



Научная статья | Original paper

Сравнительный анализ методик изучения рабочей памяти в фМРТ- и МЭГ-исследованиях

Е.В. Печенкова¹ ✉, О.А. Королькова^{1,2}, Я.Р. Паникратова¹,
М.Е. Пчелинцева¹, В.Е. Сеницын¹

¹ Московский центр непрерывного математического образования, Москва, Российская Федерация

² Московский государственный психолого-педагогический университет, Москва, Российская Федерация

✉ evp@virtualcoglab.org

Резюме

Контекст и актуальность. На сегодняшний день изучение мозговых коррелятов рабочей памяти (РП) связано с рядом не только теоретических, но и методических трудностей. Во-первых, для оценки РП используются значительно отличающиеся друг от друга задачи. Во-вторых, каждый из методов нейровизуализации имеет свои особенности и ограничения. **Цель.** Целью настоящей работы стала систематизация задач, используемых для изучения мозговых коррелятов РП, а также анализ этих методик с точки зрения возможности и целесообразности их параллельного применения в фМРТ- и МЭГ-исследованиях с учетом специфических требований обоих методов. **Методы и материалы.** Путем поиска в базе PubMed были выявлены 1505 эмпирических исследований, опубликованных с 1995 по 2023 год, в которых мозговые корреляты РП изучались с применением методов фМРТ и/или МЭГ. В подавляющем большинстве из них (1398) использовался метод фМРТ; в 103 — МЭГ; в 4 статьях применялись оба метода. **Результаты.** Анализ показал, что наиболее часто используются такие задачи, как «N шагов назад» (N-back task) и отсроченное сопоставление с эталоном (delayed match-to-sample task), включая задачу Стернберга. В рассмотренных задачах могут использоваться как вербальные (например, буквы, цифры, слова и т. д.), так и невербальные стимулы; их предъявление может происходить в различных модальностях (зрительной, слуховой и даже тактильной или вибротактильной). **Выводы.** Описаны особенности данных задач и возможность их реализации в исследованиях с применением фМРТ и МЭГ.

Ключевые слова: рабочая память, задача «N шагов назад» (N-back), задача Стернберга, фМРТ, МЭГ

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда №23-78-00008, <https://rscf.ru/project/23-78-00008/> «Уточнение мозговых механизмов рабочей памяти во взрослом возрасте и в процессе старения за счет совместного использования данных фМРТ и МЭГ».

Для цитирования: Печенкова, Е.В., Королькова, О.А., Паникратова, Я.Р., Пчелинцева, М.Е., Сеницын, В.Е. (2025). Сравнительный анализ методик изучения рабочей памяти в фМРТ- и МЭГ-исследованиях. *Экспериментальная психология*, 18(1), 181—199. <https://doi.org/10.17759/exppsy.2025180112>



Comparative analysis of working memory tasks in fMRI and MEG studies

E.V. Pechenkova¹ ✉, O.A. Korolkova^{1,2}, Ya.R. Panikratova¹,
M.E. Pchelintseva¹, V.E. Sinitsyn¹

¹ Moscow Center for Continuous Mathematical Education, Moscow, Russian Federation

² Moscow State University of Psychology and Education, Moscow, Russian Federation

✉ evp@virtualcoglab.org

Abstract

Context and relevance. To date, the study of brain correlates of working memory (WM) is associated with a number of theoretical as well as methodological difficulties. Firstly, substantially variable tasks are used to assess WM. Secondly, each neuroimaging method has its own characteristics and limitations. **Objective.** The aim of this paper was to systematize the tasks used to study the brain correlates of WM, as well as to analyze these paradigms in terms of the possibility and feasibility of their parallel use in fMRI and MEG studies, taking into account the specific requirements of both methods. **Methods and materials.** A literature search in the PubMed database identified 1,505 empirical studies published from 1995 to 2023 in which brain correlates of WM were studied using fMRI and/or MEG. The vast majority of them (1,398) used fMRI; 103 used MEG; 4 studies used both methods. **Results.** The analysis showed that the most frequently used tasks are the n-back task and the delayed match-to-sample task, including the Sternberg task. The considered tasks can use both verbal (e.g., letters, numbers, words, etc.) and non-verbal stimuli; they can be presented in different modalities (visual, auditory, and even tactile or vibrotactile). **Conclusions.** The features of these tasks and the possibility of their implementation in studies using fMRI and MEG are described.

Keywords: working memory, n-back task, Sternberg task, fMRI, MEG

Funding. The reported study was funded by Russian Science Foundation, project number 23-78-00008, <https://rscf.ru/project/23-78-00008/> «Refined understanding of neural underpinnings of working memory in adult and ageing population through the combined use of fMRI and MEG data».

For citation: Pechenkova, E.V., Korolkova, O.A., Panikratova, Ya.R., Pchelintseva, M.E., Sinitsyn, V.E. (2025). Comparative analysis of working memory tasks in fMRI and MEG studies. *Experimental Psychology (Russia)*, 18(1), 181–199. (In Russ.). <https://doi.org/10.17759/exppsy.2025180112>

Введение

Рабочая память (РП) — это система кратковременного хранения и обработки ограниченного объема информации, необходимой для текущей умственной активности (Logie et al., 2020). РП является универсальным психическим процессом, участвующим в любой целенаправленной активности человека, и позволяет предсказать его когнитивные возможности, в том числе обучаемость в детском возрасте и темпы когнитивного снижения в пожилом (Germano, Kinsella, 2005; Jiang et al., 2021; Luck, Vogel, 2013; Swanson, Alloway, 2012). С 1970-х годов по сей день она является одним из наиболее популярных предметов изучения не только в когнитивной психологии, но и в когнитивной нейронауке.

Целью данного обзора является анализ и систематизация методик, используемых для изучения мозговых механизмов РП такими методами функциональной нейровизуализации, как магнитоэнцефалография (МЭГ) и функциональная магнитно-резонансная томография



(фМРТ). Поскольку используемые методы загрузки РП и измерения ее характеристик опираются на те или иные теоретические представления об РП и ее мозговых механизмах, во введении мы кратко остановимся на актуальных моделях РП, представлениях о процессах и этапах обработки информации в РП, основных классах применяемых задач и ограничениях, которые накладывают на возможности психологического эксперимента методы функциональной нейровизуализации. Затем в основной части обзора мы рассмотрим конкретные методы, используемые для эмпирического изучения мозговой активности, связанной с РП.

Модели РП

На сегодняшний день в когнитивной психологии существует ряд концепций и моделей РП, в которых акцент делается либо на строении РП (структурный аспект), либо на особенностях различных стадий переработки информации и обеспечении сознательного доступа к ней (процессуальный аспект).

Наиболее распространенная на сегодняшний день модель А. Бэддели (Baddeley et al., 2020) описывает РП как многокомпонентную структуру, отличную от долговременной памяти и включающую: 1) динамическое ментальное рабочее пространство с ограниченным объемом, разделенным для слухо-речевого и зрительно-пространственного доменов; 2) эпизодический буфер, объединяющий репрезентации из вспомогательных систем и долговременной памяти в единое представление и обеспечивающий их временное хранение; 3) центральный исполнитель, осуществляющий контроль и распределение ресурсов.

Развитием этой модели является модель временного распределения ресурсов (time-based resource sharing) (Barrouillet, Camos, 2020), согласно которой собственно к РП (ментальному пространству) относится эпизодический буфер, а все остальные хранилища (сенсорные и долговременные) выполняют вспомогательную роль. В эпизодическом буфере осуществляется динамическое распределение ресурсов системы переработки информации между обработкой (созданием и преобразованием) и хранением репрезентаций. Иными словами, внимание очень быстро переключается по кругу между выполняемыми умственными действиями и единицами удерживаемого материала, и для успешного удержания репрезентаций в буфере необходимо, чтобы внимание успевало возвращаться к ним раньше, чем они успеют угаснуть.

Другая влиятельная концепция, лежащая в основе модели вложенных процессов (embedded processes), отвергает теорию двойственности памяти и рассматривает РП как активированную в текущий момент область долговременной памяти. Ключевой характеристикой, определяющей объем и функционирование РП, является контроль со стороны внимания; так, объем РП определяется объемом фокуса внимания (Cowan et al., 2020). Эти представления уточняет концентрическая модель РП (Oberauer, 2020), согласно которой связанные в семантическую сеть единицы информации, попадая в область прямого доступа, могут образовывать новые паттерны ассоциативных связей. В фокусе внимания при этом может находиться только один элемент.

Примечательно, что перечисленные модели строились в основном с опорой на поведенческие данные, полученные при обследовании здоровых людей и пациентов с локальными поражениями мозга, но не на данные нейровизуализации и электрофизиологии. При поиске мозговой основы структур и процессов, которые предполагаются в мультикомпонентной модели и модели вложенных процессов, возникают существенные сложности. Это



касается в первую очередь попыток локализации структурных ресурсов — модально-специфических и эпизодического буфера (Chai et al., 2018). В то же время в корреляционных нейровизуализационных исследованиях часто реализуется упрощенный подход, где в качестве основного мозгового субстрата РП (как буферов, так и процессов контроля) рассматривается фронто-париетальная сеть, включающая в первую очередь дорсолатеральную префронтальную кору и нижнетеменную кору (например: Assem et al., 2020).

Существуют также теоретические подходы, отталкивающиеся в первую очередь от данных нейронауки; примечательно, что они не всегда поддерживают тезис о существовании РП как единой и самостоятельной структуры или процесса. Такие концепции представляют РП как набор модально-специфических функций, которые подбираются в зависимости от решаемой задачи и взаимодействуют друг с другом, производя впечатление единой системы. Данные представления опираются на диссоциацию мозговых механизмов РП, которая наблюдается как в нейропсихологических исследованиях, так и в исследованиях распределенных сетей мозга (Logie et al., 2020). В частности, подход А. Мияке и П. Шах (Miyake, Shah, 1999) предполагает, что РП не может быть единым компонентом когнитивной архитектуры и представляет собой множество процессов, так или иначе связанных с регуляторными функциями (executive functions).

Помимо этого, предложен ряд распределенных моделей, которые представляют РП как эмерджентное свойство других систем, обеспечивающих обработку сенсорных сигналов, формирование репрезентаций на их основе, управление вниманием, репрезентацию и контроль действий (Postle, 2020). Нейронные корреляты РП в распределенных моделях описываются в терминах динамических полей — наборов активных нейронных сетей, каждая из которых выполняет определенную функцию. РП моделируется как взаимодействия между устойчивым самовозбуждением и латеральным торможением в данных сетях. В частности, зрительная РП представляется свойством сенсомоторных систем, при этом предполагается отсутствие центрального управления со стороны внимания. Управление и контроль осуществляются благодаря взаимодействию между различными динамическими полями (Wijeakumar, Spencer, 2020).

Процессы и этапы обработки информации в РП

Несмотря на различия в подходах, большинство исследователей выделяют следующие этапы переработки информации в РП: запечатление (кодирование); хранение (удержание); обработка (преобразование); извлечение и забывание материала. Специально могут рассматриваться такие процессы, как обновление и оттормаживание содержания РП. В то же время представления о том, что происходит на конкретных этапах, различаются в зависимости от теоретического подхода.

Кодирование. Согласно многокомпонентной модели РП, кодирование осуществляется с помощью модально-специфических подсистем (Baddeley et al., 2020). Модель временного распределения ресурсов предполагает, что доступные сознанию репрезентации появляются только на уровне эпизодического буфера и являются составными и мультимодальными (Barrouillet, Camos, 2020). В модели вложенных процессов запечатление связано с активацией имеющихся в долговременной памяти репрезентаций и формированием новых в ходе выполнения задания (Cowan et al., 2020). В теории К. Оберауэра кодирование информации в РП рассматривается как создание новых временных связей между существующими в



долговременной памяти репрезентациями и текущим контекстом (формирование эпизода); контекст может быть в дальнейшем использован в качестве подсказки при извлечении материала (Oberauer, 2020).

Удержание. Значительная часть теорий сходятся на том, что удержание в РП вербальной и невербальной информации осуществляется по-разному: вербальной — преимущественно за счет скрытой (беззвучной) артикуляции в реальном времени, а невербальной — за счет удержания репрезентации в фокусе внимания (Baddeley et al., 2020; Cowan et al., 2020). Модель временного распределения ресурсов предполагает, что вербальные репрезентации также могут удерживаться за счет сосредоточения на них внимания, которое последовательно переключается между всеми единицами хранимого материала и выполняемыми умственными операциями (Barrouillet, Camos, 2020). Концентрическая модель РП вообще не предполагает специального процесса удержания репрезентаций (Oberauer, 2020).

Забывание. В модели А. Бэддели забывание («потеря») информации связано преимущественно с угасанием следа памяти (Baddeley et al., 2020). Согласно модели временного распределения ресурсов, репрезентации также угасают и подвергаются воздействию интерференции, пока внимание вновь не переключится на них. В модели Н. Кована забывание связано с недостаточно эффективным кодированием информации (Cowan et al., 2020). Концепция К. Оберауэра предполагает, что контекстные связи, создающие временные репрезентации, не угасают сами по себе, а, напротив, необходим особый механизм для оперативного удаления неактуальной информации и актуализации содержаний РП в соответствии с текущими целями, т. е. имеет место не забывание из РП, а *обновление* РП (Oberauer, 2020). На процессе обновления содержания РП делается акцент и в подходах, рассматривающих РП главным образом в контексте регуляторных функций (Friedman, Miyake, 2017).

Экспериментальные задачи для изучения и диагностики РП

В поведенческих экспериментальных моделях и психодиагностике РП используется несколько основных классов задач.

Во-первых, это методики, которые создают ситуацию кратковременного удержания информации без ее преобразования. Большинство этих задач были разработаны еще до формулировки понятия РП и не предназначались для проверки современных теоретических представлений. К ним относятся в том числе простые задачи для измерения объема памяти (simple span tasks), задачи обнаружения изменений (change detection) и задачи отсроченного сопоставления с эталоном (delayed match-to-sample, DMS).

Во-вторых, это двойные задачи (dual tasks), в том числе такая их разновидность, как «комплексные», или сложные (Величковский, 2014) задачи на объем памяти (complex span tasks), предполагающие преобразование запечатленного материала или активную обработку одного материала во время удержания другого. Двойные задачи, вызывающие модально-специфическую или неспецифическую интерференцию, являлись основным методом, использовавшимся для проверки и уточнения многокомпонентной модели А. Бэддели (например, игра в шахматы при артикуляторном подавлении, предположительно, будет осуществляться преимущественно за счет зрительно-пространственного «блокнота» и центрального исполнителя). Процессы, происходящие в РП при выполнении сложных задач на объем памяти, наиболее полно рассматриваются в модели временного распределения ресурсов. Данные, полученные с использованием простых и сложных задач на объем



памяти, также используются для вычислительного моделирования РП в рамках подхода К. Оберауэра.

В-третьих, можно выделить задачи, оценивающие преимущественно возможности обновления материала в РП, среди которых наиболее популярной является методика «N шагов назад» (N-back tasks). Примечательно, что, хотя в концентрической модели РП процессу обновления содержания уделяется особое место, в экспериментах, направленных на ее проверку, вместо задачи «N шагов назад» используются другие специально разработанные задачи, такие как обновление букв (Ecker et al., 2014) или отслеживание отношений (relation monitoring task) (Chuderski, 2014).

МЭГ и фМРТ как методы изучения мозговых коррелятов РП в нейрокогнитивных исследованиях

Приведенный выше краткий анализ основных моделей РП показывает, что на сегодняшний день создание целостной концепции РП и единой картины ее мозговой организации связано с рядом как теоретических, так и методических трудностей. Среди теоретических трудностей можно отметить отсутствие связей между моделями РП, построенными на основе преимущественно поведенческих или преимущественно нейрофизиологических данных, и отсутствие единого мнения по поводу состава и характера стадий и процессов обработки информации в РП и даже по вопросу о соотношении РП и долговременной памяти. Одна из основных методических трудностей заключается в многообразии экспериментальных и диагностических методик, применяемых для оценки компонентов РП. Вторая трудность связана с особенностями и ограничениями методов, применяемых для изучения мозговых основ РП.

Для наиболее полного изучения мозговых коррелятов РП на сегодняшний день требуется получать данные с высоким разрешением как в пространстве, так и во времени. С этой точки зрения наиболее перспективными методами являются фМРТ и МЭГ. Функциональная МРТ обеспечивает относительно высокое пространственное разрешение при низком разрешении во времени. Она позволяет с большой точностью выявить локализацию областей мозга, вовлеченных в процессы РП, и описать функциональные связи между ними; но из-за медленного протекания гемодинамических процессов по сравнению с нейронной активностью этот метод не дает возможности достоверно разделить активацию, относящуюся к различным процессам РП (запечатлению, удержанию и т. д.). МЭГ, напротив, позволяет регистрировать активность мозга с высокой временной точностью (и, следовательно, получать маркеры нейрофизиологических процессов, характерных для удержания информации в РП и некоторых операций ее обработки — например, в виде показателей фазово-амплитудного сопряжения ритмов мозга в гамма- и тета-диапазонах), однако локализация источников данной активности значительно менее точна, чем в фМРТ. Совмещение данных фМРТ и МЭГ позволило бы разрешить это методическое противоречие и получить существенным образом уточненные описания функциональных систем мозга, обеспечивающих различные этапы обработки информации в РП.

Чтобы иметь возможность соотнесения результатов фМРТ и МЭГ, требуется подбор задач для оценки РП с учетом специфических ограничений одновременно обоих методов. Большинство таких ограничений накладывает фМРТ. Они связаны, во-первых, с особенностями звуковой среды: громкие звуки, сопровождающие работу томографа, затрудняют восприятие слуховых стимулов и получение устных ответов испытуемого. Во-вторых, в



фМРТ-исследованиях вследствие нестабильности гемодинамического ответа во времени должен соблюдаться определенный временной режим: для различения ответа на последовательные события (стимулы или блоки) разница между началом их предъявления должна составлять не менее 2–4 с.

Общие требования к задачам, предъявляемые со стороны как фМРТ, так и МЭГ, связаны с необходимостью неподвижности головы испытуемого и ограниченным полем зрения. Ответ на задания дается преимущественно с помощью пульта с кнопками, чтобы минимизировать движение. Во время фМРТ-сканирования испытуемый лежит на спине, и зрительные стимулы могут быть предъявлены только через специальную систему зеркал, размещенную на головной катушке. В МЭГ-исследованиях в большинстве случаев испытуемый сидит в кресле, и его голова также зафиксирована, а изображения предъявляются на специальном экране. Поэтому в обоих случаях зрительные стимулы должны быть достаточно крупными, четкими и контрастными. Также в исследованиях с применением обоих методов требуются многократные повторения одного и того же относительно короткого задания с использованием различных стимулов; достаточные возможности для градуированного варьирования сложности задачи и контроля точности ее выполнения; наличие адекватного контрольного условия, сопоставимого с основным по сложности и другим характеристикам.

Поскольку существует огромное количество нейрокогнитивных исследований РП, использующих два указанных метода, мы провели систематизацию литературы с целью охарактеризовать методики, которые используются для изучения мозговых коррелятов РП в фМРТ- и МЭГ-исследованиях, а также проанализировать предлагаемые испытуемым задачи с точки зрения возможности и целесообразности их параллельного применения в фМРТ- и МЭГ-исследованиях.

Материалы и методы

Поиск публикаций, содержащих описание методик изучения РП, выполнялся в базе PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>) 05.07.2023. Повторный поиск был проведен 03.11.2023 с целью выявления подходящих под критерии поиска статей, опубликованных после этой даты. Нашей целью был отбор эмпирических исследований мозговой активности при выполнении задач на РП с использованием фМРТ и/или МЭГ. На первом этапе был выполнен поиск работ, названия и аннотации которых содержали ключевые слова «working memory» и «fMRI» или «MEG» (в аббревиатурах или их расшифровках), а также «task» или «test». Исключались обзоры, систематические обзоры и метаанализы, а также работы, в которых исследовались дети/подростки или животные, работы не на английском языке. Формулировка поискового запроса была следующей: (((("working memory"[Title/Abstract] AND ("fMRI"[Title/Abstract] OR "functional magnetic resonance imaging"[Title/Abstract] OR "MEG"[Title/Abstract] OR "magnetoencephalography"[Title/Abstract]) AND ("task"[Title/Abstract] OR "test"[Title/Abstract])) NOT "review"[Publication Type]) NOT "systematic review"[Publication Type]) NOT "meta analysis"[Publication Type]) AND ((humans[Filter]) AND (english[Filter]) AND (alladult[Filter] OR adult[Filter] OR middleagedaged[Filter] OR middleaged[Filter] OR aged[Filter] OR 80andover[Filter] OR youngadult[Filter]))).

Аннотации 2050 найденных по данному запросу статей были прочитаны четырьмя авторами статьи (ЕП, ОК, ЯП, МП). Исключались работы, не соответствующие вышеуказанным критериям (например, регистрация активности мозга проводилась только в состоянии



покоя; задания, по мнению авторов рассматриваемых работ, были направлены на изучение не РП, а других психических процессов; не использовались методы фМРТ или МЭГ; исследование не было эмпирическим; исследовались животные или дети/подростки), а также работы, в которых использовались только эмоционально окрашенные стимулы или проводился повторный анализ ранее собранных данных; отозванные работы. Количество исключенных работ составило 545. Анализ задач проводился на основе доступных полных текстов статей.

Результаты

Указанным выше критериям соответствовали 1505 статей, опубликованных с 1995 по 2023 годы. В подавляющем большинстве работ (1398) использовался метод фМРТ; в 103 — МЭГ; в 4 работах применялись оба метода.

Чаще всего (661 статья) в исследованиях РП с применением фМРТ и/или МЭГ используется задача «N шагов назад»: участнику исследования последовательно предъявляется набор стимулов (например, букв, звуков или изображений), каждый из которых необходимо сопоставлять со стимулом, предъявленным N шагов назад (например, в условии 1-back — с предыдущим, в условии 2-back — с позапрошлым), и максимально быстро отвечать, совпадают ли они (Almodóvar-Payá et al., 2022; Ducharme-Laliberté et al., 2022; Heinzl et al., 2021). Количество «шагов» определяет загрузку РП, условия с различной загрузкой сопоставляются по точности и времени ответов. Среди модификаций встречаются двойные задачи «N шагов назад», где сопоставление со стимулом, предъявленным N шагов назад, нужно производить параллельно в двух модальностях — например, для синхронно предъявляемых рядов зрительно-пространственных и слухоречевых стимулов (Clark et al., 2017; Li et al., 2019). В комбинированных с тестом Струпа задачах «N шагов назад» (Hammar et al., 2016) в фоновом задании необходимо либо читать слова (названия цветов, окрашенные в разные цвета), либо называть цвет этих слов (классический тест Струпа), а в основном задании — сопоставлять результат выполнения фоновой задачи для текущего стимула с результатом для стимула N шагов назад.

Достаточно часто (302 статьи) применяются задачи, предполагающие отсроченное сопоставление с эталоном (DMS). Наиболее простая версия DMS включает предъявление целевого стимула, который необходимо запомнить, «пустую» паузу (длительность которой может быть разной) и, наконец, предъявление тестового стимула и ответ о его соответствии целевому (Jia et al., 2021; Serrano et al., 2020). В другом варианте процедуры стимул, эквивалентный целевому, выбирается из нескольких альтернатив. В более сложных версиях требуется вынести суждение о совпадении стимулов по определенным характеристикам, а не на основании полной эквивалентности; для запоминания может быть предъявлен не один целевой стимул, а несколько (Brown et al., 2018), в том числе в разных модальностях (Daume et al., 2017); также могут применяться ретроспективные подсказки (retro-cues), указывающие на номер или категорию стимула, который необходимо удержать в памяти (Le et al., 2017; Pennock et al., 2021; Schmidt et al., 2017). Применение ретроспективных подсказок позволяет разделить перцептивные и мнестические процессы. Похожие на DMS, но более сложные задания могут предполагать не просто узнавание запечатленного материала, а его самостоятельное отсроченное воспроизведение (delayed recall). Они применяются реже в связи с меньшими возможностями экспериментального контроля. Например, участников исследования просят после задержки повторить вслух предъявленный слог (Markiewicz,



Bohland, 2016), либо им поочередно показывают несколько наборов линейно движущихся точек разного цвета, а затем требуется самостоятельно указать направление движения точек нужного цвета (Lugtmeijer et al., 2023).

Популярной разновидностью DMS является задача С. Стернберга с ее различными модификациями (также встречается название “Item recognition task”). Классический вариант задачи (Sternberg, 1966) предполагает последовательное предъявление набора цифр (этап запоминания), «пустую» паузу в несколько секунд (этап удержания материала в РП), а затем предъявление тестового стимула, относительно которого необходимо как можно быстрее дать ответ о том, встречался ли этот элемент в предъявленном наборе (этап поиска, или сканирования РП). Изменение количества запоминаемых элементов позволяет варьировать степень загрузки РП и, следовательно, сложность задачи; оцениваются точность и время ответа. Многочисленные модификации включают вариации материала: буквы (Steffener et al., 2022); слова (Tang et al., 2021); невербальный материал — например, узоры (Sobczak-Edmans et al., 2016); одновременное, а не последовательное предъявление набора запоминаемых элементов (Gaston et al., 2020; Hoffman et al., 2021; Lee et al., 2022; Steffener et al., 2022); включение в запоминаемый набор дистракторов, которые нужно игнорировать (Lee et al., 2022); усложнение задачи через использование тестовых стимулов, которые встречались не в текущей, а в предыдущих пробах (Tang et al., 2021); использование двух тестовых стимулов, в отношении которых необходимо ответить, в каком порядке они были представлены в наборе (Wianda, Ross, 2019); использование предварительных подсказок — например, указывающих на половину зрительного поля, стимулы в которой нужно запоминать (Kustermann et al., 2018); запоминание, помимо самого элемента, также его положения в пространстве (Meier et al., 2014); зашумление стимулов в наборе (Peterburs et al., 2021). Также в задачу Стернберга, помимо классического условия, предполагающего удержание материала, может быть добавлено условие его преобразования: требуется пройти на две буквы вперед по алфавиту от предъявленной (или от каждой из двух предъявленных) и после паузы сопоставить полученный результат с одним или двумя тестовыми стимулами (Marvel, Desmond, 2012). Поскольку активное повторение материала на этапе его удержания может привести к «искусственному» улучшению выполнения задачи, предпринимаются попытки контроля этой побочной переменной; например, при использовании в качестве стимулов букв можно варьировать фонологическую близость соответствующих звуков (Peterburs et al., 2019).

Все остальные задачи, кроме DMS и «N шагов назад», встречаются существенно реже. Из группы задач, создающих ситуацию только кратковременного хранения материала без обработки, иногда используются задания на обнаружение изменений (change detection task), в которых требуется ответить, изменилось ли что-то в одномоментно предъявленном наборе изображений (например, предметов, точек, геометрических фигур или по-разному ориентированных линий) после «пустого» интервала (Mruczek et al., 2019; Ståblein et al., 2019) или изменились ли один (Hahn et al., 2018) или несколько целевых элементов (Brissenden et al., 2018) в наборе. В данных задачах могут предварительно показываться подсказки — например, стрелки, указывающие на часть зрительного поля, стимулы из которой необходимо будет запоминать (Brissenden et al., 2018; Noguchi, Kakigi, 2020; Yang et al., 2017).

Из группы задач, требующих обновления материала в РП, также используются задачи непрерывного выполнения (Continuous Performance Task, CPT) и скоростного серий-



ного сложения цифр (Paced Auditory Serial Addition Task, PASAT). Задача непрерывного выполнения предполагает необходимость ответа (или, наоборот, его сдерживание) только при появлении редких целевых стимулов в ряду других. При этом отвечать на целевой стимул (например, буква А) необходимо только в том случае, если ему предшествует определенный стимул-подсказка (например, Q) и при этом подсказка и цель разделены какими-либо другими одним (например, Q-D-A) или несколькими стимулами-филлерами (например, тремя — Q-D-G-B-A; испытуемый заранее знает их количество) (Ahveninen et al., 2017; Huang et al., 2013). В задаче скоростного серийного сложения цифр (Paced Auditory Serial Addition Task, PASAT) необходимо складывать в уме две последние цифры (текущую и предыдущую) из поочередно предъявляемого на слух ряда (например, если были предъявлены цифры 3, 6, 2, правильным ответом будет 9, затем — 8) (Koric et al., 2012; Miró-Padilla et al., 2020; Tüdös et al., 2014). Аналогичная задача с предъявлением стимулов в зрительной модальности обозначается аббревиатурой PVSAT (Paced Visual Serial Addition Task).

Также достаточно редко используются двойные задачи, нацеленные на создание различного рода интерференции, и такая их разновидность, как «комплексные» задачи на объем РП, сочетающие компоненты удержания и обработки материала. Например, используется модификация задачи, измеряющей объем рабочей памяти при чтении (Reading Span; (Daneman, Carpenter, 1980; Osaka et al., 2021)), в которой последовательно предъявляются предложения, в каждом из которых необходимо запомнить последнее слово, а также определить, являются ли эти предложения логически корректными (побочная задача, гарантирующая, что испытуемый прочитает предложение целиком) (Witt et al., 2018). В модификации задачи требуется удерживать в памяти ряд поочередно предъявляемых стимулов (цифры и буквы) при одновременном решении описанной выше побочной задачи с предложениями (Bomyea et al., 2018, 2019). Аналогичные задания в условиях нейрофизиологического исследования могут предъявляться на слух (Listening Span Test; (Osaka et al., 2003)).

Среди задач, также задействующих процессы хранения и переработки, выделяются задачи на упорядочивание (ordering tasks), где при воспроизведении от испытуемого требуется изменить исходно предъявленный порядок элементов: воспроизведение изображений (Mukherjee et al., 2021) или слов (Othman et al., 2020) в обратном порядке, букв в алфавитном порядке (Crowell et al., 2020), цифр в порядке возрастания (Ye et al., 2020) и т.п.

Методы изучения невербальной (зрительно-пространственной) РП

В большинстве рассмотренных выше задач предъявление стимулов может происходить в различных модальностях (зрительной, слуховой и даже тактильной или вибротактильной), а стимулы могут быть как вербальными (буквы, цифры, слова и т. д.), так и невербальными (например, узоры). Однако невербальная РП может быть как объектной, так и пространственной. Поэтому часто задачи, оценивающие зрительно-пространственную РП и основанные на описанных выше универсальных процедурах (например, «N шагов назад», DMS или задача на обнаружение изменений) характеризуются своими особенностями: они отличаются от задач на вербальную РП и объектную невербальную РП не стимулами, а необходимостью запоминать их место в пространстве. Так, задачи по типу DMS могут предполагать запоминание различных изображений в определенных местах, а при появлении тестового стимула — ответ о том, встречался ли данный стимул в данной локации (Goddard et al., 2022); в том числе могут использоваться специальные



дистракторы (Harrington et al., 2020). В задачах «N шагов назад» могут последовательно предъявляться точки в разных местах в пространстве, и для каждого нового стимула испытуемый определяет, соответствует ли его положение положению точки, предъявленной N шагов назад (Winston et al., 2013).

Также имеются задачи, которые оценивают запоминание пространственной последовательности напрямую: в тесте Корси (Corsi Block-Tapping Test) необходимо после интервала воспроизвести предъявленную последовательность зажигающихся ячеек (Bauer et al., 2015), в других похожих задачах на этапе ответа необходимо отчитаться о соответствии конкретного порядкового номера стимула и определенной ячейки (van't Westeinde et al., 2020; Zhao et al., 2020) или же при появлении подсказки (например, цифра 2) — указать место соответствующего стимула (Soloveva et al., 2020). В тесте пространственного сложения (Spatial Addition Task) испытуемому поочередно показываются две матрицы, в каждой из которых закрашены различные ячейки, а затем тестовая матрица; необходимо ответить, соответствует ли она результату объединения двух предыдущих матриц (Archer et al., 2018).

Комбинированное использование фМРТ и МЭГ для изучения РП

Особый интерес для нашего обзора представляют четыре исследования, в которых мозговые корреляты РП изучались в условиях комбинированного использования фМРТ и МЭГ. Три из этих работ — поисковые, без каких-либо теоретических гипотез относительно процессов РП: их целью являлись анализ связей генетических показателей с активацией мозга при выполнении задач на РП (Filbey et al., 2006; Gregory et al., 2019) и изучение мозговых коррелятов внутреннего проговаривания слогов (Fujimaki et al., 2004). Целью одного из исследований была проверка альтернативных гипотез о том, происходит ли фильтрация не релевантной в данный момент информации на ранних или поздних этапах обработки, с участием регуляторных процессов или без них (Ahveninen et al., 2017).

В каждой из этих работ одна и та же задача применялась и для фМРТ, и для МЭГ. Грегори и коллеги (Gregory et al., 2019) использовали задачу «N шагов назад», в которой стимулами были поочередно показываемые на экране цифры от 1 до 4, причем каждая из цифр всегда появлялась в одной и той же локации внутри ромба. Для регистрации ответов испытуемого использовался пульт с четырьмя кнопками, конфигурация которых соответствовала расположению цифр на экране. Авторы сравнивали условия «2 шага назад» и «0 шагов назад» (в последнем случае необходимо было нажать кнопку, соответствующую предъявленной в данный момент цифре). В другой работе (Ahveninen et al., 2017) использовалась задача непрерывного выполнения (СРТ), в которой на слух последовательно предъявлялись названия букв. В условии с низкой загрузкой РП на целевой стимул необходимо было реагировать, только если он был отделен от стимула-подсказки одним филлером, в условии с высокой загрузкой РП — тремя филлерами. В двух других исследованиях использовались задачи типа DMS. В одном из них испытуемым поочередно показывали три изображения предметов в различных ячейках матрицы; необходимо было запомнить все предметы и их расположение, затем следовала пауза и тестовый стимул (Filbey et al., 2006). В другом (Fujimaki et al., 2004) испытуемым зрительно предъявляли 3 или 6 символов, обозначающих слоги на японском языке (катакана), далее просили повторять их про себя, после чего ответить, встречался ли вновь предъявленный символ в исходной последовательности.



Обсуждение результатов

Анализ литературы показал, что в фМРТ- и МЭГ-исследованиях для изучения мозговых коррелятов РП чаще всего применяются задачи «N шагов назад» и отсроченного сопоставления с эталоном (DMS), включая задачу Стернберга. Эти же задачи были выбраны авторами трех из четырех исследований, в которых использовались и фМРТ, и МЭГ. Большая популярность данных задач может быть обусловлена не теоретическими, а прагматическими предпосылками — относительной простотой их реализации в фМРТ- и МЭГ-исследованиях. Эти задачи допускают предъявление стимулов как на слух, так и в зрительной модальности (на экране), что является более предпочтительным для фМРТ-исследований в связи с особенностями звуковой среды при работе томографа. Единичная проба внутри каждой задачи является короткой, не предполагая нескольких этапов решения (например, по сравнению с решением арифметических задач), что делает доступным многократное повторение таких проб для достижения необходимой статистической мощности. Поскольку ответы могут даваться с помощью двух кнопок, оценка точности и времени выполнения может происходить автоматически, а движение головы минимизировано. Дизайн этих задач позволяет градуированно варьировать их сложность — через изменение количества шагов в задаче «N шагов назад» или элементов, которые требуется запомнить в задачах DMS, — и избавляет исследователей от необходимости создания специального контрольного условия, в качестве которого может выступать более простой вариант задач.

Всем указанным критериям соответствует также задача обнаружения изменений (Change Detection Task, CDT) и задача непрерывного выполнения (Continuous Performance Task, CPT). В то же время двойные и комплексные задачи, хотя и обладают большей конструктивной и экологической валидностью, практически не используются из-за сложностей их реализации.

Главное концептуальное различие задач отсроченного сопоставления с эталоном и задач «N шагов назад» заключается в оценке разных аспектов РП и в разных возможностях разграничения этапов обработки информации в РП. Задачи первого типа (включая задачу Стернберга без специфических модификаций) требуют только кратковременного удержания информации в РП. В свою очередь, сравнение показателей выполнения задачи «N шагов назад» в условиях различной загрузки РП позволяет сделать выводы о функции обновления (updating) содержания РП, которое требует не только удержания материала в РП, но и его активного преобразования, подразумевая нагрузку на регуляторные функции. Однако внутри процесса выполнения задач этого типа не представляется возможным разграничить этапы запечатления, удержания, преобразования и извлечения материала в РП, в отличие от задач отсроченного сопоставления с эталоном. Также возникает проблема разграничения процессов, связанных с удержанием информации в РП и подготовкой моторного ответа (Pavlov, Kotchoubey, 2022).

Задачи скоростного серийного сложения цифр (PASAT/PVSAT) и непрерывного выполнения (CPT) требуют обновления РП, как и «N шагов назад». Однако они имеют тот же недостаток в виде невозможности четкого разграничения этапов обработки материала в РП. В этих задачах, кроме того, участвуют и другие процессы, помимо РП — например, отторжение (чтобы не дать импульсивный ответ, если целевой стимул встретился раньше, чем необходимо, или чтобы «забыть» число, являющееся только что названным результатом сложения). В выполнении задач скоростного серийного сложения цифр дополнительно



могут быть вовлечены процессы обработки зрительно-пространственной информации, поскольку производятся арифметические вычисления.

Как уже указывалось, популярность задач «N шагов назад» и отсроченного сопоставления с эталоном вызвана преимущественно прагматическими соображениями и не означает, что большинство нейрокогнитивных исследований, выполненных с помощью фМРТ или МЭГ, эксплицитно основывается на теоретических представлениях, отождествляющих РП с кратковременной памятью или рассматривающих ее только в контексте когнитивного контроля и процессов обновления репрезентаций. Более того, значительное количество исследований с использованием этих методик вообще не направлены на уточнение представлений о мозговых механизмах РП, а преследуют прикладные цели и используют мозговые корреляты РП (прежде всего активацию фронтопариетальной сети) для описания особенностей того или иного заболевания или проверки эффективности методов лечения. В рассмотренных нами исследованиях это наблюдалось примерно в трети случаев: в 532 из 1505 исследований, среди которых РП либо рассматривалась только на пациентах с определенной нозологией (92), либо производилось сравнение с нормой (440). Из этих 532 исследований в 300 использовалась задача «N шагов назад» и в 84 — отсроченное сравнение с эталоном.

Заключение

Анализ 1505 эмпирических исследований, опубликованных с 1995 по 2023 год, в которых мозговые корреляты РП изучались с применением методов фМРТ и/или МЭГ, показал, что наиболее часто в исследованиях применяются такие задачи, как «N шагов назад» и отсроченное сопоставление с эталоном, включая такую его разновидность, как задача Стернберга. В рассмотренных задачах могут использоваться как вербальные (например, буквы, цифры, слова и т. д.), так и невербальные стимулы, и их предъявление может происходить в различных модальностях (чаще — в зрительной или слуховой, реже — в тактильной или вибротактильной). Описаны особенности и ограничения данных задач и возможность их реализации в нейровизуализационных исследованиях с применением фМРТ и МЭГ. Подбор задач для оценки РП с учетом специфических ограничений одновременно обоих методов необходим для дальнейшего развития представлений о строении и функционировании РП и формирования единой картины ее мозговой организации.

Ограничения. Поиск литературы осуществлялся только в базе PubMed и был ограничен англоязычными статьями, опубликованными в рецензируемых журналах. Неопубликованные исследования, статьи, опубликованные на других языках, исследования, опубликованные в тезисах конференций или включенные в другие базы данных, не вошли в анализ.

Limitations. Literature search was performed only in PubMed database among papers written in English and published in peer-reviewed journals. Unpublished data, papers published in other languages, conference papers or papers indexed in other databases, were not included in the analysis.

Список источников / References

1. Величковский, Б.Б. (2014). Тестирование рабочей памяти: от простого к сложному и снова к простому. *Теоретическая и экспериментальная психология*, 7(2), 133–142.
Velichkovsky, B.B. (2014). Testing working memory: from simple to complex and back to simple. *Theoretical and experimental psychology*, 7(2), 133–142. (In Russ.).



2. Ahveninen, J., Seidman, L.J., Chang, W.-T., Hämäläinen, M., Huang, S. (2017). Suppression of irrelevant sounds during auditory working memory. *NeuroImage*, 161, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.08.040>
3. Almodóvar-Payá, C., Guardiola-Ripoll, M., Giralt-López, M., Gallego, C., Salgado-Pineda, P., Miret, S., Salvador, R., Muñoz, M.J., Lázaro, L., Guerrero-Pedraza, A., Parellada, M., Carrión, M.I., Cuesta, M.J., Maristany, T., Sarró, S., Fañanás, L., Callado, L.F., Arias, B., Pomarol-Clotet, E., Fatjó-Vilas, M. (2022). NRN1 Gene as a Potential Marker of Early-Onset Schizophrenia: Evidence from Genetic and Neuroimaging Approaches. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(13), 7456. <https://doi.org/10.3390/ijms23137456>
4. Archer, J.A., Lee, A., Qiu, A., Chen, S.-H.A. (2018). Working memory, age and education: A lifespan fMRI study. *PLOS ONE*, 13(3), e0194878. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194878>
5. Assem, M., Blank, I.A., Mineroff, Z., Ademo lu, A., Fedorenko, E. (2020). Activity in the fronto-parietal multiple-demand network is robustly associated with individual differences in working memory and fluid intelligence. *Cortex*, 131, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2020.06.013>
6. Baddeley, A., Hitch, G., Allen, R. (2020). A Multicomponent Model of Working Memory. In R. Logie, V. Camos, N. Cowan (Eds.), *Working Memory: The state of the science* (pp. 10–43). Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0002>
7. Barrouillet, P., Camos, V. (2020). The Time-Based Resource-Sharing Model of Working Memory. In R. Logie, V. Camos, N. Cowan (Eds.), *Working Memory: The state of the science* (pp. 85–115). Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0004>
8. Bauer, E., Sammer, G., Toepfer, M. (2015). Trying to Put the Puzzle Together: Age and Performance Level Modulate the Neural Response to Increasing Task Load within Left Rostral Prefrontal Cortex. *BioMed Research International*, 2015, 1–11. <https://doi.org/10.1155/2015/415458>
9. Bomyea, J., Stout, D.M., Simmons, A.N. (2019). Attenuated prefrontal and temporal neural activity during working memory as a potential biomarker of suicidal ideation in veterans with PTSD. *Journal of Affective Disorders*, 257, 607–614. <https://doi.org/10.1016/j.jad.2019.07.050>
10. Bomyea, J., Taylor, C.T., Spadoni, A.D., Simmons, A.N. (2018). Neural mechanisms of interference control in working memory capacity. *Human Brain Mapping*, 39(2), 772–782. <https://doi.org/10.1002/hbm.23881>
11. Brissenden, J.A., Tobyne, S.M., Osher, D.E., Levin, E.J., Halko, M.A., Somers, D.C. (2018). Topographic Cortico-cerebellar Networks Revealed by Visual Attention and Working Memory. *Current Biology*, 28(21), 3364–3372. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.08.059>
12. Brown, C.A., Jiang, Y., Smith, C.D., Gold, B.T. (2018). Age and Alzheimer’s pathology disrupt default mode network functioning via alterations in white matter microstructure but not hyperintensities. *Cortex*, 104, 58–74. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.04.006>
13. Chai, W.J., Abd Hamid, A.I., Abdullah, J.M. (2018). Working Memory From the Psychological and Neurosciences Perspectives: A Review. *Frontiers in Psychology*, 9, 401. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00401>
14. Chuderski, A. (2014). The relational integration task explains fluid reasoning above and beyond other working memory tasks. *Memory & Cognition*, 42(3), 448–463. <https://doi.org/10.3758/s13421-013-0366-x>
15. Clark, C.M., Lawlor-Savage, L., Goghari, V.M. (2017). Functional brain activation associated with working memory training and transfer. *Behavioural Brain Research*, 334, 34–49. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2017.07.030>
16. Cowan, N., Morey, C.C., Naveh-Benjamin, M. (2020). An Embedded-Processes Approach to Working Memory. In R. Logie, V. Camos, N. Cowan (Eds.), *Working Memory: The state of the science* (pp. 44–84). Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0003>
17. Crowell, C.A., Davis, S.W., Beynel, L., Deng, L., Lakhlani, D., Hilbig, S.A., Palmer, H., Brito, A., Peterchev, A.V., Lubner, B., Lisanby, S.H., Appelbaum, L.G., Cabeza, R. (2020). Older adults benefit from more widespread brain network integration during working memory. *NeuroImage*, 218, 116959. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116959>
18. Daneman, M., Carpenter, P.A. (1980). Individual differences in working memory and reading. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 19(4), 450–466.



19. Daume, J., Graetz, S., Gruber, T., Engel, A.K., Fries, U. (2017). Cognitive control during audiovisual working memory engages frontotemporal theta-band interactions. *Scientific Reports*, 7(1), 12585. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12511-3>
20. Ducharme-Laliberté, G., Mellah, S., Boller, B., Belleville, S. (2022). More flexible brain activation underlies cognitive reserve in older adults. *Neurobiology of Aging*, 113(1), 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2022.02.001>
21. Ecker, U.K.H., Oberauer, K., Lewandowsky, S. (2014). Working memory updating involves item-specific removal. *Journal of Memory and Language*, 74, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2014.03.006>
22. Filbey, F.M., Slack, K.J., Sunderland, T.P., Cohen, R.M. (2006). Functional magnetic resonance imaging and magnetoencephalography differences associated with APOE 4 in young healthy adults. *NeuroReport*, 17(15), 1585–1590. <https://doi.org/10.1097/01.wnr.0000234745.27571.d1>
23. Friedman, N.P., Miyake, A. (2017). Unity and diversity of executive functions: Individual differences as a window on cognitive structure. *Cortex*, 86, 186–204. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.04.023>
24. Fujimaki, N., Hayakawa, T., Matani, A., Okabe, Y. (2004). Right-lateralized neural activity during inner speech repeated by cues. *NeuroReport*, 15(15), 2341–2345. <https://doi.org/10.1097/00001756-200410250-00008>
25. Gaston, T.E., Allendorfer, J.B., Nair, S., Bebin, E.M., Grayson, L.P., Martin, R.C., Szaflarski, J.P. (2020). Effects of highly purified cannabidiol (CBD) on fMRI of working memory in treatment-resistant epilepsy. *Epilepsy & Behavior*, 112, 107358. <https://doi.org/10.1016/j.yebeh.2020.107358>
26. Germano, C., Kinsella, G.J. (2005). Working Memory and Learning in Early Alzheimer's Disease. *Neuropsychology Review*, 15(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s11065-005-3583-7>
27. Goddard, E., Contini, E.W., Irish, M. (2022). Exploring Information Flow from Posteromedial Cortex during Visuospatial Working Memory: A Magnetoencephalography Study. *The Journal of Neuroscience*, 42(30), 5944–5955. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2129-21.2022>
28. Gregory, M.D., Kippenhan, J.S., Callicott, J.H., Rubinstein, D.Y., Mattay, V.S., Coppola, R., Berman, K.F. (2019). Sequence Variation Associated with SLC12A5 Gene Expression Is Linked to Brain Structure and Function in Healthy Adults. *Cerebral Cortex*, 29(11), 4654–4661. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhy344>
29. Hahn, B., Robinson, B.M., Leonard, C.J., Luck, S.J., Gold, J.M. (2018). Posterior Parietal Cortex Dysfunction Is Central to Working Memory Storage and Broad Cognitive Deficits in Schizophrenia. *The Journal of Neuroscience*, 38(39), 8378–8387. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0913-18.2018>
30. Hammar, Å., Neto, E., Clemo, L., Hjetland, G.J., Hugdahl, K., Elliott, R. (2016). Striatal hypoactivation and cognitive slowing in patients with partially remitted and remitted major depression. *PsyCh Journal*, 5(3), 191–205. <https://doi.org/10.1002/pchj.134>
31. Harrington, D.L., Shen, Q., Vincent Filoteo, J., Litvan, I., Huang, M., Castillo, G.N., Lee, R. R., Bayram, E. (2020). Abnormal distraction and load-specific connectivity during working memory in cognitively normal Parkinson's disease. *Human Brain Mapping*, 41(5), 1195–1211. <https://doi.org/10.1002/hbm.24868>
32. Heinzel, S., Kaufmann, C., Grützmann, R., Klawohn, J., Riesel, A., Bey, K., Heilmann-Heimbach, S., Weinhold, L., Ramirez, A., Wagner, M., Kathmann, N. (2021). Polygenic risk for obsessive-compulsive disorder (OCD) predicts brain reactivity during working memory task in OCD, unaffected relatives, and healthy controls. *Scientific Reports*, 11(1), 18914. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98333-w>
33. Hoffman, R.M., Trevarrow, M.P., Bergwell, H.R., Embury, C.M., Heinrichs-Graham, E., Wilson, T.W., Kurz, M.J. (2021). Cortical oscillations that underlie working memory are altered in adults with cerebral palsy. *Clinical Neurophysiology*, 132(4), 938–945. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2020.12.029>
34. Huang, S., Seidman, L.J., Rossi, S., Ahveninen, J. (2013). Distinct cortical networks activated by auditory attention and working memory load. *NeuroImage*, 83, 1098–1108. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.07.074>
35. Jia, K., Li, Y., Gong, M., Huang, H., Wang, Y., Li, S. (2021). Perceptual Learning beyond Perception: Mnemonic Representation in Early Visual Cortex and Intraparietal Sulcus. *The Journal of Neuroscience*, 41(20), 4476–4486. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2780-20.2021>



36. Jiang, Y., Li, J., Schmitt, F.A., Jicha, G.A., Munro, N.B., Zhao, X., Smith, C.D., Kryscio, R.J., Abner, E.L. (2021). Memory-Related Frontal Brainwaves Predict Transition to Mild Cognitive Impairment in Healthy Older Individuals Five Years Before Diagnosis. *Journal of Alzheimer's Disease*, 79(2), 531–541. <https://doi.org/10.3233/JAD-200931>
37. Koric, L., Volle, E., Seassau, M., Bernard, F.A., Mancini, J., Dubois, B., Pelissolo, A., Levy, R. (2012). How cognitive performance-induced stress can influence right VLPFC activation: An fMRI study in healthy subjects and in patients with social phobia. *Human Brain Mapping*, 33(8), 1973–1986. <https://doi.org/10.1002/hbm.21340>
38. Kustermann, T., Rockstroh, B., Miller, G.A., Popov, T. (2018). Neural network communication facilitates verbal working memory. *Biological Psychology*, 136, 119–126. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2018.05.018>
39. Le, T.M., Borghi, J.A., Kujawa, A.J., Klein, D.N., Leung, H.-C. (2017). Alterations in visual cortical activation and connectivity with prefrontal cortex during working memory updating in major depressive disorder. *NeuroImage: Clinical*, 14, 43–53. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2017.01.004>
40. Lee, B., Cai, W., Young, C.B., Yuan, R., Ryman, S., Kim, J., Santini, V., Henderson, V.W., Poston, K.L., Menon, V. (2022). Latent brain state dynamics and cognitive flexibility in older adults. *Progress in Neurobiology*, 208, 102180. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2021.102180>
41. Li, X., Yi, Z., Lv, Q., Chu, M., Hu, H., Wang, J., Zhang, J., Cheung, E.E.F., Chan, R.C.K. (2019). Clinical utility of the dual n-back task in schizophrenia: A functional imaging approach. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, 284, 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.psychresns.2019.01.002>
42. Logie, R.H., Belletier, C., Doherty, J.M. (2020). Integrating Theories of Working Memory. In R. Logie, V. Camos, N. Cowan (Eds.), *Working Memory: The state of the science* (pp. 389–430). Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0014>
43. Luck, S.J., Vogel, E.K. (2013). Visual working memory capacity: from psychophysics and neurobiology to individual differences. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(8), 391–400. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.06.006>
44. Lugtmeijer, S., Geerligs, L., Tsvetanov, K.A., Mitchell, D.J., Cam-CAN, Campbell, K.L. (2023). Lifespan differences in visual short-term memory load-modulated functional connectivity. *NeuroImage*, 270, 119982. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2023.119982>
45. Markiewicz, C.J., Bohland, J.W. (2016). Mapping the cortical representation of speech sounds in a syllable repetition task. *NeuroImage*, 141, 174–190. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.07.023>
46. Marvel, C.L., Desmond, J.E. (2012). From storage to manipulation: How the neural correlates of verbal working memory reflect varying demands on inner speech. *Brain and Language*, 120(1), 42–51. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2011.08.005>
47. Meier, T.B., Nair, V.A., Meyerand, M.E., Birn, R.M., Prabhakaran, V. (2014). The neural correlates of age effects on verbal–spatial binding in working memory. *Behavioural Brain Research*, 266, 146–152. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.03.005>
48. Miró-Padilla, A., Bueichekú, E., Ávila, C. (2020). Locating neural transfer effects of n-back training on the central executive: a longitudinal fMRI study. *Scientific Reports*, 10(1), 5226. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62067-y>
49. Miyake, A., Shah, P. (1999). *Models of Working Memory: Mechanisms of Active Maintenance and Executive Control* (A. Miyake & P. Shah (eds.)). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139174909>
50. Mruczek, R.E.B., Killebrew, K.W., Berryhill, M.E. (2019). Individual differences reveal limited mixed-category effects during a visual working memory task. *Neuropsychologia*, 122, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.12.005>
51. Mukherjee, P., Hartanto, T., Iosif, A.-M., Dixon, J.F., Hinshaw, S.P., Pakyurek, M., van den Bos, W., Guyer, A. E., McClure, S. M., Schweitzer, J. B., Fassbender, C. (2021). Neural basis of working memory in ADHD: Load versus complexity. *NeuroImage: Clinical*, 30, 102662. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2021.102662>
52. Noguchi, Y., Kakigi, R. (2020). Temporal codes of visual working memory in the human cerebral cortex. *NeuroImage*, 222, 117294. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117294>



53. Oberauer, K. (2020). Towards a Theory of Working Memory. In R. Logie, V. Camos, N. Cowan (Eds.), *Working Memory: The state of the science* (pp. 116–149). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0005>
54. Osaka, M., Kaneda, M., Azuma, M., Yaoi, K., Shimokawa, T., Osaka, N. (2021). Capacity differences in working memory based on resting state brain networks. *Scientific Reports*, 11(1), 19502. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98848-2>
55. Osaka, M., Osaka, N., Kondo, H., Morishita, M., Fukuyama, H., Aso, T., Shibasaki, H. (2003). The neural basis of individual differences in working memory capacity: an fMRI study. *NeuroImage*, 18(3), 789–797. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(02\)00032-0](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(02)00032-0)
56. Othman, E.A., Yusoff, A.N., Mohamad, M., Abdul Manan, H., Abd Hamid, A.I., Giampietro, V. (2020). Hemispheric Lateralization of Auditory Working Memory Regions During Stochastic Resonance: An fMRI Study. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 51(6), 1821–1828. <https://doi.org/10.1002/jmri.27016>
57. Pavlov, Y.G., Kotchoubey, B. (2022). Oscillatory brain activity and maintenance of verbal and visual working memory: A systematic review. *Psychophysiology*, 59(5), e13735. <https://doi.org/10.1111/psyp.13735>
58. Pennock, I.M.L., Schmidt, T.T., Zorbek, D., Blankenburg, F. (2021). Representation of visual numerosity information during working memory in humans: An fMRI decoding study. *Human Brain Mapping*, 42(9), 2778–2789. <https://doi.org/10.1002/hbm.25402>
59. Peterburs, J., Blevins, L.C., Sheu, Y.-S., Desmond, J.E. (2019). Cerebellar contributions to sequence prediction in verbal working memory. *Brain Structure and Function*, 224(1), 485–499. <https://doi.org/10.1007/s00429-018-1784-0>
60. Peterburs, J., Liang, Y., Cheng, D.T., Desmond, J.E. (2021). Sensory acquisition functions of the cerebellum in verbal working memory. *Brain Structure and Function*, 226(3), 833–844. <https://doi.org/10.1007/s00429-020-02212-5>
61. Postle, B.R. (2020). Cognitive Neuroscience of Visual Working Memory. In R. Logie, V. Camos, N. Cowan (Eds.), *Working Memory: The state of the science* (pp. 333–357). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0012>
62. Schmidt, T.T., Wu, Y., Blankenburg, F. (2017). Content-Specific Codes of Parametric Vibrotactile Working Memory in Humans. *The Journal of Neuroscience*, 37(40), 9771–9777. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1167-17.2017>
63. Serrano, N., López-Sanz, D., Bruña, R., Garcés, P., Rodríguez-Rojo, I. C., Marcos, A., Crespo, D.P., Maestú, F. (2020). Spatiotemporal Oscillatory Patterns During Working Memory Maintenance in Mild Cognitive Impairment and Subjective Cognitive Decline. *International Journal of Neural Systems*, 30(1), 1950019. <https://doi.org/10.1142/S0129065719500199>
64. Sobczak-Edmans, M., Ng, T.H.B., Chan, Y.C., Chew, E., Chuang, K.H., Chen, S.H.A. (2016). Temporal dynamics of visual working memory. *NeuroImage*, 124(Pt A), 1021–1030. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.09.038>
65. Soloveva, M.V., Jamadar, S.D., Velakoulis, D., Poudel, G., Georgiou-Karistianis, N. (2020). Brain compensation during visuospatial working memory in premanifest Huntington's disease. *Neuropsychologia*, 136, 107262. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.107262>
66. Stäblein, M., Storchak, H., Ghinea, D., Kraft, D., Knöchel, C., Prvulovic, D., Bittner, R.A., Reif, A., Oertel-Knöchel, V. (2019). Visual working memory encoding in schizophrenia and first-degree relatives: neurofunctional abnormalities and impaired consolidation. *Psychological Medicine*, 49(1), 75–83. <https://doi.org/10.1017/S003329171800051X>
67. Steffener, J., Habeck, C., Franklin, D., Lau, M., Yakoub, Y., Gad, M. (2022). Subjective difficulty in a verbal recognition-based memory task: Exploring brain-behaviour relationships at the individual level in healthy young adults. *NeuroImage*, 257, 119301. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119301>
68. Sternberg, S. (1966). High-Speed Scanning in Human Memory. *Science*, 153(3736), 652–654. <https://doi.org/10.1126/science.153.3736.652>
69. Swanson, H.L., Alloway, T.P. (2012). Working memory, learning, and academic achievement. In K.R. Harris, S. Graham, T. Urdan, C.B. McCormick, G.M. Sinatra, J. Sweller (Eds.), *APA educational*



- psychology handbook, Vol 1: Theories, constructs, and critical issues.* (Vol. 1, pp. 327–366). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/13273-012>
70. Tang, R., Etzel, J.A., Kizhner, A., Braver, T.S. (2021). Frontoparietal pattern similarity analyses of cognitive control in monozygotic twins. *NeuroImage*, 241, 118415. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2021.118415>
71. Tüds, Z., Hok, P., Hrdina, L., Hlušík, P. (2014). Modality effects in paced serial addition task: Differential responses to auditory and visual stimuli. *Neuroscience*, 272, 10–20. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.04.057>
72. van't Westeinde, A., Zimmermann, M., Messina, V., Karlsson, L., Padilla, N., Lajic, S. (2020). First Trimester DEX Treatment Is Not Associated with Altered Brain Activity During Working Memory Performance in Adults. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, 105(11), e4074–e4082. <https://doi.org/10.1210/clinem/dgaa611>
73. Wianda, E., Ross, B. (2019). The roles of alpha oscillation in working memory retention. *Brain and Behavior*, 9(4), e01263. <https://doi.org/10.1002/brb3.1263>
74. Wijekumar, S., Spencer, J. (2020). A Dynamic Field Theory of Visual Working Memory. In R. Logie, V. Camos, N. Cowan (Eds.), *Working Memory: The state of the science* (pp. 358–388). Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198842286.003.0013>
75. Winston, G.P., Stretton, J., Sidhu, M.K., Symms, M.R., Thompson, P.J., Duncan, J.S. (2013). Structural correlates of impaired working memory in hippocampal sclerosis. *Epilepsia*, 54(7), 1143–1153. <https://doi.org/10.1111/epi.12193>
76. Witt, S.T., Drissi, N.M., Tapper, S., Wretman, A., Szakács, A., Hallböök, T., Landtblom, A.-M., Karlsson, T., Lundberg, P., Engström, M. (2018). Evidence for cognitive resource imbalance in adolescents with narcolepsy. *Brain Imaging and Behavior*, 12(2), 411–424. <https://doi.org/10.1007/s11682-017-9706-y>
77. Yang, P., Fan, C., Wang, M., Fogelson, N., Li, L. (2017). The effects of changes in object location on object identity detection: A simultaneous EEG-fMRI study. *NeuroImage*, 157, 351–363. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.06.031>
78. Ye, Z., Zhang, G., Li, S., Zhang, Y., Xiao, W., Zhou, X., Münte, T.F. (2020). Age differences in the fronto-striato-parietal network underlying serial ordering. *Neurobiology of Aging*, 87, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2019.12.007>
79. Zhao, W., Chen, X., Zhang, Q., Du, B., Deng, X., Ji, F., Xiang, Y.-T., Wang, C., Dong, Q., Chen, C., Li, J. (2020). Effect of ZNF804A gene polymorphism (rs1344706) on the plasticity of the functional coupling between the right dorsolateral prefrontal cortex and the contralateral hippocampal formation. *NeuroImage: Clinical*, 27, 102279. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2020.102279>

Информация об авторах

Екатерина Васильевна Печенкова, кандидат психологических наук, старший научный сотрудник, Московский центр непрерывного математического образования (ЧОУ ДПО МЦНМО), Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3409-3703>, e-mail: evp@virtualcoglab.org

Ольга Александровна Королькова, кандидат психологических наук, ведущий научный сотрудник Института экспериментальной психологии, Московский государственный психолого-педагогический университет (ФГБОУ ВО МГППУ), Москва, Российская Федерация; старший научный сотрудник, Московский центр непрерывного математического образования (ЧОУ ДПО МЦНМО), Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4814-7266>, e-mail: olga.kurakova@gmail.com

Яна Романовна Паникратова, кандидат психологических наук, старший научный сотрудник, Московский центр непрерывного математического образования (ЧОУ ДПО МЦНМО), Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5698-4251>, e-mail: panikratova@mail.ru

Мария Евгеньевна Пчелинцева, научный сотрудник, Московский центр непрерывного математического образования (ЧОУ ДПО МЦНМО), Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-1347-1404>, e-mail: mepchelintseva@edu.hse.ru



Валентин Евгеньевич Синицын, доктор медицинских наук, ведущий научный сотрудник, Московский центр непрерывного математического образования (ЧОУ ДПО МЦНМО), Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5649-2193>, e-mail: vsini@mail.ru

Information about the authors

Ekaterina V. Pechenkova, Candidate of Sciences (Psychology), Senior Research Scientist, Moscow Center for Continuous Mathematical Education, Moscow, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3409-3703>, e-mail: evp@virtualcoglab.org

Olga A. Korolkova, Candidate of Sciences (Psychology), Leading Research Scientist, Institute for Experimental Psychology, Moscow State University of Psychology and Education, Moscow, Russian Federation; Senior Research Scientist, Moscow Center for Continuous Mathematical Education, Moscow, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4814-7266>, e-mail: olga.kurakova@gmail.com

Yana R. Panikratova, Candidate of Sciences (Psychology), Senior Research Scientist, Moscow Center for Continuous Mathematical Education, Moscow, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5698-4251>, e-mail: panikratova@mail.ru

Mariia E. Pchelintseva, Research Scientist, Moscow Center for Continuous Mathematical Education, Moscow, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-1347-1404>, e-mail: mepchelintseva@edu.hse.ru

Valentin E. Sinitsyn, Doctor of Sciences (Medicine), Leading Research Scientist, Moscow Center for Continuous Mathematical Education, Moscow, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5649-2193>, e-mail: vsini@mail.ru

Вклад авторов

Разработка концепции: Е.В. Печенкова, О.А. Королькова, Я.Р. Паникратова. Работа с данными: Е.В. Печенкова, О.А. Королькова, Я.Р. Паникратова, М.Е. Пчелинцева. Проведение исследования: Е.В. Печенкова, О.А. Королькова, Я.Р. Паникратова, М.Е. Пчелинцева. Разработка методологии: Е.В. Печенкова, О.А. Королькова, Я.Р. Паникратова, М.Е. Пчелинцева. Получение финансирования: В.Е. Синицын. Научное руководство: В.Е. Синицын. Подготовка начальной версии рукописи: Е.В. Печенкова, О.А. Королькова, Я.Р. Паникратова. Подготовка финальной версии рукописи — обсуждение и редактирование: все авторы.

Contribution of the Authors

Conceptualization: E.V. Pechenkova, O.A. Korolkova, Ya.R. Panikratova. Data curation: E.V. Pechenkova, O.A. Korolkova, Ya.R. Panikratova, M.E. Pchelintseva. Investigation: E.V. Pechenkova, O.A. Korolkova, Ya.R. Panikratova, M.E. Pchelintseva. Methodology: E.V. Pechenkova, O.A. Korolkova, Ya.R. Panikratova, M.E. Pchelintseva. Funding acquisition: V.E. Sinitsyn. Supervision: V.E. Sinitsyn. Original draft preparation: E.V. Pechenkova, O.A. Korolkova, Ya.R. Panikratova. Review and editing of the final manuscript: all authors.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию 08.09.2023

Поступила после рецензирования 25.11.2024

Принята к публикации 07.02.2025

Опубликована 01.03.2025

Received 2023.09.08.

Revised 2024.25.11.

Accepted 2025.07.02.

Published 2025.01.03.