

---

## *Короткие сообщения*

---

# **МОЗГОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ УДЕРЖАНИЯ ЗРИТЕЛЬНОГО ОБРАЗА В РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ**

**С.А. КОЗЛОВСКИЙ**

Что происходит в мозге в тот момент, когда человек запоминает и удерживает в памяти зрительный образ? Какие именно структуры мозга принимают в этом участие?

В настоящее время наибольшее распространение получила теория, развиваемая американским неврологом П. Гольдман-Ракич (Goldman-Rakic, 1987; Гольдман-Ракич, 1992), согласно которой, зрительный образ удерживается в рабочей памяти<sup>1</sup> нейронами префронтальной коры головного мозга. Эта теория была основана на результатах экспериментов на обезьянах с вживленными в префронтальную кору электродами. Было обнаружено, что, когда обезьяны удерживали в памяти зрительную информацию, у них наблюдалась активность нейронов именно этой области мозга. Дальнейшие эксперименты на людях с применением ме-

тодик ПЭТ и фМРТ<sup>2</sup> подтвердили тот факт, что в период деятельности рабочей памяти наблюдается активность префронтальной коры.

Вместе с тем существует большое количество данных, согласно которым поражение префронтальной коры не приводит к утрате зрительной рабочей памяти как таковой, а лишь вызывает трудности удержания образа за счет его быстрой интерференции иррелевантной информацией. Так, показано (Ардила, Хомская, 1977), что при уменьшении всех отвлекающих воздействий у больных с поражением префронтальной коры увеличивается продуктивность запоминания, которая становится близкой к нормальной.

Кроме того, за последние годы накопилось множество экспериментальных данных, согласно которым при выполнении людьми заданий,

---

<sup>1</sup>Термин «рабочая память» используется для обозначения удержания следа раздражителя в течение времени отставления реакции от момента подачи эталонного стимула (Соколов, 2003).

<sup>2</sup>ПЭТ — позитронно-эмиссионная томография, фМРТ — функциональная магнитно-резонансная томография.

требующих рабочей памяти, активность наблюдается не только в префронтальной коре, но и в других участках мозга: в мозжечке (Courtney et al., 1996; Zhang et al., 2003), таламусе (Courtney et al., 1996), гиппокампе (Ranganath et al., 2004; Zarahn et al., 2005), хвостатом ядре (Postle et al., 1999), а также зрительной (Super, 2003), теменной (Corbetta et al., 2002), височной (Ranganath et al., 2004) коре и других структурах мозга.

По-видимому, основная причина многообразия и противоречий в экспериментальных данных об участии структур мозга в зрительной рабочей памяти заключается в том, что одновременно с процессом удержания образа в рабочей памяти протекает множество других психических процессов. Это и процесс непосредственной обработки информации при восприятии, процесс внимания к стимулу, перекодирование информации из одной формы в другую, использование удерживаемой в памяти информации либо при решении некоторой когнитивной задачи, либо в ходе ее воспроизведения и т. п.

В связи с этим наиболее перспективным представляется сравнение активации мозга при удержании образа стимула в зрительной рабочей памяти с пассивным и активным восприятием этого же стимула. Особенности интерес представляют ранние этапы рабочей памяти (с временем удержания менее 0.5 секунды), так как при этом исключаются процессы активного повторения информации

в речевой форме, а процессы перекодирования сенсорной информации в другую форму еще только начинают разворачиваться и могут быть сведены к минимуму за счет специальной задачи испытуемому и набора стимулов, подлежащих запоминанию.

## Методика

В данном исследовании использовалась комбинация метода дипольной локализации<sup>3</sup> и метода магнитно-резонансной томографии (МРТ), представляющая собой наложение координат дипольных источников мозговой активности, рассчитанных по вызванным потенциалам (ВП), на индивидуальные карты мозга испытуемых, полученных при помощи магнитного резонанса (подробнее см.: Козловский, 2004).

Регистрация ЭЭГ у испытуемых (N = 18) осуществлялась монополярно от 16 отведений, размещенных по международной системе 10–20%, предложенной Г. Джаспером (Jasper, 1958). В качестве стимулов, на которые записывались ВП, использовались паттерны из цветных квадратов (3×3 и 2×2), которые предъявлялись на 100, 500 и 1000 мс. Для получения вызванного потенциала суммировались 700-миллисекундные отрезки записи (200 мс до момента предъявления стимула и 500 мс после его включения).

В четырех экспериментальных сериях предъявлялись идентичные наборы стимулов, но давались разные

<sup>3</sup>Метод дипольной локализации широко применяется для пространственного определения по усредненным вызванным потенциалам источников внутримозговой активности. Этот метод основан на предположении, что большинство источников мозговой активности может быть аппроксимировано токовыми диполями.

инструкции. Испытуемому ставилась задача либо просто смотреть на предъявляемые стимулы (серия «пассивное наблюдение»), либо запоминать их целиком (серия «рабочая память»), искать в стимулах заранее заданный образец (серия «зрительный поиск») либо просто считать общее количество предъявленных стимулов (серия «счет»).

Так как все параметры экспериментальных задач, кроме инструкций, полностью совпадали, то обнаруженные различия в ВП должны были отражать разницу между процессами рабочей памяти и комплексом других параллельно протекающих процессов.

По вызванным потенциалам испытуемых для каждой из четырех серий эксперимента были рассчитаны координаты подвижных эквивалентных токовых диполей. Использовалась компьютерная программа BRAIN-LOC (режим «лучшая модель», коэффициент дипольности 0.95). После этого координаты дипольных источ-

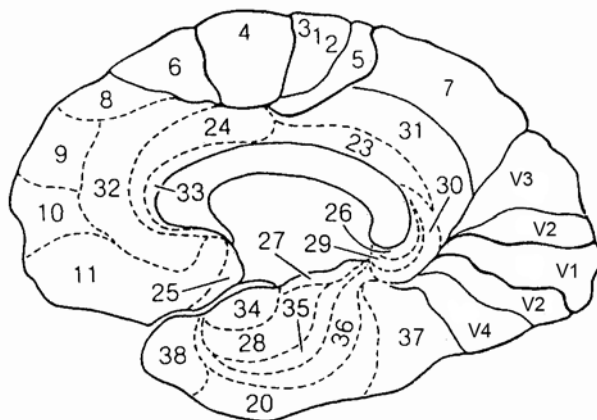
ников наносились на карты мозга испытуемых, полученные методом МРТ. Для идентификации цитоархитектонических полей коры на томографических срезах применялась методика, предложенная Н. Уолтерсом с соавт. (Walters et al., 2003).

### Результаты и их обсуждение

Результаты свидетельствуют о том, что во всех четырех сериях эксперимента, которые объединяло лишь то, что испытуемые смотрели на зрительный стимул, наблюдается активация в полях V1 и V2. В то же время в сериях, где испытуемые искали какой-либо элемент в стимуле или запоминали стимул целиком, наблюдалась дополнительная активация в полях V3 и V4 зрительной коры. Так, в серии «зрительный поиск» испытуемый вначале пытался найти в паттерне квадратик определенного цвета, а затем, найдя его, определял его местоположение. Расчет динамической локализации показал, что на

Рисунок 1

Границы цитоархитектонических полей коры головного мозга, сагиттальная поверхность (названия полей зрительной коры даны по С. Зеки, остальные – по К. Бродману)



ранних этапах наблюдается активация в поле V4, а активность в поле V3 наблюдается несколько позже (приблизительно через 300 мс после появления стимула). В серии же «рабочая память», где испытуемый сразу должен был запомнить весь паттерн целиком (а именно на каком месте находится квадрат определенного цвета), результаты дипольной локализации свидетельствуют о том, что в этой серии активация полей V3 и V4 происходила либо одновременно, либо поочередно. Этот факт хорошо согласуется с клиническими данными (Pearlman et al., 1979; Sacks, Wasserman, 1987; Jones et al., 1999) и данными экспериментов на обезьянах (Зеки, 1992; Tootell et al., 1997; Tsao et al., 2003), в соответствии с которыми поле V4 отвечает за анализ цвета и формы, а поле V3 — за анализ пространственного положения элементов стимула.

Во всех сериях, где требовалось более внимательное восприятие, т. е. в сериях, где испытуемый не просто пассивно смотрел на стимулы, а считал их (серия «счет»), запоминал их (серия «рабочая память»), искал в них какие-либо определенные элементы (серия «зрительный поиск»), наблюдалась активация в области мозжечка и таламуса. По всей видимости, подобная активация свидетельствует об участии этих структур мозга в процессах внимания.

В тех сериях, где испытуемым легко было совершить ошибку, т. е. в серии «счет», где испытуемые считали стимулы, и в серии «рабочая память», где они запоминали весь стимул целиком, наблюдалась активация в районе орбитофронтальной коры (поле 11 по Бродману). Из литературы (Дуус, 1996; Dolan, 1999)

известно, что поражение этой области мозга приводит к нарушениям самоконтроля. По-видимому, обнаруженная активация в поле 11 связана с процессами контроля когнитивных операций.

В серии, когда испытуемый считал стимулы, наблюдалась активация в поле 37 коры, которая в других сериях эксперимента не наблюдалась.

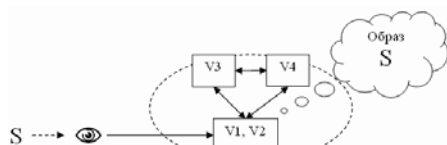
И, наконец, в серии «рабочая память», когда испытуемый запоминал и удерживал образ стимула в памяти, наблюдалась активация в префронтальной коре, в частности в полях 9 и 10, которая в других сериях эксперимента не наблюдалась. Для выявления связей этих полей с другими корковыми полями была обработана корреляционная матрица, построенная по динамике активации коры в этой серии эксперимента. Было обнаружено, что имеются высокие корреляции между активностью поля 10 префронтальной коры и поля V3 зрительной ( $r = 0.81$ ), а также между активностью поля 9 префронтальной коры и поля V4 зрительной коры ( $r = 0.99$ ).

На основании полученных результатов предложена психофизиологическая модель сохранения зрительных образов в рабочей памяти (см. рис. 2).

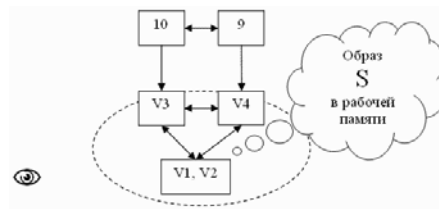
Когда испытуемому предъявляется зрительный стимул, то сигнал поступает в первичную зрительную кору. Далее, если это необходимо, осуществляется более подробный анализ этого стимула: в поле V4 происходит анализ цветов элементов, из которых состоит сам стимул, а в поле V3 анализируется взаимное пространственное расположение элементов этого

Рисунок 2

Психофизиологическая модель удержания зрительных образов в рабочей памяти (S – стимул, 👁 – зрительный анализатор, V1, V2, V3, V4 – поля зрительной коры, 9 и 10 – поля префронтальной коры)



А. Построение образа зрительного стимула



Б. Удержание образа стимула в отсутствие самого стимула

стимула. На основании этого анализа формируется детальный зрительный образ стимула. Когда стимул исчезает, а человек старается удержать его образ в памяти, возникает активация в полях 9 и 10 префронтальной коры, которые через поясную извилину влияют на поля V3 и V4, в результа-

те чего зрительный образ продолжает удерживаться в зрительной коре в отсутствие самого стимула. Роль префронтальной коры состоит в том, что она препятствует интерференции образа стимула, удерживаемого зрительной корой, другими сенсорными стимулами.

## Литература

- Ардила А., Хомская Е.Д. Изучение процессов активации во время произвольного запоминания слов в норме и у больных с поражением лобных долей мозга // Проблемы нейропсихологии. Психофизиологические исследования. М.: Наука, 1977. С. 52–75.
- Гольдман-Ракич П. Оперативная память и разум // В мире науки. № 11–12. М.: Мир, 1992.
- Дуус П. Топический диагноз в неврологии. Анатомия. Физиология. Клиника / Под ред. Л.Б. Лихтермана. М.: Вазар-Ферро, 1996.
- Зеки С. Зрительный образ в сознании и мозге // В мире науки. М.: Мир, 1992. № 11–12.
- Козловский С.А. Психофизиологические механизмы сохранения зрительных образов в рабочей памяти: Дисс. ... канд. психол. наук. М.: МГУ, 2004.
- Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М.: УМК «Психология», 2003.
- Corbetta M., Kincade J.M. et al. Neural systems for visual orienting and their relationships to spatial working memory // J. Cogn. Neurosci. 14 (3). 2002. P. 508–523.
- Courtney S.M., Ungerleider L.G. et al. Object and spatial visual working memory activate separate neural systems in human cortex // Cereb. Cortex. 6 (1). 1996. P. 39–49.
- Dolan R. On the neurology of morals // Nature Neuroscience. 2 (11). 1999. P.927–929.

*Goldman-Rakic P.S.* Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behavior by representation memory // Handbook of physiology. The nervous system. Higher functions of the brain. Bethesda, MD: American Physiology Society, 1987. Vol. 5. P. 373–417.

*Jasper H.H.* The ten twenty electrode system of the International Federation // Electroencephalog. clin. Neurophysiol. 1958. Vol. 10. № 2. P. 371.

*Jones M.R., Waggoner R., Hoyt W.F.* Cerebral polyopia with extrastriate quadrantanopia: report of a case with magnetic resonance documentation of V2/V3 cortical infarction // Journal of Neuro-Ophthalmology. 1999. 19 (1). P. 1–6.

*Pearlman A.L., Birch J., Meadows J.C.* Cerebral color blindness: An acquired defect in hue discrimination // Annals of Neurology. 1979. 5. P. 253–261.

*Postle B.R., D'Esposito M.* «What-Then-Where» in visual working memory: an event-related fMRI study // J. Cogn. Neurosci. 1999. 11 (6). P. 585–597.

*Ranganath C., Cohen M.X. et al.* Inferior temporal, prefrontal, and hippocampal contributions to visual working memory maintenance and associative memory retrieval // J. Neurosci. 2004. 24 (16). P. 3917–3925.

*Sacks O., Wasserman R.* The case of colorblind painter // New York Review of Books, Nov. 1987. 19. P. 25–34.

*Super H.* Working memory in the primary visual cortex // Arch Neurol. 2003. 60 (6). P. 809–812.

*Tootell R.B., Mendola J.D. et al.* Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex // J. Neurosci. 1997. 17 (18). P. 7060–7078.

*Tsao D.Y., Vanduffel W. et al.* Stereopsis activates V3A and caudal intraparietal areas in macaques and humans // Neuron. 2003. 39 (3). P. 555–568.

*Walters N.B., Egan G.F. et al.* In vivo identification of human cortical areas using high-resolution MRI: An approach to cerebral structure–function correlation // PNAS. March 4. 2003. Vol. 100. № 5. P. 2981–2986.

*Zarahn E., Rakitin B. et al.* Positive evidence against human hippocampal involvement in working memory maintenance of familiar stimuli // Cereb. Cortex. 2005. 15 (3). P. 303–316.

*Zhang d. a. R., Li Z. H. et al.* Functional comparison of primacy, middle and recency retrieval in human auditory short-term memory: an event-related fMRI study. Brain Research. Cognitive Brain Research. 2003. 16 (1). P. 91–98.

**Козловский Станислав Александрович — кандидат психологических наук, Институт психологии РАН**

Контакты: s\_t\_a\_s@mail.ru