

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (КОГНИТИВНОЙ)
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

УДК 612.821

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ
В ЗАДАЧАХ С ОТСРОЧЕННЫМ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕМ
ВЕРБАЛЬНЫХ И ЗРИТЕЛЬНО-ПРОСТРАНСТВЕННЫХ
ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ У ДЕТЕЙ 10–12 ЛЕТ.
АНАЛИЗ ССП НА ИМПЕРАТИВНЫЙ СИГНАЛ

© 2025 г. Р. И. Мачинская^{1, 2, *}, А. А. Корнеев^{1, 3}, А. В. Курганский^{1, 2, 4}, Д. И. Ломакин¹

¹ФГБНУ «Институт развития, здоровья и адаптации ребенка», Москва, Россия

²РАНХиГС, Москва, Россия

³МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

⁴ФГБУН «Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН», Москва, Россия

*e-mail: regina_home@inbox.ru

Поступила в редакцию 01.09.2024 г.

После доработки 11.12.2024 г.

Принята к публикации 11.12.2024 г.

С помощью анализа связанных с событием потенциалов (ССП), возникающих в ответ на императивный слуховой сигнал, исследовалась функциональная организация рабочей памяти (РП) при отсроченном двигательном воспроизведении зрительно-пространственных (ломаные линии) и буквенных последовательностей у детей 10–12 лет ($n = 28$, 14 девочек). Варьировались времена удержания эталонных последовательностей (500 мс или 3000 мс) и способ их предъявления – статический или динамический. Обнаружены специфичные для верbalных и невербальных последовательностей изменения величины позитивных компонентов Р200 и Р300 ССП при варьировании режима их предъявления и времени удержания в РП. Результаты настоящего исследования, так же как данные предыдущего исследования с участием взрослых испытуемых (Курганский и др., 2022), свидетельствуют в пользу преобразования нейрональной основы презентаций последовательно организованной информации в процессе ее хранения в РП в виде активации переднеассоциативных и заднеассоциативных корковых зон по мере увеличения времени задержки императивного сигнала. Возрастная специфика функциональной организации РП при удержании последовательностей у детей 10–12 лет состоит в преимущественном вовлечении корковых зон левого полушария при удержании как зрительно-пространственной, так и вербальной информации.

Ключевые слова: рабочая память, последовательности вербальных и зрительно-пространственных стимулов, связанные с событием потенциалы мозга (ССП), дети 10–12 лет

DOI: 10.31857/S0044467725010072

Рабочая память (РП) в различных психологических и нейрокогнитивных исследованиях, несмотря на их концептуальные различия (для обзора см. (Величковский Б.М., 2006; D'Esposito, 2015; Adams et al., 2018; Working memory: State of the science, 2021)), определяется сходным образом, как способность индивида кратковременно удерживать информацию, недоступную для непосредственного восприятия, преобразовывать эту информацию и использовать ее для осуществления целенаправленной (в том числе ментальной) активности. Большинство современных исследователей отказались от первоначальных представлений об РП как унитарном образовании

(Atkinson, Shiffrin, 1968), в котором временно хранится и извлекается по мере необходимости нужная информация, и рассматривают ее как систему взаимосвязанных компонентов. При этом как в психологических, так и в нейрокогнитивных моделях РП выделяются специфические, связанные с характеристиками удерживаемой информации (domain specific), и неспецифические (domain general), преимущественно регуляторные компоненты.

Термин *функциональная организация РП* используется в данном исследовании для характеристики топографии и реактивности корковых нейронных сетей, которые обеспечивают различные

функционально-специфичные компоненты РП, в контексте данной работы – при кратковременном удержании и извлечении последовательно-организованной (серийной) информации.

Основная дискуссия авторов различных моделей РП касается преимущественно проблемы существования ограниченного количества специфических кодов (вербальных, зрительно-пространственных, отдельно зрительных и пространственных, отдельно статических и динамических (временных последовательностей), моторных, тактильных, обонятельных и пр.), в которых преобразуется и в которых хранится информация (например, (Li et al., 2014; Logie et al., 2020; Purcell et al., 2021)), а также роли различных специфических и ассоциативных корковых зон в кодировании и хранении релевантной информации (например, (Haque et al., 2021; Fulvio et al., 2023)).

В работах последних лет наряду с анализом зависимости внутренних репрезентаций и их нейрональных механизмов от характеристик удерживающей информации интенсивно исследуется проблема преобразований домен-специфичных внутренних репрезентаций в соответствии с когнитивной задачей (Absatova et al., 2016; Rose, 2020; Samson, Van der Stigchel, 2021; Iamshchinina et al., 2021; Fulvio et al., 2023; Villacorta-Atienza, 2021; Logie et al., 2020). Изменчивость нейронных «кодов» релевантной информации в процессе ее удержания в РП показана в исследованиях электрической активности нейронов дорзолатеральной префронтальной коры макак (Spaak et al., 2017). В этом исследовании регистрировали нейронную активность при выполнении обезьянами отсроченных произвольных саккадических движений, которым предшествовал зрительный сигнал, указывающий направление саккады к цели, и императивный сигнал, разрешающий саккаду, который следовал с фиксированным или случайным интервалом после предупреждения. Были обнаружены изменения нейронной активности в период между предупреждающим и императивным сигналом в зависимости от способа предъявления последнего. В обзоре (Meyers, 2018) приводятся данные исследований активности отдельных нейронов у животных, которые говорят о том, что в период удержания информации внутренние репрезентации могут быть представлены не только длящейся (sustained) активностью определенной группы нейронов, но и последовательной активацией разных групп нейронов – *динамическими кодами*. Такие динамические коды были обнаружены в нейронах префронтальной (prefrontal cortex, PFC) и нижневисочной коры, а также гиппокампе. По мнению K.Adam и соавт. (Adam et al., 2022), динамические нейронные коды в популяции нейронов ассоциативных корковых зон и гиппокампа создают нейрофизиологическую основу гибкого оперирования

информацией, содержащейся в РП, при решении различных когнитивных задач.

Проблема преобразований внутренних репрезентаций является актуальной для исследований РП при удержании последовательностей информационных единиц, которые могут предъявляться как статически (единовременно), так и динамически (одна за другой). Отметим, что удержание последовательно организованной информации является функцией РП практически при всех видах деятельности человека и приобретает все большее значение в связи с распространением цифровых информационных технологий, увеличивающих долю динамического контекста. Вместе с тем данные о нейрональных механизмах удержания и трансформации внутренних репрезентаций последовательностей весьма ограничены. Открытыми остаются вопросы о наличии специальных механизмов сохранения порядка (Marshuetz, 2005; Dehaene et al., 2015; Majerus, 2019; Fulvio et al., 2023), их зависимости от входных характеристик информации, в том числе типа стимулов – вербальных или зрительно-пространственных (Logie et al., 2016; Guidali et al., 2019; Ginsburg et al., 2017; Hurlstone, Hitch, 2018; Majerus, 2019; Tian et al., 2022; Корнеев и др., 2022), и способа предъявления последовательностей – статического или динамического (Pickering et al., 2001; Корнеев, Курганский, 2013, 2014 и др.).

В ряде «поведенческих» работ приводятся аргументы в пользу существования отдельных механизмов кодирования зрительно-пространственных статических (spatial-simultaneous) и динамических (spatial-sequential) последовательностей в РП (Pickering et al., 2001; Mammarella et al., 2013; Roberts et al., 2018). R. Logie (1995, цит. по изданию 2014) связывал специфику репрезентаций статической (visual cash) и динамической (inner scribe) зрительно-пространственной информации с активацией вентрального и дорзального корковых путей соответственно. ФМРТ-исследование S. Robert и соавторов (2023) подтвердило существование функционально-специфичных нейрональных механизмов кодирования зрительной статической и динамической информации «на входе», однако картина оказалась гораздо более сложной. В этом исследовании использовались статические предметные изображения и их искусственные динамические копии – *объектные кинематограммы* (object kinematograms) в виде потоков движущихся по экрану точек. В предварительных экспериментах было показано, что взрослые здоровые испытуемые успешно классифицируют такие модифицированные изображения живых и неодушевленных объектов. Анализ гемодинамических процессов, с одной стороны, подтвердил более высокую активность вентрально расположенных областей затылочно-височной

зоны при классификации статических объектов и более высокую активность дорзально расположенных областей при классификации динамических объектов, с другой стороны, обнаружил, что все зоны, кроме первичной зрительной коры, «участвуют» в классификации объектов на основе как статической, так и динамической информации. При этом зона интрапариетальной борозды активируется при декодировании статических и динамических свойств объектов в равной степени. По мнению авторов работы, эти данные указывают на формирование абстрактных нейронных кодов зрительных объектов, которые позволяют идентифицировать изображение на основе интеграции различных зрительных признаков. На возможность хранения внутренних представлений зрительно-пространственной информации в виде абстрактных кодов, утерявших сенсорную специфичность, указывается и в работе (Villacorta-Atienza et al., 2020). Авторы работы полагают, что зрительная информация о событиях, возникающих последовательно в разных точках пространства, при удержании в РП преобразуется в статические образы (карты), которые содержат как координаты отдельных элементов и маршруты их передвижения (пространственную информацию), так и характеристики самих зрительных объектов, что сокращает время «считывания» такой информации во время деятельности.

Вместе с тем, по данным (Zimmer, Liesefeld; 2011; Bharti et al., 2020), особенности процессов удержания внутренних представлений последовательностей, предъявляемых в статическом либо динамическом режиме, определяются не столько способом предъявления, сколько требованиями когнитивной задачи. К такому же выводу приходят и R. Logie с соавторами в своем более позднем теоретическом исследовании (Logie et al., 2020): авторы отмечают, что процессы преобразования информации на разных этапах реализации РП (запечатлении, удержании, извлечении и воспроизведении релевантной информации) зависят от требований задачи и стратегии решения, которую использует индивид. Представление о трансформации внутренних представлений как статических, так и динамических зрительных последовательностей в зависимости от когнитивной задачи и фазы РП согласуется с результатами фМРТ-исследования (Fulvio et al., 2023). В этой работе в качестве эталонов для запоминания и последующего (после периода удержания в РП) сравнения с тестовым стимулом использовались три дискретно перемещающиеся по экрану окружности, заштрихованные линиями разной ориентации. Экспериментальная модель предусматривала три критерия сравнения окружностей: по ориентации линий, независимо от положения на экране (контекст-независимая проба), по сходству

с окружностью, которая находилась в том же месте экрана (контекст-зависимая пространственная проба), и по сходству с окружностью с определенным порядковым номером (контекст-зависимая порядковая проба). Было показано, что гемодинамический ответ как в затылочных, так и в задних теменных зонах в период удержания информации зависит от экспериментальной задачи, а при извлечении информации из РП такая зависимость отмечалась только в теменных зонах, которые, по мнению авторов статьи, выполняют контролирующую функцию.

Для исследования проблемы преобразований внутренних представлений последовательно организованной зрительной информации мы провели серию экспериментов с использованием модели отсроченного копирования ломаной линии. В этих экспериментах варьировался режим предъявления стимула (статическое изображение ломаной или динамическое последовательное предъявление отдельных отрезков, образующих ломаную) и время удержания информации в РП (задержка между эталоном и императивным звуковым сигналом). Анализ латентного времени двигательного ответа продемонстрировал исходно более короткое время начала копирования ломаной при статическом режиме, чем при динамическом, его общее сокращение и нивелирование разницы по мере увеличения времени удержания информации в РП (Курганский, Корнеев, 2013, 2014). Эти данные свидетельствуют в пользу трансформации внутренних представлений зрительно-пространственных последовательностей из перцептивной в более абстрактную форму. Анализ вызванных потенциалов коры на императивный сигнал, запускающий процесс активации следов релевантной информации (Корнеев и др., 2016), позволил получить дополнительные аргументы в пользу динамических преобразований внутренних представлений зрительной серийной информации. Было обнаружено, что увеличение задержки копирования приводит к росту активности корковых источников в билатеральных зонах верхней теменной дольки (около поля BA5L), а также в правой орбитофронтальной коре (верхняя орбитальная извилина). Верхняя теменная долька – часть задней теменной коры, активность которой ассоциируется с преобразованиями внутренних представлений в зависимости от когнитивной задачи (Fulvio, 2023), а правая орбитофронтальная кора, согласно сравнительным исследованиям РП у пациентов с разной локализацией поражений любой коры (Johnson et al., 2022), играет ключевую роль в процессах формирования, удержания и извлечения информации о порядке следования запоминаемых объектов.

Дополнительные сведения о характере изменений нейрональной активности в период

удержания релевантной информации в РП получены при анализе связанных с событием потенциалов (ССП) на императивный сигнал в пространстве сенсоров (Курганский и др., 2022): увеличение времени задержки императивного сигнала от 500 до 3000 мс сопровождалось ростом амплитуды длиннолатентных позитивных компонентов (P200, P250 и P300), которые отражают семантические аспекты обработки и хранения информации. Значимый рост позитивных компонентов отмечался в симметрично расположенных заднеассоциативных (теменных и височно-теменно-затылочных) и переднеассоциативных (лобных, включая зоны лобного полюса, нижнелобных и передневисочных) зонах. Причем эти изменения оказались независимыми от способа предъявления ломаной линии (статического или поэлементного динамического), что еще раз указывает на трансформацию внутренних представлений в сторону их большей удаленности от «входных» характеристик информации.

Учитывая актуальность вопроса о домен-специфичности механизмов сохранения и извлечения порядка элементов, а также тот факт, что в реальной жизни человек постоянно сталкивается с необходимостью удержания в РП последовательно организованной вербальной информации, мы провели сравнительный анализ выполнения отсроченного двигательного воспроизведения ломаной линии и последовательности букв (Корнеев и др., 2022). Исследование поведенческих показателей выявило различия в характере зависимости латентного времени воспроизведения двух типов последовательностей от длительности удержания информации в РП: обнаруженный ранее при копировании ломаной линии эффект сокращения времени реакции по мере увеличения длины задержки (Корнеев, Курганский, 2013) не проявился при воспроизведении последовательности букв, что может указывать на особенности сохранения порядка следования элементов вербальной последовательности. На модальную специфичность сохранения и преобразования серийной информации указывали также данные ССП, возникающих в ответ на императивный сигнал (Мачинская и др., 2023): увеличение времени удержания ломаной линии сопровождалось ростом амплитуды длиннолатентных позитивных компонентов ССП (P200, P250, P300) в лобных, височных, теменных и височно-теменно-затылочных зонах обоих полушарий с преобладанием изменений в правом полушарии, а увеличение времени удержания последовательности букв – сходными изменениями ССП преимущественно в лобно-височных зонах левого полушария, центральных билатеральных и сагittalном теменном отведении.

Таким образом, наши предыдущие исследования свидетельствуют в пользу «активного»

характера процессов удержания последовательно-организованной информации, вовлечения в этот процесс механизмов интеграции различных сенсорных признаков и формирования менее зависимых от сенсорных характеристик внутренних представлений последовательностей. Вместе с тем вопросы о нейрональных механизмах преобразований домен-специфичных кодов в абстрактные в процессе кратковременного сохранения следов требуют проведения дополнительных исследований.

Один из путей получения дополнительной информации о механизмах преобразований внутренних представлений – изучение функциональной организации РП у детей. Разная скорость созревания корковых и корково-подкорковых нейронных сетей и их «подключения» к нейрональным механизмам РП в онтогенезе (Фарбер, Бетелева, 2011; Бетелева и др., 2014) позволяет оценить их специфическую роль в общей функциональной организации РП.

Задача настоящего исследования, носящего поисковый характер, состояла в анализе возрастной специфики функциональной организации РП при отсроченном воспроизведении зрительно-пространственных и буквенных последовательностей у детей 10–12 лет. Мы использовали ту же экспериментальную модель, что ранее применялась в исследовании взрослых испытуемых, и те же параметры вызванной электрической активности коры на императивный сигнал. В этом исследовании мы пытались ответить на три основных вопроса: наблюдаются ли у детей изменения активности мозга в зависимости от режима предъявления последовательностей и времени удержания релевантной информации в РП; если наблюдаются, то зависят ли они от типа стимулов (вербальных или зрительно-пространственных); и, наконец, чем эти изменения, если они происходят, отличаются от выявленных ранее у взрослых.

МЕТОДИКА

Выборка. В эксперименте приняли добровольное участие 32 ребенка (17 девочек и 15 мальчиков) в возрасте 10–12 лет (11.09 ± 1.5 лет). После предварительного анализа качества записей ЭЭГ в итоговую выборку вошли 28 детей (из них 14 девочек).

Стимулы. В качестве эталонных стимулов использовали два типа последовательностей: вербальные – наборы согласных букв длиной от 3 до 5 символов без повторов – и зрительно-пространственные – незамкнутые ломаные линии, составленные из отрезков, число которых менялось от 4 до 6. Примеры последовательностей показаны на рис. 1. Оба вида последовательностей предъявляли в двух режимах:

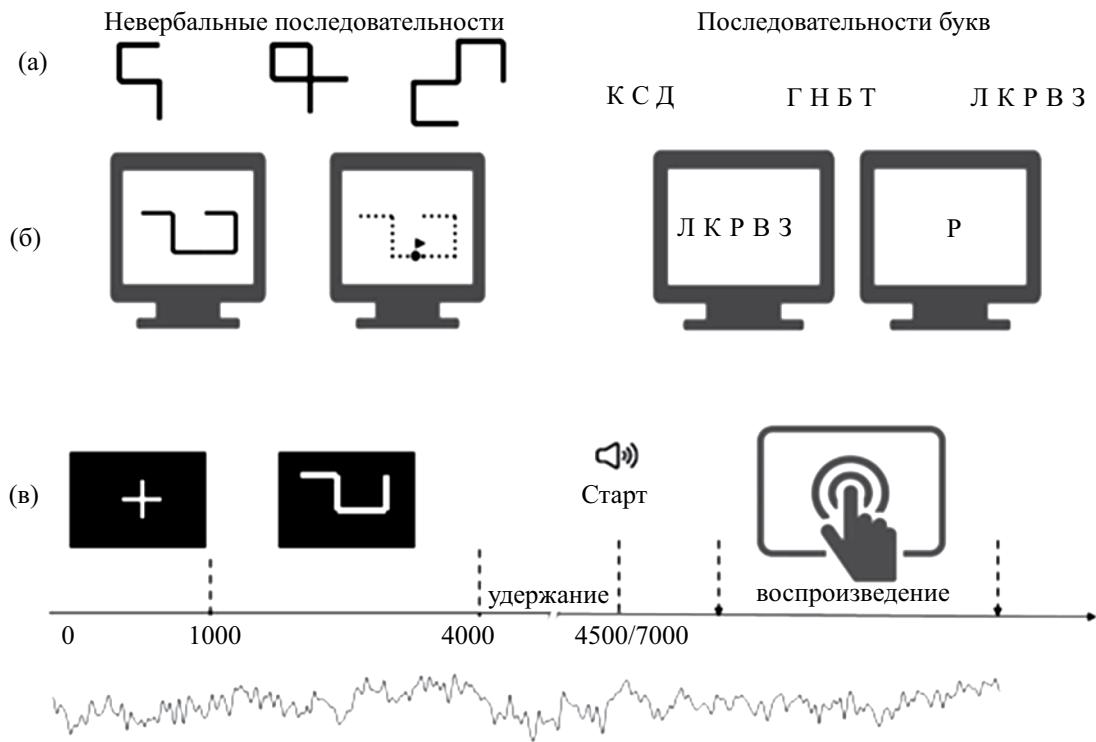


Рис. 1. Примеры вербальных и невербальных стимулов (а), режимы их предъявления (б) и последовательность событий в одной экспериментальной пробе (в).

Fig. 1. Examples of verbal and non-verbal stimuli (a), modes of their presentation (b) and the sequence of events in one experimental probe (b).

статическом и динамическом. В статическом режиме вся последовательность предъявлялась целиком на фиксированное время 2000 мс. В случае вербальной последовательности это были строки букв, а в случае зрительно-пространственной – изображение целой ломаной линии. В динамическом режиме буквы предъявлялись одна за другой, слева направо, с временем экспозиции каждого элемента 500 мс, а ломаные линии – в виде движущейся по ломаной траектории точки, имитирующей графические движения человека, рисующего такую линию, с временем движения по каждому отрезку ломаной 500 мс. В качестве императивного сигнала к воспроизведению последовательности использовался короткий тональный звуковой сигнал.

Экспериментальная проба

Ребенок должен был запомнить и воспроизвести тестовую последовательность после отсроченного императивного сигнала. Сначала на экране появлялся фиксационный крест, после чего предъявлялась последовательность стимулов для запоминания. Затем с псевдослучайной задержкой в 500 или 3000 мс после окончания предъявления последовательности стимулов раздавался

звуковой императивный сигнал. В случае невербальных последовательностей нужно было нарисовать запомненную траекторию пальцем на сенсорном экране. В случае вербальных – одновременно с императивным сигналом появлялась строка ранее показанных символов, перемешанных в случайном порядке, и ребенок должен был коснуться пальцем изображений букв на сенсорном экране в том порядке, в котором они были предъявлены в первый раз для запоминания.

Дизайн и процедура эксперимента

Эксперимент состоял из четырех блоков, соответствующих каждому из четырех сочетаний типов последовательностей (буквы или траектории) и режима предъявления (статического или динамического). Каждый блок включал в себя 48 проб. Пробы внутри каждого блока содержали последовательности разной длины (по 16 проб для каждой длины): для букв – из трех, четырех и пяти элементов, для траекторий – из четырех, пяти или шести элементов. Императивный сигнал представлял собой короткую тональную посылку частотой 440 Гц и длительностью 100 мс. В половине проб задержка императивного сигнала составляла 500 мс,

в половине – 3000 мс, что соблюдалось для последовательностей каждой длины. Порядок проб с разной задержкой императивного сигнала внутри каждого блока был псевдослучайным, индивидуальным для каждого испытуемого. Порядок выполнения вербальных и невербальных блоков менялся от испытуемого к испытуемому в псевдослучайной последовательности. Каждый из четырех блоков предварялся короткой тренировочной сессией (четыре пробы), содержащей последовательности, не используемые в эксперименте. Во время проведения эксперимента ребенок сидел в кресле в затемненной камере. Сенсорный экран был расположен на таком расстоянии от него, чтобы было удобно рисовать пальцем (50–60 см). При этом до начала двигательного ответа нужно было удерживать указательный палец в определенной позиции (*home position*) – касаться небольшого прямоугольника на сенсорном экране.

Программное и техническое обеспечение эксперимента

Экспериментальная процедура была реализована с использованием пакета Psychtoolbox 3.0 в виде скрипта в вычислительной среде Octave 5.2.0 под управлением операционной системы Linux (дистрибутив Kubuntu). Управляющий скрипт выполнялся на компьютере Lenovo Yoga с сенсорным экраном (диагональ 14 дюймов, разрешение 1920 x 1080). Он использовался для предъявления стимулов, регистрации прикосновения и перемещения пальца испытуемого по экрану, а также управлял включением и выключением записи ЭЭГ и маркировкой экспериментальных событий на этих записях.

ЭЭГ высокой плотности записывалась при помощи компьютерного электроэнцефалографа (Electrical Geodesics, Inc.) в полосе частот 0.1–70 Гц (частота оцифровки – 250 Гц) от 129 электродов, расположенных в узлах сетчатого шлема HydroCel GSN (HCGSN), один из которых (вертексный электрод) использовался в качестве референтного во время записи. Созданные программой NetStation файлы данных содержали отдельные записи ЭЭГ для каждой пробы. В качестве референтного ЭЭГ-сигнала при анализе вызванной электрической активности использовалась полусумма сигналов от сенсоров, расположенных над левым и правым mastoidами.

Обработка ЭЭГ

В данном исследовании, так же как в аналогичном исследовании с участием взрослых испытуемых, мы использовали покомпонентный анализ ССП – метод, который широко распространен в электроэнцефалографических исследованиях нейрональных механизмов когнитивных процессов

у человека (Luck, 2012). Анализировались амплитуды последовательных компонентов ССП (в мкВ), регистрируемых в ответ на звуковой императивный сигнал. Императивный сигнал рассматривался в качестве «зонда» для оценки активности нейронных сетей коры, связанной с удержанием и подготовкой к воспроизведению внутренних презентаций эталонных последовательностей. Для выделения ССП с помощью вычислительной среды Octave из отдельных записей ЭЭГ, преобразованных к формату (*.mat), извлекались отрезки, привязанные по времени к началу императивного сигнала. Длительность отрезков составляла 660 мс, из них 160 мс составлял предстимульный период. Отрезки, содержащие артефакты, удалялись целиком в автоматическом режиме. Отрезок считался артефактным, если после удаления постоянной составляющей и последующей фильтрации в полосе частот 0.5–50 Гц амплитуда сигнала превышала 50 мкВ.

Индивидуальные ССП вычислялись для 20 псевдоотведений, соответствующих 8 парам латерально-симметричных отведений (Fp1/2, F3/4, F7/8, C3/4, P3/4, T3/4, P5/6, O1/O2) и четырем сагittalным отведениям (Fz, Cz, Pz, Oz) стандартной схемы 10–20%. Для этого на шлеме HCGSN были выбраны 20 электродов, соответствующих указанным 20 отведениям схемы 10–20%, и для каждого такого электрода выбирались 4 или 5 ближайших датчиков, расположенных от основного на равном расстоянии. К безартефактным отрезкам ЭЭГ, принадлежащим каждой такой группе каналов (центральному каналу и его 4 или 5 соседям), применялся метод главных компонент, и первая главная компонента (компоненты с наибольшей дисперсией) рассматривалась в качестве сигнала, характеризующего скоррелированную активность всей группы каналов. Полученный сигнал масштабировался таким образом, чтобы его средняя квадратичная амплитуда совпадала с таковой для всей группы исходных каналов. Таким образом, в результате описанной процедуры исходная 128-канальная ЭЭГ была заменена на сигналы от 20 подмножеств отведений, которые далее обозначены как псевдоотведения. Для каждого типа последовательностей для каждого испытуемого и каждого из 20 псевдоотведений на основе суммации безартефактных отрезков ЭЭГ вычислялись индивидуальные ССП, соответствующие четырем кросс-условиям – статическому и динамическому режиму при двух уровнях задержки (500 и 3000 мс). Если в каких-то из этих четырех кросс-условий не набиралось 16 безартефактных отрезков ЭЭГ в индивидуальной записи, то ССП для данного испытуемого в этом кросс-условии не вычислялся. В связи с этим количество случаев, которые учитывались при статистическом групповом анализе для разных кросс-условий, различалось.

Для определения положения компонентов ССП на временной оси использовался метод суперпозиции кривых: в одних осях строились усредненные по всем испытуемым графики ССП для всех анализируемых каналов отдельно для вербальной и зрительно-пространственной сессий эксперимента. Далее интерактивно, с помощью графического курсора, который вручную совмещали с графиком, определялись положения выраженных максимумов (для позитивных компонентов) или минимумов (для негативного компонента) на временной оси графика. Значения пиковых латентностей анализируемых компонентов ССП указаны в разделе «Результаты».

В данной работе представлены результаты анализа амплитудных характеристик 3 компонентов ССП, которые в соответствии с их порядком следования и средними пиковыми латентностями, согласно одной из принятых в электрофизиологической литературе классификаций (Luck, 2012; Ghani et al., 2020), условно обозначены N100, P200 и P300. Эти компоненты присутствовали на кривых ССП в большинстве экспериментальных условий у детей (см. рис. 2), а также присутствовали в аналогичных экспериментальных условиях в нашем предыдущем исследовании взрослых испытуемых (Курганский и др., 2022; Мачинская и др., 2023).

Статистический анализ проводился отдельно для сессий со зрительно-пространственными и вербальными заданиями. Влияние экспериментальных факторов оценивалось с помощью дисперсионного анализа по схеме повторных измерений (см. РЕЗУЛЬТАТЫ). Влияние количества элементов последовательностей в данной работе

не анализировалось. При статистическом анализе параметров ССП в отдельных отведении применялись поправки Бонферрони, учитывающие множественность сравнений. Исходя из количества латеральных отведений (16), в качестве статистически значимых рассматривались значения $p < 0.05/16 = 0.003$. Учитывая эксплораторный характер исследования, в анализ данных также включены статистические показатели с уровнем значимости $0.05 < p < 0.003$ без поправок на множественные сравнения, что отдельно отмечено в описании результатов. В целом необходимо отметить существенный индивидуальный разброс отклонений амплитудных характеристик ССП на императивный сигнал у детей, что сказалось на результатах статистического анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Методом суперпозиции усредненных по группе потенциалов в 20 псевдоотведениях были выделены основные компоненты ССП в ответ на императивный сигнал при отсроченном воспроизведении ломаной линии и последовательности букв у детей (рис. 2).

Для сопоставимости данных, полученных у взрослых (Курганский и др., 2022) и детей, статистический анализ в данном исследовании был ограничен тремя компонентами: N100, P200 и P300. У детей амплитуды компонентов индивидуальных ССП вычислялись как среднее арифметическое ССП во временном коридоре ± 4 мс вокруг положения пика для следующих латентностей:

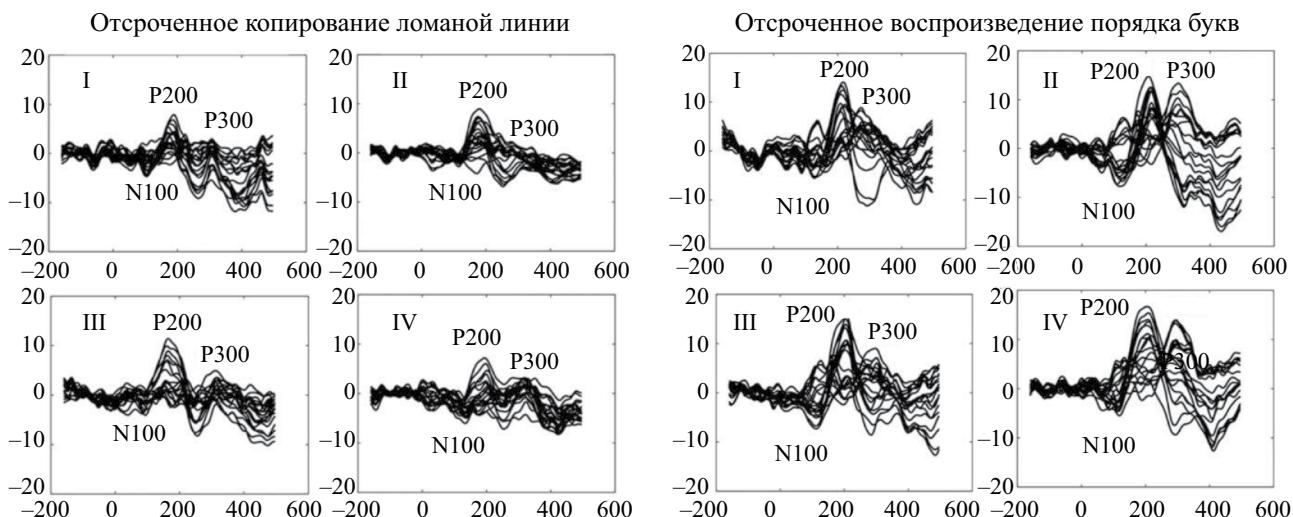


Рис. 2. Суперпозиция ССП в 20 псевдоотведениях в ответ на императивный сигнал при отсроченном копировании ломаной линии и воспроизведении порядка букв в последовательности: I, III – задержка 500 мс; II, IV – задержка 3000 мс; I, II – статический режим; III, IV – динамический режим

Fig. 2. Superposition of ERP to an imperative signal in 20 pseudo-leads during delayed copying of a broken line and reproducing of the order of letters: I, III – 500 ms delay; II, IV – 3000 ms delay; I, II – static mode; III, IV – dynamic mode

при копировании ломаной линии – 116 мс (N100), 180 мс (P200), 320 мс (P300); при воспроизведении последовательности букв – 104 мс (N100), 184 мс (P200), 300 мс (P300).

Отсроченное копирование ломаной линии

Дисперсионный анализ компонентов ССП проводился по той же схеме, которая использовалась при анализе данных взрослых испытуемых (Курганский и др., 2022). Независимыми переменными дисперсионного анализа служили РЕЖИМ предъявления (статический, динамический), ДЛИТЕЛЬНОСТЬ удержания информации в РП (500 и 3000 мс), КОМПОНЕНТ ССП (N100, P200 и P300), ОТВЕДЕНИЕ ЭЭГ (8 отведений для анализа латеральных ССП или 4 отведения для анализа сагиттальных ССП), ПОЛУШАРИЕ (для латеральных ССП).

На первом этапе дисперсионного анализа для латеральных отведений были обнаружены значимые взаимодействия РЕЖИМ*КОМПОНЕНТ ($F(1, 24) = 4.484, p = 0.05, \eta_p^2 = 0.378$) и РЕЖИМ * КОМПОНЕНТ * ОТВЕДЕНИЕ * ПОЛУШАРИЕ ($F(14, 11) = 5.806, p = 0.03, \eta_p^2 = 0.697$). При анализе ССП сагиттальных отведений значимым оказалось взаимодействие ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ ($F(3, 22) = 3.138, p = 0.046, \eta_p^2 = 0.300$).

Наличие значимых взаимодействий с фактором КОМПОНЕНТ при анализе вызванной активности в симметричных латеральных отведениях позволило перейти к дисперсионному анализу влияния экспериментальных факторов на амплитуды отдельных компонентов ССП. Усредненные по испытуемым значения амплитуд 3 анализируемых компонентов в симметричных отведениях левого и правого полушарий и их амплитудные карты представлены на рис. 3. Отрицательные значения P200 и P300 связаны со смещением пиков этих компонентов в части отведений ниже нулевой линии (см. рис. 2).

Компонент N100

Дисперсионный анализ по схеме РЕЖИМ * ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ПОЛУШАРИЕ * ОТВЕДЕНИЕ в симметричных латеральных отведениях выявил значимое взаимодействие ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ПОЛУШАРИЕ ($F(1, 24) = 5.599, p = 0.026, \eta_p^2 = 0.189$). Данные амплитудных карт и графики средних значений этого компонента в одноименных латеральных отведениях обоих полушарий свидетельствуют об относительно большей амплитуде этого компонента в отведениях левого полушария по сравнению с правым при небольшой задержке императивного сигнала и вовлечении коры правого полушария при увеличении времени задержки.

Согласно средним значениям компонента N100, представленным на рис. 3, левополушарная асимметрия наблюдалась в случае статического режима во всех одноименных отведениях при короткой задержке, что подтверждается статистически для усредненных по полушариям значений ($F(1,27) = 3.378, p = 0.035, \eta_p^2 = 0.181$). При увеличении задержки эта асимметрия нивелировалась за счет роста амплитуды N100 в отведениях правого полушария, однако он оказался статистически незначимым. При этом амплитуда компонента N100 в отдельных отведениях не демонстрировала значимой зависимости ни от режима предъявления эталона, ни от длительности удержания информации в РП. Дисперсионный анализ влияния экспериментальных условий на амплитуду N100 в сагиттальных отведениях также не выявил статистически значимых зависимостей.

Компонент P200

Дисперсионный анализ по схеме РЕЖИМ * ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ПОЛУШАРИЕ * ОТВЕДЕНИЕ выявил тенденцию к взаимодействию РЕЖИМ * ОТВЕДЕНИЕ * ПОЛУШАРИЕ ($F(7, 18) = 2.465, p = 0.068, \eta_p^2 = 0.611$) и значимое взаимодействие ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ ($F(7, 18) = 3.047, p = 0.039, \eta_p^2 = 0.566$). Наличие значимых взаимодействий фактора ОТВЕДЕНИЕ с основными экспериментальными условиями позволило провести анализ влияния режима предъявления эталона и длительности удержания информации в РП на амплитуду компонента P200 в различных отведениях. При анализе влияния фактора РЕЖИМ были обнаружены значимые различия в виде более высокой амплитуды компонента P200 в случае использования статического режима в лобном полюсном ($F_{p1}, F(1, 24) = 10.820, p = 0.001, \eta_p^2 = 0.246$) и нижнелобном ($F_7, F(1, 24) = 10.121, p = 0.001, \eta_p^2 = 0.229$) отведениях левого полушария.

При анализе влияния фактора ДЛИТЕЛЬНОСТЬ значимые различия в виде более высокой амплитуды P200 при короткой задержке обнаружены в затылочных отведениях обоих полушарий (O1, ($F(1,24) = 9.940, p = 0.005, \eta_p^2 = 0.492$; O2, $F(1,24) = 10.940, p = 0.003, \eta_p^2 = 0.381$), при этом значимое влияние режима предъявления эталона на амплитуду P200 в затылочных отведениях не обнаружено. На рис. 3 видно, что в передненецентральных отведениях левого полушария при статическом предъявлении эталона амплитуда P200, напротив, растет с увеличением задержки, однако эти изменения статистически незначимы.

Дисперсионный анализ влияния экспериментальных условий на амплитуду P200 в сагиттальных отведениях не выявил статистически значимых зависимостей.

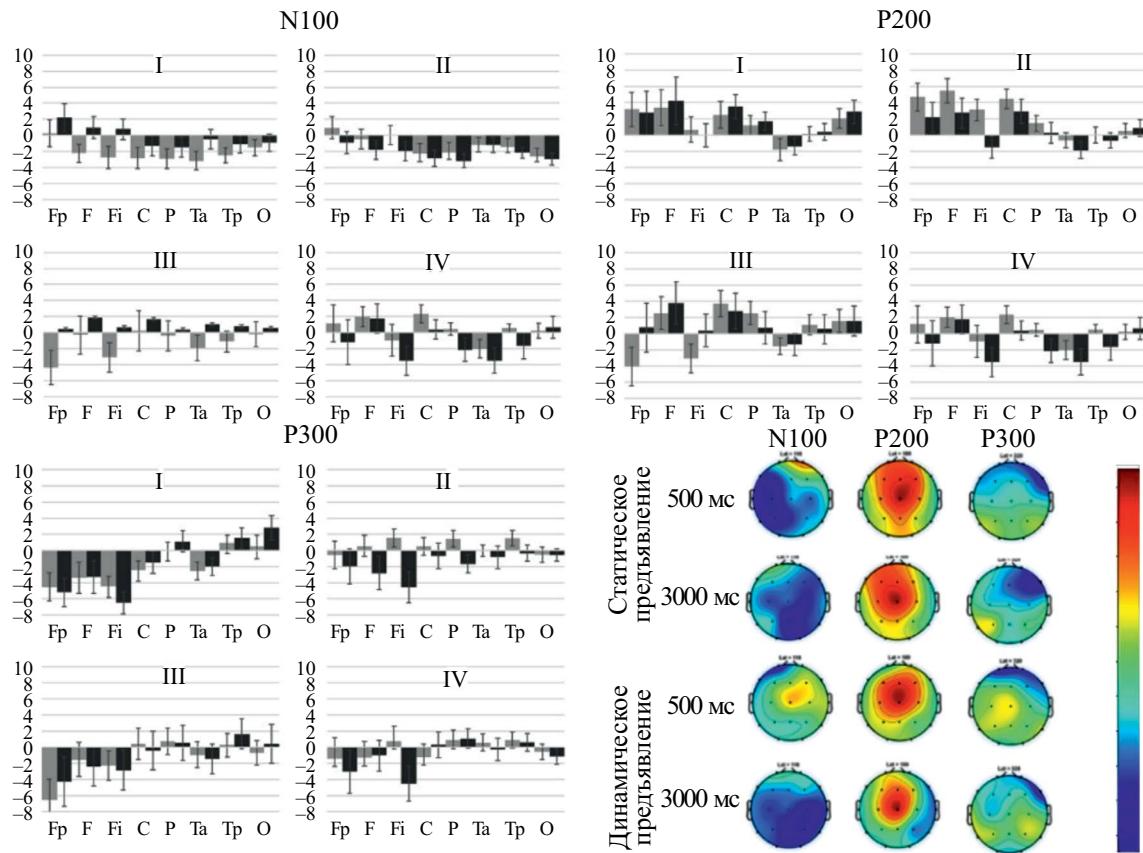


Рис. 3. Задача удержания и последующего воспроизведения ломаных линий. Усредненные значения 3 компонентов ССП на императивный сигнал (в мкВ) и их амплитудные карты. Бары погрешностей отражают двусторонние значения SEM. Для каждого компонента I, III – задержка 500 мс; II, IV – задержка 3000 мс; I, II – статический режим; III, IV – динамический режим. Серые столбки – левое полушарие, черные столбки – правое полушарие. Обозначения псевдоотведений: Fp – Fp1/2; F – F3/4; Fi – F7/8; C – C3/4; P – P3/4; Ta – T3/4; Tp – T5/6, O – O1/O2. Цветовая шкала характеризует амплитуду соответствующего компонента, нормированную на абсолютную величину максимального отклонения этого компонента от 0, синий цвет – отклонение в сторону отрицательных значений, красный – в сторону положительных значений.

Fig. 3. The task of maintaining and reproducing broken lines. Averaged values of three ERP components of the ERP to an imperative signal (in μV) and their amplitude maps. Error bars reflect two-sided SEM values. For each component I, III – 500 ms delay; II, IV – 3000 ms delay; I, II – static mode; III, IV – dynamic mode. Gray columns – left hemisphere, black columns – right hemisphere. Designations of the pseudoleads: Fp – Fp1/2; F – F3/4; Fi – F7/8; C – C3/4; P – P3/4; Ta – T3/4; Tp – T5/6, O – O1/O2. The color scale characterizes the amplitude of the corresponding component, normalized to the absolute value of the maximum deviation of this component from zero, blue – deviation towards negative values, red – towards positive values.

Таким образом, у детей позитивность с латентностью 200 мс, возникающая в ответ на императивный сигнал, больше выражена в условиях статического предъявления эталонной ломаной линии. Эти различия преобладают в лобных полюсных и нижнелобных отведениях левого полушария. Увеличение времени задержки императивного сигнала приводит к разнонаправленным изменениям амплитуды этого компонента ССП в передних ассоциативных и каудальных зрительных отделах, но значимые изменения в виде снижения амплитуды наблюдаются только

в проекциях сенсорно-специфических зрительных зон.

Компонент P300

Дисперсионный анализ амплитуды P300 для симметричных латеральных отведений по схеме РЕЖИМ * ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ПОЛУШАРИЕ * ОТВЕДЕНИЕ выявил тенденцию к двойному взаимодействию ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ ($F(7, 8) = 2.343, p = 0.069, \eta_p^2 = 0.477$) и тройному взаимодействию ДЛИТЕЛЬНОСТЬ *

ОТВЕДЕНИЕ * ПОЛУШАРИЕ ($F(7, 18) = 3.144$, $p = 0.061$, $\eta_p^2 = 0.455$). Режим предъявления не оказывал влияния на амплитуду P300 ни в качестве основного эффекта, ни во взаимодействии с другими экспериментальными условиями. Для сагиттальных отведений значимых влияний экспериментальных факторов или их взаимодействий обнаружено не было.

Учитывая эксплораторный характер исследования и наличие взаимодействий факторов **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ** и **ОТВЕДЕНИЕ** на уровне тенденции, мы провели анализ влияния времени задержки на амплитуду P300 в отдельных латеральных отведениях. Этот анализ выявил значимые различия (без учета поправки на множественные сравнения) между пробами с длительностью 500 и 3000 мс для левого лобного полюсного отведения ($F_{p1}, (1,24) = 6.134$, $p = 0.021$, $\eta_p^2 = 0.204$) и левого нижнелобного отведения ($F_7, F(1,24) = 5.662$, $p = 0.026$, $\eta_p^2 = 0.191$). В обоих случаях позитивность P300 возрастала при удлинении времени задержки. При этом значимого влияния режима предъявления ломаной ни в одном из отведений обнаружено не было.

Отсроченное воспроизведение последовательности букв

Дисперсионный анализ амплитудных параметров ССП для латеральных отведений по схеме **РЕЖИМ** (статический, динамический), **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ** (500 и 3000 мс), **КОМПОНЕНТ ССП** (N100, P200 и P300), **ОТВЕДЕНИЕ ЭЭГ** (8 отведений), **ПОЛУШАРИЕ** выявил значимое взаимодействие факторов **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ** ($F(7,15) = 10.268$, $p < 0.0001$, $\eta_p^2 = 0.827$), **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ПОЛУШАРИЕ** ($F(1,21) = 10.187$, $p = 0.004$, $\eta_p^2 = 0.327$), **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ * ПОЛУШАРИЕ** ($F(7,15) = 2.992$, $p = 0.048$, $\eta_p^2 = 0.547$), **РЕЖИМ * КОМПОНЕНТ * ОТВЕДЕНИЕ** ($F(14,8) = 2.904$, $p = 0.048$, $\eta_p^2 = 0.809$) и **РЕЖИМ * ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * КОМПОНЕНТ * ОТВЕДЕНИЕ** ($F(14,8) = 3.660$, $p = 0.023$, $\eta_p^2 = 0.837$). Наличие значимых взаимодействий фактора **КОМПОНЕНТ** с основными экспериментальными условиями позволило провести отдельные дисперсионные анализы для трех компонентов ССП. Дисперсионный анализ ССП для сагиттальных отведений значимых влияний экспериментальных факторов или их взаимодействий не выявил. Абсолютные значения 3 анализируемых компонентов в симметричных отведениях левого и правого полушарий и их амплитудные карты представлены на рис. 4. Отрицательные значения P200 и P300 связаны со смещением пиков этих компонентов в части отведений ниже нулевой линии (см. рис. 2).

Компонент N100

Для этого компонента обнаружено значимое взаимодействие **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ПОЛУШАРИЕ** ($F(1,21) = 18.166$, $p < 0.0001$, $\eta_p^2 = 0.464$) и **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ * ПОЛУШАРИЕ** ($F(7,15) = 5.556$, $p = 0.003$, $\eta_p^2 = 0.722$). На рис. 4 видно, что амплитуда компонента растет при увеличении времени задержки преимущественно в правом полушарии в переднечентральных отведениях. Однако анализ изменений N100 в зависимости от длительности удержания верbalной информации в отдельных отведениях значимых различий не выявил.

Компонент P200

Время удержания верbalной информации в РП оказывало значимое влияние на величину этого позитивного компонента в зависимости от локализации ССП. Значимыми оказались следующие взаимодействия: **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ** ($F(7,15) = 7.889$, $p < 0.0001$, $\eta_p^2 = 0.789$), **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ПОЛУШАРИЕ** ($F(1,21) = 9.848$, $p = 0.005$, $\eta_p^2 = 0.319$) и **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ * ПОЛУШАРИЕ** ($F(7,15) = 7.794$, $p = 0.002$, $\eta_p^2 = 0.730$).

Анализ влияния экспериментальных факторов на позитивность P200 в отдельных отведениях выявил ее значимый (с поправкой на множественные сравнения) рост при удлинении периода удержания информации в РП в нижнелобном ($F_7, F(1,21) = 11.098$, $p = 0.003$, $\eta_p^2 = 0.346$) и передневисочном ($T_3, F(1,21) = 11.776$, $p = 0.003$, $\eta_p^2 = 0.359$) отведениях левого полушария, а также значимый (но без поправки на множественные сравнения) рост в теменном (P3, ($F(1,21) = 4.967$, $p = 0.024$, $\eta_p^2 = 0.251$)) и центральном (C3, ($F(1,21) = 6.124$, $p = 0.022$, $\eta_p^2 = 0.226$)) отведениях того же полушария. Значимого влияния фактора **РЕЖИМ** для этого компонента не обнаружено.

Компонент P300

Дисперсионный анализ величины этого компонента выявил значимые взаимодействия **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ** ($F(7,15) = 4.986$, $p = 0.004$, $\eta_p^2 = 0.699$) и **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ПОЛУШАРИЕ** ($F(7,15) = 4.411$, $p = 0.006$, $\eta_p^2 = 0.528$).

Анализ влияния экспериментальных условий на ССП в отдельных отведениях левого и правого полушарий показал, что как в качестве основного эффекта, так и во взаимодействии с другими факторами значимое влияние оказывает только **ДЛИТЕЛЬНОСТЬ** удержания буквенных последовательностей. Значимый эффект длительности задержки с учетом поправки на множественные сравнения выявлен в передневисочном ($T_3, (F(1,21) = 10.824$,

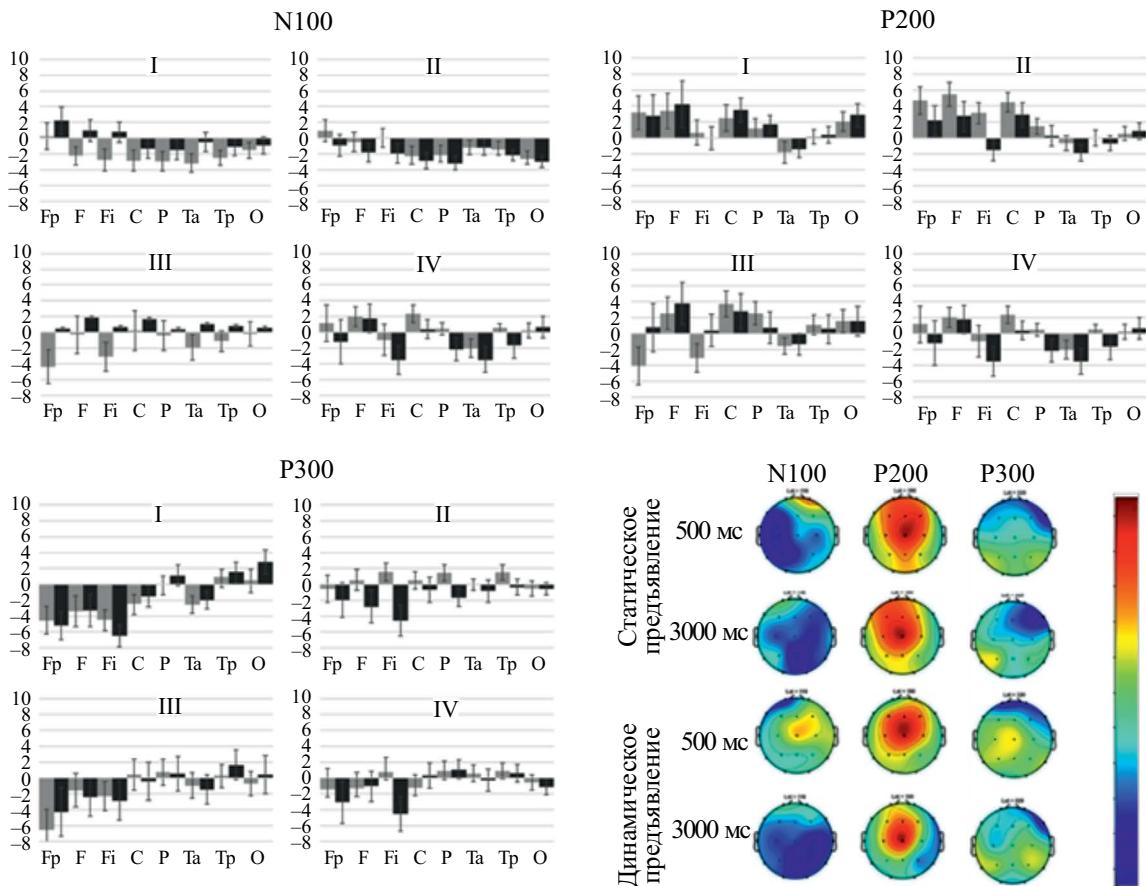


Рис. 4. Задача удержания и последующего воспроизведения последовательностей букв. Усредненные по группе значения 3 компонентов ССП на императивный сигнал (в мкв) и их амплитудные карты. Бары погрешностей отражают двусторонние значения SEM. Для каждого компонента I, III – задержка 500 мс; II, IV – задержка 3000 мс; I, II – статический режим; III, IV – динамический режим. Серые столбики – левое полушарие, черные столбики – правое полушарие. Обозначения псевдоотведений и цветовая шкала амплитудных карт те же, что на рис. 3.

Fig. 4. The task of retaining and subsequent reproduction of letter sequences. Averaged values of three components of the ERP to an imperative signal (in μ V) and their amplitude maps. Error bars reflect two-sided SEM values. For each component I, III – delay 500 ms; II, IV – delay 3000 ms; I, II – static mode; III, IV – dynamic mode. Gray columns – left hemisphere, black columns – right hemisphere. Designations of the pseudoleads and color scale of amplitude maps are the same as in Fig. 3.

$p = 0.001$, $\eta_p^2 = 0.271$), задневисочном (T5, $(F(1,21) = 9.673, p = 0.003, \eta_p^2 = 0.215)$ и теменном (P3, $(F(1,21) = 10.073, p = 0.002, \eta_p^2 = 0.284)$) отведениях левого полушария. Кроме этого, значимым без учета поправки на множественное сравнение оказался рост амплитуды P300 в левом центральном отведении (C3, $(F(1,21) = 4.941, p = 0.037, \eta_p^2 = 0.190)$). Во всех случаях значение позитивности P300 было выше при задержке 3000 мс, чем при задержке 500 мс.

Дисперсионный анализ величины P300 в сагittalных отведениях выявил значимое взаимодействие ДЛИТЕЛЬНОСТЬ * ОТВЕДЕНИЕ ($F(3,19) = 3.862, p = 0.024, \eta_p^2 = 0.356$). Наиболее выраженные и значимые (но без поправки

на множественные сравнения) различия при этом были обнаружены в теменном сагиттальном отведении (Pz) в виде более высоких значений позитивности P300 при длительной задержке ($F(1,21) = 6.135, p = 0.022, \eta_p^2 = 0.226$).

Таким образом, при удержании и отсроченном воспроизведении буквенных последовательностей, так же как при удержании и копировании ломаной линии, активация корковых зон при извлечении релевантной информации в ответ на императивный сигнал зависела от времени удержания представлений эталона. В отличие от воспроизведения траекторий, режим предъявления буквенных последовательностей не оказывал значимого влияния на анализируемые параметры ССП.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящем исследовании основные статистически значимые изменения ССП, которые мы наблюдали у детей 10–12 лет при варьировании экспериментальных условий удержания вербальных и невербальных последовательностей в РП, касались позитивных составляющих во временных интервалах 150–250 мс (P200, или P2) и 280–400 мс (P300, или P3). Для интерпретации полученных результатов с точки зрения отражения в них функциональной организации РП обращимся к данным о связи этих компонентов с когнитивными процессами.

Оба этих позитивных компонента выделяются в поверхностной ЭЭГ как во фронтальных, так и в каудальных отведениях и демонстрируют функциональную и нейрональную гетерогенность. Так, в интервале 150–250 мс (P200) в литературе описаны как минимум 2 позитивных компонента – фронтальный и каудальный. Каудальный P2 ассоциируется с обработкой категориальных признаков значимой информации при ее восприятии (Schendan, Kutas, 2007; Finnigan et al., 2011) и удержании в РП (Lefebvre et al., 2005), тогда как фронтальный – с влияниями со стороны мотивационных модулирующих систем, которые сигнализируют о соответствии анализируемого объекта параметрам целевого стимула (Potts et al., 2005), в том числе при подготовке к двигательному ответу (Borghici et al., 2016). В работе (Клеева и др., 2020) высказывается предположение, что P2, регистрируемый в сенсорно-специфических зонах при восприятии релевантной информации, отражает процессы информационного синтеза между входящими стимулами и внутренними репрезентациями, хранящимися в РП.

Более позднюю позитивную волну ССП во временном интервале от 250 до 400 мс условно обозначают как компонент P300, или P3. Исследователи связывают P3 с механизмами сличения текущего сигнала со следами памяти и выделяют в нем два компонента – P3a и P3b: первый, более ранний, соотносится с автоматизированной ориентировочной реакцией, возникающей в ответ на новые и не требующие никаких действий события (например, при использовании novel oddball-парадигмы), а второй – с сопоставлением текущей целевой информации с информацией, хранящейся в РП, на этапе подготовки к совершению произвольного действия (для обзора см. (Soltani, Knight, 2000; Polich, 2007; Verleger, 2020)). В цитируемых обзорах, а также в работах (Huang et al., 2015; Hall et al., 2015) приводятся сведения о том, что функциональная гетерогенность двух компонентов P3 сочетается со спецификой их нейрональной и нейрохимической основы. Так, «фронтальный» P3a связан с активностью цингулярной и латеральной

префронтальной корковых зон и усилением метаболизма дофамина и глутамата; более поздний P3b – с активностью височно-теменных и вентролатеральных префронтальных корковых зон, а также гиппокампа, и усилением метаболизма норадреналина.

Важно подчеркнуть, что за волнами ССП, регистрируемыми от поверхности головы, в том числе за компонентами P3a и P3b, лежит вызванная активность распределенных нейронных сетей коры, а не изолированных источников в отдельных корковых зонах. Об этом свидетельствуют результаты анализа кортиограммы у пациентов во время нейрохирургических операций с помощью вживленных в кору электродов (Halgren et al., 1998). В этом исследовании показано, что волна P3a генерируется нейронами фрonto-парието-цингулярной системы, включающей дорзолатеральную префронтальную кору, теменную кору в области супрамаргинальной извилины и цингулярную кору. Эта активность наблюдается в ответ на редкие слуховые и зрительные стимулы независимо от того, являются ли они целевыми или нет, привлекают ли произвольное внимание или нет. Волна P3b генерируется нейронами, расположенными на медиальной поверхности височной доли, в области верхней височной и передней теменной борозд, а также в вентролатеральной префронтальной коре, в ответ на слуховые или зрительные стимулы, которые требуют привлечения произвольного внимания, связанного с их дополнительной обработкой. Множественность источников этих позитивных колебаний исключает их строгое топографическое размежевание и предполагает возможность изменений их распределения на скальпе в зависимости от характера когнитивной деятельности, возрастных и индивидуальных особенностей индивида. Исследования волн ССП, условно обозначаемых P3a и P3b, при решении различных когнитивных задач свидетельствуют о том, что они отражают активность последовательно развивающихся процессов обработки релевантной информации: (1) привлечения внимания к существенным свойствам внешних стимулов или избирательной активации внутренних репрезентаций в РП ; (2) соотнесения этой релевантной информации с планом будущих действий (Berti, 2016; Verleger, 2020; Filimonov et al., 2022; Hosseini et al., 2024). В нашем исследовании неоднократно повторяющийся императивный сигнал использовался как триггер нейрональных процессов, обеспечивающих актуализацию внутренних репрезентаций для подготовки к воспроизведению последовательностей. Это позволяет связать наблюдаемые изменения P300 с более поздним компонентом P3b, отражающим процессы реактивации внутренних репрезентаций, содержащих информацию, необходимую для построения последовательности будущих действий.

С учетом приведенных выше данных о функциональной специфике различных составляющих P200 и P300 рассмотрим полученные результаты с точки зрения ответов на поставленные во введении вопросы.

Наблюдается ли у детей зависимость ССП на императивный сигнал от режима предъявления последовательностей и времени их удержания в РП?

На этот вопрос наше исследование отвечает утвердительно. На рис. 5 в схематическом виде представлена топография зависимости, вызванной ЭА коры на императивный звуковой сигнал от длительности задержки (верхний ряд) и режима предъявления последовательностей (нижний ряд). Что касается режима предъявления последовательностей, то у детей, так же как и у взрослых (Курганский и др., 2022), ССП был выше при статическом режиме, чем при динамическом в задаче отсроченного копирования ломаной линии, что мы связывали с дополнительным привлечением ресурсов внимания при преобразовании статического зрительного образа траектории в последовательность отдельных зрительно-пространственных образов отрезков для последующего копирования. Сравнение временных и топографических характеристик изменений ССП, связанных с режимом предъявления траекторий, у детей и взрослых указывает на их возрастные особенности: у детей при статическом режиме увеличивался компонент P200 в переднеассоциативных зонах левого полушария, у взрослых же – негативный компонент N100 в лобно-центральных зонах обоих полушарий. При анализе зависимости ССП у детей от режима предъявления буквенных последовательностей значимых влияний этого фактора обнаружено не было, что согласуется с поведенческими данными, полученными на детской выборке, которые свидетельствуют об отсутствии различий в точности воспроизведения последовательности букв при статическом и динамическом режиме их предъявления (Корнеев и др., 2024).

Существенно большее влияние на параметры ССП оказывала длительность задержки между эталонной последовательностью и императивным сигналом: у детей, так же как и у взрослых (Курганский и др., 2022; Мачинская и др., 2023), удлинение периода удержания релевантной последовательно-организованной информации, как зрительно-пространственной, так и вербальной, сопровождалось изменениями реактивности нейронных сетей коры. При этом наиболее выраженные изменения касались позитивных составляющих ССП – P200 и P300. Общим для обеих модальностей был рост величины этих компонентов в зонах проекций переднеассоциативных и заднеассоциативных корковых зон по мере увеличения длительности задержки. Основываясь на приведенных выше данных о функциональной значимости P200 и P300, мы рассматриваем

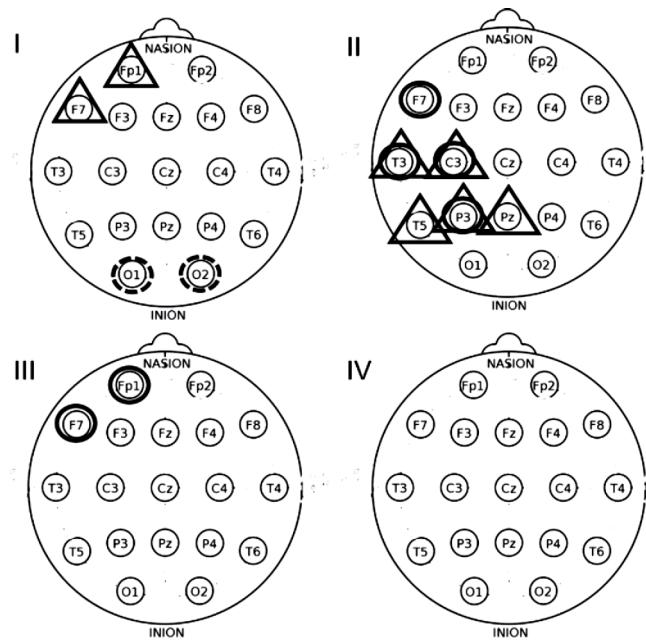


Рис. 5. Топография зависимости величины ССП на императивный сигнал от длительности удержания и режима предъявления ломаной линии и последовательности букв. Обозначения: I, II – влияние фактора ДЛИТЕЛЬНОСТЬ; III, IV – влияние фактора РЕЖИМ; I, III – удержание ломаной линии; II, IV – удержание последовательности букв. Данные о статистической значимости различий ССП в отдельных отведениях указаны в тексте раздела РЕЗУЛЬТАТЫ. Кружок – P200, треугольник – P300. Сплошная линия – величина ССП больше при длительности задержки 3000 мс, пунктир – при длительности задержки 500 мс.

Fig. 5. Topography of the significant ERP changes due to the retention time and mode of presentation of the broken lines and the letter sequences. Designations: I, II – the influence of DURATION; III, IV – the influence of MODE; I, III – retention of broken lines; II, IV – retention of letter sequences. Data on statistical significance of ERP differences in individual leads are given in the text of RESULTS section. Circle – P200, triangle – P300. Solid line – ERP value is higher with delay duration of 3000 ms, dotted line – with delay duration of 500 ms.

этот результат как свидетельство преобразования внутренних репрезентаций последовательностей в абстрактную (менее зависимую от входных характеристик информации) форму, что требует участия нейронных сетей ассоциативных корковых зон.

Зависят ли изменения активности мозга детей в процессе удержания последовательностей от типа стимулов (вербальных или зрительно-пространственных)?

На этот вопрос наше исследование отвечает также утвердительно. Наряду с домен-неспецифичными преобразованиями ССП мы наблюдали и изменения, связанные с модальностью последовательностей. С ростом времени удержания ломаной линии

величины P200 и P300 изменялись разнонаправленно в зависимости от локализации отведения: величина P200 в зонах проекции зрительных сенсорно-специфических областей коры обоих полушарий (O1, O2) уменьшалась при удлинении задержки, а позитивность P300 в переднеассоциативных зонах левого полушария (Fp1, F7), напротив, росла. Учитывая функциональную специфичность компонентов P200 (см. выше), можно предположить, что в данном случае речь идет о P2a, который отражает процессы сенсорного кодирования, а уменьшение его амплитуды в затылочных отведениях с увеличением длительности задержки отражает снижение активности сенсорно-специфических нейронных сетей (по крайней мере, в данной экспериментальной задаче) в процессе удержания информации в РП. Рост P300 в латеральных переднеассоциативных зонах (Fp1, F7), по-видимому, можно трактовать как активацию механизмов преобразования внутренних репрезентаций эталонной последовательности для реализации последовательности действий, что в литературе связывается с реактивностью P3b (см. обсуждение выше). Это предположение согласуется с функциональной специализацией латеральных лобных полюсных и нижнелобных зон префронтальной коры в формировании, сохранении и актуализации последовательности действий (Bludau et al., 2014; Rapitto et al., 2020).

Топография значимых изменений ССП при увеличении длительности удержания буквенных последовательностей отличалась от наблюдавшейся при удержании ломаной линии: рост величины P200 и P300 отмечался преимущественно в височных, теменных и заднеассоциативных зонах левого полушария, что согласуется с функциональной специализацией этих корковых зон в процессах обработки и удержания в РП фонологических единиц и буквенных последовательностей (Ekert et al., 2021; Hodgson et al., 2023). При анализе вербальной сессии эксперимента обращает на себя внимание менее выраженное по сравнению со зрительно-пространственной сессией вовлечение переднеассоциативных зон левого полушария в процесс преобразования внутренних репрезентаций в последовательность действий. Это может быть связано как с особенностями стимульного материала, так и с особенностями воспроизведения последовательностей. Вербальные стимулы исходно представляли собой последовательно организованные (суксессивные) информационные единицы, в которых каждый элемент изначально характеризовался своим «местом» в ряду, в отличие от изображений ломаной линии, которая удерживалась в РП в виде симультанного образа, где важны пространственные характеристики отдельных элементов (отрезков) и их соотношения, а не сами отдельные элементы. Можно предположить, что это свойство вербальных последовательностей облегчало их преобразование в последовательность планируемых действий, а значит,

требовало меньшей активации префронтальных корковых зон. Кроме этого, вербальная и зрительно-пространственные сессии отличались характером двигательного ответа: в первом случае требовалось запомнить место каждой буквы в ряду, а двигательный ответ представлял собой отдельные прикосновения к сенсорному экрану; во втором случае требовалось нарисовать ломаную линию, а значит, придать симультанному образу «новое», требуемое задачей качество последовательности, что увеличивало нагрузку на процесс преобразования внутренних репрезентаций и соответствующую активацию префронтальных корковых зон. О дополнительных преобразованиях внутренних репрезентаций ломаных линий по сравнению с презентациями буквенных последовательностей как у взрослых, так и у детей косвенно говорит наличие эффекта задержки (сокращение латентного времени двигательного ответа при увеличении времени удержания информации в РП) для невербальной информации и отсутствие такового – для вербальной (Корнеев и др., 2022; Корнеев и др., 2024).

В чем состоят возрастные особенности изменений активности мозга, выявленных в процессе удержания верbalных и невербальных последовательностей в РП?

Основные возрастные различия касаются задачи удержания и отсроченного копирования ломаной линии. Связанные с увеличением длительности задержки изменения позитивных компонентов ССП в этой задаче у детей выявлены преимущественно в переднеассоциативных зонах левого полушария, в отличие от билатерального (с доминированием активности правого полушария) вовлечения этих зон у взрослых (Корнеев и др., 2016; 2022). Преобладание левополушарных изменений ССП было выявлено у детей и при анализе влияния режима предъявления, тогда как у взрослых реактивными были лобно-центральные зоны обоих полушарий. Эти наблюдения согласуются с выводами метаанализа фМРТ-данных детей и подростков (Houdé et al., 2010) о более высокой активации передней островковой коры левого полушария у детей 9.2 ± 2 лет по сравнению с подростками 14.3 ± 2 лет и, напротив, более высокой активации симметричных структур правого полушария у подростков по сравнению с детьми при выполнении тестов на оценку эффективности управляющих функций (УФ). Преимущественное вовлечение левого полушария в обеспечение УФ, в частности при удержании информации в РП, у детей 10–12 лет может свидетельствовать о возрастной морфофункциональной незрелости префронтальной коры правого полушария (в особенности ее базальных и центральных отделов). В пользу этого предположения говорят данные морфометрического исследования детей и подростков в возрасте от 4 до 20 лет (Shaw et al., 2009), в котором показан относительный прирост толщины коры правого

полушария в зоне нижней лобной извилины, а также в передней остроковой и орбито-фронтальной областях того же полушария на протяжении всего исследованного периода. О длительном морфофункциональном созревании фронтальных отделов правого полушария свидетельствуют также результаты исследований функциональной организации произвольного предстимульного внимания у детей 9–10 лет, а именно отсутствие у детей этого возраста свойственного взрослым усиления функционального взаимодействия между префронтальными и заднеассоциативными зонами правого полушария в процессе подготовки к решению сенсорной задачи (Мачинская, Дубровинская, 1994; Talalay et al., 2021). Еще одна возрастная особенность функциональной организации РП при удержании ломаной линии у детей заключается в более выраженной реактивности зрительных сенсорно-специфических зон обоих полушарий при короткой задержке императивного сигнала. Выше мы связали уменьшение амплитуды Р200 в затылочных отведениях при увеличении длительности задержки императивного сигнала со снижением активности сенсорно-специфических нейронных сетей в процессе удержания информации в РП. Отсутствие этого эффекта у взрослых может быть обусловлено меньшей, чем у детей, нагрузкой на сенсорно-специфические зрительные зоны при извлечении следов в задачах на зрительную РП (Фарбер, Бетелева, 2011).

ВЫВОДЫ

1. Функциональная организация РП при удержании и отсроченном воспроизведении зрительно-пространственных и вербальных последовательностей у детей 10–12 лет исследовалась на основе анализа ССП на императивный сигнал.

2. Показана зависимость величины позитивных компонентов Р200 и Р300 от режима предъявления последовательностей (статического или динамического) и времени их удержания в РП (500 или 3000 мс), что указывает на преобразования нейрональной основы внутренних репрезентаций последовательно организованной информации в РП.

3. Обнаруженные эффекты режима предъявления и времени задержки императивного сигнала различаются для зрительно-пространственных и вербальных последовательностей.

4. При отсроченном копировании ломаной линии величина компонента Р200 выше в лобном полюсном и нижнелобном отведениях левого полушария при использовании статического режима в сравнении с динамическим, тогда как в задаче воспроизведения последовательности букв эффект режима предъявления последовательности не обнаружен.

5. При отсроченном копировании ломаной линии удлинение интервала между эталонной

последовательностью и императивным сигналом приводит к разнонаправленным изменениям Р200 и Р300 в каудальных и фронтальных отведениях: снижению Р200 в затылочных отведениях обоих полушарий и увеличению Р300 в нижнелобном и лобном полюсном отведениях левого полушария.

6. При отсроченном воспроизведении последовательности букв удлинение интервала между эталонной последовательностью и императивным сигналом приводит к увеличению Р200 и Р300 в латеральных лобно-височных и височно-теменных отведениях левого полушария.

7. Выявлена возрастная специфика влияния времени удержания информации на функциональную организацию РП при отсроченном копировании последовательностей у детей 10–12 лет: у детей, в отличие от взрослых (Курганский и др., 2022), не выявлено значимых изменений в зонах проекций переднеассоциативных и заднеассоциативных областей правого полушария и, напротив, обнаружены изменения в зонах проекций затылочных областей.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ КАЖДОГО АВТОРА

Р.И. Мачинская – статистическая обработка параметров ССП, написание текста; А.А. Корнеев – концепция исследования, статистическая обработка поведенческих данных; А.В. Курганский – концепция исследования, первичная обработка ЭЭГ-данных; Д.И. Ломакин – проведение экспериментального исследования.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнялась в рамках научно-исследовательского проекта ФГБНУ «ИРЗАР» (госзадание № 073-00073 на 2024 год).

УКАЗАНИЕ НА ОТСУТСТВИЕ ИЛИ НАЛИЧИЕ КОНФЛИКТА ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Протокол исследования одобрен Этическим комитетом ФГБНУ ИРЗАР (протокол № 2 от 10.10.2024). Дети участвовали в исследовании добровольно. Родители детей дали письменное информированное согласие на участие детей в исследовании.

УКАЗАНИЕ НА ДОСТУПНОСТЬ ПЕРВИЧНЫХ ДАННЫХ

При необходимости можно запросить первичные данные у авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетелева Т.Г., Мачинская Р.И., Курганский А.В., Фарбер Д.А.** Мозговая организация рабочей памяти в младшем школьном возрасте. Мозговые механизмы формирования познавательной деятельности в младшем школьном возрасте. Ред. Мачинская Р.И., Фарбер Д.А.. М: НОУ ВПО «МПСУ»; Воронеж: МОДЭК, 2014. С. 237–262.
- Величковский Б.М.** Когнитивная наука: Основы психологии познания. В 2 тт. Т. 1. М.: Академия, 2006. 448 с.
- Клеева Д.Ф., Ребрейкина А.Б., Сысоева О.В.** Компоненты вызванного потенциала в исследовании перцептивного обучения [Электронный ресурс]. Современная зарубежная психология. 2020. 9 (2): 34–45.
doi: 10.17759/jmfp.2020090203
- Корнеев А.А., Ломакин Д.И., Курганский А.В., Мачинская Р.И.** Отсроченное копирование незнакомых контурных изображений: анализ потенциалов, связанных с предъявлением стимулов. Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 2016. 66 (4): 470–483.
doi: 10.7868/S0044467716040080
- Корнеев А.А., Ломакин Д.И., Курганский А.В., Мачинская Р.И.** Удержание вербальной и невербальной серийной информации в рабочей памяти. Психология. Журнал Высшей школы экономики. 2022. 19. (2): 303–322.
doi: 10.17323/1813-8918-2022-2-303-322
- Корнеев А. А., Курганский А.В.** Внутренняя презентация серии движений при воспроизведении статического рисунка и траектории движущегося объекта. Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2013. 63 (4): 437–450.
DOI: 10.7868/S0044467713040060
- Корнеев А.А., Курганский А.В.** Влияние способа зрительного предъявления сложной траектории на временные параметры ее отсроченного двигательного воспроизведения. Психологические исследования. 2014. 7 (37).
<https://doi.org/10.54359/ps.v7i37.594>
- Корнеев А.А., Ломакин Д.И., Курганский А.В., Мачинская Р.И.** Запоминание вербальной и невербальной серийной информации детьми 9–11 лет. Национальный психологический журнал. 2024. № 4 (в печати).
- Курганский А.В., Ломакин Д.И., Корнеев А.А., Мачинская Р.И.** Мозговая организация рабочей памяти при отсроченном копировании ломаной линии: анализ потенциалов, связанных с императивным сигналом. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2022. 72 (3): 387–404.
doi: 10.31857/S0044467722030066
- Мачинская Р.И., Курганский А.В., Корнеев А.А., Ломакин Д.И.** Мозговая организация рабочей памяти в задачах на удержание вербальных и зрительно-пространственных последовательностей: анализ ССП на императивный сигнал. Сборник тезисов XXIV Съезда физиологического общества им. И.П. Павлова. Санкт-Петербург, 11–15 сентября 2023 г. Ред. Фирсов М.Л. СПб.: Изд-во ВВМ, 2023. С. 522.
- Мачинская Р.И., Дубровинская Н.В.** Онтогенетические особенности функциональной организации полушарий при направленном внимании: ожидание перспективной задачи. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 1994. 44 (3): 448–456.
- Фарбер Д.А., Бетелева Т.Г.** Формирование мозговой организации рабочей памяти в младшем школьном возрасте. Физиология человека. 2011. 37 (1): 5–17.
- Absatova K.A., Kurgansky A.V., Machinskaya R.I.** The recall modality affects the source-space effective connectivity in the θ-band during the retention of visual information. Psychology and Neuroscience. 2016. 9 (3):344–361.
doi: 10.1037/pne0000063
- Adam K.C. S., Rademaker R.L., Serences J.T.** Dynamics Are the Only Constant in Working Memory. J. Cogn. Neurosci. 2022. 35(1):24–26.
DOI: 10.1162/jocn_a_01941.
- Adams E.J., Nguyen A.T., Cowan N.** Theories of Working Memory: Differences in Definition, Degree of Modularity, Role of Attention, and Purpose. Lang Speech Hear Serv. Sch. 2018. 49(3):340–355.
DOI: 10.1044/2018_LSHSS-17-0114.
- Atkinson R.C., Shiffrin R.M.** Human Memory: A Proposed System and its Control Processes. The psychology of learning and motivation. 1968. 2: 89–195.
[https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60422-3](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60422-3)
- Berchicci M., Spinelli D., Di Russo F.** New insights into old waves. Matching stimulus- and response-locked ERPs on the same time-window. Biol. Psychol. 2016. 117: 202–215.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2016.04.007>
- Berti S.** Switching Attention Within Working Memory is Reflected in the P3a Component of the Human Event-Related Brain Potential. Frontiers in human neuroscience, 2016. 9.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00701>
- Bharti A.K., Yadav S.K., Jaswal S.** Feature Binding of Sequentially Presented Stimuli in Visual Working Memory. Front Psychol. 2020. 11:33.
doi: 10.3389/fpsyg.2020.00033.
- Bludau S., Eickhoff S.B., Mohlberg H., Caspers S., Laird A.R., Fox P.T., Schleicher A., Zilles K., Amunts K.** Cytoarchitecture, probability maps and functions of the human frontal pole. NeuroImage. 2014. 93 (Pt 2):260–275.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.05.052>

- Dehaene S., Meyniel F., Wacongne C., Wang L., Pallier C.* The Neural Representation of Sequences: From Transition Probabilities to Algebraic Patterns and Linguistic Trees. *Neuron*. 2015. 88 (1): 2–19.
doi: 10.1016/j.neuron.2015.09.019.
- D'Esposito M., Postle B.R.* The cognitive neuroscience of working memory. *Annu. Rev. Psychol.* 2015. 66:115–42.
doi: 10.1146/annurev-psych-010814-015031.
- Ekert J.O., Gajardo-Vidal A., Lorca-Puls D. L., Hope T.M. H., Dick F., Crinion J.T., Green D.W., Price C.J.* Dissociating the functions of three left posterior superior temporal regions that contribute to speech perception and production. *NeuroImage*. 2021. 245:118764.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2021.118764>
- Filimonov D., Railo H., Revonsuo A., Kovisto M.* Modality-specific and modality-general electrophysiological correlates of visual and auditory awareness: Evidence from a bimodal ERP experiment. *Neuropsychologia*. 2022. 166: 108154.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2022.108154>
- Finnigan S., O'Connell R. G., Cummins T.D., Broughton M., Robertson I.H.* ERP measures indicate both attention and working memory encoding decrements in aging. *Psychophysiology*. 2011. 48(5): 601–611.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2010.01128.x>
- Fulvio J.M., Yu Q., Postle B.R.* Strategic control of location and ordinal context in visual working memory. *Cereb. Cortex*. 2023. 33(13):8821–8834.
doi: 10.1093/cercor/bhad164.
- Ghani U., Signal N., Niazi I.K., Taylor D.* ERP based measures of cognitive workload: A review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2020. 118:18–26.
doi: 10.1016/j.neubiorev.2020.07.020
- Ginsburg V., Archambeau K., van Dijck J.-P., Chetail F., Gevers W.* Coding of serial order in verbal, visual and spatial working memory. *Journal of Experimental Psychology: General*. 2017. 146 (5): 632–650.
<https://doi.org/10.1037/xge0000278;>
- Guidali G., Pisoni A., Bolognini N., Papagno C.* Keeping order in the brain: The supramarginal gyrus and serial order in short-term memory. *Cortex*. 2019. 119:89–99.
doi: 10.1016/j.cortex.2019.04.009.
- Halgren E., Marinkovic K., Chauvel P.* Generators of the late cognitive potentials in auditory and visual oddball tasks. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1998. 106 (2): 156–164.
[https://doi.org/10.1016/s0013-4694\(97\)00119-3](https://doi.org/10.1016/s0013-4694(97)00119-3)
- Hall M.H., Jensen J.E., Du F., Smoller J.W., O'Connor L., Spencer K.M., Öngür D.* Frontal P3 event-related potential is related to brain glutamine/glutamate ratio measured in vivo. *Neuroimage*. 2015. 111:186–191.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.02.014>
- Haque Z.Z., Samandra R., Mansouri F.A.* Neural substrate and underlying mechanisms of working memory: insights from brain stimulation studies. *J. Neurophysiol.* 2021. 125 (6):2038–2053.
doi: 10.1152/jn.00041.2021.
- Hodgson V.J., Lambon Ralph M.A., Jackson R.L.* The cross-domain functional organization of posterior lateral temporal cortex: insights from ALE meta-analyses of 7 cognitive domains spanning 12,000 participants. *Cerebral Cortex*. 2023.33(8): 4990–5006.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhac394>
- Hosseini M., Zivony A., Eimer M., Wyble B., Bowman H.* Transient Attention Gates Access Consciousness: Coupling N2pc and P3 Latencies Using Dynamic Time Warping. *Journal of Neuroscience*. 2024. 44 (26): e1798232024.
<https://doi.org/10.1523/jneurosci.1798-23.2024>
- Houdé O., Rossi S., Lubin A., Joliot M.* Mapping numerical processing, reading, and executive functions in the developing brain: an fMRI meta-analysis of 52 studies including 842 children. *Dev. Sci.* 2010. 13(6): 876–885.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2009.00938.x>
- Huang W.J., Chen W.W., Zhang X.* The neurophysiology of P 300 – an integrated review. *Eur. Rev. Med. Pharmacol. Sci.* 2015.19 (8):1480–1488. PMID: 25967724.
<https://www.europeanreview.org/article/8813>
- Hurlstone M.J., Hitch G.J.* How is the serial order of a visual sequence represented? Insights from transposition latencies. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* 2018. 44(2):167–192.
DOI: 10.1037/xlm0000440.
- Iamshchinina P., Christophe T.B., Gayet S., Rademaker R.L.* Essential considerations for exploring visual working memory storage in the human brain. *Visual Cognition*. 2021. 29 (7): 425–436.
<https://doi.org/10.1080/13506285.2021.1915902>
- Johnson E.L., Chang W.K., Dewar C.D., Sorensen D., Lin J.J., Solbakk A.K., Endestad T., Larsson P.G., Ivanovic J., Meling T.R., Scabini D., Knight R.T.* Orbitofrontal cortex governs working memory for temporal order. *Curr. Biol.* 2022. 32(9): R410–R411.
doi: 10.1016/j.cub.2022.03.074.
- 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. *Clinical Neurophysiology*. 2005. 116 (7):1665–1680.
<https://doi.org/10.1016/j.clinph.2005.03.015>
- Li D., Christ S.E., Cowan N.* Domain-general and domain-specific functional networks in working memory. *Neuroimage*. 2014. 102 (Pt 2): 646–656.
doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.08.028.
- Logie R.H.* Visuo-Spatial Working Memory. London: Psychology press. 2014. 161 p.
<https://doi.org/10.4324/9781315804743>
- Logie R.H., Saito S., Morita A . Varma S., Norris D.* Recalling visual serial order for verbal sequences. *Mem. Cogn.* 2016. 44: 590–607.
<https://doi.org/10.3758/s13421-015-0580-9>
- Logie R.H., Belletier C., Doherty J.M.* Integrating Theories of Working Memory. Working Memory: The state of the science. Eds. Logie R.H., Camos V., Nelson Cowan N. Oxford: Oxford University Press. 2020. Pp. 389–429.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0014>

- Luck S.J.* Event-related potentials APA handbook of research methods in psychology. Vol. 1: Foundations, planning, measures, and psychometrics. Washington, DC, US: American Psychological Association. 2012. Pp. 523–546.
- Majerus S.* Verbal working memory and the phonological buffer: The question of serial order. *Cortex*. 2019. 112:122–133.
<https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.04.016>
- Mammarella I.C., Borella E., Pastore M., Pazzaglia F.* The structure of visuospatial memory in adulthood. *Learn. Individ. Differ.* 2013. 25: 99–110.
<https://doi.org/10.1016/j.lindif.2013.01.014>
- Marshuetz C.* Order information in working memory: an integrative review of evidence from brain and behavior. *Psychological Bulletin*. 2005. 131(3): 323–339.
<https://doi.org/10.1037/0033-2909.131.3.323>
- Meyers E.M.* Dynamic population coding and its relationship to working memory. *J. Neurophysiol.* 2018. 120(5):2260–2268.
doi: 10.1152/jn.00225.2018.
- Papitto G., Friederici A.D., Zaccarella E.* The topographical organization of motor processing: An ALE meta-analysis on six action domains and the relevance of Broca's region. *NeuroImage*. 2020. 206:116321.
DOI: 10.1016/j.neuroimage.2019.116321
- Pickering S.J., Gathercole S.E., Hall M., Lloyd S.A.* Development of memory for pattern and path: further evidence for the fractionation of visuo-spatial memory. *Q. J. Exp. Psychol. A*. 2001. 54(2):397–420.
doi: 10.1080/713755973. PMID: 11394054.
- Polich J.* Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clin. Neurophysiol.* 2007. 118(10): 2128–2148.
doi: 10.1016/j.clinph.2007.04.019
- Potts G.F., Martin L.E., Burton Ph., Montague P.R.* When Things Are Better or Worse than Expected: The Medial Frontal Cortex and the Allocation of Processing Resources. *J. Cogn. Neurosci.* 2006. 18 (7):1112–1119.
doi: 10.1162/jocn.2006.18.7.1112
- Purcell J., Rapp B., Martin R.C.* Distinct Neural Substrates Support Phonological and Orthographic Working Memory: Implications for Theories of Working Memory. *Front Neurol.* 2021. 12:681141.
doi: 10.3389/fneur.2021.681141.
- Robert S., Ungerleider L.G., Vaziri-Pashkam M.* Disentangling Object Category Representations Driven by Dynamic and Static Visual Input. *J. Neurosci.* 2023. 43(4): 621–634.
doi: 10.1523/JNEUROSCI.0371-22.2022.
- Roberts K.L., England Strait J.A., Decker S.L.* Developmental Trajectories of Verbal, Static Visual-Spatial, and Dynamic Visual-Spatial Working Memory. *Contemp. School Psychol.* 2018. 22: 458–467.
<https://doi.org/10.1007/s40688-018-0176-z>
- Rose N.S.* The Dynamic-Processing Model of Working Memory. *Current Directions in Psychological Science*. 2020. 29 (4): 378–387.
<https://doi.org/10.1177/0963721420922185>
- Samson Ch., van der Stigchel S.* Dynamic and flexible transformation and reallocation of visual working memory representations. *Visual Cognition*. 2021. 29 (7): 409–415.
doi: 10.1080/13506285.2021.1891168;
- Schendan H.E., Kutas M.* Neurophysiological Evidence for the Time Course of Activation of Global Shape, Part, and Local Contour Representations during Visual Object Categorization and Memory. *J. Cogn. Neurosci.* 2007. 19 (5): 734–749.
doi: 10.1162/jocn.2007.19.5.734.
- Shaw P., Lalonde F., Lepage C., Rabin C., Eckstrand K., Sharp W., Greenstein D., Evans A., Giedd J.N., Rapoport J.* Development of cortical asymmetry in typically developing children and its disruption in attention-deficit/hyperactivity disorder. *Arch. Gen. Psychiatry*. 2009. 66 (8): 888–896.
<https://doi.org/10.1001/archgenpsychiatry.2009.103>
- Soltani M., Knight R.T.* Neural origins of the P300. *Critical reviews in neurobiology*. 14(3–4):199–224. PMID: 12645958.
- Spaak E., Watanabe K., Funahashi S., Stokes M.G.* Stable and Dynamic Coding for Working Memory in Primate Prefrontal Cortex. *J. Neurosci.* 2017. 37(27):6503–6516.
doi: 10.1523/JNEUROSCI.3364-16.2017.
- Talalay I.V., Kurgansky A.V., Machinskaya R.I.* Alpha-Band Functional Connectivity During Modality-Specific Anticipatory Attention in Children Aged 9–10 Years: Eeg-Source Coherence Analysis. *Zh. Vyssh. Nerv. Deiat.* 2021. 71 (4): 547–562.
doi: 10.31857/S0044467721040110
- Tian Y., Beier M.E., Fischer-Baum S.* The domain-specificity of serial order working memory. *Mem. Cogn.* 2022. 50: 941–961.
<https://doi.org/10.3758/s13421-021-01260-4>.
- Verleger R.* Effects of relevance and response frequency on P3b amplitudes: Review of findings and comparison of hypotheses about the process reflected by P3b. *Psychophysiology*. 2020. 57(7): e13542.
<https://doi.org/10.1111/psyp.13542>
- Villacorta-Atienza J. A., Calvo Tapia C., Díez-Hermano S., Sánchez-Jiménez A., Lobov S., Krilova N., Murciano A., López-Tolsa G. E, Pellón R., Makarov V.A.* Static internal representation of dynamic situations reveals time compaction in human cognition. *J. Adv. Res.* 2020. 28:111–125.
doi: 10.1016/j.jare.2020.08.008.
- Working Memory: The state of the science. Eds. Logie R., Camos V., and Cowan N. Oxford: Oxford Academic, 2020. Online edn.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.001.0001>
- Zimmer H.D., Liesefeld H.R.* Spatial information in (visual) working memory. *Spatial working memory*. Eds: Vandierendonck A., Szmałek A. London: Psychology Press. 2011. P. 47–66.
<https://doi.org/10.4324/9781315793252>

**FUNCTIONAL ORGANIZATION OF WORKING MEMORY DURING
DELAYED COPING OF VERBAL AND VISUO-SPATIAL SEQUENCES
IN CHILDREN AGED 10–12 YEARS. ANALYSIS OF ERPS
IN RESPONSE TO IMPERATIVE SIGNAL**

R. I. Machinskaya^{a, b, #}, A. A. Korneev^{a, c}, A. V. Kurgansky^{a, b, d}, D. I. Lomakin^a

^aInstitute of Child Development, Health and Adaptation, Moscow, Russia

^bRussian Presidential Academy of National Economy and Public Administration, Moscow, Russia

^cLomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

^dInstitution of Russian Academy of Sciences,

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia

#e-mail: regina_home@inbox.ru

The functional organization of working memory (WM) was studied through the analysis of the event-related potentials (ERPs) elicited by the imperative auditory signal during delayed motor reproduction of visuo-spatial (broken lines) and verbal (letter) sequences in children aged 10–12 years ($n = 28$, 14 girls). We analyzed how the sequence domain (verbal or visuo-spatial), the imperative signal delay (500 ms or 3000 ms) and the mode of sequences presentation (static or dynamic) influenced on the ERP parameters. The magnitude and topography of the ERP positive components (P200 and P300) were found to depend specifically on the domain, the mode of sequences presentation and the time of their retention in WM. In both domains, ERP amplitude increased with the delay of the imperative signal demonstrated additional activation of the anterior and posterior associative cortical areas. Thus, the findings of the present study, along with previous results from adult participants (Kurgansky et al., 2022), indicate the transformation of the neuronal basis of representations of sequentially organized information during its storage in the WM. The age specificity of the functional organization of the WM in children aged 10–12 years expressed in the predominant involvement of the cortical areas of the left hemisphere during retention of both visuo-spatial and verbal sequential information.

Keywords: working memory, sequences of verbal and visuo-spatial stimulus, event-related brain potentials (ERP), 10–12-year-old children