

**ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (КОГНИТИВНОЙ)
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА**

УДК 612.821 + 612.014.423 + 843.7

**СЕНСОРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РАННЕЙ ДИСКРИМИНАЦИИ
ОРИЕНТАЦИЙ В МОДЕЛИ ЗРИТЕЛЬНОЙ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ**

© 2019 г. Е. С. Михайлова^{1,*}, Н. Ю. Герасименко¹, А. В. Славущая¹

¹Лаборатория физиологии сенсорных систем, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: esmikhailova@mail.ru

Поступила в редакцию 22.06.2018 г.

После доработки 01.11.2018 г.

Принята к публикации 20.11.2018 г.

С использованием экспериментальной модели рабочей памяти исследовали временные характеристики и топографию вызванной электрической активности мозга при раннем различении двух последовательных ориентаций. У 33 испытуемых анализировали амплитуду сенсорных компонентов P100 и N150, связанных с событием потенциалов (ССП) затылочных, теменных и височных зон коры при решении задачи сличения двух последовательных зрительных стимулов. В экспериментальной сессии в качестве стимулов использовали прямоугольные решетки с линиями разной ориентации, в контрольной сессии — пространственные паттерны, состоящие из триплетов кружков с разным расположением на экране. Показано, что нейрофизиологическим коррелятом обнаружения несовпадения текущей и удерживаемой в памяти ориентаций является повышение амплитуды раннего волнового комплекса P100/N150 в затылочной коре, что сочетается с менее отчетливым увеличением P100 в височно-теменной области. Несовпадение паттернов сопровождалось увеличением амплитуды более позднего компонента N150 СПП зрительных областей без отчетливой зональной специфичности эффекта. Таким образом, в работе показано специфическое участие ранней зрительной коры в процессах переработки информации при сличении текущих и хранящихся в памяти сенсорных зрительных признаков — ориентаций линии. Сигнал о несовпадении, формирующийся в затылочной области, может лежать в основе раннего обнаружения изменений базовых зрительных характеристик.

Ключевые слова: человек, зрение, ориентации, рабочая память, вызванные потенциалы, зрительная кора

DOI: 10.1134/S0044467719050071

Ориентационные характеристики являются важными описательными атрибутами объектов зрительного мира, а их сохранение — обязательной составляющей памяти о сложных объектах и сценах. Сохранение в кратковременной памяти ориентационных свойств имеет важное значение, обеспечивая механизм поддержания стабильных зрительных репрезентаций при естественных процессах, неожиданно прерывающих сенсорный вход, таких как саккадические движения глаз, фиксации, окклюзии [Luck, Vogel, 1997; Hollingworth et al., 2008].

На основании данных психофизических исследований рабочей памяти на ориентации была предложена модель “низкоуровневой перцептивной памяти” — “low-level perceptual

memory” [Magnussen, 2000, 2009]. Согласно этой модели, формирование репрезентаций элементарных зрительных признаков, их сохранение и ранняя имплицитная дискриминация — все эти операции осуществляются на уровне зрительных сенсорных областей выше V1, что обеспечивает пресемантический уровень переработки сигнала. Важность раннего перцептивного звена в формировании следа памяти хорошо иллюстрируется тем фактом, что запоминание натуральных объектов значительно ухудшается при удалении мелких второстепенных графических деталей, которые при просмотре этих объектов в основном остаются незамеченными испытуемыми (“remained largely undetected by the participants”) [Vogt, Magnussen, 2007].

Справедливость теоретических представлений Magnussen [Magnussen, 2000, 2009] в последнее десятилетие была экспериментально подтверждена работами с привлечением функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ). Метод воксельного (voxel-by-voxel) анализа метаболического сигнала выявил в период удержания информации об ориентациях возрастание BOLD-сигнала на ранних корковых уровнях переработки зрительной информации, начиная с V1 [Serences et al., 2009]. В других работах в сходной экспериментальной ситуации устойчивая активация обнаружена выше — на уровне экстрастриарных областей, расположенных над V1 [для обзора см. Pasternak, Greenlee, 2005]. Удерживаемые в кратковременной памяти репрезентации стимулов в ранних ретинотопически организованных зрительных областях демонстрируют ориентационную специфичность. Так, например, в работе [Harrison, Tong, 2009] при отставленной дискриминации ориентаций испытуемый должен был определить, на сколько угловых градусов повернут тестовый стимул относительно эталонного (на $\pm 3^\circ$ или $\pm 6^\circ$). Используя для анализа фМРТ метод классификации паттернов (“pattern classification methods”), авторы показали, что по паттерну активации областей V1–V4 в период удержания с вероятностью более 80% можно предсказать, какую ориентацию запоминал испытуемый, даже если уровень активации этих областей был очень низок. Это исследование представило новые экспериментальные доказательства того, что в кратковременной памяти высокоточное описание стимула хранится в низкоуровневых областях, включая V1, где существует самая узкая ориентационная настройка, а ранние сенсорные уровни принимают участие не только в перцепции, но и в удержании информации, необходимой для выполнения последующей когнитивной задачи. Сходные данные были получены в работах [Ester et al., 2009, 2013]. Убедительным подтверждением функциональной значимости процессов в ранних сенсорных областях является тот факт, что успешность воспроизведения информации напрямую зависит от характеристик активации сенсорных областей. В работе [Ester et al., 2013] испытуемые выполняли задачу совмещения тестовой ориентации с эталоном, удерживаемым в памяти. Анализ мультивоксельного популяционного ответа с использованием модели прямого ко-

дирования (“forward encoding model”) обнаружил прямую зависимость точности воспроизведения от характеристик метаболического ответа. Величина BOLD-ответа была максимальной при точном воспроизведении и монотонно убывала при увеличении угла расхождения между запомненной и воспроизведенной ориентацией. Вторым показателем, влияющим на точность выполнения задачи, было качество сохранения информации, которое оценивалось по критерию дисперсии амплитуды BOLD-сигнала (значение σ Гауссовой функции), которая рассчитывалась для каждого испытуемого. Точность воспроизведения значимо коррелировала с величиной σ , чем меньше эта величина, тем выше правильность ответа.

Вместе с тем в цитируемых работах не затрагивается вопрос о том, каким образом система ранних зрительных областей выявляет несовпадение текущей и хранящейся в кратковременной памяти информации об элементарных зрительных признаках, хотя именно эта операция является критически важной для быстрых адаптационных реакций в зрительной среде. Исходя из известных представлений об организации низкоуровневой рабочей памяти, можно предположить, что процесс дискриминации должен найти отражение уже в ранних этапах сенсорной переработки ориентационных характеристик.

Цель настоящей работы: с использованием экспериментальной модели рабочей памяти определить временные характеристики и топографию вызванной электрической активности мозга при раннем различении текущей и удерживаемой в памяти ориентаций. Важность поставленной задачи определяется необходимостью понимания механизма, с помощью которого зрительная система может выделить быстрые изменения одной из базовых характеристик зрительной среды. Для определения специфики исследуемых феноменов по отношению к памяти на ориентации в настоящей работе использовали два вида зрительных стимулов — наборы прямоугольных решеток разной ориентации и паттерны, представляющие собой триплеты небольших кружков с разным расположением друг относительно друга.

МЕТОДИКА

Испытуемые. В исследовании приняли участие 33 испытуемых (16 мужчин и 17 жен-

щин) с нормальным зрением, все правши. Средний возраст – 22.57 ± 0.46 года. От всех испытуемых было получено письменное согласие на проведение исследования, согласно протоколу, утвержденному этической комиссией ИВНД и НФ РАН. Исследования проводили с 9 до 15 ч.

Стимулы. В качестве стимулов использовали черно-белые изображения высококонтрастных прямоугольных решеток с наклоном линий 0° (горизонталь), 90° (вертикаль) и 45° и паттерны, представляющие собой триплеты небольших черных кружков на белом фоне с разным расположением элементов (40 вариантов расположения). Примеры стимулов приведены на рис. 1 (а).

Для моделирования в эксперименте ситуации сравнения новой и удерживаемой в памяти информации испытуемым в случайном порядке предъявляли пары совпадающих и несовпадающих стимулов. Испытуемого просили определить, совпадают или не совпадают эти стимулы, и нажать (пальцем правой руки) на клавишу “1” выносной клавиатуры (Psychology Software Tools, Inc., USA) при совпадении и на клавишу “2” при несовпадении эталонного и тестового стимулов.

С каждым испытуемым проведено по 2 эксперимента. В одном в случайном порядке предъявляли 90 пар решеток совпадающих ($0^\circ-0^\circ$, $90^\circ-90^\circ$ и $45^\circ-45^\circ$) и 180 пар несовпадающих ($0^\circ-90^\circ$, $0^\circ-45^\circ$, $90^\circ-0^\circ$, $90^\circ-45^\circ$, и $45^\circ-0^\circ$, $45^\circ-90^\circ$) по ориентации, в другом – 30 пар совпадающих и 30 пар несовпадающих изображений паттернов. Последовательность этих двух экспериментов менялась от испытуемого к испытуемому.

Процедура эксперимента. Во время исследования испытуемый сидел в удобном кресле в затемненной и звукозаглушенной комнате на расстоянии 120 см от экрана монитора Dell E1911c (диагональ 17 дюймов). Размер стимула на экране монитора составлял 5.5 угловых градусов. Освещенность на уровне глаз испытуемого – 3 лк. Горизонтальные и вертикальные края корпуса монитора и экрана были закрыты щитом с закругленными краями и круглой апертурой. Стимулы предъявляли в центр экрана монитора с помощью программы E-Prime 2.0 (Psychology Software Tools, Inc., USA). Стимулы и временная схема эксперимента представлена на рис. 1. Каждая последовательность, или блок, состоял из следующих событий: зеленая точка длительностью 100 мс, при появлении которой испы-

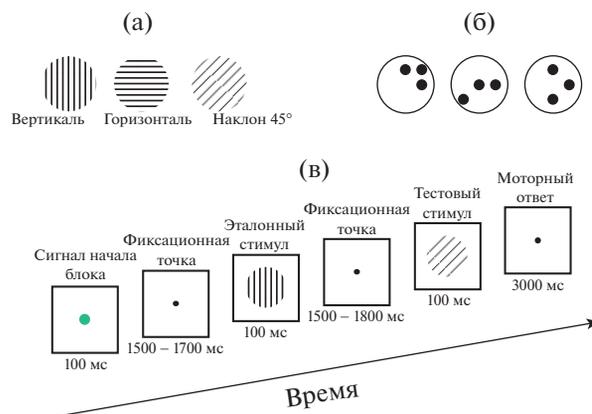


Рис. 1. Условия эксперимента. (а) и (б) – примеры зрительных стимулов: (а) – ориентационные решетки, (б) – паттерны с разным расположением составляющих элементов-кружков, (в) – временная последовательность событий в одном блоке эксперимента рабочей памяти – парного сравнения текущего и удерживаемого в памяти стимулов.

Fig. 1. Design of working memory experiment. (a) and (б) – examples of visual images: (a) – orientation gratings, (б) – patterns with different arrangement of simple elements – circles, (в) – timing of events for an example working memory trial.

туемый должен был сосредоточиться и фиксировать взгляд в центре экрана; черная фиксационная точка, длительность которой в случайном порядке изменялась от 1500 до 1700 мс; эталонный стимул – 100 мс; интервал между эталонным и тестовым стимулами, длительность которого изменялась в случайном порядке от 1500 до 1800 мс, в центре экране находилась фиксационная точка; тестовый стимул – 100 мс; интервал между блоками 3000 мс, в это время в центре экрана – фиксационная точка. В ходе экспериментов делали перерыв 15–20 мин для отдыха испытуемого и коррекции сопротивления электродов. Регистрировали правильность ответа и время нажатия на клавишу.

Регистрация и анализ связанных с событием потенциалов. Регистрацию электроэнцефалограммы (ЭЭГ) проводили с помощью 128-канального электроэнцефалографа фирмы Geodesics (Electrical Geodesics Inc., USA) с использованием шлема Hydro Cel Geodesic Sensor Net (Electrical Geodesics Inc., USA). Частота квантования сигнала составляла 500 Гц. Сопротивление электродов не превышало 50 кОм. Полоса частот усилителя ограничивалась сверху 70 Гц, а снизу 0.1 Гц, а также узкополосным заграждающим фильтром для частоты 50 Гц (notch-фильтр). При запи-

си в качестве референтного электрода использовали датчик, расположенный в отведении вертекс (Cz). При последующей обработке записи в качестве референтного выбирали усредненный электрод.

Данные ЭЭГ обрабатывались off-line в программе NetStation 4.5.4 (Electrical Geodesics Inc., USA). Предварительно фильтрованные (0.5–45 Гц) записи ЭЭГ каждого испытуемого сегментировали на отрезки длительностью 1300 мс, содержащие интервалы 300 мс до предъявления тестового стимула и 1000 мс после. Далее программно (Net Station EEG Software) исключались реализации с глазами движениями, для которых амплитуда ЭОГ превышала 80 μV . В дальнейшем при визуальном анализе исключались фрагменты с двигательными и электромиографическими артефактами. После этого для каждого испытуемого по безартефактным отрезкам ЭЭГ проводили усреднение вязанных с событием потенциалов (ССП) на тестовый стимул для правильных ответов. Коррекцию базовой линии проводили по 300 мс отрезку ЭЭГ до предъявления тестового стимула. Для каждого испытуемого в эксперименте с рабочей памятью на ориентации получено по 9 усредненных SSP: 3 для совпадающих эталона и теста и 6 для несовпадающих эталона и теста. В эксперименте с пространственными паттернами для каждого испытуемого усредняли SSP для совпадающих и несовпадающих стимулов, т.е. получали по 2 SSP.

Амплитуду выбранных для анализа компонентов P100 и N150 индивидуальных SSP измеряли в программе NetStation 4.5.4. Замеряли адаптивный минимум или максимум во временном окне 60–110 мс для P100 и 100–170 мс для N150, при этом экстремумы вычисляли как средние значения амплитуды в 4-миллисекундном интервале, соответствующем 2 мс до и после пика компонента. Анализировали амплитуду компонентов SSP, усредненную по кластерам электродов. Усреднение амплитуды проводили в симметричных затылочных (в левом полушарии сенсоры №№ 66, 70, 71, в правом – №№ 76, 83, 84), теменных (в левом полушарии – №№ 52, 60, 67, в правом – №№ 77, 85, 92) и височных (в левом полушарии – №№ 58, 59, 65, в правом – №№ 90, 91, 96) кластерах электродов. Обозначения номеров отведений соответствуют номерам датчиков в 128-канальном шлеме Hydro Cel Geodesic Sensor Net.

Статистический анализ амплитуд компонентов индивидуальных ВР, усредненных по группам электродов, проводили с использованием дисперсионного анализа ANOVA RM (метод повторных измерений). При этом учитывали факторы Совпадение (2 уровня – совпадение и несовпадение эталона и теста), Полушарие (2 уровня), Ориентация (3 уровня – вертикаль, горизонталь, 45°), Стимул (ориентация и паттерн). Результаты дисперсионного анализа при необходимости были скорректированы поправкой Гринхауса-Гейссера. При внутригрупповых post-hoc сопоставлениях (контрастах) для поправки на множественные сравнения использовали тест Дункана (Duncan test), (http://medstatistic.ru/articles/kratkiy_kurs.pdf). Использовали тест Левена для проверки гомогенности дисперсий сравниваемых выборок. При анализе психометрических показателей – точности и времени реакции (ВР) – использовали Т-тест для связанных выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализ психофизических показателей

Дисперсионный анализ времени простой двигательной реакции (ВР) проводили по двум схемам. В первой схеме анализа учитывали факторы Совпадение (совпадение и несовпадение эталонного и тестового стимулов) и Ориентация (горизонталь, вертикаль, наклон 45°). Значения ВР для ситуации несовпадения эталона и тестового стимула вычисляли как среднее для двух вариантов несовпадений. Например, для вертикали это было среднее значение для несовпадающих пар 45° (эталон) – 90° (тест) и 0° (эталон) – 90° (тест). Выявлены значимые эффекты факторов Совпадение ($F_{1,30} = 7.05$; $p < 0.01$), Ориентация ($F_{2,60} = 3.44$; $p < 0.05$) и взаимодействие Совпадение \times Ориентация ($F_{2,60} = 3.81$; $p < 0.05$). На рис. 2 (а) сравниваются средние по группе значения ВР в ситуациях совпадения и несовпадения эталонной и тестовой ориентаций. Видно, что в ситуации несовпадения ВР больше, чем при совпадении. При этом уровень значимости различий выше для случаев, когда тестовой ориентацией была вертикаль ($p < 0.0005$, T-test paired). Для горизонтали и наклонной ориентации значимые различия отсутствовали. Во второй схеме анализа учитывали факторы Совпадение и Стимул (ориентация и паттерн). При этом стимул “ориентация” характеризовался

значением ВР, усредненным по трем ориентациям. Выявлен значимый эффект фактора Совпадение ($F_{1,30} = 21.41$; $p < 0.0001$), что проявлялось как увеличение ВР при несовпадении эталона и тестового стимула. Эффект Стимула и взаимодействие Совпадение \times Стимул незначимы, что говорит о сходстве динамики ВР для обоих типов стимулов. Значимости различий ВР при совпадающих и несовпадающих эталонных и тестовых стимулах для ориентаций составляло $p < 0.05$, для паттернов – $p < 0.0005$.

Вероятность правильного ответа была достаточно высокой – от 95% до 99%. Проведен дисперсионный анализ по схемам, аналогичным использованным при анализе ВР. При схеме анализа с факторами Ориентация и Совпадение выявлен значимый эффект Совпадения ($F_{1,31} = 4.35$; $p < 0.05$). При несовпадении эталона и теста точность была выше, чем при совпадении: для горизонтали 95.88 ± 0.85 (совпадение) и 97.95 ± 0.39 (несовпадение) ($p < 0.005$); для вертикали 97.65 ± 0.80 и 97.84 ± 0.35 ; для наклонной ориентации 98.14 ± 0.47 и 99.02 ± 0.25 (рис. 2 (б)). При схеме анализа с факторами Совпадение и Стимул выявлен значимый эффект Совпадения ($F_{1,31} = 7.66$; $p < 0.01$). Для обоих типов стимулов вероятность правильного ответа выше в случае несовпадения эталонного и тестового стимулов: для ориентаций – 97.29 ± 0.55 и 98.24 ± 0.28 , для паттернов – 97.08 ± 0.55 и 98.54 ± 0.29 ($p < 0.05$) (рис. 2 (б)).

Анализ связанных с событиями потенциалов

Анализ амплитуды компонентов P100 и N150 ССП затылочных, теменных и височных областей коры проводили в два этапа для каждого кластера отведений. На первом этапе ставили задачу определить, существует ли ориентационная специфика изменения амплитуды компонентов в зависимости от совпадения/несовпадения эталонной и тестовой ориентаций, на втором этапе анализа выясняли, существуют ли различия в динамике ранних компонентов ССП при сопоставлении ориентаций линий и более сложных стимулов – пространственных паттернов.

Зависимость динамики амплитуды компонентов P100 и N150 от характера ориентации

Анализ компонента P100. Результаты дисперсионного анализа амплитуды P100 ССП затылочной, теменной и височной областях коры с учетом факторов Совпадение (2 уров-

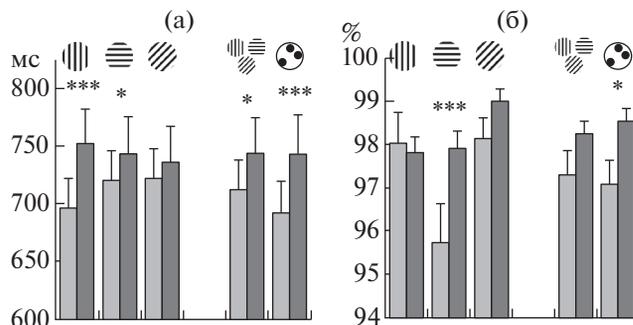


Рис. 2. Психофизические характеристики двигательных ответов при определении сходства или различия тестового и эталонного стимулов в задаче попарного сравнения. (а) – время реакции, мс. (б) – вероятность правильного ответа, %. Светлые столбики – совпадение тестового и эталонного стимулов, темные столбики – их несовпадение. Достоверность статистических различий между ситуациями совпадения и несовпадения эталона и теста: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.005$ (t -тест). Приведены средние по группе значения и ошибки среднего.

Fig. 2. Psychophysical characteristics of motor reactions during determining the matching or mismatching between the test and reference stimuli in the pairwise comparison. (a) – reaction time, ms. (b) – probability of correct answer, %. Light bars – the matching of the test and referent stimuli, dark bars – the mismatching of the test and referent stimuli. Differences were significant at * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.005$ (t -test). Group averaged mean values and errors of the mean are shown.

ня), Ориентация (3 уровня) и Полушарие (2 уровня) представлены в табл. 1. Ввиду отсутствия значимых эффектов Полушария, эти данные в табл. 1 не были внесены. Как видно, для компонента P100 основной эффект Совпадения высокозначим во всех анализируемых областях ($p < 0.0001$) и не зависит от Ориентации, о чем говорит отсутствие значимых взаимодействий Совпадение \times Ориентация. Рис. 3 иллюстрирует эти эффекты. На нем представлены усредненные ССП правой затылочной области при трех вариантах тестовой ориентации (вертикаль, горизонталь и наклон 45 град.) при совпадении и несовпадении эталона и теста. Видно, что в ситуации несовпадения амплитуда P100 увеличивалась для всех трех ориентаций. С учетом близкого к значимости ($p = 0.06$) эффекта Ориентации в затылочной области было проведено попарное сравнение амплитуды P100 при совпадении и несовпадении ориентаций. По данным анализа контрастов это увеличение значимо для всех ориентаций: для вертикали ($p < 0.001$), для горизонтали ($p < 0.01$ в

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа (ANOVA RM) амплитуд компонентов P100 и N150 в задаче рабочей памяти на ориентации**Table 1.** ANOVA data on the P100 and N150 amplitude in working memory for orientations

Области коры	Факторы	Совпадение			Ориентация		
	Компонент	df	F	<i>p</i>	df	F	<i>p</i>
Затылочная	P100	1.31	19.68	$p < 0.0001$	2.62	2.93	$p = 0.06$
Теменная		1.33	16.88	$p < 0.0001$	2.62		NS
Височная		1.32	20.10	$p < 0.0001$	2.62	2.61	$p = 0.08$
Затылочная	N150	1.32	18.43	$p < 0.0001$	2.62	2.56	$p = 0.08$
Теменная		1.32	6.01	$p < 0.05$	2.62	4.28	$p < 0.05$
Височная		1.32	19.2	$p < 0.0001$	2.62	1.9	$p = 0.1$

правом и $p < 0.005$ в левом полушарии) и для 45 град. ($p < 0.05$).

Анализ компонента N150. Как видно из результатов дисперсионного анализа, приведенных в табл. 1, эффект Совпадения статистически значим для амплитуды N150 во всех анализируемых областях. Так же, как и для P100, несовпадение тестовой ориентации и эталона вызывает увеличение амплитуды N150, что отчетливо видно на усредненных затылочных ССП (рис. 3). Значимость эффекта Совпадения выше в затылочной и височной областях ($p < 0.0001$) по сравнению с теменной ($p < 0.05$). В теменной области выявлено взаимодействие Ориентация \times Полушарие ($F_{2,62} = 10.53$; $p < 0.0005$). Анализ контрастов показал, что для вертикальной ориентации амплитуда N150 значимо выше в правом полушарии при совпадении ($p < 0.05$) и несовпадении ($p < 0.01$) эталона и тестовой ориентации.

Таким образом, проведенный статистический анализ показал, что несовпадение тестовой и эталонной ориентаций вызывало увеличение амплитуды ранних компонентов ССП зрительных областей. Эффекты не зависели от типа ориентации и были сходны для вертикали, горизонтали и наклона 45 град. Учитывая этот результат, на следующем этапе при сравнении эффектов совпадения/несовпадения для ориентаций и более сложных стимулов — паттернов мы использовали значения амплитуд компонентов P100 и N150, усредненных по трем ориентациям.

Зависимость динамики амплитуды компонентов P100 и N150 от типа стимула (ориентационные решетки и паттерны)

Проведен анализ влияния факторов Совпадение, Стимул (ориентация линий и паттерн) и Полушарие на амплитуду компонен-

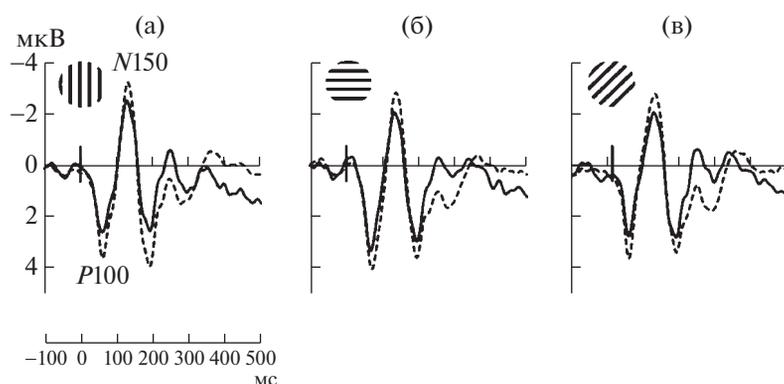


Рис. 3. Вызванные потенциалы правой затылочной области коры при совпадении и несовпадении тестовой и эталонной ориентаций. Приведены усредненные по группе ВП для решеток трех ориентаций в тестовом стимуле. (а) — вертикаль, (б) — горизонталь, (в) — наклон 45 град. Сплошная линия — совпадение, пунктирная линия — несовпадение стимулов. Вертикальной линией отмечено начало тестового стимула.

Fig. 3. Effects of mismatching the reference and test orientations on the grand average ERPs waveforms in the right occipital cortex region. Grand average EPPs of the right occipital lead O2 evoked by three test orientation matching (solid line) or mismatching (dashed line) with the reference one: (а) — vertical test orientation, (б) — horizontal test orientation, (в) — oblique (45 deg.) test orientation. The thin vertical line corresponds to the start of the test stimulus.

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа (ANOVA RM) амплитуд компонентов P100 и N150 в задачах рабочей памяти на ориентации и паттерны

Table 2. ANOVA data on the P100 and N150 amplitude in working memory for orientations and for patterns

Области коры	Факторы	dF	Совпадение		Стимул		Совпадение × Стимул		Полушарие	
	Компонент		F	p	F	p	F	p	F	p
Затылочная	P100	1.28	13.13	$p < 0.001$	13.86	$p < 0.001$	4.92	$p < 0.05$	5.20	NS
Теменная		1.31	6.24	$p < 0.05$		NS	5.54	$p < 0.05$		$p < 0.05$
Височная		1.32	37.58	$p < 0.001$	10.16	$p < 0.005$	5.51	$p < 0.05$		NS
Затылочная	N150	1.32	19.27	$p < 0.0001$	5.01	$p < 0.05$		NS	7.52	NS
Теменная		1.32	10.36	$p < 0.005$	14.33	$p < 0.001$		NS		$p < 0.01$
Височная		1.32	23.13	$p < 0.0001$		NS		NS		NS

тов P100 и N150 ВП. В табл. 2 представлены данные дисперсионного анализа амплитуды этих компонентов в ССП затылочной, теменной и височной областей коры. Установлено, что амплитуда P100 значимо зависела от фактора Совпадение ($p < 0.001$ в затылочной и височной областях и $p < 0.05$ в теменной). Этот эффект был неодинаков для ориентаций и паттернов, о чем говорит значимое взаимодействие Совпадение × Стимул ($p < 0.05$). Этот результат проиллюстрирован на рис. 4, где приведены усредненные ССП затылочной, височной и теменной областей коры правого полушария в задачах рабочей памяти на ориентации (вверху) и паттерны (внизу). Видно, что несовпадение тестового и эталонного стимулов вызывает увеличение амплитуды компонента P100 только для ориентаций. По данным post-hoc анализа это повышение значимо в затылочной ($p < 0.01$), теменной ($p < 0.05$) и на уровне тенденции височной ($p < 0.1$) областях двух полушарий.

Дополнительно для анализа регионарной специфики эффектов Совпадения для разных категорий Стимулов был проведен дисперсионный анализ амплитуды P100 с учетом факторов Совпадение и Область (затылочная, височная, теменная) отдельно для ориентаций и паттернов. Значимое взаимодействие Область × Совпадение было выявлено только для ориентаций. В правом полушарии — $F_{2,58} = 3.55$; $p < 0.05$, в левом полушарии — $F_{2,58} = 3.74$; $p < 0.05$. Как показал анализ контрастов и видно на рис. 5 (а), различия между ситуациями сходства и несходства более отчетливы в затылочных областях.

Амплитуда негативности N150 также зависела от совпадения текущего и удерживаемого в памяти стимула. По результатам дисперсионного анализа фактор Совпадение значи-

мо влиял на величину N150 во всех анализируемых областях ($0.005 < p < 0.0001$, табл. 2). Выявлен значимый эффект Стимула ($0.001 < p < 0.05$), взаимодействие Совпадение × Стимул было незначимо (табл. 2). Как видно на рис. 5 (б), несовпадение текущего стимула с удерживаемым в рабочей памяти эталоном сопровождается увеличением N150. С учетом достоверного влияния Стимула на амплитуду N150 был проведен анализ контрастов. Показано, что для ориентаций увеличение N150 значимо только в затылочной области ($p < 0.01$ в правом и $p < 0.05$ в левом полушарии), а для паттернов — в затылочной ($p < 0.01$ и $p < 0.05$), теменной ($p < 0.01$ и $p < 0.05$) и височной ($p < 0.01$ и $p < 0.05$) областях коры.

Анализ регионарной специфики эффектов Совпадения для ориентаций и паттернов (дисперсионный анализ с учетом факторов Совпадение и Область) для амплитуды N150 выявил значимое взаимодействие Область × Совпадение только для ориентаций (в правом полушарии — $F_{2,62} = 5.46$; $p < 0.01$, в левом полушарии — $F_{2,64} = 3.74$; $p < 0.001$). Как показал анализ контрастов и видно на рис. 5 (б), увеличение амплитуды N150 для ориентаций значимо только в затылочной области. Для паттернов взаимодействие Область × Совпадение незначимо. Как показал анализ контрастов и видно на рис. 5 (б), амплитуда N150 при несовпадении эталона и теста увеличивалась во всех анализируемых областях коры.

Таким образом, анализ амплитуды ранних компонентов ССП при сравнении текущей и хранящейся в РП информации об ориентации и пространственных паттернах показал, что увеличение амплитуды компонентов P100 и N150 ССП зрительных областей при несовпадении тестового и эталонного стиму-

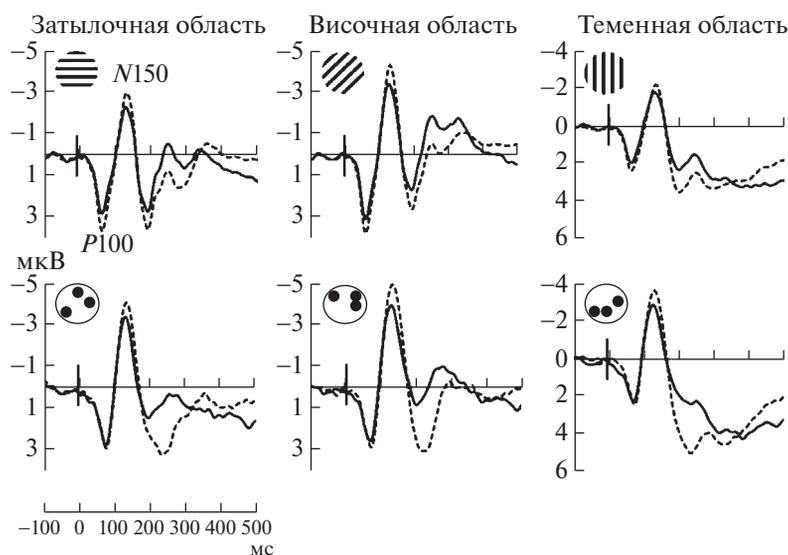


Рис. 4. Усредненные по группе зрительные вызванные потенциалы затылочной, височной и теменной областей правого полушария при совпадении и несовпадении текущей и удерживаемой в рабочей памяти ориентации (вверху) и конфигурации паттернов (внизу). Сплошная линия — совпадение, пунктирная линия — несовпадение. Вертикальной линией отмечено начало тестового стимула.

Fig. 4. Grand averaged EPPs in the right occipital, temporal and parietal cortical regions evoked by the test stimulus matching (solid line) or mismatching (dashed line) the reference one. Top row for orienting gratings, lower row — for patterns. Thin vertical line corresponds to the start of the test stimulus.

лов зависит от типа стимула. Изменения амплитуды более раннего компонента P100 статистически значимы только при сравнении ориентаций. Для более позднего компонента N150 зависимость от стимула проявлялась в большей генерализации эффектов при сравнении паттернов, которые наблюдались в затылочных, теменных и височных областях коры, тогда как для ориентаций — только в затылочных зонах.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В последние годы сведения о функциональной значимости для зрительной рабочей памяти структур префронтальной и теменной коры [Srimal, Curtis, 2008; Mendoza-Halliday et al., 2014; Riley, Constantinidis, 2016] были дополнены экспериментальными данными о роли проекционных зрительных областей. Используя фМРТ, ряд авторов показал, что в период удержания информация об ориентации линий сохраняется в виде мультивоксельного паттерна активации затылочной и теменной областей коры [Harrison, Tong, 2009; Ester et al., 2009; Serences et al., 2009; Emrich et al., 2013; Christophel et al., 2015]. Использование метода обратного кодирования (“inverted encoding models”) позволило по BOLD-сигналу, зарегистрированному от затылочных и теменных областей, успешно ре-

конструировать удерживаемые в памяти ориентации [Ester et al., 2013; Sprague et al., 2014]. Но вопрос о роли зрительных областей в операции сличения текущего и удерживаемого в кратковременной памяти сигналов в этих исследованиях не поднимался, возможно, в связи с тем, что методика фМРТ недостаточно эффективна в оценке быстрых процессов сличения текущего сигнала с содержащейся в памяти репрезентацией.

Из литературы известно, что информативным показателем несовпадения текущей и удерживаемой в памяти информации является негативный компонент ВП на текущий стимул, развивающийся во временном окне 240–270 мс и обозначаемый в литературе как N270 [Yin et al., 2011]. Он характеризуется устойчивым максимумом амплитуды в передних отделах коры, а его источник по данным дипольного анализа локализован в структурах фронтальной и передней цингулярной коры [Yin et al., 2011]. Увеличение амплитуды этой негативности при несовпадении ориентаций и локализация ее дипольных источников в структурах префронтальной коры (*middle frontal gyrus, frontal pole, pars orbitalis*) описаны нами в предыдущей публикации [Михайлова и др., 2017].

В настоящей работе нас интересовало, как отражается несовпадение текущей и удержи-

ваемой в кратковременной памяти ориентаций в ССП характеристиках раннего процессинга сенсорного сигнала в зрительных областях коры.

Анализ психофизических показателей, которые регистрировались в нашем исследовании одновременно с записью ССП, выявил увеличение латентности двигательной реакции (ВР) при несовпадении текущего (тестового) и удерживаемого в памяти (эталонного) стимулов по сравнению с ситуацией их совпадения, что соответствует данным литературы [Mao, Wang, 2008]. Увеличение ВР зависело от ориентации тестового стимула. Наибольшее увеличение показано для вертикальной ориентации, меньшие различия — для горизонтали и для наклонной ориентации, которые были той же направленности, но уровня значимости не достигали. Показано сходство эффектов для ориентаций и паттернов, что демонстрирует универсальность реакции увеличения ВР при несовпадении тестового и эталонного стимулов для разных категорий зрительных стимулов [Zhang et al., 2003; Mao, Wang, 2008]. Увеличение ВР при несовпадении эталонного и тестового стимулов сочеталось с повышением вероятности правильного ответа и для ориентационных решеток, и для паттернов.

Проведенный в работе анализ ССП показал, что при несовпадении текущего и удерживаемого в памяти стимулов увеличивается амплитуда ранних компонентов ССП в проекционных зрительных областях коры. Топография и временные характеристики этого эффекта зависят от типа стимула.

Так, при сличении ориентационных решеток их несовпадение вызывало увеличение амплитуды ранней позитивности Р100 ССП затылочной области коры. Эффект не зависел от ориентации тестовой решетки и был сходен для горизонтали, вертикали и наклонной ориентаций. Тот факт, что в затылочной коре увеличение амплитуды Р100 было обнаружено только для ориентаций, полностью соответствует роли этой области как первого коркового звена детектирования и ранней дискриминации основных ориентаций [Hubel, Wiesel, 1962]. По данным регистрации магнитоэнцефалограммы [Koelewijn et al., 2011] у человека ориентационные свойства стимула отражаются в характеристиках ранних компонентов С1 и Р1 ответов затылочной области коры. Таким образом, раннее обнаружение конфликта двух ориентаций проис-

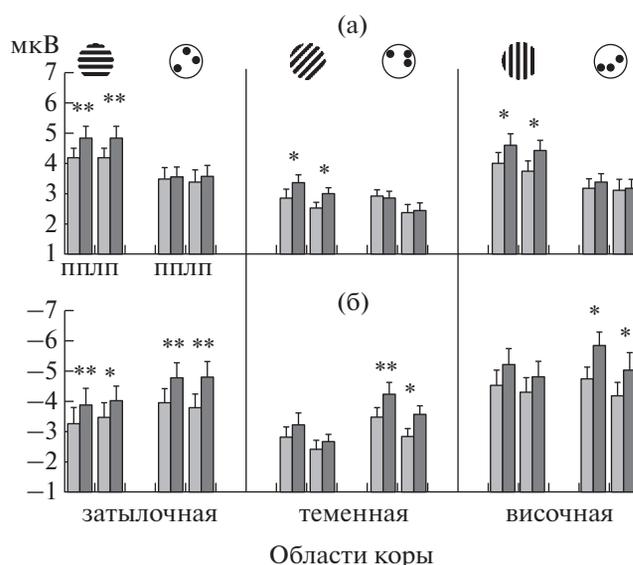


Рис. 5. Влияние совпадения и несовпадения тестового и эталонного стимулов на амплитуду компонентов Р100 и N150 ВП на тестовый стимул в задаче на рабочую память. (а) и (б) — средние по группе значения амплитуды компонентов Р100 (а) и N150 (б) в ВП затылочной, теменной и височной областей двух полушарий. Светлые столбики — совпадение тестового и эталонного стимулов, темные — несовпадение. ПП — правое полушарие, ЛП — левое полушарие. Достоверность различий: * — $p < 0.05$; ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$ (тест Дункана). Приведены средние по группе значения и ошибки среднего.

Fig. 5. Effects of matching and mismatching of the reference and test stimuli on the P100 and N150 amplitude. (a) and (b) — group averaged the P100 (a) and N150 (b) amplitudes in the occipital, parietal and temporal areas in the right (П) and left (Л) hemispheres. Light bars — the test stimulus matching the reference one, dark bars — test stimulus is mismatching the reference one. Differences were significant at (*) $p < 0.05$, (**) $p < 0.01$, or (***) $p < 0.001$ by the Duncan's test. Group averaged mean values and errors of the mean are shown.

ходит в проекционной области, нейронные структуры которой настроены на этот признак, и в специфическом для ориентационных характеристик временном интервале.

Согласно модельным представлениям Magnussen [Magnussen, 2000, 2009], низкоуровневая память и осуществляемая при ее участии имплицитная дискриминация простых зрительных признаков основаны на сохранении низкоуровневых репрезентаций, формирующихся на стадиях сенсорного процессинга. При этом информация об элементарных признаках стимула сохраняется в сети независимых сенсорных хранилищ, каждое из которых настроено на определенный низ-

коуровневый признак. Процесс дискриминации включает извлечение хранящихся в памяти репрезентаций низкоуровневых характеристик и их сопоставление с новой информацией. Эти модельные представления позже были экспериментально подтверждены данными о формировании в период удержания в зрительной коре (V1–V2) паттернов активации, специфически связанных с удерживаемыми в памяти ориентациями [Baumann et al., 2008; Harrison, Tong, 2009; Emrich et al., 2013; Ester et al., 2009, 2013, 2015]. Принимая во внимание данные этих авторов, можно думать, что зарегистрированное нами увеличение амплитуды раннего ответа при разнице эталонной и тестовой ориентаций сигнализирует о несовпадении паттерна локальной активации, сформировавшегося на этапе удержания, с таковым, возникающим в ответ на вновь поступивший сигнал.

Чувствительность к несовпадению ориентаций была обнаружена нами также для ранней позитивности ССП теменной и височной областей коры. То есть, при сличении текущей и хранящейся в РП информации в процессе обнаружения несходства ориентаций принимают участие не только ранние зрительные области коры, но и более высокие уровни зрительной иерархии. Вопрос о роли теменной коры в обеспечении различных операций РП обсуждался в литературе ранее [Bledowski et al., 2004; Бетелева, Сеницын, 2008]. В работе [Bledowski et al., 2004] авторы, комбинируя методы ВП и функциональной МРТ, показали, что нижнетеменная область играет важную роль в операции “хранения репрезентации в буфере” (“storage buffer operations”), которая необходима для выполнения других операций рабочей памяти. В упомянутой работе особое внимание было обращено на факт временного перекрытия активации нижнетеменной и префронтальной областей, что, по мнению авторов, говорит о параллельности операций рабочей памяти в каудальных и ростральных областях коры. Анализ связанных с событиями потенциалов в работе [Бетелева, Сеницын, 2008] показал роль теменной коры при сличении следа стимула с вновь поступившей информацией, хотя значимые эффекты были обнаружены только для сравнительно поздних этапов, после 300 мс.

Височная область коры традиционно связывается с переработкой сложных зрительных стимулов. Вместе с тем есть ряд данных,

указывающих на возможность участия височной коры в анализе простых зрительных признаков при решении сложных перцептивных и когнитивных задач. Так, регистрация сигнала непосредственно с поверхности затылочно-височной коры мозга человека показала существование в ее каудальных отделах ответов на такие простые изображения, как синусоидальные и радиальные решетки [Allison et al., 1999]. При моделировании распределенных диполей ранних компонентов ВП в задаче дискриминации ориентаций зоны высокой активации были обнаружены не только в затылочной, но и в височной области [Крылова и др., 2015]. По данным исследования [Angelucci et al., 2002] височная кора активно влияет на переработку информации об ориентационных признаках на уровне V1 через систему нисходящих связей, оказывает связанные с контекстом модулирующие влияния, участвует в процессах интеграции информации о локальных и глобальных признаках. Важными представляются сведения, представленные в обзоре [Christophel et al., 2017], о наличии в период удержания устойчивых стимул-специфических ответов у нейронов нижневисочной коры [Miller et al., 1993; Chelazzi et al., 2001]. Следует подчеркнуть, что в своей работе мы фокусировали внимание на этапе сличения двух стимулов, тогда как предметом большинства упоминаемых выше исследований был предшествующий сличению этап удержания. На более динамичном этапе сличения двух репрезентаций система активных мозговых образований, помимо ранних проекционных областей, должна включать более высокие корковые уровни, важные для выполнения последующих когнитивных операций. И в этой системе височная кора может выполнять функцию звена, интегрирующего информацию, поступающую снизу от сенсорно-специфических областей, и поступающую из расположенных выше передне-ассоциативных корковых зон [Bar et al., 2006].

Увеличение амплитуды ССП при несовпадении текущего и удерживаемого в кратковременной памяти сигналов показаны также для следующего за P100 негативного компонента N150. Здесь эффекты наблюдались для обеих категорий стимулов. Но для несовпадения ориентаций они выявлены только в затылочной коре, а для различий в геометрии элементов паттернов — в затылочной, теменной и височной. Согласно представлениям об

иерархической организации зрительного процессинга [Hillyard, 2009], на этапе ранней селекции, соответствующем компоненту P100 (80–140 мс), анализируются элементарные характеристики стимула, такие как ориентация, пространственная частота. Нейронные механизмы этой операции локализованы на уровне ранних зрительных областей, как стриарных, так и экстрастриарных. Более сложные признаки, такие как форма, цвет, перерабатываются в экстрастриарных областях вентрального пути на более поздних стадиях зрительного процессинга, что отражается в негативности с латентностью 140–200 мс. Это известное положение хорошо иллюстрируется результатами работы [Uchiyama et al., 2018], в которой сравнивали амплитуду компонента N1 ВП теменно-затылочной области, вызванного стимулами различной сложности – от элементарных форм (одиночные круги, квадраты) до составленных из них различных паттернов. Амплитуда компонента N1 выше на “составные” паттерны по сравнению с одиночными элементарными формами, что, по мнению авторов, говорит об отражении в N1 операции анализа геометрии паттерна – пространственных соотношений между элементарными формами, входящими в его состав.

По нашим данным, несовпадение тестового и эталонного паттернов вызывало увеличение амплитуды компонента N150 в затылочно-теменно-височной области, специфически связанной с анализом зрительных пространственных характеристик [Кок, 1967]. То есть, как и для ориентаций, операция раннего сличения пространственных характеристик паттернов и обнаружение их несовпадения осуществляются в тех корковых областях и в том временном интервале, которые специфически связаны с первичным анализом этой характеристики стимулов. Этот результат еще раз подчеркивает роль зрительных областей как комплекса образований, вовлеченных не только в сохранение репрезентаций стимулов, но и в операцию их сличения.

В последнее время в работах по кратковременной памяти на низкоуровневые зрительные характеристики, авторы расширяют круг структур, поддерживающих этот вид памяти [Curtis, D’Esposito, 2003; Serences et al., 2009; Christophel et al., 2017]. Как пишут авторы обзора [Christophel et al., 2017], в литературе в течение долгого времени доминировало мнение о связи устойчивой активации фронто-

париетальной системы с операцией кодирования абстрактных репрезентаций, отражающих такие характеристики объектов, как класс запоминаемого стимула, критерии принятия решения, характер ответа. Считалось, что более абстрактные репрезентации, связанные с поведенческой задачей, через систему обратных нисходящих влияний координируют деятельность проекционных областей, где находится детальное описание запоминаемых стимулов [D’Esposito, Postle, 2015]. Сходные предположения высказывали и другие авторы [Harrison, Tong, 2009], подчеркивая особую роль префронтальных областей в модуляции активности проекционных зон в соответствии с текущей задачей. Но в последнее время появились данные, демонстрирующие, что в некоторых субрегионах префронтальной и теменной коры может кодироваться информация, связанная с конкретными физическими характеристиками стимула [Stokes et al., 2013; Raposo et al., 2014; Ester et al., 2015]. В этом плане наиболее показательное исследование [Ester et al., 2015], в котором успешная реконструкция удерживаемой в памяти ориентации может быть выполнена по сигналам, зарегистрированным не только в первичных зрительных областях (V1-hV4v/V3a) и заднетеменной коре (IPS0-3), но и в ряде субрегионов дорзолатеральной префронтальной и вентролатеральной областей коры. Авторы предполагают, что точное описание удерживаемых в памяти стимулов кодируется как в задних, так и в переднефронтальных отделах коры, что существенно дополняет и обновляет модели рабочей памяти, постулирующие существование непересекающихся (“disjoint”) фронто-париетальных сетей нисходящего контроля и задних сенсорных сетей, сохраняющих точное описание стимула. Авторы этой работы считают, что точные описания-репрезентации стимулов кодируются в распределенной сети сенсорных и фронто-париетальной корковых областей. При этом во фронто-париетальной системе детализированное описание стимула сочетается с информацией о целях, моторных программах, критериях принятия решения и других внесенсорных факторах, что позволяет гибко контролировать поведение в ответ на изменяющиеся требования среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе с использованием экспериментальной модели рабочей памяти исследовали временные характеристики и топографию вызванной электрической активности мозга при раннем различении текущей и удерживаемой в памяти ориентаций. Показано, что уже в первые 100 мс в ранних зрительных областях формируется сигнал несовпадения текущей ориентации с хранящейся в памяти, что является механизмом раннего имплицитного реагирования на изменения базовых характеристик зрительного пространства. Несовпадение более сложных стимулов – триплетов кружков с разным расположением – сопровождается увеличением амплитуды более позднего компонента N150 ССП зрительных областей без отчетливой зональной специфичности эффектов. То есть в рабочей памяти раннее обнаружение несовпадения текущего и удерживаемого в памяти стимулов происходит в проекционных областях, нейронные структуры которых настроены на этот стимул, и во временном окне, соответствующем характеристикам стимула.

Работа выполнена по государственному заданию ИВНД и НФ РАН и частично подддержана Грантом РФФИ (Проект № 19-013-00918\19).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетелева Т.Г., Синицын С.В.* Связанные с событиями потенциалы на разных этапах реализации зрительной рабочей памяти. *Физиология человека.* 2008. 34 (3): 5–15.
- Кок Е.П.* Зрительные агнозии. Л.: Медицина, 1967. 224 с.
- Крылова М.А., Изъюров И.В., Герасименко Н.Ю., Чаянов Н.В., Михайлова Е.С.* Моделирование источников компонентов зрительных вызванных потенциалов человека в задаче определения ориентации отрезков линий. *Журн. высш. нервн. деят.* 2015. 65 (6): 685–698.
- Михайлова Е.С., Герасименко Н.Ю., Славуцкая А.В., Крылова М.А., Изъюров И.В.* Временные и топографические характеристики вызванных потенциалов в ситуации конфликта двух последовательных зрительных стимулов в задаче на зрительную память. *Физиология человека.* 2017. 43 (3): 13–24.
- Allison T., Puce A., Spencer D.D., McCarthy G.* Electrophysiological studies of human face perception. I: Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cereb. Cortex.* 1999. 9 (5): 415–430.
- Angelucci A., Levitt J.B., Walton E.J.S., Hupe J.-M., Bullier J., Lund J.S.* Circuits for local and global signal integration in primary visual cortex. *J. Neurosci.* 2002. 22 (19): 8633–8646.
- Bar M., Kassam K.S., Ghuman A.S., Boshyan J., Schmid A.M., Dale A.M., Hamalainen M.S., Marinkovic K., Schacter D.L., Rosen B.R., Halgren E.* Top-down facilitation of visual recognition. *PNAS.* 2006. 103 (2): 449–454.
- Baumann O., Endestad T., Magnussen S., Greenlee M.W.* Delayed discrimination of spatial frequency for gratings of different orientation: behavioral and fMRI evidence for low-level perceptual memory stores in early visual cortex. *Exp. Brain Res.* 2008. 188 (3): 363–369.
- Bledowski C., Prvulovic C. D., Hoehstetter K., Scherg M., Wibral M., Goebel R., Linden D.E.* Localizing P300 generators in visual target and distractor processing: a combined event-related potential and functional magnetic resonance imaging study. *J. Neurosci.* 2004. 24: 9353–9560.
- Chelazzi L., Miller E.K., Duncan J., Desimone R.* Responses of neurons in macaque area V4 during memory-guided visual search. *Cereb. Cortex.* 2001. 11 (8): 761–772.
- Christophel T.B., Cichy R.M., Hebart M.N., Haynes J.D.* Parietal and early visual cortices encode working memory content across mental transformations. *Neuroimage.* 2015. 106: 198–206.
- Christophel T.B., Klink P.C., Spitzer B., Roelfsema P.R., Haynes J.D.* The distributed nature of working memory. *Trends Cogn. Sci.* 2017. 21 (2): 111–124.
- Curtis C.E., D'Esposito M.* Persistent activity in the prefrontal cortex during working memory. *Trends Cogn. Sci.* 2003. 7 (9): 415–423.
- D'Esposito M.* From cognitive to neural models of working memory. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2007. 362 (1481): 761–772.
- D'Esposito M., Postle B.R.* The cognitive neuroscience of working memory. *Annu. Rev. Psychol.* 2015. 66: 115–142.
- Emrich S.M., Riggall A.C., Larocque J.J., Postle B.R.* Distributed patterns of activity in sensory cortex reflect the precision of multiple items maintained in visual short-term memory. *J. Neurosci.* 2013. 33 (15): 6516–6523.
- Ester E.F., Anderson D.E., Serences J.T., Awh E.* Neural measure of precision in visual working memory. *J. Cognitive Neurosci.* 2013. 25 (5): 754–761.
- Ester E.F., Serences J.T., Awh E.* Spatially global representations in human primary visual cortex during working memory maintenance. *J. Neurosci.* 2009. 29 (48): 15258–15265.
- Ester E.F., Sprague T.C., Serences J.T.* Parietal and frontal cortex encode stimulus-specific mnemonic representations during visual working memory. *Neuron.* 2015. 87 (4): 1–13.
- Harrison S.A., Tong F.* Decoding reveals the contents of visual working memory in early visual areas. *Nature.* 2009. V. 458 (7238): 632–635.

- Hillyard S.A.* Event-related potentials (ERPs) and cognitive processing. *Encyclopedia of Neuroscience*. 2009. P. 13–18.
- Hollingsworth A., Richard A.M., Luck S.J.* Understanding the function of visual short-term memory in human cognition: transsaccadic memory, object correspondence, and gaze correction. *J. Exp. Psychol. Gen.* 2008. 137 (1): 163–181.
- Hubel D.H., Wiesel T.N.* Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.* 1962. 160: 106–154.
- Koelewijn L., Dumont J.R., Muthukumaraswamy S.D., Rich A.N., Singh K.D.* Induced and evoked neural correlates of orientation selectivity in human visual cortex. *NeuroImage*. 2011. 54 : 2983–2993.
- Luck S.J., Vogel E.K.* The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*. 1997. V. 390 (6657): 279–281.
- Magnussen S.* Implicit visual working memory. *Scand. J. Psychol.* 2009. 50 (6): 535–542.
- Magnussen S.* Low-level memory processes in vision. *Trends Neurosci.* 2000. 23 (6): 247–251.
- Mao W., Wang Y.* The active inhibition for the processing of visual irrelevant conflict information. *Int. J. Psychophysiol.* 2008. 67: 47–53.
- Mendoza-Halliday D., Torres S., Martinez-Trujillo J.C.* Sharp emergence of feature-selective sustained activity along the dorsal visual pathway. *Nat. Neurosci.* 2014. 17: 1255–1262.
- Miller E.K., Li L., Desimone R.* Activity of neurons in anterior inferior temporal cortex during a short-term memory task. *J. Neurosci.* 1993. 13 (4): 1460–1478.
- Pasternak T., Greenlee M.W.* Working memory in primate sensory systems. *Nat. Rev. Neurosci.* 2005. 6: 97–107.
- Raposo D., Kaufman M.T., Churchland A.K.* A category-free neural population supports evolving demands during decision-making. *Nat. Neurosci.* 2014. 17: 1784–1792.
- Riley M.R., Constantinidis C.* Role of prefrontal persistent activity in working memory. *Front. Syst. Neurosci.* 2016. 9: 181.
- Serences J.T., Ester E.F., Vogel E.K., Awh E.* Stimulus-specific delay activity in human primary visual cortex. *Psychol. Sci.* 2009. 20 (2): 207–214.
- Sprague T.C., Ester E.F., Serences J.T.* Reconstructions of information in visual spatial working memory degrade with memory load. *Curr. Biol.* 2014. 24: 2174–2180.
- Srimal R., Curtis C.E.* Persistent neural activity during the maintenance of spatial position in working memory. *Neuroimage*. 2008. 39: 455–468.
- Stokes M.G., Kusunoki M., Sigala N., Nili H., Gaffan D., Duncan J.* Dynamic coding for cognitive control in prefrontal cortex. *Neuron*. 2013. 78: 364–375.
- Vogt S., Magnussen S.* Long-term memory for 400 pictures on a common theme. *Exp Psychol.* 2007. 54 (4): 298–303.
- Yin J., Gao Z., Jin X., Ye L., Shen M., Shui R.* Tracking the mismatch information in visual short term memory: An event-related potential study. *Neurosci. Lett.* 2011. 491 (1): 26–30.
- Uchiyama H., Iwashita S., Mitsui T.* N1 component of event-related potential evoked by simple composite figures in the lateral occipital cortex. *BioRxiv preprint*. 2018.
<https://doi.org/10.1101/345934>
- Zhang X., Wang Y., Li S., Wang L.* Event-related potential N270, a negative component to identification of conflicting information following memory retrieval. *Clin. Neurophysiol.* 2003. 114 (12): 2461–2468.

SENSORY MECHANISM OF EARLY DISCRIMINATION OF ORIENTATIONS IN THE VISUAL WORKING MEMORY

E. S. Mikhailova^{a, #}, N. Yu. Gerasimenko^a, and A. V. Slavutskaya^a

^a*Physiology of sensory systems Lab, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia*

[#]*e-mail: esmikhailova@mail.ru*

In working memory experiment we studied the timing and cortical topography of an early implicit discrimination of orientations. The amplitude of the P100 and N150 components was analyzed when 33 adult subjects determined the similarity or dissimilarity of two sequential orienting gratings or control stimuli – patterns (triplets of circles with different arrangement), presented in the central vision. It was found that the mismatch of the current and stored orientations was manifested in increased amplitude of P100 and N150 components in the occipital cortex and the less prominent increased P100 component in the parietal – temporal area. In turn, the mismatch of the patterns evoked the regionally non-specific N150 enlargement in the occipital-parietal-temporal cortex. Our findings indicate that a signal of the mismatch of the current and stored in memory orientations arise at the stage of the early sensory processing in the occipital cortex. Thus the study shows the specific involvement of the early visual cortex in the processing of information when comparing the current and stored in the memory of sensory visual signs – the orientation of the line. The mismatch signal that forms in the occipital region can underlie the early detection of changes in the basic visual characteristics.

Keywords: human, vision, orientation, working memory, evoked potentials, vision cortex