

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

УДК 616-08:612.821.3.01

**СНИЖЕНИЕ ЛАТЕНТНОСТИ КОМПОНЕНТА ВЫЗВАННОГО
ПОТЕНЦИАЛА N170 ПРИ ПОВТОРНОМ ПРЕДЪЯВЛЕНИИ
ИЗОБРАЖЕНИЙ ЛИЦ**

© 2009 г. В. М. Верхлютов¹, В. Л. Ушаков², В. Б. Стрелец¹

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,

² Московский инженерно-физический институт,
e-mail: verkhlutov@mail.ru

Поступила в редакцию 21.04.2008 г.

Принята в печать 10.10.2008 г.

У 15 здоровых испытуемых добровольцев регистрировали 28 каналов ЭЭГ во время предъявления зрительных стимулов в виде изображений лиц и строений. Две серии предъявления состояли из 60 изображений лиц и 60 изображений строений, подаваемых в случайном порядке. Вторая серия имела 30 повторно предъявляемых изображений лиц и 30 новых изображений, а также 60 новых изображений строений. Инструкции запоминать стимулы испытуемые не получали. Усредненные компоненты вызванного потенциала при предъявлении лиц были локализованы в средней теменной доле (40-е поле по Бродману) *P1* с латентностью 120 мс, в верхней височной борозде (STS-регион, 21-е поле по Бродману) *N170* с латентностью 155 мс, в средней височной извилине *VPP* с латентностью 190 мс (19-е поле по Бродману). Динамическое картирование вызванного потенциала с 97 до 242 мс показало перемещение максимумов позитивности из затылочных отделов через височные области в лобные отделы головы с последующим их возвращением в затылочные отделы через центральные области. При сравнении вызванных потенциалов на предъявление изображений лиц и строений выявлены различия амплитуд: для компонента *P1* – в лобных, центральных, передневисочных отделах, для компонента *N170* – в лобных, центральных, височных, теменных отведениях, для компонента *VPP* – во всех отведениях. Показано также, что компонент *N170* в центральных и центрально-теменных отведениях имеет латентность на 12 мс меньше при предъявлении изображений лиц, чем при предъявлении строений. Обнаружен прайминг-эффект, связанный с достоверно значимым уменьшением латентности компонента *N170* на 19 мс в области вертекса и центрально-теменных отведениях на повторное предъявление лиц во второй серии через 1.5–2 мин после первого предъявления серии тех же изображений. Предполагается, что более короткая латентность компонента *N170* при предъявлении изображений лиц по сравнению с предъявлением изображений строений связано с разным пространственным положением участков фузиформной коры, отвечающих за распознавание лиц и строений. Прайминг-эффект, проявляющийся в сокращении латентности при повторном предъявлении изображений лиц, интерпретируется как проявление функциональной неоднородности участка фузиформной коры, ответственного за распознавание изображений лиц. Предложена гипотеза, согласно которой области экстрастриарной коры, расположенные ближе к центральной ретинотопической проекции, могут участвовать не только в процессе распознавания, но и в фиксации следов памяти. При этом периферические участки этих областей отвечают за распознавание впервые предъявляемых стимулов.

Ключевые слова: ЭЭГ, вызванный потенциал, N170, память, кора головного мозга, прайминг-эффект.

Decrease in N170 Latency during Repeated Presentation of Face Images

V. M. Verkhlyutov, V. L. Ushakov, V. B. Strelets

*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology,
Russian Academy of Sciences,
Moscow Physical Engineering Institute, Moscow,
e-mail: verkhlutov@mail.ru*

The 15 healthy volunteers EEG from 28 channels was recorded during the presentation of visual stimuli in the form of face and building images. The stimuli were presented in two series. The first series consisted

of 60 face and 60 building images presented in random order. The second series consisted of 30 face and 30 building images. The second series began 1.5 – 2 min after the end of the first one. No instruction was given to the participants. *P1*, *N170* and *VPP* EP components were identified for both stimuli categories. These components were located in the medial parietal area (Brodmann area 40). *P1* and *N170* components were recorded in the superior temporal fissure (Brodmann area 21, STS region), the first component had the latency 120 ms, the second one – 155 ms. *VPP* was recorded with the latency 190 ms (Brodmann area 19). Dynamic mapping of EP components with the latency from 97 to 242 ms revealed the removal of positive maximums from occipital to frontal areas through temporal ones and their subsequent returning to occipital areas through the central ones. During the comparison of EP components to face and building images the amplitude differences were revealed in the following areas: *P1* – in frontal, central and anterior temporal areas, *N170* – in frontal, central, temporal and parietal areas, *VPP* – in all areas. It was also revealed that *N170* latency was 12 ms shorter for face than for building images. It was proposed that the above mentioned *N170* latency decrease for face in comparison with building images is connected with the different space location of the fusiform area responsible for face and building images recognition. Priming - the effect that is revealed during the repetitive face images presentation is interpreted as the manifestation of functional heterogeneity of the fusiform area responsible for the face images recognition. The hypothesis is put forward that the parts of extrastriate cortex which are located closer to the central retinotopical projections can take part not only in the recognition process but also in memory traces fixation with the peripheral parts of these areas being responsible for the stimuli presented for the first time.

Key words: EEG, EP, N170, memory, human brain cortex, priming.

В работе И. Леви с соавт. [16] показан центр-периферический принцип организации распознавания различных категорий стимулов в коре головного мозга с использованием функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ). Участки активации в области фузиформной извилины, связанные с предъявлением изображений лиц, располагались ближе к центру ретинотопической проекции, чем аналогичные участки, реагирующие на предъявление изображений зданий. При этом такая зависимость не нарушалась при изменении размера стимула и его положения в поле зрения. Выявленная авторами связь между положением областей коры и категорией стимулов, которые распознаются данными областями, позволяет предположить последовательную обработку стимулов различных категорий в зрительной коре. Эта обработка осуществляется распространяющимся от центра ретинотопической проекции процессом коллатеральной активации. Аналогичный процесс активации, названный У. Мак Колоком и У.С. Питцем процессом сканирования коры, был предсказан для альфа-ритма [22] и экспериментально подтвержден в ряде работ [1–4, 24].

Последовательная обработка стимулов разных категорий, приводящая к возникновению вызванного потенциала (ВП), предполагает, что распознавание лиц происходит несколько быстрее, чем распознавание строений. Действительно, в работе [13] было обнаружено, что латентный период компонента *N170*

ВП короче при предъявлении лиц, чем при предъявлении зданий. Кроме того, исследователи обратили внимание на то, что компонент *N170* на перевернутые лица имеет большую латентность, чем на обычные стимулы. Этот факт также может свидетельствовать об обработке стимулов в виде не перевернутых и перевернутых лиц в различных участках коры фузиформной извилины. При этом более частые (привычные) стимулы распознаются в первую очередь, а непривычные – позднее.

Полученные данные позволили нам предположить наличие прайминг-эффектов, связанных со степенью узнаваемости стимулов. В настоящей работе была поставлена задача – подтвердить наличие более коротких латентных периодов компонента *N170* на предъявление изображений лиц, чем при предъявлении изображений строений, и исследовать возможные прайминг-эффекты на повторные предъявления изображений лиц.

МЕТОДИКА

В экспериментах приняли участие 15 здоровых испытуемых (добровольцев) в возрасте от 19 до 21 года, 11 женщин и 9 мужчин. Все испытуемые дали свое согласие на участие в экспериментах.

Для записи ЭЭГ использовали 28 каналов усилителя SynAmps фирмы “Neuroscan” (США) с одновременным предъявлением зрительных стимулов. Запись проводили на ПК с частотой

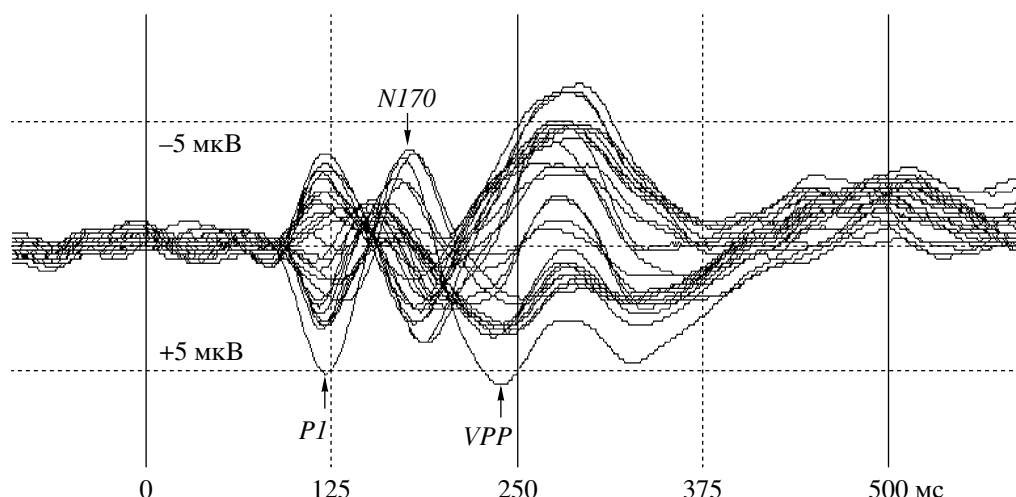


Рис. 1. Усредненные по 15 испытуемым вызванные потенциалы на предъявление изображений лиц. Наложение 28 треков от отведений *Fp1, Fp2, F7, F3, F4, F8, FT7, Fz, FT8, T3, C3, Cz, C4, T4, TP7, CP3, Pz, CP4, TP8, P3, P4, T5, PO3, Oz, PO4, T6, O1, O2*. Референтный электрод – *A2*. Заземляющий электрод – *Fpz* (система 10–20). Стрелками обозначены длиннотентные компоненты ВП: *P1, N170* и *VPP* (позитивный вертекс-потенциал).

Fig. 1. Evoked potentials in response to face images presentation averaged across 15 subjects. Superposition of 28 tracks from *Fp1, Fp2, F7, F3, F4, F8, FT7, Fz, FT8, T3, C3, Cz, C4, T4, TP7, CP3, Pz, CP4, TP8, P3, P4, T5, PO3, Oz, PO4, T6, O1* and *O2* sites. Reference – *A2*. Ground – *Fpz*. Arrows mark long-latency EP components: *P1, N170*, and *VPP* (positive vertex potential).

опроса 1000 Гц. Для снижения шумов использовали сетевой фильтр 50 Гц и полосовой фильтр 0.1–100 Гц.

На дисплей с интервалом 3000 ± 300 мс (рис. 1) в случайном порядке подавали черно-белые изображения незнакомых испытуемым лиц и строений с углом обзора 9×11 град. в течение 500 мс. Изображения выравнивались по яркости путем приведения их к средней пиксельной интенсивности.

1-я серия состояла из 120 предъявлений: 60 изображений лиц и 60 изображений строений. Лица на предъявляемых изображениях имели нейтральное выражение и принадлежали людям, входившим в ту же возрастную группу, что и испытуемые, половина женских, половина мужских. Через 1.5–2 мин после первого предъявления предъявляли 2-ю серию, состоящую из аналогичных стимулов, половина из которых присутствовала в 1-й серии. В промежутке между стимулами испытуемые фиксировали взгляд на точке фиксации. Инструкции запоминать стимулы испытуемые не получали.

После предварительного отбора на наличие артефактов ЭЭГ усредняли для получения ВП. Предстимульный интервал использовали для вычисления постоянной составляющей,

которую вычитали из постстимульных данных. Индивидуальные ВП суммировали, предварительно разделив их на классы по типу стимулов: все изображения лиц и все изображения строений; стимулы 1-й серии изображений лиц, не предъявляемые во 2-й серии; стимулы 1-й серии изображений лиц, предъявляемые во 2-й серии; стимулы 2-й серии изображений лиц, предъявленные в 1-й серии; новые стимулы 2-й серии. ВП на предъявление лиц использовали для картирования и локализации электрических источников компонентов ВП. Для локализации применяли программу “Loreta” [20].

Сравнительный статистический анализ амплитуды ВП на предъявление изображений лиц и строений проводили с использованием непараметрического критерия Уилкоксона. Для сравнения латентных периодов на предъявление серий изображений лиц применяли параметрический t-критерий и критерий Уилкоксона.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Усреднение по 15 испытуемым ВП на предъявление изображений лиц отчетливо выявляло три основных компонента длиннотентных ответов *P1* (с латентностью поряд-

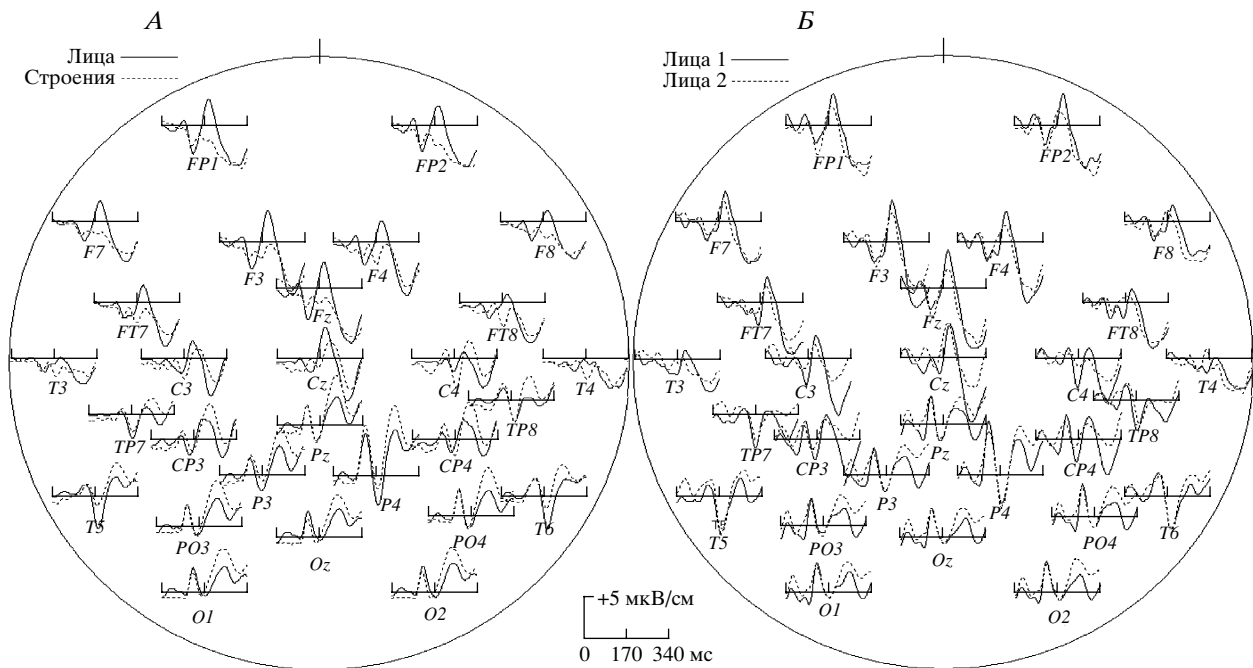


Рис. 2. Пространственное распределение ВП, усредненных по группе из 15 испытуемых, при предъявлении изображений лиц и строений (А), при первичном и повторном предъявлении одинакового набора изображений лиц (Б), соответствующее ЭЭГ-отведениям. ВП на предъявление лиц в левой половине рисунка обозначены сплошной линией (лица), на предъявление строений – пунктирной линией (строения). ВП на первое предъявление набора изображений лиц в правой половине рисунка обозначены сплошной линией, на повторное предъявление того же набора изображений – пунктирной линией. Фазовое опережение компонента *N170* отмечается в отведениях *Cz*, *CP3*, *CP4* для изображений лиц на А и для повторного предъявления набора изображений лиц на Б.

Fig.2. Spatial distribution of EPs averaged across the group of 15 subjects in response to face and building presentation (A) and in response to initial and repeated face images presentation (B) corresponding to EEG derivations. A – EPs in response to face presentation are indicated by solid lines, those in response to building presentation – by dashed lines. B – EPs to initial presentation of face images are indicated by solid lines, those to repeated presentation of the same images – by dashed lines. Phase advance of *N170* component in *Cz*, *CP3*, and *CP4* derivations may be seen for face images in (A) and for repeated presentation of face images in (B).

ка 120 мс), *N170* и *VPP* (положительный вертекс-потенциал с латентностью порядка 250 мс), которые в разных отведениях имели разную полярность и латентность (рис. 1). Если волна *P1* относительно стабильна для всех отведений, то *N170* имеет разную латентность для разных отведений, которая возрастает от лба к затылку (рис. 2). Латентность положительного вертекс-потенциала (*VPP*) связана с предшествующей волной и также возрастает от передних к задним отведениям. Амплитуда *P1* возрастает от затылка ко лбу. Максимальные значения *N170* отмечаются в височных, центральных и теменных областях. *VPP* максимально выражен в области вертекса.

Динамическое картирование ВП на предъявление незнакомых лиц в промежутке от 97 до 240 мс обнаруживает разделение положительного максимума на две части на 139-й миллисе-

кунде с последующим их смещением от затылка ко лбу через латеральные области головы, которое завершается на 164-й миллисекунде. После этого начинается смещение максимума в обратном направлении – от лба к затылку через медиальные отделы головы (рис. 3,А).

Локализация различных компонентов ВП обнаруживает очевидное пространственное разделение их электрических источников (рис. 3,Б). Были локализованы компонент *P1* с латентностью 120 мс в средней теменной доле (40-е поле по Бродману) и компонент *N170* с латентностью 155 мс в верхней височной борозде (*STS*-регион, 21-е поле), а также компонент *VPP* с латентностью 190 мс в средней височной извилине (19-е поле); (рис. 3,Б).

Сравнение анализируемых компонентов показало заметные различия амплитуд ВП на предъявление зданий и лиц в лобных, цен-

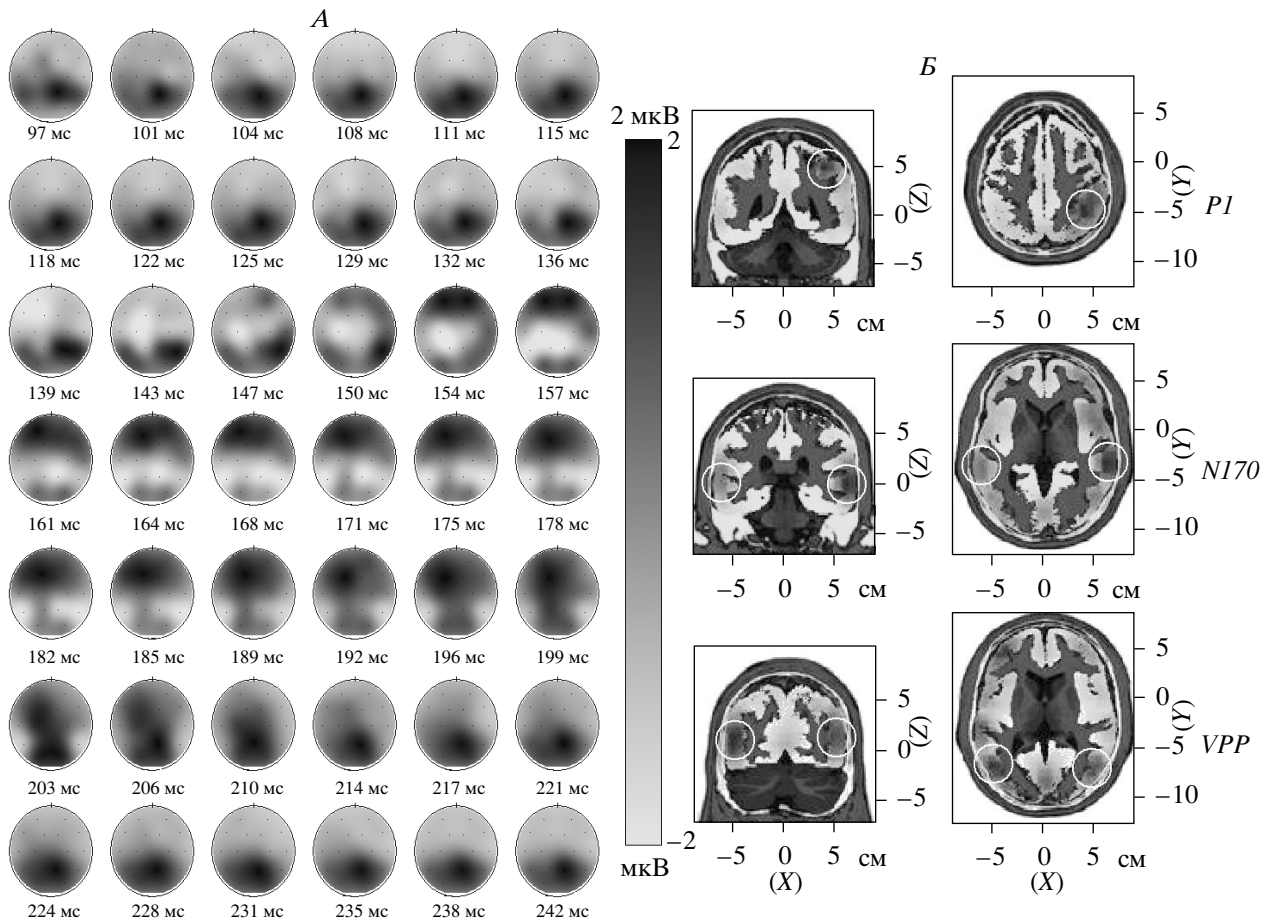


Рис. 3. Динамическое картирование с интервалом 3–4 мс во временном диапазоне от 97 до 242 мс (А) и локализация (Б) основных компонентов длиннотентных ВП (*P1*, *N170*, *VPP*, максимальная плотность тока отмечена кружками) на предъявление изображений лиц.

Fig. 3. Dynamic mapping *A* and localization *B* of the main long-latency EP components in the range 97–242 ms (*P1*, *N170*, and *VPP*; maximal current density is marked with circles) in response to face images presentation with 3–4 ms increments.

тральных, передневисочных отделах для компонента *P1*, в лобных, центральных, височных, теменных отведениях для *N170* и во всех отведениях для вертекс-потенциала (*VPP*). Более короткие латентные периоды для компонента *N170* выявлены в центральных и центрально-теменных отведениях при предъявлении изображений лиц по сравнению с предъявлением стимулов в виде изображений строений. Средняя латентность данного компонента для всех предъявленных лиц составила 152 ± 20 мс, в то время как для зданий – 164 ± 24 мс (рис. 2,А).

При первичном и повторном предъявлении одинаковых изображений лиц амплитуды всех исследуемых компонентов ВП различались незначительно, но фазовые различия можно было хорошо идентифицировать в центральных и центрально-теменных отведениях (рис. 2,Б).

Повторное предъявление стимулов вызывало снижение латентности компонента *N170* в указанных отведениях. В частности, в отведении *Cz* средняя латентность составила 156 ± 22 мс при первичном предъявлении и 137 ± 13 мс при повторном предъявлении того же набора изображений лиц.

Статистическая оценка с использованием критерия Уилкоксона средних амплитуд ВП для группы из 15 испытуемых в отведении *Cz* на предъявление наборов изображений строений (сплошная кривая на рис. 4,А) и лиц (пунктирная кривая на рис. 4,А) показала достоверное различие амплитуды по заднему фронту волны *N170* ($p < 0.01$). Похожее различие наблюдались на повторное предъявление изображений лиц (сплошная кривая на рис. 4,Б) и первое их предъявление (пунктирная кривая на

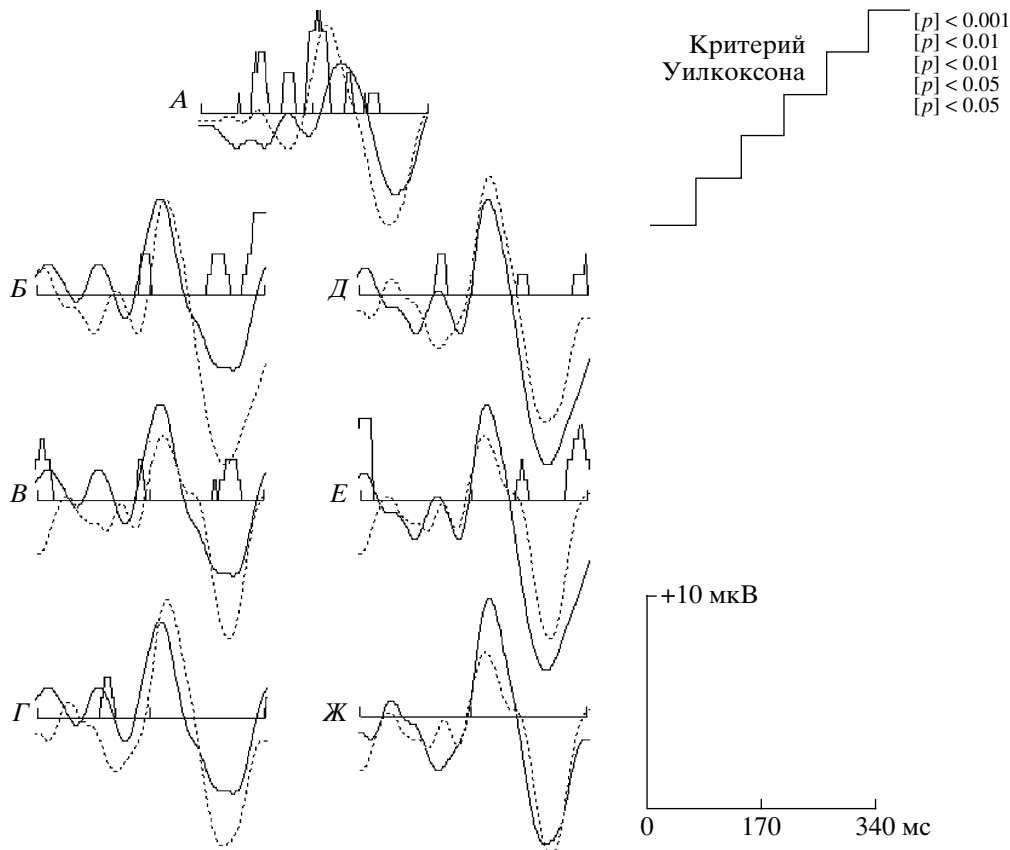


Рис. 4. Статистическая оценка с использованием критерия Уилкоксона средних амплитуд ВП для группы из 15 испытуемых в отведении Cz на предъявление наборов изображений строений и лиц. Амплитуды компонентов *N170* достоверно различаются для ВП на предъявление изображений строений и лиц, на повторное предъявление изображений лиц и первое их предъявление. Объяснение в тексте.

Fig. 4. Statistical significance (Wilcoxon test) of the mean EP amplitudes in the group of 15 subjects in Cz derivation in response to face and building images presentation. *N170* amplitudes differ significantly in response to face and building images presentations, in response to initial and repeated presentations of the same face images. Explanations are in the text.

рис. 4,А) показала достоверное различие амплитуды по заднему фронту волны *N170* ($p < 0.01$). Похожее различие наблюдались на повторное предъявление изображений лиц (сплошная кривая на рис. 4,Б) и первое их предъявление (пунктирная кривая на рис. 4,Б; $p < 0.05$) и на повторное предъявление лиц во 2-й серии (сплошная кривая на рис. 4,Б) и предъявление новых лиц во 2-й серии (пунктирная кривая на рис. 4,Б; $p < 0.05$). Достоверными были различия амплитуд по переднему фронту волны *N170* на повторное предъявление изображений лиц во 2-й серии (сплошная кривая на рис. 4,Г) и предъявление изображений лиц в 1-й серии, не предъявляемых во 2-й серии (пунктирная кривая на рис. 4,Г). Недостоверными были различия амплитуд волны *N170* на первое предъявление в 1-й серии, предъявляемые во 2-й серии (сплошная кривая на рис. 4,Д) и

изображения 1-й серии, не предъявляемые во 2-й серии (пунктирная кривая на рис. 4,Д), на первое предъявление в 1-й серии (сплошная кривая на рис. 4,Е) и предъявление новых изображений лиц во 2-й серии (пунктирная кривая на рис. 4,Е), на предъявление в 1-й серии изображений лиц, не предъявляемых во 2-й серии (сплошная кривая на рис. 4,Ж), не предъявляемых во 2-й серии, и предъявление новых изображений лиц во 2-й серии (пунктирная кривая на рис. 4,Ж).

Для выяснения характеристик фазовых различий волны ВП *N170* для первичного и повторного предъявлений изображений лиц провели подробный статистический анализ сравнения латентности данного компонента в отведениях Cz, CP3, CP4 (рис. 5). Показано, что при повторном предъявлении одного и того же набора лиц средняя латентность компонен-

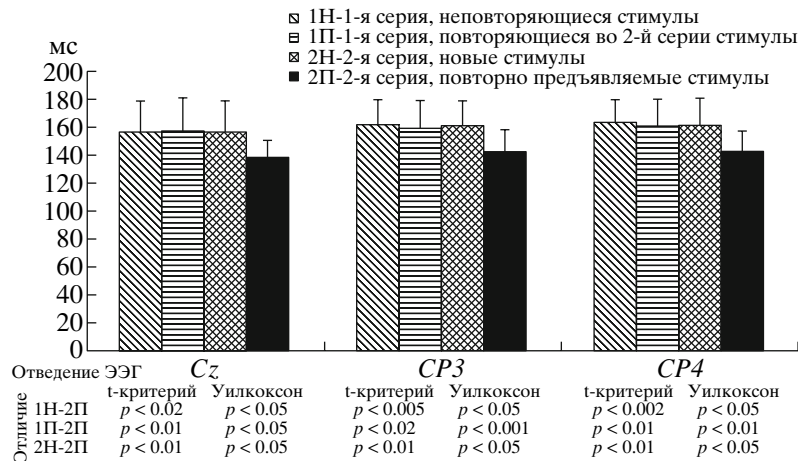


Рис. 5. Статистическая оценка латентности компонента ВП *N170* на первичное и повторное предъявление набора изображений незнакомых лиц с использованием параметрического и непараметрического критериев. Достоверно сокращаются латентности для повторного предъявления одинакового набора изображений лиц.

Fig. 5. Statistical comparison of *N170* EP component latencies in response to initial and repeated presentation of a set of unfamiliar face images by parametric and non-parametric tests. Latencies for repeated presentation of the same set of face images are significantly shorter.

та *N170* достоверно сокращалась на 19 мс по сравнению со средней латентностью данного компонента при первом предъявлении этого набора изображений во всех анализируемых отведениях. Средние латентности компонентов ВП *N170* при предъявлении трех наборов впервые предъявляемых изображений лиц (впервые предъявляемые изображения в 1-й серии, предъявленные во 2-й серии, изображения 1-й серии, не предъявляемые во 2-й, и изображения, впервые предъявляемые во 2-й серии) достоверно не различались. Но любой из этих наборов изображений при оценке как параметрическим, так и непараметрическим критериями вызывал достоверное увеличение латентности *N170* по сравнению с латентностью данного компонента при повторном предъявлении одинакового набора изображений лиц.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Локализация *N170* впервые была исследована Т. Эллисоном с соавт. [5–7], где были использованы данные электрокортикограммы. В этих работах обнаружено по крайней мере два участка коры, связанных с этим компонентом ВП, один из которых находился в области фузиформной извилины, другой – в области верхней височной борозды. Большинство работ с использованием фМРТ или позитронно-эмиссионной томографии обнаруживает усиление метаболизма при распознавании лиц и

других зрительных образов в фузиформной извилине [25, 26]. При регистрации ЭЭГ обычно электрический источник *N170* выявляется только в верхней височной борозде (STS-регион) [14]. В фузиформной извилине тот же источник обнаруживается только при магнитоэнцефалографической регистрации [12]. Р. Итье с соавт. [13, 14] в ряде работ подробно исследовали *N170* при предъявлении изображений лиц и объектов других категорий. Для локализации дипольного источника эти исследователи применили программу “Laura” [11], которая использует алгоритм, аналогичный примененному в нашей работе [20].

Наш результат локализации для исследованных компонентов ВП – *P1*, *N170*, *VPP* сходен с данными этих авторов. Как и в исследовании Р. Итье, мы не нашли дипольных источников *N170* в области фузиформной извилины.

С другой стороны, Е. Мнацеконян с соавт. [18], применив для локализации программу “BESA” [9], предположила наличие трех источников для компонента *N170*: в фузиформной извилине, верхней височной извилине и в лобной доле. Положительный результат моделирования дипольных источников показал опережение развития волн потенциалов на поверхности фузиформной извилины по сравнению с верхней височной извилиной и лобной долей. Учитывая этот результат и данные других авторов, можно сделать вывод, что воз-

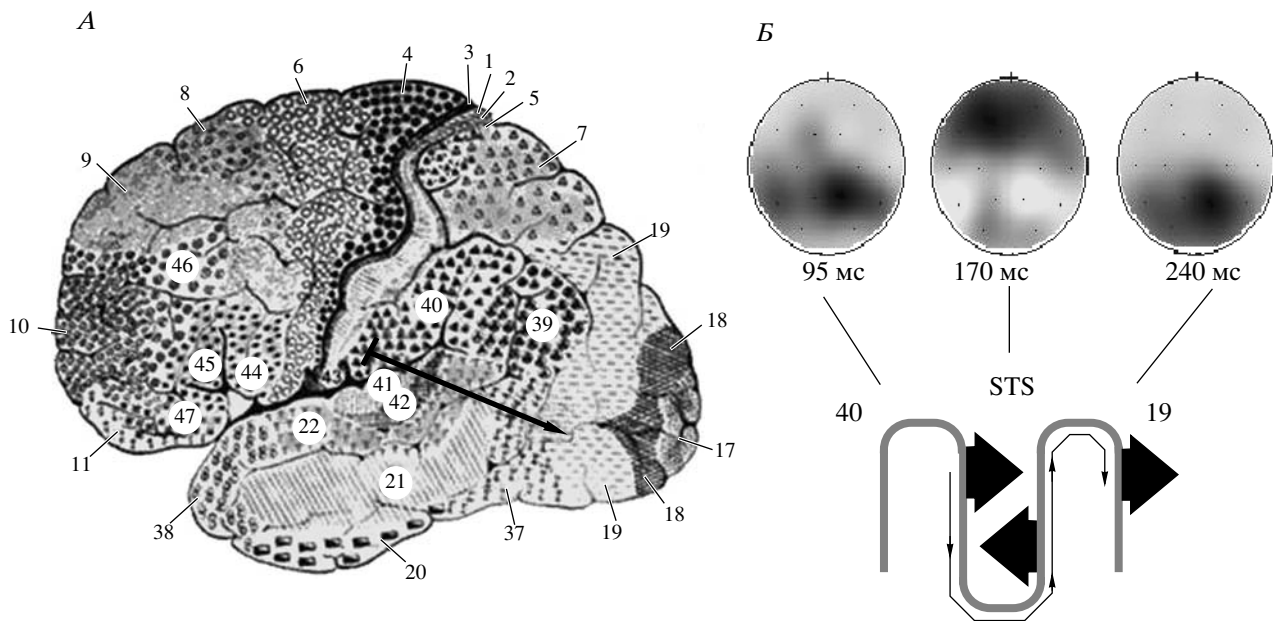


Рис. 6. Последовательные локализации источников с латентностью 95, 170 и 240 мс от 40-го до 19-го поля по Бродману (на рисунке обозначены цифрами) через область верхней височной извилины (STS-регион) обозначены стрелкой на поверхности мозга (А). Возможная динамика дипольного источника в глубине комплекса борозд, объясняющая динамику распределения потенциалов и изменение локализации максимальной плотности тока в коре для ВП на предъявление лиц (Б).

Fig. 6. Successive localizations of the sources with 95, 170 and 240 ms latencies from 40 th to 19 th Brodmann area (indicated by numbers in the figure) across the superior temporal fissure (STS-region) are marked by the arrow on the brain surface (A). Probable dipole source dynamics in the depth of fissure complex explaining the dynamics of potential distribution and the change of maximal current density localization in the cortex for EPs to face presentation (B).

никновение *N170* обусловлено электрической активностью нескольких функционально связанных участков коры, а алгоритмы локализации, основанные на принципе минимизации энергии дипольных источников, такие как “Laura” и “Loreta”, не позволяющие делать предварительных предположений о месте локализации, способны обнаружить только источник, который находится ближе к поверхности головы, так как он вносит основной вклад в электрическое поле, регистрируемое на скальпе.

Связь фузиформной коры с верхней височной извилиной предполагает, что возникновение задержки переработки информации в фузиформной извилине скажется на латентности волны *N170*, которая обусловлена источником в STS-регионе, что и было показано в наших экспериментах.

Показанный нами эффект удлинения латентного периода *N170* при распознавании изображений строений по сравнению с распознаванием лиц позволяет подтвердить предположение о наличии процесса, распространяю-

щегося от центральной ретинотопической проекции к периферии в экстрастриарной коре, что приводит к более быстрому (в среднем на 12 мс) распознаванию лиц по сравнению с опознаванием различных строений. Более быстрая реакция на биологически более значимый стимул понятна с эволюционной точки зрения. Оно же иллюстрирует принцип последовательной обработки информации в мозге. Разные категории стимулов распознаются в близко расположенных, но в разных участках коры. Принцип последовательной обработки проявляет себя в более сложных механизмах цельной реакции мозга на стимул в виде поочередного появления трех компонентов ВП, локализация которых укладывается в единую траекторию (рис 6,А). При этом возможна и иная интерпретация результатов локализации, что предполагает наличие процесса коллатеральной активации, который обеспечивает плавное перемещение дипольного источника в складках коры височной доли (рис. 6,Б).

По данным фМРТ [16] имеется не менее двух участков коры, отвечающих за распозна-

вание определенной категории стимулов в фузиформной области, которые располагаются симметрично или “зеркально” относительно линии центральной ретинопической проекции. В частности, подобные участки, связанные с распознаванием лиц, имеют форму, вытянутую перпендикулярно данной линии. Такое расположение областей коры, отвечающих за распознавание различных категорий стимулов, дополняет межполушарную симметрию, что, по-видимому, позволяет сохранить относительно нормальное функционирование головного мозга в случае дисфункции или полного отключения одного из полушарий. Наличие “зеркальных” областей заставляет думать о тесной функциональной взаимосвязи и интенсивном обмене данными между “зеркальными” и симметричными участками коры, участвующими в процессе распознавания стимула.

Ранее Н. Джорж с соавт. [10] показали наличие амплитудного прайминг-эффекта для *N170* при повторном предъявлении одинаковых изображений лиц, однако в этой работе не были проанализированы временные взаимоотношения, что было сделано в нашем исследовании, где проведена оценка не только амплитудных, но и временных характеристик ВП.

Если уменьшение латентности, связанное с распознаванием различных категорий стимулов, объясняется различным расположением распознающих областей относительно линии центральной ретинопической проекции, то задержки при первом предъявлении стимулов можно объяснить активацией удаленной от центральной ретинопической проекции части области, отвечающей за распознавание лиц. При повторном предъявлении активируются участки данной области, расположенные ближе к центральной ретинопической проекции. Данный эффект очень похож на активацию разных участков гиппокампа, показанную М. Зейне с соавт. [29] по данным фМРТ. В их работе при предъявлении изображений незнакомых лиц активировались передние отделы гиппокампа, тогда как усиление метаболизма в задних отделах наблюдалось при повторном их предъявлении. Таким образом, гиппокамп реагировал как на новые, так и на привычные стимулы. Из этого можно сделать вывод, что данная структура участвует не только в процессах, связанных с воспроизведением уже полученной информации, но и способна формировать сигналы рассогласования, идентифицируя незнакомый стимул.

До сих пор остается неясным вопрос об участии новой коры в процессах фиксации следов памяти. Прямым подтверждением наличия таких процессов явились работы Е. Фогеля и М. Машизавы [28], Дж. Тога с соавт. [27]. Эти авторы считают, что идентифицировали корковые структуры, обеспечивающие кратковременную и рабочую память.

Е. Никольс с соавт. [19] обнаружили фМРТ-активацию темпоральной коры при обеспечении работы как рабочей, так и долговременной памяти.

В нашей работе подтверждаются выводы указанных выше авторов об участии неокортекса в процессах не только идентификации, но и запоминания стимула, которое, по нашим данным, происходит в участках экстрастриарной коры, расположенных вблизи центральной ретинопической проекции. Полученные нами данные показывают, что информация о стимуле сохраняется в этих участках по крайней мере в течение нескольких минут, но, учитывая сообщения об облегченном распознавании лиц родственников [15], нельзя отрицать возможность неограниченного сохранения следов памяти в фузиформной и височной коре.

Предположение о совмещении нескольких функций экстрастриарными областями коры подтверждаются последними работами, где авторы пытаются объединить эффекты, связанные с позицией стимула, степенью его распознаваемости и возможностью осознания предъявляемых изображений лиц [8, 17, 21, 23, 30].

ВЫВОДЫ

1. Динамика позитивных максимумов при картировании и последовательная локализация компонентов ВП на предъявление изображений лиц (*P1* 40-е поле; *N170* STS-регион, 21-е поле; *VPP* 19-е поле) может быть описана как единый распространяющийся процесс.

2. Показаны амплитудные различия на предъявление изображений лиц и строений для следующих компонентов ВП: *P1* в лобных, центральных, передневисочных отведениях; *N170* в лобных, центральных, височных, теменных отведениях; *VPP* (позитивного вертекс-потенциала) во всех отведениях.

3. Выявлены более короткие латентные периоды для компонента *N170* при предъявлении изображений лиц, чем при предъявлении

изображений строений в центральных и центрально-теменных отведениях.

4. Показан прайминг-эффект при повторном предъявлении изображений лиц в виде достоверно значимых амплитудных различий для компонента ВП-N170 в отведениях Cz, CP3, CP4.

5. Обнаружено достоверно значимое уменьшение латентного периода компонента N170 в отведениях Cz, CP3 и CP4 при повторном предъявлении набора изображений лиц по сравнению с их первичным предъявлением и предъявлением новых изображений.

6. Предложена гипотеза, что снижение латентности компонента N170 при повторном предъявлении набора изображений лиц связано с достаточно долгим (в течение минут) удержанием информации в рабочей памяти при произвольном распознавании сложных зрительных стимулов, что может способствовать процессам фиксации следов памяти в коре верхней височной борозды и фузиформной извилины. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-06-00393-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Верхлютов В.М. Переливы ЭЭГ и движущиеся волны альфа-ритма коры головного мозга человека: Дис. канд. мед. наук. М.: ИВНД и НФ РАН. 1999. 98 с.
- Верхлютов В.М. Модель структуры дипольного источника альфа-ритма зрительной коры человека. Журн. высш. нерв. деят. 1996. 46 (6): 496–503.
- Верхлютов В.М., Барк Е.Д., Шевелев И.А., Каменкович В.М., Коньшев В.А., Михайлова Е.С., Полянский В.Б., Ярных В.Л., Анисимов Н.В. Динамическая локализация дипольного источника альфа-ритма в мозге человека. Журн. высш. нерв. деят. 1999. 49(1):3–11.
- Шевелев И.А., Верхлютов В.М., Барк Е.Д., Полянский В.Б., Ярных В.Л., Анисимов Н.В. Динамическая локализация вращающегося дипольного источника альфа-ритма мозга человека по данным ЭЭГ и МРТ. Мед. физика. 2001. 11:110–111.
- Allison T., Ginter H., McCarthy G., Nobre A.C., Puce A., Luby M., Spencer D.D. Face recognition in human extrastriate cortex. *J. Neurophysiol.* 1994. 71: 821–825.
- Allison T., Puce A., Spencer D.D., McCarthy G. Electrophysiological studies of human face perception. I. Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cereb. Cortex.* 1999. 9:415–430.
- Allison T., Puce A., McCarthy G. Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends Cogn. Sci.* 2000. 4:267–287.
- Anaki D., Zion-Golumbic E., Bentin S. Electrophysiological neural mechanisms for detection, configural analysis and recognition of faces. *Neuroimage.* 2007.
- Berg P., Scherg M. A fast method for forward computation of multiple-shell spherical head models. *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1994. 90:58–64.
- George N., Jemel B., Fiori N., Renault B. Face and shape repetition effects in humans: a spatio-temporal ERP study. *Neuroreport.* 1997. 8:1417–1423.
- Grave de Peralta R., Gonzalez S.L. Distributed source models: standard solutions and new developments. *Analysis of Neurophysiological Brain Functioning.* Ed. Uhl. C. Heidelberg: Springer. 1999: 176–201.
- Halgren E., Raij T., Marinkovic K., Jousmaki V., Hari R. Cognitive response profile of the human fusiform face area as determined by MEG. *Cereb. Cortex.* 2000. 10:69–81.
- Itire R.J., Taylor M.J. N170 or N1? Spatiotemporal differences between object and face processing using ERPs. *Cereb. Cortex.* 2004. 14(2):132–142.
- Itire R.J., Taylor M.J. Source analysis of the N170 to faces and objects. *Neuroreport.* 2004.15(8):1261–1265.
- Leveroni C.L., Seidenberg M., Mayer A.R., Mead L.A., Binder J.R., Rao S.M. Neural systems underlying the recognition of familiar and newly learned faces. *J. Neurosci.* 2000. 20(2):878–886.
- Levy I., Hasson U., Avidan G., Hendler T., Malach R. Centr-periphery organization object areas. *Nature Neurosci.* 2001. 4(5):533–539.
- Marzi T., Viggiano M.P. Interplay between familiarity and orientation in face processing: An ERP study. *Int. J. Psychophysiol.* 2007. 65(3):182–192.
- Mnatsakanian E.V., Tarkka I.M. Familiar-face recognition and comparison: source analysis of scalp-recorded event-related potentials. *Clin. Neurophysiol.* 2004. 115: 880–886.
- Nichols E.A., Kao Y.C., Verfaellie M., Gabrieli J.D.E. Working memory and long-term memory for faces: evidence from fMRI and global amnesia for involvement of the medial temporal lobes. *Hippocampus.* 2006. 16:604–616.
- Pascual-Marqui R.D., Michel C.M., Lehmann D. Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *Int. J. Psychophysiol.* 1994. 18:49–65.
- Pins D., Ffytche D. The neural correlates of conscious vision. *Cereb. Cortex.* 2003. 13(5):461–474.
- Pitts W., McCulloch W.S. How we know universals. The perception of auditory and visual forms. *Bull. Math. Biophys.* 1947. 9:127–147.
- Schweinberger S.R., Pickering E.C., Jentsch I., Burton A.M., Kaufmann J.M. Event-related brain potential evidence for a response of inferior temporal cortex to familiar face repetitions. *Cogn. Brain Res.* 2002. 14(3):398–409.

24. *Shevelev I.A., Kamenkovich V.M., Bark E.D., Sharaev G.A., Verkhliutov V.M., Mikhailova E.S.* Visual illusions and travelling alpha waves evoked by flicker with alpha frequency. *Int. J. Psychophysiol.* 2000. 39:9–20.
25. *Sergent J., Ohta S., MacDonald B.* Functional neuroanatomy of face and object processing. A positron emission tomography study. *Brain.* 1992. 115:15–36.
26. *Tetsuya I., Atsushi M., Kaoruko H., Tomohisa O., Norihiro S.* Hemodynamic and electrophysiological relationship involved in human face processing: evidence from a combined fMRI-ERP study. *Brain and Cogn.* 2006. 60(2): 176–186.
27. *Todd J.J., Fournie D., Marois R.* Visual short-term memory load suppresses temporo-parietal function activity and induces intentional blindness psychological. *Science.* 2005. 16 (12): 965–972.
28. *Vogel E.K., Machizawa M.G.* Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature.* 2004. 428:748–751.
29. *Zeineh M.M., Engel S.A., Thompson P.M., Bookheimer S.Y.* Dynamics of the hippocampus during encoding and retrieval of face-name pairs. *Science.* 2003. 299:577–580.
30. *Zion-Golombic E., Bentin S.* Dissociated neural mechanisms for face detection and configural encoding: evidence from *N170* and induced gamma-band oscillation effects. *Cereb Cortex.* 2007. 17(8): 1741–1749.