务选择性地降低了这些模块内部的通信。这种模式或许反映了处理方式向更局部化的方向重组：信息在这些模块的子区域内得到维持，而在模块内部的传播有所减少。有趣的是，图4C所示的净协同表明，CON A 中较少的模块内信息传递实际上更倾向于协同组合或高阶成分，而皮层其他区域的信息传递则普遍转向冗余信息传递。

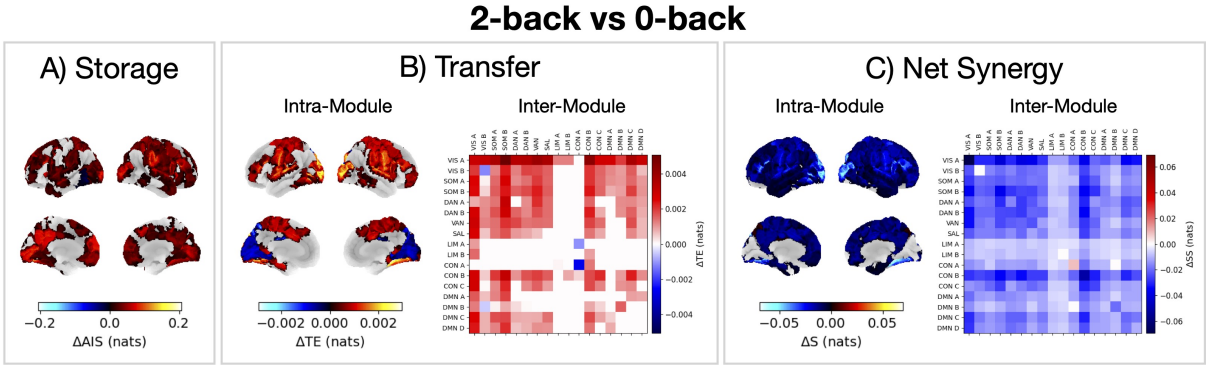

图4：**工作记忆增强了存储和信息传递，但会引发整体向冗余转变（2-back 与 0-back 对比）**。A）在受试者间取平均的主动信息存储（使用公式（2）计算）的变化。我们发现主动信息存储整体增加。B）在受试者间取平均、且针对对应 Yeo 模块的边计算的传递熵（使用方程（3）计算）的变化。我们发现，除 VIS B 和 CON A 明显下降外，传递熵在各模块中普遍增加。C）在受试者间取平均、且针对对应 Yeo 模块的边计算的净协同（使用公式（4）计算）的变化。我们发现，净协同转向冗余，但 CON A 内部的净协同明显增加。仅显示对比 $p < 0.05$ 。 P 值通过组水平广义线性模型符号翻转置换计算，并取各区域/边的最大 t 统计量，以控制多重比较。

3.4 个体表现与模块内信息存储及向冗余转变相关

为考察信息处理变化的行为相关性，我们将2-back与0-back对比中模块内信息论测度的变化对个体2-back准确率进行回归（图5）。2-back准确率越高，主动信息存储（AIS）的增幅越大；这一效应在整体范围内均有体现，但在额叶模块中最为显著。此外，表现更好与更显著地转向冗余相关，表现为净协同值更负。TE未观察到显著关联。

工作记忆要求与任务相关的神经表征在持续的感觉输入和干扰存在的情况下随时间得以维持，这一功能通常被归因于前额叶区域的活动（Miller和Cohen，2001；Constantinidis和Klingberg，2016）。在此，我们观察到较高的主动信息存储（尤其是在前额叶区域）与较高的2-back准确率相关，从而支持了这一观点。较高的2-back准确率还与向冗余的转变相关，表明信息处理被重组为更具重叠性的分布式表征。冗余反映了多个区域之间的信息共享，并被提出作为一种支持神经系统对噪声和扰动具有稳健性的机制（Rosas 等，2019年；Mediano 等，2019年）。对比之下，传递熵并未

显著预测2-back准确率，表明工作记忆表现的个体差异与信息如何被维持而非如何被传递更为密切相关。综合来看，这些发现表明，工作记忆表现与神经表征的维持以及向稳健、冗余表征的转变相关。

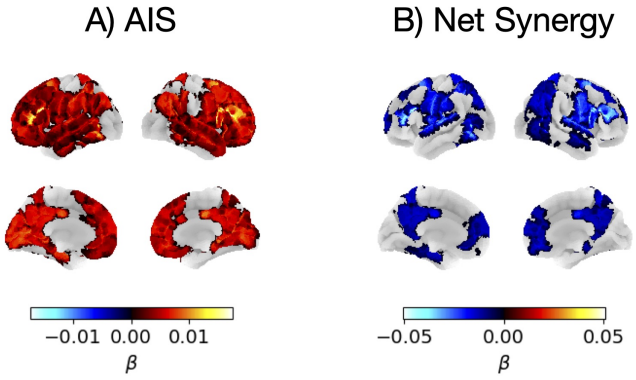

图5：**模块内信息处理变化可预测任务表现**。用于预测反应准确率的回归系数（β）：A）每位受试者的主动信息存储变化（2-back 相较于静息）。我们发现，主动信息存储变化越大，尤其是在额叶区域，准确率越高。B）每位受试者的净协同变化（2-back 相较于静息）。我们发现，向冗余转变越明显，任务表现越好。仅显示达到 $p < 0.05$ 的系数。 P 值通过组水平广义线性模型符号翻转置换计算得出，取各区域/边中最大的 t 统计量以控制多重比较。

4 讨论

在本研究中，我们将信息论测度应用于 HCP数据集的基于任务的功能磁共振成像数据，以量化 N-back 工作记忆任务期间的信息存储、信息传递和净协同。我们观察到，信息处理变化在大型功能模块层面呈现组织性，其中视觉模块和控制模块发挥着重要作用。工作记忆需求会导致信息存储和信息传递整体增加，并伴随向冗余的转变。个体的 2-back 任务表现可通过额叶区域存储增加以及向冗余的转变来预测。总之，这些发现证实了信息论方法在利用基于任务的功能磁共振成像研究认知过程方面的可行性和实用价值。

方法学贡献

将信息论应用于功能性磁共振成像面临着一些特定挑战：血流动力学响应函数（HRF）导致的自相关和区域间时间滞后，以及有限的时间分辨率（Logothetis，2008年）。为了解决与HRF相关的问题，我们在估算信息论测度之前，采用（Wu等人，2013年）的方法对HRF进行了反卷积。结果表明，这一步保留了传统的激活模式（图2），同时使信息动力学的估算更易于解释。

另一项关键挑战是估计数据的适当底层概率分布，以计算信息论测度。我们采用（Gohil等人，2025）提出的新型交叉互信息方法来解决这一问题。该方法将传统条件互信息混为一谈的两个问题区分开来：（i）任务期间 X 和 Y 之间的依赖关系有多强；（ii）相对于受试者更广泛的基线活动（即静息状态），这种依赖关系是否异乎寻常。该方法还利用更长的

静息态数据记录来构建参考分布，从而更全面地呈现基线脑活动，因此能够处理时长较短且非平稳的任务数据。交叉互信息对于研究某项任务是否会引发相对于特定基线而言异乎寻常的*X*-*Y*依赖关系尤其有用。请注意，我们并不主张以交叉互信息普遍取代条件互信息；正如（Gohil等人，2025）所述，这两种度量回答的是不同的经验问题。在本文中，我们始终将交叉互信息作为主要度量，因为我们的目标是识别相对于基线的任务诱发 *X*-*Y* 依赖关系（在本研究中，基线基于受试者的静息态数据与任务数据的合并数据）。

采用交叉互信息方法时，参考分布的选择至关重要（Gohil等人，2025）。我们在图2中比较了交叉互信息（将静息态数据纳入参考分布）和条件互信息（以仅任务数据作为参考分布）。交叉互信息得出的对比更加一致且易于解释，这表明将静息态数据纳入基线，为识别任务诱发变化提供了必要背景。这凸显了在基于任务的分析中谨慎界定基线的重要性，也呼应了功能性磁共振成像文献中更广泛的相关讨论（Stark和Squire，2001）。

总之，交叉互信息提供了一个有理论依据的框架，可将任务诱发的 *X*-*Y* 依赖关系置于特定基线（在本研究中，基线是利用静息态数据与任务数据合并估算的）背景下，从而识别出条件互信息可能遗漏的任务特异性或罕见的 *X*-*Y* 依赖关系。

与工作记忆相关的信息处理

我们的结果为理解与工作记忆相关的信息处理变化提供了新的见解。传统分析始终发现，额顶控制网络与*N*-back任务表现有关，视觉、丘脑和岛叶区域也参与其中（Owen等人，2005；Emch等人，2019）。通过超越激活和功能连接的分析，我们发现，工作记忆的特点是信息存储（主动信息存储）和信息传递（传递熵）普遍增加。这些效应表明，在工作记忆中保持项目，需要区域内表征具有更强的时间稳定性，同时也需要区域间通信增强。

另一个发现是，在 2-back 与 0-back 对比中，净协同整体转向冗余。冗余意味着不同输入之间存在重叠信息，这可能有助于增强神经编码的稳健性，并在高负荷条件下维持任务相关表征。同时，特定模块（VIS B、CON A）的协同有所增加，表明在需要灵活组合输入的情况下，局部整合加工得以保留或增强。这与将工作记忆视为稳定维持和灵活更新之间动态交互的理论相一致（D’Esposito和Postle，2002；Constantinidis和Klingberg，2016）。

信息处理的个体差异与任务表现相关（图5）。额叶模块中主动信息存储变化更大的参与者，在 2-back 任务中的表现更好，这与前额叶皮层在支持工作记忆中的核心作用相一致（Miller和Cohen，2001）。此外，表现更好的参与者表现出更明显的向冗余转变。总体而言，这些结果表明，信息论测度能够提供超越传统激活或功能连接分析的、具有行为意义的认知功能指标。

局限性与未来方向

本研究存在若干局限，值得指出：功能性磁共振成像的时间分辨率仍是研究信息动力学的一项根本限制；高阶信息论度量（如协同）以及其他信息分解技术的估算仍面临计算方面的挑战；此外，我们侧重于模块级平均，可能会掩盖细粒度的相互作用。而且，我们的分析仍聚焦于协同与冗余的净值，因为针对二者的直接度量仍存在争议（Lizier 等人，2018）。

虽然 *N*-back 任务能够有效探测工作记忆，但未来的研究应评估其他认知领域（如注意或决策）中的信息处理变化。未来的研究方向还包括将这种评估信息处理的方法应用于电生理数据，例如脑磁图；脑磁图能够近乎直接地测量神经元活动，并具有高得多的时间分辨率（Baillet，2017年）。

5 结论

我们证明，信息论测度可有效应用于任务态功能磁共振成像，从而揭示工作记忆过程中信息存储、信息传递和净协同的模块化变化。我们的研究结果表明，工作记忆会在全局范围内增强存储和信息传递，同时使相互作用重新组织，转向冗余；控制模块和视觉模块中的协同则选择性增加。此外，个体任务表现越好，其信息存储的变化越显著，向冗余转变的幅度也越大。这些结果为理解与工作记忆相关的信息处理变化提供了新见解，并为运用信息论研究任务态功能磁共振成像中的认知建立了一个新框架。

参考文献

Anders on, J. R. 等（2015）。认知心理学及其启示。Worth Publishers, .

Baillet, S.（2017年）。用于脑电生理学和成像的脑磁图。《自然-神经科学》，20(3)：327–339。

Barch, D. M., Burgess, G. C., Harms, M. P., Petersen, S. E., Schlaggar, B. L., Corbetta, M., Glasser, M. F., Curtiss, S., Dixit, S., Feldt, C., 等（2013年）。人类连接组中的功能：任务功能磁共振成像与行为个体差异。《神经影像》，80:169–189。Behzadi, Y., Restom, K., Liau, J., 和 Liu, T. T.（2007）。一种基于成分的噪声校正方法（compcor），适用于血氧水平依赖和灌注成像功能磁共振成像。《神经影像》，37(1):90–101。Bossomaier, T., Barnett, L., Harré, M., 和 Lizier, J. T.（2016）。传递熵。载于《传递熵导论：复杂系统中的信息流》，第65–95页。Springer。Brodski-Guerniero, A., Paasch, G.-F., Wollstadt, P., Özdemir, I., Lizier, J. T., 和 Wibral, M.（2017）。面孔加工系统中预测编码的信息论证据。《神经科学杂志》，37(34):8273–8283。Bryant, A. G., Cliff, O. M., Shine, J. M., Fulcher, B. D., 和 Lizier, J. T.（2025）。信息论时间序列分析中的概念统一。*arXiv*预印本 *arXiv:2505.13080*。Cliff, O. M., Novelli, L., Fulcher, B. D., Shine, J. M., 和 Lizier, J. T.（2021）。评估时间序列间有向和多变量线性依赖测度的显著性。《物理评论研究》，3(1):013145。Constantinidis, C. 和 Klingberg, T.（2016）。工作记忆容量与训练的神经科学。《自然综述：神经科学》，17(7):438–449。Cover, T. M.（1999）。《信息论基础》。John Wiley & Sons。De Alteriis, G., Sherwood, O., Ciaramella, A., Leech, R., Cabral, J., Turkheimer, F. E., 等（2025）。Dysco：动态功能连接的通用框架。《*PLOS*计算生物学》，21(3):e1012795。

D’Esposito, M. 和 Postle, B. R.（2002）。工作记忆存储、复述与控制过程的神经基础：来自患者研究和功能性磁共振成像研究的证据。神经心理学。Emch, M., von Bastian, C. C., 和 Koch, K.（2019）。言语工作记忆的神经相关：一项功能磁共振成像荟萃分析。人类神经科学前沿，13:180。Erten, E. Y., Lizier, J. T., Piraveenan, M., 和 Prokopenko, M.（2017）。流行病学模型中的临界性与信息动力学。《熵》，19(5):194。Friston, K.（2010）。自由能原理：一种统一的脑理论？《自然综述：神经科学》，11(2):127–138。Garland, J., James, R. G., 和 Bradley, E.（2016）。利用信息存储，为延迟坐标重构选择预测最优参数。《物理评论*E*》，93(2):022221。Glasser, M. F., Sotiropoulos, S. N., Wilson, J. A., Coalson, T. S., Fischl, B., Andersson, J. L., Xu, J., Jbabdi, S., Webster, M., Polimeni, J. R., 等（2013年）。人类连接组计划的最小预处理流程。《神经影像》，80:105–124。Gohil, C., Cliff, O. M., Shine, J. M., Fulcher, B. D., 和 Lizier, J. T.（2025）。交叉互信息。*arXiv*预印本 *arXiv:2507.15372*。Gómez-Verdejo, V., Martínez-Ramón, M., Florensa-Vila, J., 和 Oliviero, A.（2012）。利用互信息分析功能磁共振成像时间序列。《医学图像分析》，16(2):451–458。Gordon, E. M., Laumann, T. O., Adeyemo, B., Huckins, J. F., Kelley, W. M., 和 Petersen, S. E.（2016）。根据静息态相关性生成并评估皮层分区。《大脑皮层》，26(1):288–303。Hlinka, J., Paluš, M., Vejmelka, M., Mantini, D., 和 Corbetta, M.（2011）。静息态功能磁共振成像中的功能连接：线性相关是否足够？《神经影像》，54(3):2218–2225。Kraskov, A., Stögbauer, H., 和 Grassberger, P.（2004）。互信息估计。《物理评论*E*—统计、非线性与软物质物理》，69(6):066138。Lamichhane, B., Westbrook, A., Cole, M. W., 和 Braver, T. S.（2020）。探索N-back任务中的大脑—行为关系。《神经影像》，212:116683。Laumann, T. O., S nyder, A. Z., 和 Gratton, C.（2024年）。动态功能连接测量与解释中的挑战。影像神经科学，2:1–19。Li, M., Han, Y., Aburn, M. J., Breakspear, M., Poldrack, R. A., Shine, J. M., 和 Lizier, J. T.（2019）。全脑网络层级的信息处理动力学转变由神经增益变化驱动。《*PLOS*计算生物学》，15(10):e1006957。Lindquist, M. A.（2008）。功能磁共振成像数据的统计分析。统计科学，23(4)。Lizier, J. T.（2012）。《复杂系统中分布式计算的局部信息动力学》。施普林格科学与商业媒体。Lizier, J. T.（2014）。JIDT：用于研究复杂系统动力学的信息论工具包。机器人学与人工智能前沿，1:11。Lizier, J. T., Bertschinger, N., Jost, J., 和 Wibral, M.（2018）。从多源交互中分解目标效应的信息：对既往、当前和未来工作的展望。《熵》，20(4):307。

Lizier, J. T., Flecker, B., and Williams, P. L.（2013）。迈向一种基于协同的信息修饰测量方法。载于*2013*年 *IEEE*人工生命研讨会（*ALIFE*），第43–51页。IEEE。Lizier, J. T., Heinzle, J., Horstmann, A., Haynes, J.-D., and Prokopenko, M.（2011）。多变量信息论度量揭示了定向信息结构及功能磁共振成像连接性中与任务相关的变化。《计算神经科学杂志》，30(1)：85–107。Lizier, J. T., Prokopenko, M., and Zomaya, A. Y.（2012）。复杂分布式计算中的信息存储局部度量。信息科学，208：39–54。Logothetis, N. K.（2008）。功能磁共振成像能做什么、不能做什么。《自然》，453(7197)：869–878。Luppi, A. I., Mediano, P. A., Rosas, F. E., Holland, N., Fryer, T. D., O'Brien, J. T., Rowe, J. B., Menon, D. K., Bor, D., and Stamatakis, E. A.（2022）。人脑进化与认知的协同核心。《自然-神经科学》，25(6)：771–782。Marinazzo, D., Wu, G., Pellicoro, M., Angelini, L., and Stramaglia, S.（2012）。网络中的信息流与边际收益递减规律：来自建模和人类脑电记录的证据。《公共科学图书馆·综合》，7(9)：1–9。McGill, W.（1954年）。多变量信息传输。*IRE*信息论专业组汇刊，4(4)：93–111。Mediano, P. A., Rosas, F., Carhart-Harris, R. L., Seth, A. K., and Barrett, A. B.（2019年）。超越整合信息：信息动力学现象的分类体系。*arXiv*预印本 *arXiv:1909.02297*。Miller, E. K. and Cohen, J. D.（2001年）。前额叶皮层功能的整合理论。《神经科学年评》，24(1)：167–202。Murphy, K. and Fox, M. D.（2017年）。关于静息态功能连接磁共振成像全局信号回归的共识探索。《神经影像》，154：169–173。Neisser, U.（2014年）。认知心理学：经典版。心理学出版社。Owen, A. M., McMillan, K. M., Laird, A. R., and Bull more, E.（2005年）。N-back工作记忆范式：规范性功能神经影像研究的荟萃分析。《人脑图谱》，25(1)：46–59。Power, J. D., Mitra, A., Laumann, T. O., Snyder, A. Z., Schlaggar, B. L., and Petersen, S. E.（2014年）。检测、表征和去除静息态功能磁共振成像中运动伪影的方法。《神经影像》，84：320–341。Puche Sarmiento, A. C., Bocanegra García, Y., and Ochoa Gómez, J. F.（2020年）。帕金森病中的主动信息存储：感觉运动皮层静息态功能磁共振成像研究。《脑成像与行为》，14(4)：1143–1153。Rao, R. P. and Ballard, D. H.（1999年）。视觉皮层中的预测编码：对某些经典外感受野效应的功能性解释。《自然-神经科学》，2(1)：79–87。Rosas, F. E., Mediano, P. A., Gastpar, M., and Jensen, H. J.（2019年）。通过互信息的多变量扩展量化高阶相互依赖。《物理评论*E*》，100(3)：032305。Schreiber, T.（2000年）。测量信息传递。《物理评论快报》，85(2)：461。

Shine, J. M., Bissett, P. G., Bell, P. T., Koyejo, O., Balsters, J. H., Gorgolewski, K. J., Moodie, C. A., and Poldrack, R. A.（2016年）。功能性脑网络的动力学：认知任务表现期间的整合网络状态。《神经元》，92(2)：544–554。Stark, C. E. and Squire, L. R.（2001年）。当零并非零：功能磁共振成像中模糊基线条件的问题。《美国国家科学院院刊》，98(22)：12760–12766。Theiler, J.（1986年）。将相关算法应用于有限时间序列数据所产生的虚假维度。《物理评论 *A*》，34(3)：2427。Tononi, G., Boly, M., Massimini, M., and Koch, C.（2016年）。整合信息理论：从意识到其物理基质。《自然综述：神经科学》，17(7)：450–461。Van Essen, D. C., Smith, S. M., Barch, D. M., Behrens, T. E., Yacoub, E., Ugurbil, K., Con- sortium, W.-M. H., et al.（2013年）。Wu-Minn 人类连接组计划：概述。《神经影像》，80：62–79。Varley, T. F., Pope, M., Faskowitz, J., and Sporns, O.（2023年）。多变量信息论揭示人类大脑皮层的协同子系统。《通讯生物学》，6(1)：451。Vicente, R., Wibral, M., Lindner, M., and Pipa, G.（2011年）。传递熵——一种用于神经科学的无模型有效连接度量。《计算神经科学杂志》，30(1)：45–67。Voges, N., Lima, V., Hausmann, J., Brovelli, A., and Battaglia, D.（2024年）。将神经回路功能分解为信息处理基元。《神经科学杂志》，44(2)。Wibral, M., Finn, C., Wollstadt, P., Lizier, J. T., and Priesemann, V.（2017年）。通过部分信息分解量化发育中神经网络的信息修饰。《熵》，19(9)：494。Wibral, M., Lizier, J. T., Vögler, S., Priesemann, V., and Galuske, R.（2014年a）。局部主动信息存储作为理解分布式神经信息处理的工具。《神经信息学前沿》，8：1。Wibral, M., Lizier, J. T., Vögler, S., Priesemann, V., and Galuske, R.（2014年b）。神经科学中的定向信息度量。《神经信息学前沿》，8：19。Williams, P. L. and Beer, R. D.（2010年）。多变量信息的非负分解。载于*IEEE* 国际信息论研讨会（*ISIT*）论文集，第1733–1737页。IEEE。Williams, P. L. and Beer, R. D.（2011年）。信息传递的广义度量。*arXiv*预印本 *arXiv:1102.1507*。Winkler, A. M., Ridgway, G. R., Webster, M. A., Smith, S. M., and Nichols, T. E.（2014年）。一般线性模型的置换推断。《神经影像》，92：381–397。Wu, G.-R., Liao, W., Stramaglia, S., Ding, J.-R., Chen, H., and Marinazzo, D.（2013年）。一种从静息态功能磁共振成像数据中恢复有效连接脑网络的盲去卷积方法。《医学图像分析》，17(3)：365–374。Yeo, B. T., Krienen, F. M., Sepulcre, J., Sabuncu, M. R., Lashkari, D., Hollinshead, M., Roffman, J. L., Smoller, J. W., Zöllei, L., Polimeni, J. R., et al.（2011年）。基于内在功能连接估计的人类大脑皮层组织结构。《神经生理学杂志》。

补充信息（SI）

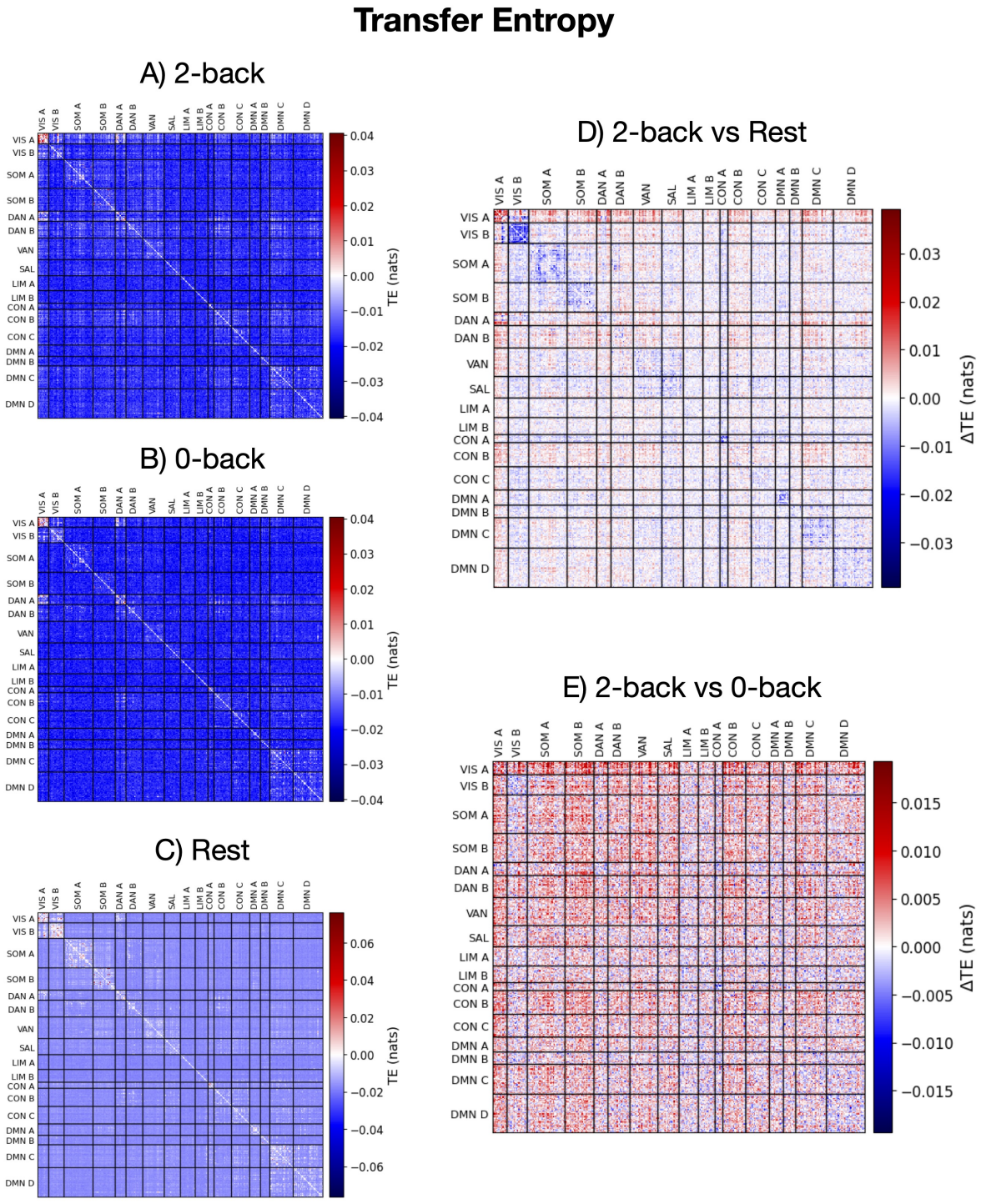

图 S1：每个条件与对比的分区级转移熵矩阵。

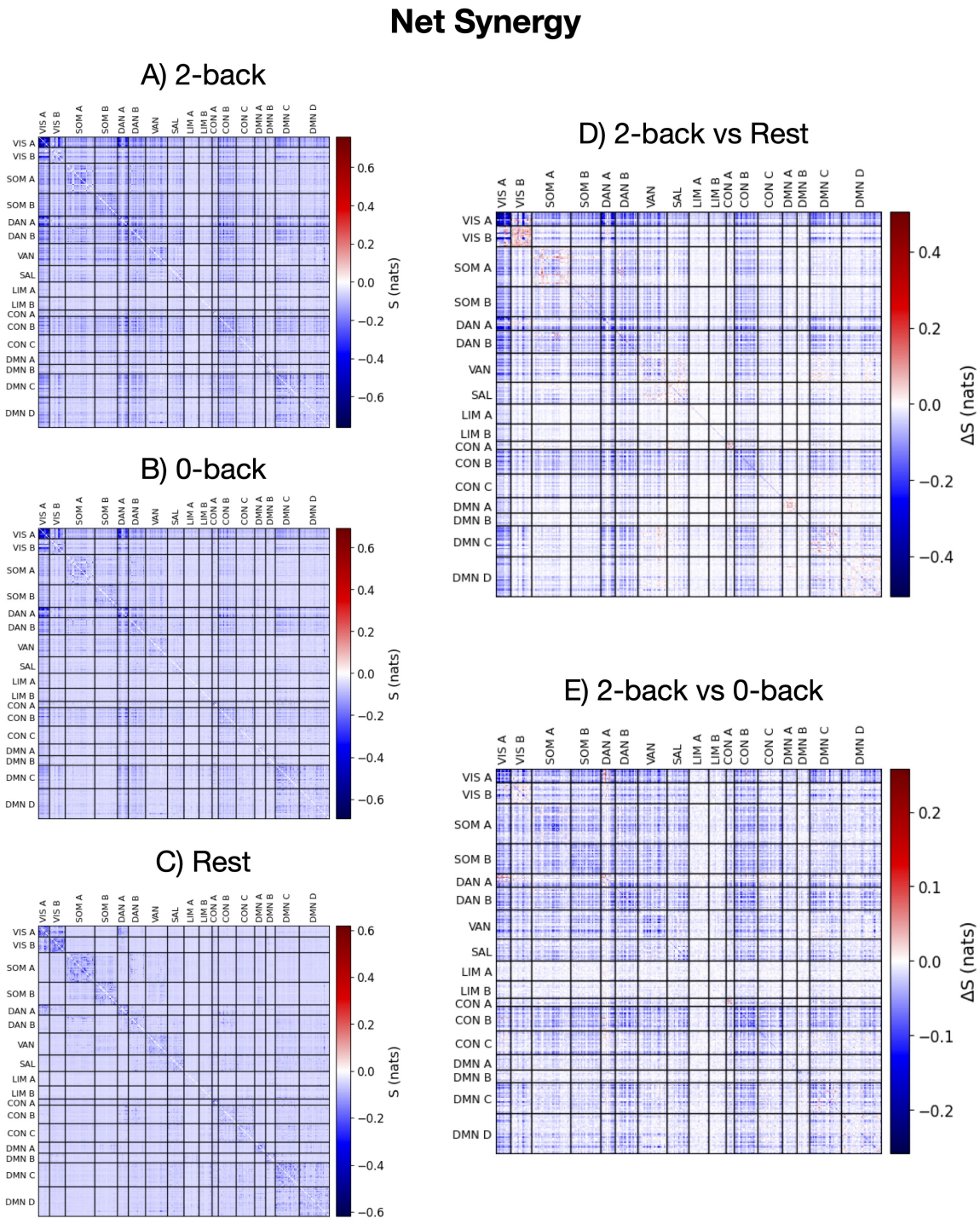

图 S2： **每个条件和对比的脑区级净协同矩阵。**