

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

УДК 612.821+612.014.423+843.7

**ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ НА ПРОСТЫЕ  
ЗРИТЕЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ. АНАЛИЗ СВЯЗАННЫХ С СОБЫТИЕМ  
ПОТЕНЦИАЛОВ В ПРОСТРАНСТВЕ СЕНСОРОВ  
И ДИПОЛЬНЫХ ИСТОЧНИКОВ**

© 2022 г. Е. С. Михайлова<sup>1, \*</sup>, Л. А. Майорова<sup>1, 2</sup>, Н. Ю. Герасименко<sup>1</sup>,  
А. Б. Кушнир<sup>1</sup>, К. А. Салтыков<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук, Москва, Россия

<sup>2</sup>Федеральный научно-клинический центр реаниматологии и реабилитологии, Москва, Россия

\*e-mail: mikhailovaes@gmail.com

Поступила в редакцию 01.03.2022 г.

После доработки 20.04.2022 г.

Принята к публикации 26.04.2022 г.

На группе 38 испытуемых (19 мужчин и 19 женщин) при выполнении “n-back”-задачи рабочей памяти (РП) показано, что нейронные механизмы обнаружения разницы между текущей и удерживаемой в памяти ориентациями у мужчин и у женщин различны. По данным анализа связанных с событием потенциалов только у мужчин в зрительной коре регистрируется увеличение N150, как маркера раннего выявления изменений. Независимо от совпадения/несовпадения текущей и удерживаемой в памяти ориентаций, мужчины по сравнению с женщинами демонстрируют более высокую амплитуду P200 в затылочно-височных областях, а в центральных – рост позитивности в окне 400–500 мс, что может рассматриваться как проявление усиления селективного внимания к ориентациям и привлечения больших ресурсов зрительной РП. По результатам многомерного анализа дипольной активности у мужчин в детектирование различий текущей и удерживаемой ориентаций вовлечены преимущественно каудальные проекционные области коры, тогда как женщины демонстрируют большее участие фронтальных отделов. Полученные данные указывают на важность пола как фактора, влияющего на нейросетевую организацию переработки зрительно-пространственной информации.

*Ключевые слова:* человек, зрение, пол, зрительная рабочая память, связанные с событиями потенциалы, картирование, дипольный анализ

DOI: 10.31857/S0044467722060065

Пол является одним из важных биологических факторов, определяющих особенности нейрофункциональной организации как перцептивных функций, так и когнитивных процессов разной степени сложности. Необходимость учета пола при анализе биологических данных уже давно была замечена рядом исследователей, хотя до последнего времени пол не был предметом систематических нейрофизиологических исследований. В этом отношении очень определенно высказался Л. Кехил: “поразительное количество и разнообразие влияний, связанных с полом, на функции мозга указывают на то, что все еще широко распространенное предположение о

незначительности влияния пола неоправданно и может тормозить прогресс в области нейронаук” (Cahill, 2006). Высокая статистическая значимость влияния пола на организацию многих форм поведения, которые находятся за пределами непосредственно половых функций, убедительно показана в обзоре (Voyer et al., 2017), обобщающем результаты большого числа нейробиологических и биомедицинских исследований. Важными для понимания морфологических основ половых различий выполнения когнитивных задач, в том числе и зрительно-пространственных, представляются данные о выраженных половых различиях структурного коннектома

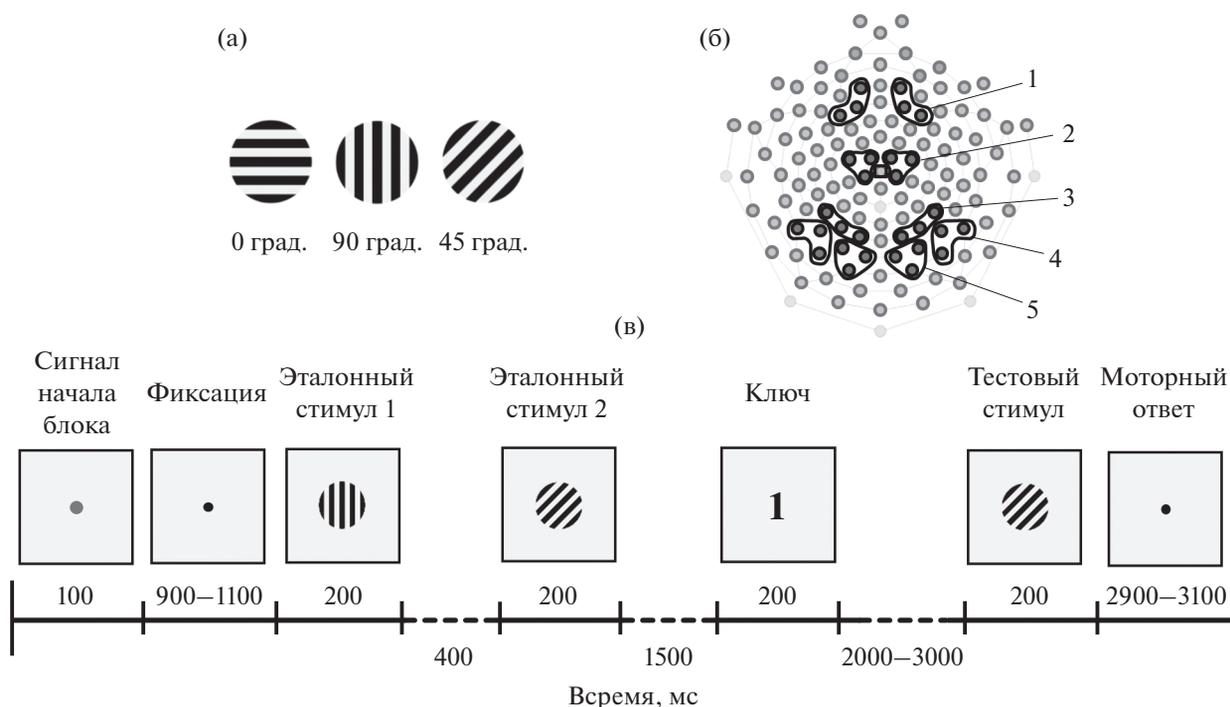
мозга, полученные методом диффузионно-тензорной визуализации на большой когорте людей (949 человек, из них 521 женщина, возраст от 8 до 22 лет) (Ingalhalikar et al., 2014). Согласно этим данным, мозг мужчин демонстрирует принцип модульности и гораздо меньшую связанность как внутри, так и между полушариями, чем мозг женщин, который, напротив, отличается значительно большими связями как между полушариями, так и между отдельными модулями внутри полушария. Признается, что это уникальное по объему данных и набору методов обработки исследование продемонстрировало фундаментальные половые различия в архитектуре человеческого мозга (Cahill, 2014).

Зрительно-пространственные способности являются той частью поведения человека, где различия между мужчинами и женщинами проявляются наиболее отчетливо. Так, преимущество мужчин экспериментально подтверждено для таких базовых характеристик зрительного восприятия, как острота, порог контрастной чувствительности, оценка направления движения, ориентационная чувствительность (Shaqiri et al., 2018). Одним из наиболее ярких и часто упоминаемых в литературе проявлений половых различий является преимущество мужчин в тесте трехмерного ментального вращения, которое остается неизменно высоким на протяжении десятков лет (Voyer et al., 1995). Успешность теста ментального вращения положительно коррелирует с выполнением других пространственных задач, например, скоростью выучивания сложных маршрутов на картах (Galea, Kimura, 1993) и эффективностью обучения навигации в виртуальном лабиринте (Moffat et al., 1998). Существуют убедительные экспериментальные подтверждения тесной связи механизмов ментального вращения и зрительно-пространственной рабочей памяти (РП) (Christie et al., 2013).

Рабочая память играет ключевую роль во многих сложных поведенческих процессах, поэтому понимание нейрофизиологических основ половых различий РП может предоставить сведения для более обоснованного понимания гендерной специфичности когнитивных функций. Наш интерес к РП на ориентационные характеристики зрительной среды определяется результатами наших ранее проведенных исследований. В работе (Славуцкая и др., 2014) в психофизическом эксперименте, воспроизводящем тест Бенто-

на, женщины показали снижение точности и увеличение времени реакции по сравнению с мужчинами в задании точного определения ориентаций наклонных линий, что указывает на дефицит у них метрических способностей. При регистрации ВП на набор ориентационных решеток (шаг 9 угловых град.) только у мужчин показана ранняя чувствительность затылочной коры к углу наклона (Михайлова и др., 2020). Методом моделирования распределенных внутримозговых дипольных источников компонентов ВП показано, что на ранних стадиях обработки (компоненты P100 и N150 ВП) у мужчин значимо выше уровень корковой активации в затылочной, височной и теменной областях коры (Крылова и др., 2015). Можно предположить, что половые различия РП будут проявляться не только на ранних этапах анализа, значимость которых для РП подтверждена экспериментально (Harrison, Tong, 2009; Ester et al., 2009; Михайлова и др., 2019), но и на последующих стадиях переработки сигнала.

Целью настоящей работы был анализ функциональной организации РП на ориентации у мужчин и женщин с привлечением метода связанных с событием потенциалов (ССП). Предполагалось, что регистрация ЭЭГ высокой плотности позволит с хорошим временным разрешением оценить зависимость от пола топографию корковой активации на последовательных этапах переработки информации. Моделирование распределенной дипольной активности и ее статистическая обработка предоставит возможность выявить те области коры, вклад которых в общую структуру активационных изменений может определить различные для мужчин и женщин нейростратегии выполнения зрительно-пространственных задач. Применение “n-back”-модели РП мы рассматривали как более чувствительный тест для оценки половых различий этой функции по сравнению с использованной нами ранее моделью отставленного сопоставления образца с эталоном. Задача “n-back” считается валидным тестом при исследовании нейронных коррелятов РП и, в частности, ее гендерной специфики, в связи с возможностью изменять объем удерживаемой в памяти информации и доступом к высокоуровневым процессам управления, например, обновлению содержания памяти (Lejbak et al., 2011).



**Рис. 1.** Условия эксперимента. (а) – зрительные стимулы – ориентационные решетки горизонтальной, вертикальной и наклонной (45 град.) ориентации. (б) – схема расположения 128 регистрирующих электродов на скальпе. Цифрами обозначены кластеры электродов, в которых проводили анализ компонентов ССП. 1 – лобный, 2 – центральный, 3 – теменной, 4 – височный и 5 – затылочный. (в) – временная последовательность событий в одном блоке эксперимента – сличение текущего (тестового) и удерживаемого в памяти (эталонного) стимулов.

**Fig. 1.** Experimental conditions. (a) – visual stimuli – orientation gratings of horizontal, vertical, and oblique (45 degrees) orientations. (б) – 128 electrode positions on the scalp. Numbers denote the clusters of electrodes in which the components of ERPs were analyzed. 1 – frontal, 2 – central, 3 – parietal, 4 – temporal, and 5 – occipital clusters. (в) – the sequence of events within an experimental trial for the matching of the current and retained in working memory line orientations.

## МЕТОДИКА

**Испытуемые.** В исследовании приняли участие 38 испытуемых (19 мужчин и 19 женщин) с нормальным или скорректированным до нормы зрением. Средний возраст мужчин  $24.5 \pm 0.9$ , женщин –  $24.1 \pm 0.9$  года. Во всех случаях было получено письменное согласие на проведение исследования, согласно протоколу, утвержденному этической комиссией Института высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН (протокол № 1 от 15 января от 2020 г.). Исследования проводили с 9 до 15 часов.

**Стимулы.** Стимулы представляли собой прямоугольные контрастные решетки из черных линий на светло-сером фоне (1 цикл/град.): горизонтальных (0 град.), вертикальных (90 град.) и наклонных (45 град.) линий (рис. 1 (а)).

**Условия и процедура эксперимента.** Во время исследования испытуемый сидел в удоб-

ном кресле в затемненной и звукозаглушенной комнате на расстоянии 120 см от экрана монитора *Dell E1911c* (диагональ 17 дюймов, частота обновления экрана 60 Гц). Размер стимула на экране монитора составлял 6 угловых градусов. Освещенность на уровне глаз – 3 лк. Горизонтальные и вертикальные края корпуса монитора и экрана были закрыты экраном с закругленными краями и круглой апертурой. Предъявление стимулов и регистрацию поведенческих ответов испытуемого осуществляли с помощью программы *E-Prime 2.0 (Psychology Software Tools, Inc., USA)*. Временная схема одного блока эксперимента представлена на рис. 1 (в). Каждый блок состоял из следующих событий: зеленая точка длительностью 100 мс, при появлении которой испытуемый должен был сосредоточиться и фиксировать взгляд в центре экрана; черная фиксационная точка, длительность

которой в случайном порядке изменялась от 900 до 1100 мс; первый эталонный стимул (200 мс), интервал 400 мс, второй эталонный стимул (200 мс); после периода удержания информации (1500 мс) на экране появлялся “ключ” – цифра 1 или 2, сигнализирующая, с каким из эталонов необходимо сравнивать тестовый стимул. После “ключа” через интервал времени 2000–3000 мс на экране появлялся тестовый стимул (200 мс). Интервал между двумя последовательными блоками в серии варьировал от 2900 до 3100 мс. Весь эксперимент состоял из 114 блоков, в 50% из которых тестовая ориентация совпадала с эталонной, а в 50% не совпадала. Общая длительность эксперимента от 21 до 24 мин в зависимости от длительности варьирующих по времени интервалов между стимулами. Блоки с совпадением и несовпадением предъявлялись в случайном порядке. При совпадении эталонного и тестового стимулов испытуемый должен был нажать на клавишу “1” выносной клавиатуры *Response Box (Psychology Software Tools, Inc., USA)*, при несовпадении – на клавишу “2”. Регистрировали точность, или % правильных ответов, и время двигательной реакции (ВР). Перед экспериментом с испытуемыми проводили тренировочную серию (30 блоков) для знакомства с экспериментальными условиями и тренировки моторному навыку. В этой серии в качестве стимулов использовали изображения букв.

*Регистрация и анализ связанных с событием потенциалов.* Регистрацию электроэнцефалограммы (ЭЭГ) проводили с помощью 128-канального электроэнцефалографа фирмы *Electrical Geodesics Inc. (USA)* с использованием шлема *Hydro Cel Geodesic Sensor Net*. Размер шлема подбирали индивидуально с учетом окружности головы испытуемого. Частота квантования сигнала составляла 500 Гц. В качестве референтного электрода использовали сенсор *Cz*.

Данные ЭЭГ обрабатывались в программе *NetStation 4.5.4 (Electrical Geodesics Inc., USA)*. Фильтрованные (0.5–45 Гц) записи ЭЭГ каждого испытуемого сегментировали на отрезки длительностью 1300 мс, содержащие 300 мс до предъявления тестового стимула и 1000 мс после. Программно исключали реализации, в которых амплитуда ЭОГ превышала 80  $\mu\text{V}$ . При визуальном анализе исключали фрагменты с ЭМГ и двигательными артефактами. По безартефактным отрезкам ЭЭГ проводили усреднение связанных с событием потен-

циалов (ССП) на тестовый стимул для правильных ответов. Для усреднения использовано  $39.7 \pm 2.4$  реализаций у мужчин и  $44.0 \pm 2.1$  у женщин. Анализ ССП проводили на группе 31 испытуемого (16 мужчин и 15 женщин). Записи девяти испытуемых были исключены в связи с большим (более 50% записи) количеством артефактов.

Программно в *NetStation 4.5.4* измеряли адаптивный максимум или минимум компонентов (среднее значение амплитуды в интервале 2 мс до и 2 мс после пика) индивидуальных ССП в кластерах электродов симметричных затылочных (слева электроды №№ 66, 70, 71, справа 76, 83, 84), височных (№№ 58, 59, 65 и 90, 91, 96), теменных (№№ 52, 60, 67 и 77, 85, 92), центральных (№№ 30, 31, 7 и 80, 105, 106), фронтальных (№№ 18, 19, 24 и 4, 10, 124) зон коры (рис. 1 (б)). Приведенные номера сенсоров соответствуют номерам в 128-канальном шлеме *Hydro Cel Geodesic Sensor Net*. Анализировали следующие компоненты ССП. В затылочном, височном, теменном кластерах – P100 (окно 60–120 мс), N150 (115–200 мс), P200 (200–250 мс), N270 (250–320 мс) и P300 (310–370 мс). В центральном кластере – N90 (60–125 мс), P150 (125–200 мс), N200 (190–250 мс), а для позднего позитивного отклонения измеряли среднюю амплитуду в интервале от 400 до 500 мс. Такой способ измерения амплитуды поздних компонентов рекомендован в литературе (Chen et al., 2019). Во фронтальном кластере измеряли N90 (60–125 мс), P150 (125–200 мс), N200 (190–250 мс), P250 (250–320 мс), N320 (310–380 мс) и P400 (340–420 мс). При статистической обработке использовали амплитуду компонентов ССП, усредненную по кластерам электродов.

Статистический анализ поведенческих показателей (ВР и точности) и амплитуд компонентов ССП проводили с использованием дисперсионного анализа ANOVA RM с учетом факторов Условие (совпадение и несовпадение эталонной и тестовой ориентаций), Полушарие и Пол. При внутригрупповых *post-hoc*-сопоставлениях для поправки на множественные сравнения использовали Tukey test, для межгрупповых сопоставлений использовали *t*-test. Анализ проведен в IBM SPSS Statistics 23 и STATISTICA 10.

*Моделирование распределенных дипольных источников компонентов ССП* проводили в пакете *Brainstorm 3.2* программной среды *MatLab*. Процедура подробно изложена в ста-

тье (Крылова и др., 2015). Для моделирования были взяты индивидуальные ССП для условий совпадения и несовпадения эталонного и тестового стимулов. Моделирование проводили в двух временных интервалах, соответствующих развитию ранних и более поздних компонентов ССП: 50–150 и 150–350 мс от начала тестового стимула. При моделировании объемных распределенных источников ССП проводили усреднение плотности тока источников в упомянутых интервалах с последующей проекцией источников в МНИ-пространство. Таким образом для каждого испытуемого были построены карты пространства источников (значений плотности дипольного тока) при совпадении и при несовпадении эталонной и тестовой ориентаций. Далее были построены индивидуальные разностные карты источников (карты при несовпадении эталонной и тестовой ориентаций минус карта при совпадении).

Индивидуальные разностные карты анализировали с применением смешанного дизайна дисперсионного анализа (RM ANOVA  $2 \times 2$ ) с учетом фактора межгрупповой вариабельности Пол и фактора внутригрупповой вариабельности Время (интервалы 50–150 и 150–350 мсек). Анализ проводили в пакете статистической обработки SPM12 (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>) на платформе MATLAB (версия 2019b; MathWorks). Результаты представлены с выбранным порогом статистической значимости  $p$  для групповой вероятности ошибки (FWE – family-wise error)  $< 0.05$  на уровне кластера.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### *Анализ поведенческих характеристик выполнения задачи сопоставления тестовой и эталонной ориентаций*

Проведен дисперсионный анализ RM ANOVA (метод повторных измерений) времени реакции (ВР) и точности (вероятность правильных ответов) с учетом факторов Условие (совпадение и несовпадение эталонной и тестовой ориентаций) и Пол. Установлено, что ВР больше при несовпадении эталонной и тестовой ориентаций, эффект Условья:  $F(1.36) = 41.06$ ,  $p < 0.0001$ ,  $\eta_p^2 = 0.053$ . Различия значимы как в группе мужчин ( $725.68 \pm 39.53$  и  $844.41 \pm 43.35$  мс,  $p < 0.0001$ ), так и женщин ( $810.56 \pm 55.67$  и  $952.15 \pm 73.25$  мс,  $p < 0.001$ ). Влияние фактора Пол статистиче-

ски незначимо, хотя приведенные средние по группам значения ВР свидетельствуют о тенденции к более низким значениям у мужчин по сравнению с женщинами. Для точности не было выявлено значимого влияния фактора Пол. И у мужчин, и у женщин точность выполнения задания достаточно высокая: в группе мужчин –  $0.95 \pm 0.02$ , в группе женщин –  $0.91 \pm 0.02$ .

### *Анализ ССП при выполнении задачи сличения тестовой и эталонной ориентаций*

Результаты дисперсионного анализа амплитуды компонентов ССП представлены в табл. 1.

*В затылочном кластере электродов* связанные с полом эффекты выявлены для амплитуды компонентов N150 и P200. Для амплитуды N150 они проявлялись как значимый эффект Условья ( $p = 0.006$ ) в виде большей амплитуды N150 при несовпадении тестовой и эталонной ориентаций по сравнению с их совпадением. Влияние Условья зависело от Пола (Условие  $\times$  Пол,  $p = 0.027$ ): только в группе мужчин амплитуда N150 больше при несовпадении эталонного и тестового стимулов по сравнению с совпадением ( $p = 0.003$ ; здесь и далее значимость контрастов по Tukey-test). Близкое к значимому взаимодействие Условие  $\times$  Полушарие ( $p = 0.053$ ) проявлялось как наличие значимых различий между условиями совпадения и несовпадения только в правом полушарии ( $p = 0.0002$ ) и как большая амплитуда N150 в правом полушарии по сравнению с левым ( $p = 0.0002$ ) при условии совпадения эталонной и тестовой ориентаций.

Для амплитуды компонента P200 эффект фактора Пол – на уровне значимости  $p = 0.029$ . Межгрупповое сопоставление амплитуды P200, усредненной через два Условья и два Полушария, показало более высокую амплитуду в группе мужчин по сравнению с женщинами ( $T = 2.29$ ,  $df = 29$ ,  $p = 0.029$ ). Межгрупповые различия проиллюстрированы на рис. 2 (а, б). На фрагменте (а) (нижний ряд) приведены усредненные по группам мужчин и женщин ССП правого и левого полушарий для условий совпадения и несовпадения тестового и эталонного стимулов. Отчетливо видно превышение амплитуды P200 в группе мужчин по сравнению с женщинами. Этот эффект проиллюстрирован на диаграммах средних значений амплитуды P200 в

**Таблица 1.** Результаты дисперсионного анализа амплитуды компонентов ССП  
**Table 1.** Results RM ANOVA of amplitude of ERP components

Кластер электродов	Волна	Фактор	df	F	p	$\eta^2_p$
Фронтальный	N90	Условие × Полушарие × Пол	1.29	7.13	0.012	0.197
	N200	Полушарие	1.29	5.60	0.025	0.162
		Условие × Полушарие × Пол	1.29	11.46	0.002	0.283
	P250	Условие × Полушарие × Пол	1.29	4.14	0.050	0.125
	N320	Условие × Пол	1.29	8.25	0.008	0.22
Центральный	N90	Условие × Полушарие × Пол	1.29	9.15	0.005	0.24
	P400–500	Пол	1.29	6.36	0.02	0.18
Височный	N150	Условие	1.29	3.99	0.053	0.121
		Условие × Пол	1.29	4.12	0.05	0.124
	P200	Пол	1.29	7.15	0.012	0.19
		Полушарие × Пол	1.29	4.07	0.052	0.123
Теменной	N270	Условие	1.29	5.87	0.02	0.168
	P300	Условие	1.29	5.77	0.023	0.166
		Полушарие	1.29	7.49	0.01	0.20
Затылочный	N150	Условие	1.29	8.60	0.006	0.229
		Условие × Полушарие	1.29	4.00	0.053	0.121
		Условие × Пол	1.29	5.69	0.027	0.164
	P200	Пол	1.29	5.26	0.029	0.153

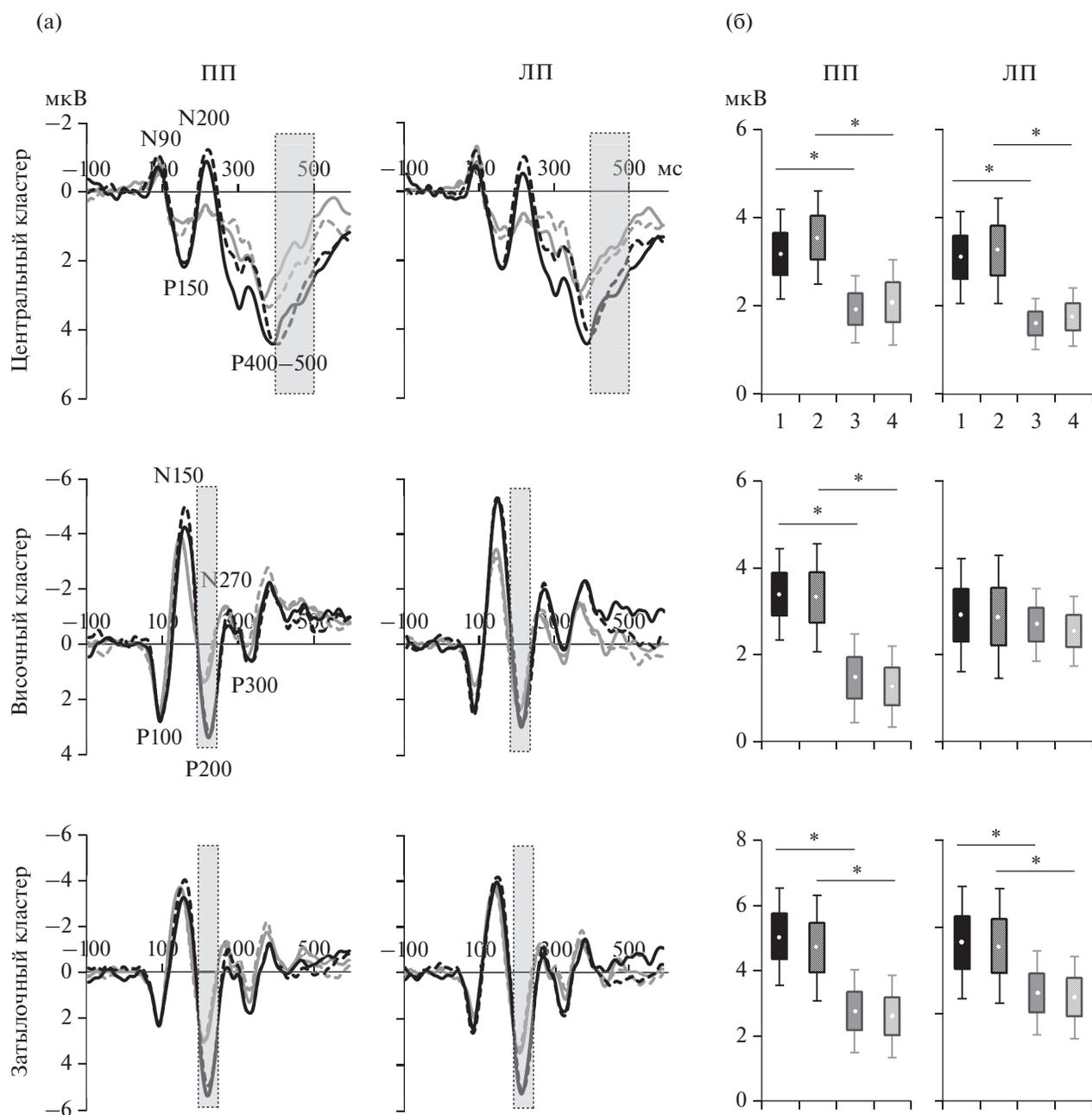
группах мужчин и женщин для двух условий в двух полушариях (рис. 2 (б), нижний ряд).

В височном кластере электродов связанные с полом различия обнаружены для амплитуды компонентов N150 и P200. Для компонен-

та N150 основной эффект Условия близок к значимому ( $p = 0.053$ ). Влияние Условия было неодинаково в группах мужчин и женщин, что подтверждается взаимодействием Условие × Пол ( $p = 0.05$ ). По результатам post-

**Рис. 2.** Половые различия ССП на тестовый стимул в центральном, височном и затылочном кластерах электродов в задаче РП на ориентации. (а) – усредненные по группам мужчин и женщин ССП правого и левого полушарий для условий совпадения и несовпадения эталонной и тестовой ориентаций. ПП – правое полушарие, ЛП – левое полушарие. Черная линия – ССП мужчин, серая – ССП женщин. Сплошная линия – совпадение, пунктирная линия – несовпадение. Окнами выделены компонент P200 и поздняя позитивность 400–500 мс, для которых на фрагменте (б) приведены диаграммы амплитуд. (б) – ящичные диаграммы “с усами” (box-and-whiskers) (среднее значение, стандартная ошибка среднего и 95%-й доверительный интервал) для амплитуды поздней позитивности в интервале 400–500 мс в центральном кластере (верх рисунка) и амплитуды компонента P200 ССП в височном (середина) и затылочном (низ) кластерах электродов. Цифрами на горизонтальной оси обозначены сравниваемые группы и ситуации: 1 – мужчины, совпадение эталонного и тестового стимулов; 2 – мужчины, несовпадение; 3 – женщины, совпадение; 4 – женщины, несовпадение.

**Fig. 2.** Sex differences in ERPs to the test stimulus in the central, temporal and occipital clusters of electrodes in the working memory task on orientation. (a) – grand averaged ERPs in the groups of males and females in the right and left hemispheres for conditions of matching and mismatching of the reference and test orientations. ПП – right hemisphere, ЛП – left hemisphere. Black line – ERPs in males, gray line – ERPs in females. Solid line – match, dotted line – mismatch. The highlighted time-windows show the P200 component and late positivity 400–500 ms, the data for which are shown in fragment (b). (b) – box-and-whiskers (mean, standard error of the mean, and 95% confidence interval) for mean values of amplitude of late ERP positivity in the central electrode cluster (top of the figure) and the amplitude of the amplitude of P200 component in the temporal (middle) and occipital (bottom) electrode clusters. The numbers on the horizontal axis indicate for which groups and situations the diagrams are shown: 1 – males, matching of the reference and test stimuli; 2 – males, mismatching of the reference and test stimuli; 3 – females, matching; 4 – females, mismatching.



нос-сопоставлений только в группе мужчин есть значимое превышение амплитуды N150 при несовпадении эталонного и тестового стимулов относительно их совпадения ( $p = 0.03$ ). Сходно с затылочным, в височном кластере электродов амплитуда компонента P200 выше в группе мужчин по сравнению с женщинами (основной эффект Пола при  $p = 0.012$ ). Межгрупповое сопоставление амплитуды P200, усредненной через два Условия и два Полушария, показало более высокую амплитуду в группе мужчин по сравнению с

женщинами ( $T = 2.67, df = 29, p = 0.012$ ). Этот эффект проявляется в правом полушарии (Полушарие  $\times$  Пол,  $p = 0.052$ ), что видно на ССП и диаграммах, представленных на рис. 2 (а, б), средний ряд. В правом полушарии амплитуда P200 выше в группе мужчин по сравнению с женщинами, что подтверждено *post-hoc*-сопоставлениями ( $p = 0.03$ ).

В теменном кластере электродов значимые влияния Пола как в виде основного эффекта, так и в виде его взаимодействия с другими факторами не выявлены. Обнаружен эффект

Условия на амплитуду компонентов N270 ( $p = 0.02$ ) и P300 ( $p = 0.023$ ) в виде бóльшей амплитуды при совпадении по сравнению с несовпадением эталонной и тестовой ориентаций. Амплитуда компонента P300 выше в правом полушарии, что соответствует значимому эффекту Полушария ( $p = 0.01$ ). Сходно с затылочными и височными кластерами, в теменном амплитуда компонента P200 больше в группе мужчин, однако различия не достигают уровня значимости.

В центральном кластере электродов для ранней негативности N90 показано тройное взаимодействие Условие  $\times$  Полушарие  $\times$  Пол ( $p = 0.005$ ), что проявлялось как правополушарное преобладание амплитуды N90 при условии совпадения эталонной и тестовой ориентации ( $p = 0.04$ ) в группе женщин. Основной эффект Пола ( $p = 0.02$ ) выявлен для амплитуды медленной позитивности в интервале 400–500 мс после начала стимула. Более высокая амплитуда этой позитивности у мужчин по сравнению с женщинами видна на усредненных ССП (рис. 2 (а), верхний ряд) и на диаграммах средней амплитуды в этом интервале (рис. 2 (б), верхний ряд). Межгрупповые различия амплитуды позитивности в окне 400–500 мс, усредненной через два Условия и два Полушария, по результатам  $t$ -test значимы ( $T = 2.52$ ,  $df = 29$ ,  $p = 0.02$ ).

Во фронтальном кластере электродов влияние фактора Пол обнаружено как двойные или тройные взаимодействия. Для амплитуды N90 взаимодействие Условие  $\times$  Полушарие  $\times$  Пол ( $p = 0.012$ ) проявлялось как более высокая амплитуда при несовпадении по сравнению с совпадением эталонной и тестовой ориентаций ( $p = 0.02$ ) в правом полушарии в группе женщин, но не в группе мужчин. Для амплитуды N200 взаимодействие Условие  $\times$  Полушарие  $\times$  Пол ( $p = 0.002$ ) проявляется в виде преобладания активности правого полушария в ситуации совпадения эталона и теста ( $p = 0.02$ ) у мужчин и в ситуации несовпадения ( $p = 0.003$ ) у женщин. Для амплитуды N320 обнаружено взаимодействие Условие  $\times$  Пол ( $p = 0.008$ ). Компонент N320 выше у женщин по сравнению с мужчинами при условии совпадения эталонной и тестовой ориентаций ( $p = 0.005$ ).

#### Анализ результатов дипольного моделирования

При дисперсионном анализе разностных карт плотности дипольного тока, которые от-

ражают разницу ответов на стимулы, отличающиеся и не отличающиеся от эталонного, значимый эффект фактора Пол ( $p_{\text{corr}} < 0.05$ ) был обнаружен в ряде анатомических областей головного мозга. Список этих структур приведен в табл. 2. Как видно, это преимущественно структуры, локализованные в затылочной доле (средняя и нижняя затылочные извилины, шпорная борозда и затылочный полюс), в височной доле (верхняя и средняя височные извилины и веретенообразная извилина) и в теменной доле (теменная часть оперкулярной области, надкраевая, угловая и постцентральная извилины, верхняя теменная долька, центральная покрышечная область). В передних отделах коры значимый эффект пола обнаружен в верхней лобной извилине (справа) и заднем сегменте верхней лобной извилины (слева). Эти результаты представлены на рис. 3 (а) в виде карт статистических различий. Отчетливо видна преимущественная локализация половых различий в каудальных отделах коры мозга.

На рис. 3 (б) приведены карты, полученные при *post-hoc* анализе для двух вариантов контраста: “мужчины > женщины” и “женщины > мужчины”. Как видно, зоны значимого ( $p_{\text{corr}} < 0.05$ ) контраста “мужчины > женщины” локализованы в задних отделах коры, что объясняется более высокими значениями у мужчин плотности дипольного тока в этих зонах. Напротив, зоны значимого ( $p_{\text{corr}} < 0.05$ ) контраста “женщины > мужчины”, при котором более высокие значения плотности дипольного тока регистрируются у женщин, локализованы в передних отделах коры. Список структур, для которых обнаружены значимые различия, приведен в табл. 2. Представлен состав кластеров, размеры, их полушарная принадлежность, координаты их локального максимума, направленность половых различий и их статистическая достоверность. Как видно на рис. 3 (а), половые различия больше выражены в правом полушарии в затылочных, теменных и лобных областях, а в левом полушарии – в височной области. Значимых эффектов для фактора Время и для взаимодействия факторов Время и Пол не обнаружено.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сопоставление вновь поступившей зрительной информации с хранящейся в рабочей памяти играет важную роль в осуществлении

**Таблица 2.** ANOVA RM разностных карт дипольных источников (“несовпадающие ориентации > совпадающие ориентации”)**Table 2.** ANOVA RM of dipole source difference maps (“mismatching orientations > matching orientations”)

Структуры мозга, входящие в состав кластера	Полушарие	Объем кластера (воксели)	Координаты локального максимума			P <sub>FWE-corr</sub>	F <sub>1,26</sub>	Направление эффекта
			x	y	z			
Верхняя височная извилина, надкраевая извилина, центральная покрывочная область, постцентральная извилина	ЛП	2859	-69	-28	1	0.000	154.35	М > Ж
Теменная покрывочная область, planum temporale, средняя и нижняя затылочная извилина, средняя височная извилина	ПП	5755	53	-24	17	0.000	114.91	М > Ж
Средняя затылочная извилина, угловая извилина	ЛП	1095	-35	-94	15	0.000	52.94	М > Ж
Верхняя лобная извилина	ПП	80	15	62	31	0.001	46.10	Ж > М
Верхняя лобная извилина (задний сегмент)	ЛП	47	-9	0	79	0.013	32.50	Ж > М
Верхняя теменная доля	ЛП	17	-21	-52	73	0.024	29.30	М > Ж
Шпорная борозда, затылочный полюс	ПП	7	17	-92	5	0.025	29.16	М > Ж
Веретенообразная извилина	ПП	5	35	-40	-7	0.045	26.27	М > Ж

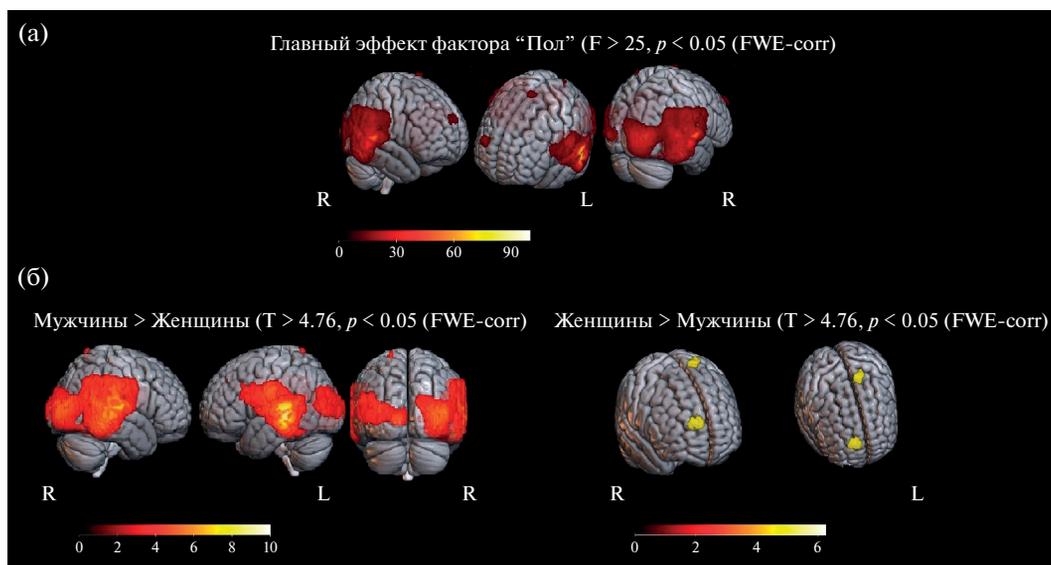
Обозначения: М – мужчины, Ж – женщины; ЛП – левое полушарие, ПП – правое полушарие. Объем кластера приведен в вокселях. Координаты локального максимума приведены для MNI-пространства. Notations: М – male, Ж – female; ЛП – left hemisphere, ПП – right hemisphere. Cluster volume is given in voxels. Coordinates of local maximum are given for MNI-space.

многих когнитивных функций. Эта операция позволяет обнаружить несоответствие зрительных характеристик реальной сцены с теми, которые хранятся в кратковременной памяти, обновить сведения об образе или сцене и, таким образом, получить и закрепить новые знания об окружающей среде. В проведенном нами исследовании установлено, что нейронные механизмы обнаружения различий между текущей и кратковременно удерживаемой в РП ориентациями у мужчин и у женщин различны.

Анализ показателей ВР и точности не обнаружил значимых половых различий. В обеих группах ВР при несопадении эталонной и тестовой ориентаций выше, чем при их совпадении, что соответствует литературным данным (Yin et al., 2011) и результатам нашего исследования (Михайлова и др., 2017). При отсутствии значимых половых различий, средние по группам значения ВР у мужчин меньше, а значения точности выше по сравнению с этими показателями у женщин, что по направленности соответствует статистически значимым различиям, полученным на большей выборке испытуемых (274 человека) в задаче зрительной РП с увеличенным объемом информации (Zilles et al., 2016).

Анализ ССП выявил половые различия в зрительной области коры, где локализованы нейронные структуры, ответственные за восприятие и анализ ориентаций. Они относились к раннему этапу переработки информации – временному окну компонента N150 – и проявлялись как взаимодействие Пол × Условие. Только в группе мужчин амплитуда N150 оказалась выше при несопадении по сравнению с совпадением. Аналогичный результат показан для амплитуды компонента N150 в височной коре правого полушария.

По данным ряда исследований, при выполнении задач зрительной РП процессы, разворачивающиеся в диапазоне N150, отражают не только восприятие зрительного сигнала, но и его удержание и извлечение из памяти (Pasternak, Greenlee, 2005; Postle, 2006; Agam, Sekuler, 2007). В настоящей работе мы не только подтвердили результат о значимости ранних процессов в зрительных областях коры для обнаружения изменения текущей ориентации относительно удерживаемой в памяти (Михайлова и др., 2019), но дополнили его сведениями о связи с полом. Можно думать, что преимущество мужчин в раннем детектировании несопадения текущей и удерживаемой в памяти ориентаций связано



**Рис. 3.** Результаты дисперсионного анализа (RM ANOVA  $2 \times 2$ ) разностных карт дипольных источников “несовпадающие ориентации > совпадающие ориентации” с факторами Пол и Время. На (а) приведен результат по основному эффекту фактора Пол, на (б) – результаты post-hoc анализа для контрастов “мужчины > женщины” и “женщины > мужчины”. Обозначения: R – правое полушарие, L – левое полушарие. Под картами приведена шкала значений F- и T-критерия для (а) и (б) соответственно.

**Fig. 3.** Results of analysis of variance (RM-ANOVA  $2 \times 2$ ) of dipole source difference maps “mismatched orientations > matched orientations” with the factors “Gender” and “Time”. (a) shows the result for the main effect of the Gender factor, and (b) shows the results of the post-hoc analysis for the “male > female” and “female > male” contrasts. Notes: R – right hemisphere, L – left hemisphere. Below the maps, there is a scale of F- and T-criterion values for (a) and (b), respectively.

с особенностями восприятия этого вида зрительной информации. Как показано нами ранее, в задаче дискриминации ориентаций у мужчин по сравнению с женщинами выше амплитуда ранних компонентов ВП в проекционных областях, шире область локализации их дипольных источников, захватывающая затылочную, теменную и височные области коры (Крылова и др., 2015; Михайлова и др., 2015). Более высокая чувствительность зрительной коры мозга мужчин к ориентационным характеристикам подтверждается данными функциональной МРТ, зарегистрированной при выполнении задачи идентификации ориентаций линий (Gur et al., 2000).

Для амплитуды компонента P200 дисперсионный анализ выявил основной эффект пола. В затылочном и височном кластерах электродов амплитуда P200 была значимо выше в группе мужчин по сравнению с женщинами. Что касается функциональной роли компонента P200, то многие исследователи связывают увеличение P200 с реакцией на нецелевые стимулы (Lefebvre et al., 2005; Wang et al., 2008; Lenartowicz et al., 2010), в связи с чем компонент P200 интерпретируется как отраже-

ние процесса подавления нерелевантной информации (Philips, Takeda, 2009; Coenen, 2012). Так, например, в работе (Philips, Takeda, 2009) показано, что при выполнении задачи поиска целевого стимула (полоска определенной пространственной ориентации и цвета) в присутствии в зрительном поле дистракторов (полоски других ориентаций и цветов) амплитуда P200 зависит от числа характеристик, которые отличают дистрактор от значимого стимула. Именно за счет избирательного внимания к этим характеристикам осуществляется подавление незначимой информации и выбор кандидатов для последующего сопоставления с целевым стимулом. Важность событий в затылочной коре в интервале P200 для имплицитного обнаружения различий между стандартным и измененными иероглифами описана в работе (Zhang et al., 2020). Данные ряда исследований указывают на значимость P200 как показателя сопоставления информации от сенсорных входов с сохраненной в памяти информацией (Lefebvre et al., 2005; Freunberger et al., 2007).

В ряде работ компонент P200 рассматривается как возможный нейрофизиологический

маркер такого свойства РП, которое в англоязычной литературе обозначается как “sarcasmity”, что может соответствовать терминам “способность”, “вместимость”. Так, в работе (Lefebvre et al., 2005) характеристики P200 ССП теменных областей коры зависели не только от совпадения/несовпадения текущих и ранее прослушанных цифр, но и от количества удерживаемых в памяти знаков. Аналогичные результаты представлены и в других работах (Philips, Takeda, 2009; Cepeda-Freyre et al., 2020).

Компонент P200 связывают также со способностью эффективно управлять вниманием. Это убедительно показано в работе (Föcker et al., 2019), в которой при выполнении задачи разделения значимых и незначимых ориентационных решеток испытуемые, играющие в видеоигры, демонстрировали большую амплитуду компонента P200 в центральной области коры по сравнению с неигроками. Авторы связывают это усиление P200 с высоким уровнем контроля внимания и восприятия, являющимся результатом тренировок. Корреляции P200 и внимания обсуждают и другие авторы. Например, в задаче обнаружения различий двух последовательных стимулов увеличение объема вводимой информации приводило к росту амплитуды P200 в затылочных и височных областях, но без снижения производительности РП (Cepeda-Freyre et al., 2020). Предполагается, что отсутствие поведенческого ухудшения может быть результатом регулируемого сверху (Freunberger et al., 2007; Linnert et al., 2016) привлечения дополнительных ресурсов внимания для поддержания эффективности выполнения задачи РП, что и отражается в увеличении амплитуды P200. Сходный эффект описан в работе (Vogel, Machizawa, 2004).

Таким образом, полученный в нашей работе результат о большей амплитуде P200 в ССП каудальных областей коры у мужчин можно рассматривать как показатель более высокого уровня селективного внимания к ориентационным свойствам пространственной среды. Кроме того, больший по амплитуде компонент P200 в каудальных областях коры у мужчин по сравнению с женщинами может быть проявлением гендерно-обусловленной специфики селективного внимания (Bianco et al., 2020).

Повышение амплитуды у мужчин по сравнению с женщинами обнаружено также для медленной позитивной волны, развиваю-

щейся в центральных отведениях; различия значимы в интервале от 400 до 500 мс.

Позитивное отклонение в центрально-теменных областях с пиковой латентностью около 300 мс и позже — один из наиболее частых феноменов, регистрируемых в широком спектре когнитивных задач и обозначаемый традиционно как P300 (Picton, 1992). Амплитуда P300 переменна и может быть максимальной в диапазоне от 200–250 мс до 800 мс. Согласно литературе, семейство P300 включает в себя три накладывающихся друг на друга позитивных отклонения: P3a с пиком около 250 мс, P3b с пиком около 350 мс и позитивная медленная волна. Все они в равной степени зависят от вероятности появления стимула, но по-разному чувствительны к характеристикам релевантного стимула и имеют разную связь с вниманием (Picton, 1992). Одним из важных факторов, влияющим на латентность пика и длительность волны, считается трудность задания (Picton, 1992; Bledowski et al., 2006; Rawdon et al., 2013), которая модулируется, например, числом стимулов или набором значимых характеристик релевантного сигнала.

В литературе представлены немногочисленные и разноречивые сведения о половых различиях P300. Так, более высокая амплитуда P300 (P3b) в левой центрально-теменной области у мужчин по сравнению с женщинами описана в “oddball”-парадигме с геометрическими фигурами (Maciejewska, Drzazga, 2019). Сходные данные представлены в (Vaqueiro et al., 2004). Другие авторы, напротив, сообщают о более высокой амплитуде P300 у женщин (Deldin et al., 1994; Steffensen et al., 2008). Причины неоднозначности представленных в литературе данных о половых различиях P300 обсуждаются в работе (Maciejewska, Drzazga, 2019).

Что касается зрительной РП, то P300 считается важным индикатором кодирования и извлечения информации из памяти. В этом отношении показательна работа (Bledowski et al., 2006), в которой авторы, исследуя хронометрию извлечения информации из памяти, обнаружили, что при более сложном задании отставленного сопоставления в интервале компонента P3b можно выделить два временных промежутка, которые отличаются внутримозговыми источниками. При этом более поздний подкомпонент в большей степени связан с операциями поиска информации в памяти, особенно в сложных задачах,

которые не могут быть решены на основании обнаружения простого сходства. В исследованиях с категоризацией объектов авторы обращают внимание на позднее (после 400 мс) позитивное отклонение в центрально-теменных отведениях. Его связывают с операцией сравнения объекта с другими представителями категории, хранящимися в памяти, и считают индексом доступа к хранилищу (Morrison et al., 2015; Rabi et al., 2018).

Для понимания нашего результата о более высокой амплитуде позитивности 400–500 мс в группе мужчин по сравнению с женщинами также важны сведения о положительной связи P300 с оценками “общих когнитивных способностей” по Векслеру (Gevins, Smith, 2000), а также с индивидуальными оценками “объема памяти”, как общего когнитивного ресурса, не зависящего от материала (Nittono et al., 1999). Люди с большей емкостью РП, как правило, демонстрируют большую амплитуду P300 при кодировании информации. Исходя из изложенного выше, можно предположить, что известное для мужского пола преимущество в выполнении зрительно-пространственных задач, в том числе задач РП, может проявляться как усиление позитивности в диапазоне P300, необязательно связанное с непосредственной деятельностью, а отражающее “способность” к выполнению этого класса задач. В основе таких более широких возможностей РП у мужчин может лежать гендерно-зависимая специфичность нейросетей РП (Hill et al., 2014; Alarcón et al., 2014; Zilles et al., 2016).

Половые различия нейронных механизмов детектирования изменения текущей ориентации относительно удерживаемой в памяти были обнаружены при анализе карт распределенной дипольной активности. Картирование проводили по показателю разницы между условиями несовпадения и совпадения эталонной и тестовой ориентаций, то есть, по выраженности реакции на ориентацию, отличающуюся от удерживаемой в памяти. Различия между мужчинами и женщинами по этому показателю обнаружены в обширной зоне, включающей затылочную, теменную и височную области билатерально, и более ограничено – в лобной коре, а именно в верхней лобной извилине. При этом контрасты “мужчины > женщины” значимы для дипольной активности структур каудальных областей, а контрасты “женщины > мужчины” – для дипольной активности префронтальной коры.

Полученные результаты сопоставимы с данными функциональной МРТ – исследований половых различий зрительной РП. Преобладание затылочной активации у мужчин описано в работе (Tschernegg et al., 2017): у мужчин по сравнению с женщинами выше активность в области шпорной борозды и латеральной затылочной коры левого полушария. Наиболее часто описываемый в литературе результат – это больший уровень метаболического сигнала в нижнетеменной коре и области предклинья у мужчин по сравнению с женщинами (Todd, Marois, 2005; Zilles et al., 2016). Уровень активности этих областей значимо коррелирует с успешностью выполнения зрительно-пространственных задач (Zilles et al., 2016). Напротив, для женщин в этих задачах характерен более высокий уровень активности префронтальных отделов (Hill et al., 2014; Zilles et al., 2016). В работе Хилл с соавт. (Hill et al., 2014) на основании метаанализа данных выделены связанные с полом особенности активации нейросети рабочей памяти, в целом единой для обоих полов, но с преобладанием активации префронтальных и лимбических структур у женщин и каудальных отделов, преимущественно теменной коры, у мужчин. Важно, что такая гендерно-зависимая специфичность паттерна корковой активации воспроизводится при выполнении заданий с привлечением и зрительно-пространственной, и вербальной РП, что говорит о ее относительной независимости от модальности стимулов (Zilles et al., 2016). Такая устойчивость половых различий нейросетей РП подтверждается гендерной специфичностью нейросетей покоя (Allen et al., 2011; Clemens et al., 2017; de Lacy et al., 2019). В частности, у мужчин по сравнению с женщинами функциональная связанность выше в теменно-затылочных областях, а у женщин – в лобных и височных, а также в мозжечке (Allen et al., 2011; Filippi et al., 2013; Clemens et al., 2017). Возможно, что более высокая коннективность в структурах дорсального и вентрального зрительных путей у мужчин по сравнению с женщинами может лежать в основе большей производительности выполнения мужчинами зрительно-пространственных задач (Miller, Halpern, 2014).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе с использованием “n-back”-модели анализировали временные и топографиче-

ские проявления гендерной специфичности функциональной организации РП на ориентации. Показано, что нейронные механизмы обнаружения различий между текущей и удерживаемой в РП ориентациями у мужчин и у женщин различны. Только у мужчин в зрительных областях коры регистрируется увеличение компонента N150 при несовпадении текущей и удерживаемой в памяти ориентаций, что является нейрофизиологическим маркером раннего обнаружения изменений.

Важным представляется результат более высокой амплитуды компонента P200 в каудальных областях и увеличения позитивного отклонения 400–500 мс в центральных, которые не зависят от условия совпадения/несовпадения. С учетом литературных сведений, можно думать, что у мужчин обработка ориентационных характеристик зрительной среды происходит при большем уровне избирательного внимания и с привлечением больших ресурсов РП по сравнению с женщинами. По результатам многомерного анализа дипольной активности, у мужчин в детектирование различий текущей и удерживаемой в РП ориентаций преимущественно вовлечены затылочные, височные и теменные области коры, тогда как женщины демонстрируют большее участие фронтальных отделов. Полученные данные указывают на важность пола как фактора, влияющего на нейросетевую организацию переработки зрительно-пространственной информации.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана средствами государственного бюджета по государственному заданию Министерства образования и науки Российской Федерации на 2021–2023 годы. Электрофизиологические исследования выполнены на базе Центра коллективного пользования научным оборудованием для функционального картирования мозга на базе ИВНД и НФ РАН.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Крылова М.А., Изъюров И.В., Герасименко Н.Ю., Чайнов Н.В., Михайлова Е.С.* Моделирование источников компонентов зрительных вызванных потенциалов человека в задаче определения ориентации отрезков линий. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2015. 65(6): 685–698.
- Михайлова Е.С., Герасименко Н.Ю., Кушнир А.Б.* Психофизические и нейрофизиологические характеристики оценки наклонных ориентаций у мужчин и женщин. Сенсорные системы. 2020. 34(4): 283–298.
- Михайлова Е.С., Герасименко Н.Ю., Славуцкая А.В.* Сенсорные механизмы ранней дискриминации ориентаций в модели зрительной рабочей памяти. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2019. 69(5): 577–589.
- 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.
- Михайлова Е.С., Герасименко Н.Ю., Крылова М.А., Изъюров И.В., Славуцкая А.В.* Механизмы ориентационной чувствительности зрительной системы человека. Сообщение II. Корковые механизмы ранних этапов переработки информации об ориентации линий. Физиология человека. 2015. 41(3): 5–18.
- Славуцкая А.В., Герасименко Н.Ю., Михайлова Е.С.* Механизмы ориентационной чувствительности зрительной системы человека. Сообщение I. Поведенческие характеристики ориентационной чувствительности. Влияние характера задачи, экспериментальных условий и пола. Физиология человека. 2014. 40(6): 88–97.
- Agam Y., Sekuler R.* Interactions between working memory and visual perception: an ERP/EEG study. Neuroimage. 2007. 36(3): 933–942.
- Alarcón G., Cservenka A., Fair D.A., Nagel B.J.* Sex differences in the neural substrates of spatial working memory during adolescence are not mediated by endogenous testosterone. Brain Res. 2014. 1593: 40–54.
- Allen E.A., Erhardt E.B., Damaraju E., Gruner W., Segall J.M., Silva R.F., Havlicek M., Rachakonda S., Fries J., Kalyanam R., Michael A.M., Caprihan A., Turner J.A., Eichele T., Adelsheim S., Bryan A.D., Bustillo J., Clark V.P., Feldstein Ewing S.W., Filbey F., Ford C.C., Hutchison K., Jung R.E., Kiehl K.A., Koditwakku P., Komesu Y.M., Mayer A.R., Pearlson G.D., Phillips J.P., Sadek J.R., Stevens M., Teuscher U., Thoma R.J., Calhoun V.D.* A baseline for the multivariate comparison of resting-state networks. Front. Syst. Neurosci. 2011. 5: 2.
- Bianco V., Berchicci M., Quinzi F., Perri R.L., Spinelli D., Di Russo F.* Females are more proactive, males are more reactive: neural basis of the gender-related speed/accuracy trade-off in visuo-motor tasks. Brain Struct. Funct. 2020. 225(1): 187–201.
- Bledowski C., Cohen Kadosh K., Wibral M., Rahm B., Bittner R.A., Hoechstetter K., Scherg M., Maurer K., Goebel R., Linden D.E.J.* Mental chronometry of working memory retrieval: a combined functional magnetic resonance imaging and event-related

- potentials approach. *J. Neurosci.* 2006. 26(3): 821–829.
- Cahill L.* Fundamental sex difference in human brain architecture. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 2014. 111(2): 577–578.
- Cahill L.* Why sex matters for neuroscience. *Nat. Rev. Neurosci.* 2006. 7(6): 477–484.
- Cepeda-Freyre H.A., Garcia-Aguilar G., Eguibar J.R., Cortes C.* Brain processing of complex geometric forms in a visual memory task increases P2 amplitude. *Brain Sci.* 2020. 10(2): 114.
- Chen C.C., Kuo J.C., Wang W.J.* Distinguishing the visual working memory training and practice effects by the effective connectivity during n-back tasks: a DCM of ERP study. *Front. Behav. Neurosci.* 2019. 13: 84.
- Christie G.J., Cook C.M., Ward B.J., Tata M.S., Sutherland J., Sutherland R.J., Saucier D.M.* Mental rotational ability is correlated with spatial but not verbal working memory performance and P300 amplitude in males. *PLoS One.* 2013. 8(2): e57390.
- Clemens B., Junger J., Pauly K., Neulen J., Neuschaefer-Rube C., Frölich D., Mingoia G., Derntl B., Habel U.* Male-to-female gender dysphoria: Gender-specific differences in resting-state networks. *Brain Behav.* 2017. 7(5): e00691.
- Coenen A.* Modelling of auditory evoked potentials of human sleep-wake states. *Int. J. Psychophysiol. Off. J. Int. Organ. Psychophysiol.* 2012. 85(1): 37–40.
- de Lacy N., McCauley E., Kutz J.N., Calhoun V.D.* Multilevel mapping of sexual dimorphism in intrinsic functional brain networks. *Front. Neurosci.* 2019. 13: 332.
- Deldin P.J., Duncan C.C., Miller G.A.* Season, gender, and P300. *Biol. Psychol.* 1994. 39 (1): 15–28.
- 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.
- Filippi M., Valsasina P., Misci P., Falini A., Comi G., Rocca M.A.* The organization of intrinsic brain activity differs between genders: a resting-state fMRI study in a large cohort of young healthy subjects. *Hum. Brain Mapp.* 2013. 34(6): 1330–1343.
- Föcker J., Mortazavi M., Khoe W., Hillyard S.A., Bavelier D.* Neural correlates of enhanced visual attentional control in action video game players: An event-related potential study. *J. Cogn. Neurosci.* 2019. 31(3): 377–389.
- Freunberger R., Klimesch W., Doppelmayr M., Höller Y.* Visual P2 component is related to theta phase-locking. *Neurosci. Lett.* 2007. 426(3): 181–186.
- Galea L.A., Kimura D.* Sex differences in route-learning. *Pers. Individ. Dif.* 1993. 14(1): 53–65.
- Gevins A., Smith M.E.* Neurophysiological measures of working memory and individual differences in cognitive ability and cognitive style. *Cereb. Cortex* 2000. 10(9): 829–839.
- Gur R.C., Alsop D., Glahn D., Petty R., Swanson C.L., Maldjian J.A., Turetsky B.I., Detre J.A., Gee J., Gur R.E.* An fMRI study of sex differences in regional activation to a verbal and a spatial task. *Brain Lang.* 2000. 74(2): 157–170.
- Harrison S.A., Tong F.* Decoding reveals the contents of visual working memory in early visual areas. *Nature.* 2009. 458(7238): 632–635.
- Hill A.C., Laird A.R., Robinson J.L.* Gender differences in working memory networks: a BrainMap meta-analysis. *Biol. Psychol.* 2014. 102: 18–29.
- Ingathalikar M., Smith A., Parker D., Satterthwaite T.D., Elliott M.A., Ruparel K., Hakonarson H., Gur R.E., Gur R.C., Verma R.* Sex differences in the structural connectome of the human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 2014. 111(2): 823–828.
- Lefebvre C.D., Marchand Y., Eskes G.A., Connolly J.F.* Assessment of working memory abilities using an event-related brain potential (ERP)-compatible digit span backward task. *Clin. Neurophysiol. Off. J. Int. Fed. Clin. Neurophysiol.* 2005. 116(7): 1665–1680.
- Lejbak L., Crossley M., Vrbancic M.* A male advantage for spatial and object but not verbal working memory using the n-back task. *Brain Cogn.* 2011. 76: 191–196.
- Lenartowicz A., Escobedo-Quiroz R., Cohen J.D.* Updating of context in working memory: an event-related potential study. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 2010. 10(2): 298–315.
- Linnert S., Reid V., Westermann G.* ERP correlates of two separate top-down mechanisms in visual categorization. *Int. J. Psychophysiol.* 2016. 108: 83.
- Maciejewska K., Drzazga Z.* Differences in spatio-temporal distribution of the visual P3b event-related potential between young men and women. *Acta Neurobiol. Exp. (Wars).* 2019. 79: 25–38.
- Miller D.I., Halpern D.F.* The new science of cognitive sex differences. *Trends Cogn. Sci.* 2014. 18(1): 37–45.
- Moffat S.D., Hampson E., Hatzipantelis M.* Navigation in a “virtual” maze: Sex differences and correlation with psychometric measures of spatial ability in humans. *Evol. Hum. Behav.* 1998. 19(2): 73–87.
- Morrison R.G., Reber P.J., Bharani K.L., Paller K.A.* Dissociation of category-learning systems via brain potentials. *Front. Hum. Neurosci.* 2015. 9.
- Nittono H., Nageishi Y., Nakajima Y., Ullsperger P.* Event-related potential correlates of individual differences in working memory capacity. *Psychophysiology* 1999. 36(6): 745–754.
- Pasternak T., Greenlee M.W.* Working memory in primate sensory systems. *Nat. Rev. Neurosci.* 2005. 6(2): 97–107.
- Philips S., Takeda Y.* An EEG/ERP study of efficient versus inefficient visual search. *Proceedings of the Annual Meeting of the Cognitive Science Society.* 2009. 31.

- Picton T.W.* The P300 wave of the human event-related potential. *J. Clin. Neurophysiol. Off. Publ. Am. Electroencephalogr. Soc.* 1992. 9(4): 456–479.
- Postle B.R.* Working memory as an emergent property of the mind and brain. *Neuroscience.* 2006. 139(1): 23–38.
- Rabi R., Joannisse M.F., Zhu T., Minda J.P.* Cognitive changes in conjunctive rule-based category learning: An ERP approach. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 2018. 18(5): 1034–1048.
- Rawdon C., Murphy J., Blanchard M.M., Kelleher I., Clarke M.C., Kavanagh F., Cannon M., Roche R.A.P.* Reduced P300 amplitude during retrieval on a spatial working memory task in a community sample of adolescents who report psychotic symptoms. *BMC Psychiatry.* 2013. 13: 125.
- Shaqiri A., Roinishvili M., Grzeczowski L., Chkonia E., Pilz K., Mohr C., Brand A., Kunchulia M., Herzog M.H.* Sex-related differences in vision are heterogeneous. *Sci. Rep.* 2018. 8(1): 7521.
- Steffensen S.C., Ohran A.J., Shipp D.N., Hales K., Stobbs S.H., Fleming D.E.* Gender-selective effects of the P300 and N400 components of the visual evoked potential. *Vision Res.* 2008. 48(7): 917–925.
- Todd J.J., Marois R.* Posterior parietal cortex activity predicts individual differences in visual short-term memory capacity. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 2005. 5(2): 144–155.
- Tschernegg M., Neuper C., Schmidt R., Wood G., Kronbichler M., Fazekas F., Enzinger C., Koini M.* fMRI to probe sex-related differences in brain function with multitasking. *PLoS One.* 2017. 12(7): e0181554.
- Vaquero E., Cardoso M.J., Vázquez M., Gómez C.M.* Gender differences in event-related potentials during visual-spatial attention. *Int. J. Neurosci.* 2004. 114(4): 541–557.
- Vogel E.K., Machizawa M.G.* Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature.* 2004. 428(6984): 748–751.
- Voyer D., Voyer S., Bryden M.P.* Magnitude of sex differences in spatial abilities: a meta-analysis and consideration of critical variables. *Psychol. Bull.* 1995. 117(2): 250–270.
- Voyer D., Voyer S.D., Saint-Aubin J.* Sex differences in visual-spatial working memory: A meta-analysis. *Psychon. Bull. Rev.* 2017. 24(2): 307–334.
- Wang A.L., Mouraux A., Liang M., Iannetti G.D.* The enhancement of the N1 wave elicited by sensory stimuli presented at very short inter-stimulus intervals is a general feature across sensory systems. *PLoS ONE.* 2008. 3(12): e3929.
- 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.
- Zhang X., Yang S., Jiang M.* Rapid implicit extraction of abstract orthographic patterns of Chinese characters during reading. *PLoS One* 2020. 15(2): e0229590–e0229590.
- Zilles D., Lewandowski M., Vieker H., Henseler I., Diekhof E., Melcher T., Keil M., Gruber O.* Gender differences in verbal and visuospatial working memory performance and networks. *Neuropsychobiology.* 2016. 73(1): 52–6.

## GENDER DIFFERENCES IN WORKING MEMORY ON SIMPLE VISUAL CHARACTERISTICS. ANALYSIS OF EVENT-RESPONSE POTENTIALS IN THE SPACE OF SENSORS AND DIPOLE SOURCES

E. S. Mikhailova<sup>a, #</sup>, L. A. Mayorova<sup>a, b</sup>, N. Yu. Gerasimenko<sup>a</sup>, A. B. Kushnir<sup>a</sup>, and K. A. Saltykov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of the Russian Academy of Science, Moscow, Russia*

<sup>b</sup>*Federal Research and Clinical Center of Intensive Care Medicine and Rehabilitology, Moscow, Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: mikhailovaes@gmail.com*

Thirty eight subjects (19 men and 19 women) performed the “n-back” working memory (WM) on orientations. It was discovered that men and women have different brain processes for detecting changes between present and retained orientations. According to an examination of event-related potentials, only men had a higher N150 in the visual cortex, which is thought to be a marker of early detection of these differences. Men also had a larger amplitude of the P200 component in the occipital and right temporal areas, as well as a greater positive deflection in the 400–500 ms time window in the central region. According to dipole modeling data, the caudal cortices are more involved in detecting changes between present and retained orientations in men, whereas the prefrontal regions are more active in women. The findings revealed that the neural network organization of visual-spatial information processing is influenced by gender.

**Keywords:** human, vision, gender, visual working memory, event-related potentials, mapping, dipole analysis