

фМРТ-ИССЛЕДОВАНИЕ УДЕРЖАНИЯ В РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ ИЗОБРАЖЕНИЙ РАЗЛИЧНОЙ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ВАЛЕНТНОСТИ

**Р.И. РОЗОВСКАЯ, Е.В. ПЕЧЕНКОВА, Е.А. МЕРШИНА,
Р.И. МАЧИНСКАЯ**



Розовская Рената Исааковна — аспирант лаборатории нейрофизиологии когнитивной деятельности Института возрастной физиологии РАО. Сфера научных интересов: когнитивная нейронаука, фМРТ, электроэнцефалографические исследования.
Контакты: renata.rozovskaya@gmail.com



Печенкова Екатерина Васильевна — заведующая кафедрой академической психологии Института практической психологии и психоанализа, кандидат психологических наук. Сфера научных интересов: когнитивная психология и когнитивная наука, метод фМРТ в когнитивной нейронауке, зрительное восприятие и внимание.
Контакты: evp@virtualcoglab.org



Мершина Елена Александровна — заведующая отделением томографии ФГБУ «Лечебно-реабилитационный центр» Минздрава России, доцент курса лучевой диагностики на факультете фундаментальной медицины МГУ им. М.В. Ломоносова, доцент кафедры лучевой диагностики РМАПО, кандидат медицинских наук. Сфера научных интересов: компьютерная и магнитно-резонансная томография, сердечно-сосудистая радиология, нейровизуализация, применение методов лучевой диагностики в онкологии.
Контакты: elena_mershina@mail.ru



Мачинская Регина Ильинична — заведующая лабораторией нейрофизиологии когнитивной деятельности Института возрастной физиологии РАО, доктор биологических наук, профессор. Сфера научных интересов: мозговая организация когнитивной деятельности и ее формирование у детей, электроэнцефалографические исследования.

Контакты: reginamachinskaya@gmail.com

Резюме

В статье представлены результаты фМРТ-исследования мозговой организации рабочей памяти в период удержания зрительных стимулов различной эмоциональной окраски. Исследование было посвящено ответу на вопрос о том, как реализуется влияние эмоциональной окраски информации на процессы рабочей памяти: модулируют ли эмоции активность единой функциональной системы рабочей памяти или в зависимости от эмоциональной окраски запоминаемой информации актуализируются полностью или частично различные функциональные системы мозга. В эксперименте принял участие 21 испытуемый. В качестве материала использовались фотоизображения различной эмоциональной валентности (отрицательно окрашенные, положительно окрашенные и нейтральные) из международных баз данных IAPS и GAPED. Испытуемые запоминали оригинальное изображение, а по окончании периода удержания его в рабочей памяти (около 10 сек) выполняли задачу поиска изменений. Регистрировались ошибки, время реакции и BOLD-сигнал (фМРТ). Были обнаружены значимые различия как в эффективности выполнения когнитивной задачи, так и в мозговой организации периода удержания информации в рабочей памяти для негативно окрашенных стимулов по сравнению с нейтральными. Негативная окраска зрительной информации снижает эффективность ее удержания в рабочей памяти по сравнению с нейтральной. Данные фМРТ свидетельствуют о различной топографии активированных корковых и глубинных структур мозга при удержании в рабочей памяти изображений разной эмоциональной валентности, что позволяет предположить формирование разных функциональных систем мозга. Сопоставление результатов фМРТ-исследования и данных об успешности выполнения задачи позволяет предположить, что отрицательная эмоциональная окраска информации при ее сочетании с высоким уровнем эмоционального возбуждения препятствует формированию оптимальных для данного вида когнитивной деятельности функциональных систем мозга.

Ключевые слова: зрительная рабочая память, период удержания, эмоциональная окраска информации, фМРТ головного мозга.

Введение

Такие вопросы, как эффективность запоминания материала различной эмоциональной окраски, интересовали исследователей еще со времен первых шагов научной пси-

хологии. Однако междисциплинарное сотрудничество открывает новые возможности в области изучения взаимодействия эмоциональных и когнитивных процессов, поскольку методы нейронауки дают возможность детально изучать на здоровых

испытуемых функциональные системы, обеспечивающие тот или иной тип деятельности в процессе ее реализации.

По существующим экспериментально-психологическим работам можно сделать общий вывод, что эмоционально окрашенный материал (отдельные слова, целые рассказы, изображения) обычно лучше воспроизводится из долговременной памяти, нежели нейтральный (Buchanan, Adolphs, 2002). Что же касается рабочей памяти (РП), то угрожающие стимулы, напротив, приводят к ухудшению воспроизведения (Lavric et al., 2003; Osaka et al., 2013).

В ряде исследований было показано влияние степени эмоционального возбуждения на эффективность запоминания (например: Bradley et al., 1992), однако эффект валентности эмоций остается неоднозначным. Для долговременной памяти получены свидетельства лучшего запоминания как негативного (например: Ogotony et al., 1983), так и позитивного материала (например: Linton, 1975). Согласно популярному объяснению, подобные расхождения результатов исследований могут объясняться тем, что лучшее запоминание может быть характерно не для валентности как таковой, а для той валентности, которая лучше соответствует текущим целям субъекта (LeDoux, 1996). Также отмечается, что лучшее припоминание негативно эмоционально окрашенного материала более характерно для лабораторных экспериментов, а позитивно окрашенного — для исследований автобиографической памяти (Kensinger, Schacter, 2008).

Помимо общей эффективности запоминания, эмоциональная окрас-

ка стимулов влияет также на детализацию репрезентации. Например, когда людям требуется определить, предъявлялось ли им ранее в точности такое же или только сходное изображение, точность запоминания деталей оказывается выше для эмоционально нейтральных объектов, чем для негативных (Kensinger et al., 2006).

Данные об особенностях мозговой организации процессов памяти при обработке эмоционально окрашенных стимулов могли бы дополнительно прояснить вопрос о механизмах влияния валентности на воспроизведение материала, однако исследования в этой области еще только начинаются.

Наблюдаемые на уровне поведения различия при запоминании эмоционально окрашенного и нейтрального материала (различная эффективность воспроизведения, детализация, время реакции) могут отражать как нисходящие влияния мотивационных систем на единую функциональную систему памяти, так и актуализацию различных функциональных систем в случае запоминания нейтрального или эмоционального материала и даже, возможно, эмоционального материала различной валентности.

Результаты нескольких направленных исследований указывают на возможность различия мозговой организации памяти в зависимости от эмоциональных реакций или состояния субъекта.

В первую очередь, это исследования, посвященные долговременной памяти и возможным мозговым основам принципа специфичности кодирования. Согласно данному принципу, впервые сформулированному

Энделем Тульвингом (Tulving, Thomson, 1973), эффективность воспроизведения материала из памяти повышается в том случае, если контекст ситуации воспроизведения соответствует контексту ситуации запечатления материала. К контексту может относиться и эмоциональное состояние испытуемого (Lewis, Critchley, 2003). Мозговые механизмы принципа специфичности кодирования еще недостаточно изучены, однако существует гипотеза кортикального восстановления (cortical reinstatement hypothesis), согласно которой при воспроизведении материала происходит восстановление того же состояния активности коры головного мозга, которое имело место при запечатлении (Hanslmayr, Staudigl, 2013). Соответственно, чем полнее воспроизводится состояние мозга, имевшее место на момент запечатления, тем эффективнее воспроизведение. С точки зрения теории семантических сетей гипотеза кортикального восстановления может быть уточнена таким образом, что в случае запоминания и последующего воспроизведения эмоционально окрашенного и нейтрального материала можно предполагать активацию различных семантических сетей (Lewis, Critchley, 2003), и эффективность воспроизведения будет связана с успешностью активации соответствующей семантической сети.

Таким образом, литература, посвященная специфичности кодирования, указывает на то, что вместо единой системы долговременной памяти, реализуемой во всех случаях одной и той же совокупностью областей мозга, речь скорее должна идти о множестве различных функцио-

нальных систем памяти, каждая из которых актуализируется в определенном контексте, заданном в том числе эмоциональным состоянием субъекта или эмоциональной окраской информации. Каждая из этих функциональных систем, предположительно, может также обладать своими специфическими характеристиками, такими как эффективность воспроизведения, детализация удерживаемого в памяти материала и т.д.

Сходные идеи высказываются и в работах по системной психофизиологии. Так, в разрабатываемой Ю.И. Александровым (Александров, 2011) концепции сознания и эмоций последние рассматриваются в связи с древними и низкодифференцированными нейронными системами, обеспечивающими поведение приближения или избегания. При этом положительные и отрицательные эмоции связываются с актуализацией функциональных систем, относящихся к различным доменам памяти, причем предполагается, что домен избегания является более дифференцированным. Более дифференцированные системы связаны с большей степенью осознания и менее выраженной эмоциональной окраской опыта. Поддерживающие это предположение факты могут быть зафиксированы не только для длительных и выраженных эмоциональных состояний человека, но и для различной эмоциональной окраски отдельных стимулов, таких как прилагательные русского языка (Колбенева, Александров, 2010).

Что же касается РП, то возможное влияние эмоциональной окраски информации на ее мозговую организацию исследовано в еще меньшей

степени, чем для долговременной памяти. Не касаясь крайне дискуссионного вопроса о том, каким образом взаимосвязаны нейронные сети, реализующие долговременную и рабочую память, рассмотрим существующие экспериментальные работы.

К системам, обеспечивающим реализацию РП, относятся зоны префронтальной, особенно дорзолатеральной коры (dorsolateral prefrontal cortex — DLPFC), зоны верхней теменной коры и ряда глубинных структур (Gazzaley et al., 2004; Haxelbeck et al., 2005), в частности, дорзомедиального ядра таламуса (Nauta, 1971; Metzger et al., 2010).

В систему реализации эмоциональных процессов входят такие корковые зоны, как орбитофронтальная кора (orbitofrontal cortex — OFC); поля Бродмана (Brodmann area — BA) 11, 12, 13, передняя (BA 24 и 32) и задняя (BA 23, 31) поясная кора (Owen et al., 2005; Ghashghaei et al., 2007; Pessoa, 2009). Кроме того, есть целый ряд свидетельств, что в реализации эмоций активно участвуют глубинные структуры — миндалевидное тело, хвостатое ядро (Grahn et al., 2008), ядра таламуса и гипоталамуса, прилежащее ядро (nucleus accumbens), гиппокамп (Goldman-Rakic, 1987; Pessoa, 2008), базальные ганглии (Leh et al., 2010).

В качестве связующего звена между системами, лежащими в основе РП и эмоциональных процессов, может быть выделена префронтальная кора, которая может рассматриваться в значительной степени как корковое представительство лимбической системы (Nauta, 1971). Неудивительно, что значительное число нейрофизиологических исследо-

ваний, связанных со взаимодействием эмоциональных и когнитивных процессов, посвящено изучению префронтальной коры.

В настоящее время общепризнано, что префронтальная кора мозга человека не однородна, а состоит из множества участков с различной функциональной специализацией, цитоархитектурой и связью с другими участками мозга (Ray, Zald, 2012). Дж. Грэй и коллеги показали, что при активном удержании в РП эмоционально окрашенной информации важную роль играет DLPFC (Gray et al., 2002). Также было показано, что уровень активации в латеральной префронтальной коре позволяет прогнозировать степень успешности выполнения задания (Gray, 2004).

Ряд исследователей (Gray, 2004; Perlstein et al., 2002) отмечают, что активация DLPFC увеличивается при удержании в РП положительно окрашенной информации и уменьшается при удержании отрицательно окрашенной информации по сравнению с нейтральными стимулами. В исследовании с использованием реалистических изображений было показано, что такой эффект отсутствует при пассивном просмотре. При этом дополнительный поведенческий эксперимент продемонстрировал, что эффективность выполнения задания выше в условиях с положительной эмоциональной валентностью и ниже в условиях с негативной эмоциональной валентностью. Авторы исследования полагают, что возрастающая активация DLPFC во время удержания в РП положительно окрашенной информации может быть ассоциирована с улучшением эффективности деятельности (Perlstein et al., 2002).

Кроме того, есть данные, что при удержании информации в РП в зависимости от валентности стимулов существует обратная корреляция между уровнем активации в участках DLPFC (BA 9, 46) и OFC (BA 10, 11), которая тесно связана с миндалевидным телом (amygdala) и другими структурами лимбической системы (Там же). Активация OFC снижается при просмотре положительно окрашенных стимулов, когда повышается активация DLPFC, и повышается при просмотре отрицательно окрашенных стимулов, когда активация DLPFC снижается.

Таким образом, существующие исследования свидетельствуют о том, что эмоциональная окраска стимулов может модулировать активность зон коры, вовлеченных в реализацию РП. Однако вовлекаются ли в удержание в РП эмоционально окрашенных стимулов какие-либо дополнительные корковые зоны или глубинные структуры, не вовлеченные в обработку нейтрального материала? И наоборот, есть ли такие области мозга, которые вовлекаются в процессы РП только в том случае, когда материал эмоционально нейтрален? В более общем виде вопрос может быть поставлен следующим образом: модулируют ли эмоции активность единой функциональной системы РП или в зависимости от эмоциональной окраски запоминаемой информации актуализируются различные (полностью или частично) функциональные системы мозга?

Ответу на этот вопрос было посвящено данное исследование. Целью нашей работы являлось определение состава областей мозга, обеспечивающих реализацию РП в

процессе обработки информации различной эмоциональной валентности. Опираясь на приведенные выше литературные данные, мы предположили существование различий в мозговой организации обработки эмоционально окрашенной информации по сравнению с нейтральной, а также различий, связанных с валентностью эмоциональной окраски (положительной или отрицательной).

В нашей работе основной акцент сделан на исследовании мозговой организации РП преимущественно в период удержания информации (Baddeley, 1992, 2012). Предполагается, что регистрация данных об активности мозга именно в этот период (но не на этапе запечатления и извлечения) позволит исключить результаты, связанные с эмоциональной активацией в момент предъявления стимула, и сосредоточиться, главным образом, на эффектах, связанных с функциональной перестройкой РП.

Методика

Испытуемые

В фМРТ-исследовании приняли участие 11 женщин и 10 мужчин в возрасте от 23 до 40 лет (средний возраст — 30.7 года). Все испытуемые имели нормальную или скорректированную до нормальной остроту зрения. 19 испытуемых праворукие, двое леворукие. Все участники проходили предварительный опрос для выявления возможных противопоказаний к МРТ, не сообщали о наличии психических или неврологических заболеваний и дали письменное информированное согласие на участие в исследовании.

Стимульный материал

Из двух стандартных баз реалистичных изображений: американской базы IAPS (International Affective Picture System) (Bradley, Lang, 2007; Lang et al., 2008) и швейцарской базы GAPED (The Geneva Affective Picture Database) (Dan-Glauser, Scherer, 2011) — было отобрано 160 изображений различной эмоциональной валентности: нейтральные, негативные (вызывающие отрицательные эмоции) и позитивные (вызывающие положительные эмоции) (см. рисунок 1). В базе IAPS отобранные нами изображения имеют следующие баллы по шкале валентности: негативно окрашенные изображения от 1 до 4 баллов, нейтральные от 4 до 6 баллов, положительно окрашенные от 6 до 9 баллов. В базе GAPED по шкале валентности негативно окрашенные изображения расположены в диапазоне от 0 до 40 баллов, нейтральные от 40 до 60 баллов, положительно окрашенные от 60 до 100 баллов. Для унификации оценок двух баз оценки в 100-балльной шкале для каждого

изображения из базы GAPED были преобразованы в шкалу от 1 до 9 по формуле: $(X/100) \times 8 + 1$.

Было сформировано два идентичных (но не повторяющихся) набора, включающих по 40 изображений каждой эмоциональной валентности. Наборы были уравнены по количеству изображений, относящихся к однотипным сюжетам и взятых из каждой базы данных. В фМРТ-исследовании для каждого испытуемого использовался только один из наборов изображений (второй использовался в ЭЭГ-исследовании, не представленном в данной статье). Изображения предьявлялись на экране размером 10.6×5.9 угловых градусов, находившемся от глаз испытуемого на расстоянии 3 м.

В связи с тем, что лишь 10 изображений из использованного нами набора были ранее апробированы на русскоязычной выборке (Васанов и др., 2011), перед основной частью эксперимента было проведено предварительное поведенческое исследование, направленное на оценку эмоциональной валентности отобранных изображений на выборке,

Рисунок 1

Изображения трех типов: 1) нейтральное, 2) позитивное, 3) негативное



Примечание. Представленные изображения аналогичны стимулам из баз GAPED и IAPS (соглашение на использование стимульного материала IAPS не предполагает его публикацию исследователями).

аналогичной выборке основного эксперимента (взрослые русскоязычные испытуемые, проживающие в г. Москве). В предварительном эксперименте приняли участие 10 человек. Испытуемым предъявляли в случайной последовательности изображения из базы IAPS и просили дать оценку этим изображениям по тем же критериям, что использовались в оригинальном исследовании IAPS (Lang et al., 2008). Полученные результаты были сопоставлены с оценками эмоциональной валентности, представленными в таблице IAPS, с помощью корреляционного анализа, результаты которого показаны на рисунке 2.

Экспериментальная процедура

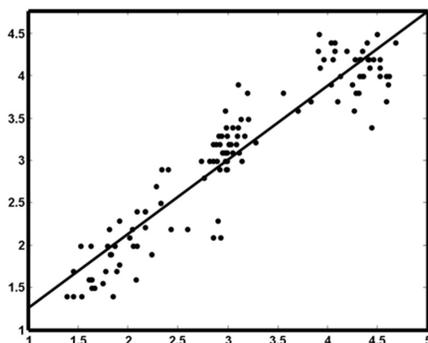
Задача испытуемого состояла в сравнении двух последовательно предъявляемых изображений и обнаружении изменений (change detec-

tion) (Luck, Vogel, 1997). Первым предъявлялся эталонный стимул, который необходимо удерживать в памяти до появления тестового стимула. В половине случаев эталонный и тестовый стимулы совпадали, в половине различались некоторыми деталями (цвет фона, цвет деталей, поворот изображения, изменение яркости, контрастности и т.д.). Все измененные изображения были уравнены как по сложности композиции, так и по тематике стимула. Первым в паре всегда предъявлялось оригинальное изображение, что гарантировало нужную эмоциональную окраску на этапе удержания, так как внесенные в эталонное изображение изменения могли изменить эмоциональную окраску.

Процедура была разделена на четыре части по 30 проб (по 10 проб для каждой эмоциональной валентности), выстроенных в псевдослучайной последовательности. Изображения

Рисунок 2

График рассеяния для 120 изображений из стандартного набора IAPS



Примечание. По оси X — стандартные оценки IAPS; по оси Y — усредненные по группе испытуемых оценки, полученные в предварительном эксперименте. Стандартные оценки и оценки предварительного эксперимента демонстрируют высоко значимую линейную корреляцию: $r = 0.88$, $F(1, 118) = 847.91$, $p < 0.0001$.

одинаковой эмоциональной валентности (нейтральные, негативные, позитивные) никогда не появлялись чаще, чем в двух пробах подряд. Между этапами процедуры вводились паузы по две-три минуты для отдыха испытуемых. Последовательность частей была позиционно уравнена между испытуемыми.

Каждая проба длилась от 29 до 31 сек. Последовательность событий одной пробы эксперимента и их временные параметры представлены на рисунке 3. При появлении тестового изображения испытуемый должен был определить, есть ли какое-то различие между эталонным и тестовым стимулами или же они полностью идентичны, и сообщить о своем ответе нажатием на одну из двух кнопок. Испытуемому давали инструкцию отвечать как можно более точно и быстро. После ответа испытуемый отдыхал в течение 10 сек, в это время на экране предьявлялось изображение звездочки. Ответ принимался только в том случае, если кнопка нажималась в то время, пока на экране находился тестовый стимул, о чем испытуемые были предупреждены.

Время предьявления стимулов было подобрано на основании предварительных поведенческих экспериментов, которые показали, что на запоминание эталонного стимула у испытуемых уходит не менее 4 сек, а для сравнения эталонного и тестового стимулов достаточно 3 сек.

Оборудование и параметры сканирования фМРТ

Сканирование проводилось на томографе Siemens Avanto с напряженностью магнитного поля 1.5 Т. T2*-функциональные изображения были получены с помощью ЭП-последовательности с параметрами TR/TE/FA — 2000 мс/50 мс/83°. Регистрировалось по 23 среза по 64x64 изотропических воксела со стороной 3.2 мм. Наклонные аксиальные срезы были ориентированы таким образом, чтобы в диапазон охвата попадали лобные, теменные, затылочные доли, миндалевидное тело (см. рисунок 4). Функциональные изображения были дополнены структурными T1-взвешенными изображениями и картами неоднородности магнитного поля (fieldmap).

Рисунок 3

Временная развертка пробы



Пример расположения срезов для функциональных изображений

*Обработка данных фМРТ*

Полученные данные обрабатывались с применением специализированного пакета SPM8 (Wellcome Institute of Cognitive Neurology, www.fil.ion.ucl.ac.uk). Все индивидуальные данные были нормализованы к пространству координат MNI и пространственно сглажены.

Индивидуальные данные анализировались методом общей линейной модели, групповые данные строились на основе индивидуальных с использованием модели случайных эффектов. Карты активации строились на основе одностороннего *t*-критерия. В модели, использованной для анализа индивидуальных данных, для каждой из четырех частей эксперимента задавались пять событий, соответствующих различным стадиям РП: 1) запечатление предъявляемого эталонного стимула (4 сек); 2) первые четыре секунды периода удержания; 3) четвертая и пятая секунда периода удержания («чистый» период удержания, свободный от следа BOLD-сигнала при

предъявлении стимула); 4) последние секунды периода удержания (3.5–5 сек); 5) извлечение информации из РП, сличение тестового стимула с эталонным (3 сек).

Анатомическая локализация активации, наблюдаемой в групповых данных, производилась по онлайн-атласу TD (<http://www.talairach.org>) с предварительным преобразованием координат кластеров из пространства MNI в пространство Талариха с помощью GingerAle (Eickhoff et al., 2012) и TalairachClient (Lancaster et al., 2000).

Результаты

Влияние эмоциональной валентности изображений на успешность и скорость решения когнитивной задачи, требующей участия рабочей памяти

На основе поведенческих данных, записанных в процессе фМРТ-сканирования, для каждого испытуемого вычислялись средний процент правильных ответов (успешность) и

среднее время правильных ответов по набору проб каждой валентности. Пропуски (нажатие на кнопку по истечении предъявления тестового стимула) и технические ошибки (нажатие на другие кнопки и т.д.) в анализ не включались. Дескриптивная статистика анализируемых параметров выполнения когнитивной задачи представлена в таблице 1.

Дисперсионный анализ с повторными измерениями позволил обнаружить значимое влияние эмоциональной валентности на успешность решения когнитивной задачи ($F(2, 23) = 4.709, p = 0.019$). Парные сравнения процента правильных ответов по *t*-критерию Стьюдента для связанных выборок показали, что успешность решения когнитивной задачи максимальна при предъявлении нейтральных изображений и минимальна при предъявлении изображений отрицательной валентности, при этом различия между этими двумя экспериментальными условиями значимы ($p = 0.028$).

Эмоциональная валентность изображений оказывала влияние также и на скорость решения когнитивной задачи. Дисперсионный анализ выявил значимое влияние фактора

валентности на время правильных ответов ($F(2, 23) = 15.496, p < 0.001$). Парные сравнения показали, что скорость, с которой решается когнитивная задача при предъявлении нейтральных изображений, значимо выше, чем при предъявлении как отрицательно окрашенных ($p < 0.001$), так и положительно окрашенных ($p = 0.003$) стимулов, причем положительно окрашенные изображения сравниваются испытуемыми быстрее отрицательных ($p = 0.007$).

Таким образом, анализ поведенческих параметров показал, что эмоциональная валентность изображений оказывает существенное влияние на эффективность РП: успешность выполнения задания выше всего для нейтральных изображений при минимальном времени ответа и ниже всего для негативных изображений при максимальном времени ответа.

Результаты функциональной МРТ

Первоначально мы планировали сконцентрировать внимание на изучении активации в зонах мозга в центральный период интервала удержания информации в РП. Весь

Таблица 1

Средние значения и стандартные отклонения процента правильных ответов и времени ответа для каждой валентности

Валентность изображений	Процент правильных ответов		Время правильных ответов	
	Среднее	Стандартное отклонение	Среднее	Стандартное отклонение
Нейтральные	79.67	9.02	1.51	0.19
Положительные	77.33	7.28	1.58	0.21
Отрицательные	74.70	9.90	1.64	0.21

период удержания длился от 9.5 до 11 сек. Нас интересовал период, начинавшийся через 4 сек по окончании предъявления эталонного изображения и оканчивавшийся за 4 сек до начала предъявления тестового стимула. В связи с низкой временной разрешающей способностью BOLD-сигнала именно такое разнесение событий во времени (от 4 сек) позволяет, согласно литературным данным, надежно разделить BOLD-сигнал, вызванный двумя событиями, в том числе в рамках процедуры исследования РП (Postle et al., 2000).

При поправке на множественные сравнения (FDR на уровне кластеров, $q < 0.05$) активация корковых зон и глубинных структур в центральном периоде интервала удержания информации в РП достигает статистической значимости лишь в немногочисленных структурах мозга. При условии удержания нейтральной информации по сравнению с негативно окрашенной активируются билатерально поля ВА 22, левое ВА 6, правое ВА 13. При условии удержания нейтральной информации по сравнению с состоянием покоя активируются хвост хвостатого ядра (caudate tail) и таламус в левом полушарии (см. рисунок 5 на цветной вкладке). При сравнении удержания негативных изображений в РП статистической значимости достигает только различие с состоянием покоя. При этом активируются в левом полушарии ВА 24, 31 и хвост хвостатого ядра, в правом полушарии ВА 19 и тело хвостатого ядра (caudate body).

Низкий уровень активации во время центрального периода удержания информации, по-видимому, объ-

ясняется его значительной удаленностью во времени от момента запечатления материала. В то же время первые четыре секунды периода удержания информации в РП демонстрируют высокий уровень активации. Однако общая линейная модель не позволяет однозначно разделить гемодинамический ответ, связанный с запечатлением эталонного стимула и с периодом удержания. Чтобы выявить специфику периода удержания, для каждого испытуемого было произведено вычитание активации в период запечатления эталонного стимула (encoding — E) из активации в первом периоде интервала удержания (retention — R). Области мозга, демонстрирующие значимо большую активацию в периоде удержания по сравнению с периодом запечатления, были выявлены для каждой валентности ($R_{\text{neutral}} - E_{\text{neutral}}$, $R_{\text{negative}} - E_{\text{negative}}$, $R_{\text{positive}} - E_{\text{positive}}$). Затем было проведено сравнение полученных разностей для трех валентностей. В таблице 2 и на рисунках 6–9 на цветной вкладке приводятся результаты для условий, в которых различия достигают статистической значимости при поправке на множественные сравнения ($R - E(\text{neutral}) > R - E(\text{negative})$; $R - E(\text{neutral}) > R - E(\text{positive})$; $R - E(\text{negative}) > R - E(\text{neutral})$; $R - E(\text{negative}) > R - E(\text{positive})$).

Обсуждение

Эффективность решения когнитивной задачи оказалась выше всего для нейтральных изображений при минимальном времени ответа и ниже всего для негативных изображений при максимальном времени ответа. Этот результат в целом согласуется с

Таблица 2

Групповые результаты

Корковые зоны и глубинные структуры мозга, активация в которых достигает статистически значимых различий (с поправкой FDR на уровне кластеров, $q < 0.05$)

neutral > negative		neutral > positive	
<i>Left</i>	<i>Right</i>	<i>Left</i>	<i>Right</i>
	BA 37		BA 37
	BA 22	BA 22	BA 22
BA 19		BA 19	
BA 39		BA 39	
BA 23		BA 23	BA 23
BA 31		BA 31	
BA 9		BA 9	BA 9
negative > neutral		negative > positive	
<i>Left</i>	<i>Right</i>	<i>Left</i>	<i>Right</i>
		BA 9	BA 9
BA 22	BA 22		
BA 41	BA 41	BA 41	
BA 10	BA 10	BA 10	
BA 40	BA 40	BA 40	BA 40
BA 39	BA 39		
BA 18	BA 18		
	BA 42		
	BA 8		
		BA 13	BA 13
		BA 31	BA 31
		BA 23	BA 23
			BA 44
			BA 6
			BA 18
		BA 19	
		BA 46	
Caudate Head	Caudate Head		
Caudate Tail			Caudate Tail
	Caudate Body		Caudate Body

немногочисленными предшествующими исследованиями на материале стандартного набора изображений IAPS, согласно которым негативно окрашенные сцены как при долговременном (2 месяца) (Fernández-Rey, Redondo, 2007), так и при кратковременном (1.5 сек) (Maljkovic, Martini, 2005) хранении могут воспроизводиться хуже, чем положительные.

Кроме того, из данных фМРТ видно, что топография корковых зон, в которых была обнаружена активация при удержании в РП нейтральной информации, близка к топографии мозговой организации зрительной РП, описанной в других исследованиях (Gazzaley et al., 2004; Habeck et al., 2005).

Результаты фМРТ-исследования свидетельствуют о различной топографии активированных корковых и глубинных структур мозга при удержании в РП изображений разной эмоциональной валентности, что позволяет предположить формирование разных функциональных систем мозга. Система, связанная с обработкой отрицательно окрашенной информации, менее эффективна и при этом более диффузна, чем система, формирующаяся при удержании нейтральной информации. В эту систему наряду с зонами, вносящими вклад в реализацию когнитивной деятельности, вовлекаются области коры, которые принято относить к обеспечению протекания эмоциональных процессов: ВА 13, 23, 31 (Owen et al., 2005; Ghashghaei et al., 2007; Pessoa, 2008), хвостатое ядро (McNab, Kleinberg, 2008).

Поскольку такой параметр эмоционально окрашенных изображе-

ний, как валентность, коррелирует с параметром вызываемого эмоционального возбуждения (arousal) (Bradley, Lang, 2007), то может возникнуть предположение, что ключевым параметром, влияющим на продуктивность и мозговую организацию удержания зрительной информации в РП, является не валентность, а вызываемое изображениями эмоциональное возбуждение.

В этом случае мы можем ожидать, что стандартные оценки уровня эмоционального возбуждения, вызываемого использованными стимульными изображениями, продемонстрируют значимые различия между нейтральными и негативными, но не позитивными стимулами. Однако это не так. На основе стандартных оценок изображений IAPS и GAPED были рассчитаны средние значения уровня эмоционального возбуждения для использованных в нашем исследовании 240 изображений. Они составили для нейтральных: 2.86 ± 0.61 балла, для положительных: 3.73 ± 1.23 , для отрицательных: 6.15 ± 0.86 . Дисперсионный анализ выявил значимое влияние ($F(2, 237) = 233.23, p < 0.001$) валентности на показатель эмоционального возбуждения. Парные сравнения показали различия, значимые на уровне $p < 0.001$, между стимулами всех трех типов валентности, а не только между отрицательными и двумя другими. Другим аргументом против исключительного влияния эмоционального возбуждения являются результаты анализа времени решения задачи. Минимальное время реакции отмечалось для нейтральных стимулов (наименьшие показатели по шкале эмоционального

возбуждения), а максимальное — для отрицательных (максимальные показатели по шкале эмоционального возбуждения), а не наоборот, как можно было бы предположить исходя из определяющей роли уровня эмоционального возбуждения.

Таким образом, на данном этапе исследования мы можем предположить, что снижение эффективности РП и изменение ее мозговой организации при удержании негативно окрашенной информации по сравнению с удержанием нейтральной информации обусловлено совместным влиянием двух факторов — отрицательной валентностью и высоким уровнем эмоционального возбуждения.

Интересно, что при удержании в РП негативно окрашенных изображений обнаружена активация в зоне лобного полюса (BA 10). Лобный полюс является зоной, участвующей в контроле деятельности в ситуации многозадачности (Burgess, 2000; Burgess et al., 2007; Petrides, Pandya, 2004; Gilbert et al., 2006). Мы предполагаем, что активация этого участка коры может быть связана с попыткой испытуемого подавить негативные эмоции, которые воспринимаются как дистрактор, мешающий успешному выполнению задания.

Паттерн активации в DLPFC и OFC в нашем исследовании лишь частично совпал с литературными данными (Perlstein et al., 2002): активация в участках DLPFC была обнаружена преимущественно при удержании нейтральных, а активация OFC — при удержании негативно окрашенных изображений.

Остается открытым вопрос, существует ли отдельная система, обра-

зующаяся при удержании в РП положительно окрашенной информации. В нашем исследовании не выявлено существенных различий ни по эффективности, ни по мозговой организации удержания в РП нейтральных и положительно окрашенных стимулов.

Выводы

Негативная окраска зрительной информации снижает эффективность ее удержания в рабочей памяти по сравнению с удержанием нейтрально окрашенной информации.

Интервал удержания информации в рабочей памяти не однороден: в первые четыре секунды периода удержания наблюдается интенсивная активация различных отделов мозга, которая затем снижается.

Анализ BOLD-сигнала в первые четыре секунды удержания информации в рабочей памяти (за вычетом активации, связанной с запечатлением) свидетельствует о специфике топографии активированных корковых зон и глубинных структур, обусловленной эмоциональной валентностью стимулов. Наиболее выраженные различия наблюдаются между удержанием отрицательно окрашенных и нейтральных зрительных стимулов.

Сопоставление результатов фМРТ-исследования и данных об успешности выполнения задачи позволяет предположить, что отрицательная эмоциональная окраска информации при ее сочетании с высоким уровнем эмоционального возбуждения препятствует формированию оптимальных для данного вида когнитивной деятельности функциональных систем мозга.

Литература

- Александров, Ю. И. (2011). Развитие как дифференциация. В кн. Н. И. Чуприкова, А. Д. Кошелев (Ред.), *Дифференциционно-интеграционная теория развития* (с. 39–59). М.: Языки славянских культур.
- Васанов, А. Ю., Марченко, О. П., Машанло, А. С. (2011). Проверка стандартных показателей эмоционально окрашенных фотоизображений IAPS на русской выборке. *Экспериментальная психология*, 3, 126–132.
- Колбенева, М. Г., Александров, Ю. И. (2010). *Органы чувств, эмоции и прилагательные русского языка: Лингвопсихологический словарь*. М.: Языки славянских культур.
- Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science*, 255, 555–559.
- Baddeley, A. (2012). Working memory: Theories, models, and controversies. *Annual Review Psychol of psychology*, 63, 1–29.
- Bradley, M. M., Greenwald, M. K., Petry, M. C., & Lang, P. J. (1992). Remembering pictures: pleasure and arousal in memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, & Cognition*, 18, 379–390.
- Bradley, M. M., & Lang, P. J. (2007). The International Affective Picture System (IAPS) in the study of emotion and attention. In J. A. Coan, & J. J. B. Allen (Eds.), *Handbook of emotion elicitation and assessment* (pp. 29–46). New York: Cambridge University Press.
- Buchanan, T. W., & Adolphs, R. (2002). The role of the human amygdala in emotional modulation of long-term declarative memory. In S. Moore, & M. Oaksford (Eds.), *Emotional cognition: From brain to behavior* (pp. 9–34). Amsterdam: John Benjamins Publishing.
- Burgess, P. W. (2000). Strategy application disorder: The role of the frontal lobes in human multitasking. *Psychological Research*, 63(3–4), 279–288.
- Burgess, P. W., Gilbert, S. J., & Dumontheil, I. (2007). Function and localization within rostral prefrontal cortex (area 10). *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B*, 362(1481), 887–899.
- Dan-Glauser, E. S., & Scherer, K. R. (2011). The Geneva Affective Picture Database (GAPED): a new 730-picture database focusing on valence and normative significance. *Behavior Research Methods*, 43(2), 468–477.
- Eickhoff, S. B., Bzdok, D., Laird, A. R., Kurth, F., & Fox, P. T. (2012). Activation likelihood estimation revisited. *NeuroImage*, 59, 2349–2361.
- Fernández-Rey, J., & Redondo, J. (2007). Recognition memory for pictorial stimuli: Biasing effects of stimulus emotionality. *Psicothema*, 19(3), 375–380.
- Gazzaley, A., Rissman, J., & D'Esposito, M. (2004). Functional connectivity during working memory maintenance. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 4(4), 580.
- Ghashghaei, H. T., Hilgetag, C. C., & Barbas, H. (2007). Sequence of information processing for emotions based on the anatomic dialogue between prefrontal cortex and amygdala. *NeuroImage*, 34(3), 905–923.
- Gilbert, S. J., Spengler, S., Simons, J. S., Steele, J. D., Lawrie, S. M., Frith, C. D., Burgess, P. W. (2006). Functional specialization within rostral prefrontal cortex (Area 10): A meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(6), 932–948.
- Goldman-Rakic, P. S. (1987). Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behavior by representational memory. In F. Plum, & V. Mountcastle (Eds.), *Handbook of physiology: The nervous system* (Vol. 5, pp. 373–417). MD: American Physiological Society, Bethesda.

- Grahn, J. A., Parkinson, J. A., & Owen, A. M. (2008). The cognitive functions of the caudate nucleus. *Progress Neurobiology*, 86(3), 141–155.
- Gray, J. R. (2004). Integration of emotion and cognitive control. *American Psychological Society*, 13(2), 46–48.
- Gray, J. R., Braver, T. S., & Raichle, M. E. (2002). Integration of emotion and cognition in the lateral prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 4115–4120.
- Habeck, C., Rakitin, B. C. Moeller, J., Scarmeas, S., Zarahn, E., Brown, T., & Stern, Y. (2005). An event-related fMRI study of the neural networks underlying the encoding, maintenance, and retrieval phase in a delayed-match-to-sample task. *Cognitive Brain Research*, 23, 207–220.
- Hanslmayr, S., & Staudigl, T. (2013). How brain oscillations form memories – A processing based perspective on oscillatory subsequent memory effects. In press. *NeuroImage*.
- Kensinger, E. A., Garoff-Eaton, R. J., & Schacter, D. L. (2006). Memory for specific visual details can be enhanced by negative arousing content. *Journal of Memory and Language*, 54, 99–112.
- Kensinger, E. A., & Schacter, D. L. (2008). Memory and emotion. In M. Lewis, J. M. Haviland-Jones, L. F. Barrett (Eds.), *Handbook of emotions* (pp. 601–617). New York: Guilford Press.
- Lancaster, J. L., Woldorff, M. G., Parsons, L. M., Liotti, M., Freitas, C. S., Rainey, L., ... Fox, P. T. (2000). Automated Talairach Atlas labels for functional brain mapping. *Human Brain Mapping*, 10, 120–131.
- Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (2008). *International affective picture system (IAPS): Affective ratings of pictures and instruction manual*. Technical Report A-8. University of Florida, Gainesville, FL.
- Lavric, A., Rippon, G., & Gray, J. R. (2003). Threat-evoked anxiety disrupts spatial working memory performance: An attentional account. *Cognitive Therapy and Research*, 27, 489–504.
- LeDoux, J. E. (1996). *The emotional brain: The mysterious underpinnings of emotional life*. New York.: Simon and Schuster.
- Leh, S. E., Petrides, M., & Strafella, A. P. (2010). The neural circuitry of executive functions in healthy subjects and Parkinson's disease. *Neuropsychopharmacology*, 35(1), 70–85.
- Lewis, P. A., & Critchley, H. D. (2003). Mood-dependent memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(10), 431–433.
- Linton, M. (1975). Memory for real-world events. In D. A. Norman, & D. E. Rumelhart (Eds.), *Explorations in cognition* (pp. 376–404). San Francisco: Freeman.
- Luck, S. J., & Vogel, E. K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 390, 279–281.
- Maljkovic, V., & Martini, P. (2005). Short-term memory for scenes with affective content. *Journal of Vision*, 5, 215–229.
- McNab, F., & Kleinberg, T. (2008). Prefrontal cortex and basal ganglia control access to working memory. *Nature Neuroscience*, 11(1), 103–107.
- Metzger, C. D., Eckert, U., Steiner, J., Sartorius, A., Buchmann, J. E., Stadler, J., ... Walter, M. (2010). High field fMRI reveals thalamocortical integration of segregated cognitive and emotional processing in mediodorsal and intralaminar thalamic nuclei. *Frontiers in Neuroanatomy*, 4, 138.
- Nauta, W. J. H. (1971). The problem of the frontal lobe: a reinterpretation. *Journal of Psychiatric Research*, 8, 167–187.
- Ortony, A., Turner, T. J., & Antos, S. J. (1983). A puzzle about affect and recognition memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, & Cognition*, 9, 725–729.
- Osaka, M., Yaoi, K., Minamoto, T., & Osaka, N. (2013). When do negative and positive emotions modulate working memory performance? *Scientific Reports*, 3, 1375.

- Owen, A. M., McMillan, K. M., Laird, A. R., & Bullmore, E. (2005). N-back working memory paradigm: A meta-analysis of normative functional neuroimaging studies. *Human Brain Mapping*, 25, 46–59.
- Pessoa, L. (2008). On the relationship between emotion and cognition. *Nature Publishing Group*, 9, 148–158.
- Pessoa, L. (2009). How do emotion and motivation direct executive control? *Trends in Cognitive Sciences*, 13(4), 160–166.
- Perlstein, W. M., Elbert, T., & Stenger, A. V. (2002). Dissociation in human prefrontal cortex of affective influences on working memory-related activity. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, 99(3), 1736–1741.
- Petrides, M., & Pandya, D. N. (2004). The frontal cortex. In G. Paxinos, & U. Mai (Eds.), *The human nervous system* (pp. 950–972). San Diego, CA: Academic Press.
- Postle, B. R., Zarahn, E., & D'Esposito, M. (2000). Using event-related fMRI to assess delay-period activity during performance of spatial and nonspatial working memory tasks. *Brain Research Protocols*, 5, 57–66.
- Ray, R. D., & Zald, D. H. (2012). Anatomical insights into the interaction of emotion and cognition in the prefrontal cortex. Review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36, 479–501.
- Tulving, E., & Thomson, D. (1973). Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological Review*, 80(5), 352–373.

fMRI Study of Retention of Images with Different Emotional Valence in the Working Memory

Renata Rozovskaya

The Institute of Developmental Physiology RAO*
E-mail: renata.rozovskaya@gmail.com

Ekaterina Pechenkova

Institute of Practical Psychology and Psychoanalysis**
E-mail: evp@virtualcoglab.org

Elena Merшина

Federal Center of Medicine and Rehabilitation***
E-mail: elena_mershina@mail.ru

Regina Machinskaya

The Institute of Developmental physiology RAO*.
E-mail: reginamachinskaya@gmail.com

Address: * 8, k. 2 Pogodinskaya str., Moscow, Russia, 119121

** 13 Yaroslavl'skaya str., Moscow, Russia, 129366 (office 229)

*** 3 Ivan'kovskoe shosse, Moscow, Russia, 125367

Abstract

The article presents an fMRI study of brain organization of working memory during the retention of visual stimuli with different emotional valence. We studied how emotional valence of information influences the working memory processes: whether emotions modulate the activity of a single functional system of the working memory or different functional systems of the brain are activated fully or partially, depending on the emotional valence of information. Twenty-one subjects participated. We used images from IAPS and GATED databases with different emotional valence (negative, positive, and neutral). Participants memorized the original images and performed a change detection task after the working memory retention period (about 10 seconds). We recorded errors, reaction time, and the BOLD-signal (fMRI). We found significant differences, both in the cognitive task performance and in the brain organization of the information retention period in the working memory, for negative stimuli, compared to neutral. Negative valence of visual information reduces the effectiveness of its retention in the working memory. The fMRI data suggest different topography of activation of cortical and deep brain structures during working memory retention of images with different emotional valence which suggests formation of different functional systems in the brain. Comparison of the fMRI study results with the task performance data shows that negative emotional valence of information combined with level of emotional arousal interferes with formation of optimal functional brain systems for this type of cognitive activity.

Keywords: visual working memory, retention period, emotional valence of information, fMRI.

References

- Alexandrov, Yu. I. (2011). Razvitie kak differentsiatsiya [Development as differentiation]. In N. I. Chuprikova, & A. D. Koshelev (Eds.), *Differentsionno-integratsionnaya teoriya razvitiya* [Differential-integration theory of development] (pp. 39–59). Moscow: Yazyki slavyanskikh kul'tur.
- Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science*, 255, 555–559.
- Baddeley, A. (2012). Working memory: Theories, models, and controversies. *Annual Review Psychol of psychology*, 63, 1–29.
- Bradley, M. M., Greenwald, M. K., Petry, M. C., & Lang, P. J. (1992). Remembering pictures: pleasure and arousal in memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, & Cognition*, 18, 379–390.
- Bradley, M. M., & Lang, P. J. (2007). The International Affective Picture System (IAPS) in the study of emotion and attention. In J. A. Coan, & J. J. B. Allen (Eds.), *Handbook of emotion elicitation and assessment* (pp. 29–46). New York: Cambridge University Press.
- Buchanan, T. W., & Adolphs, R. (2002). The role of the human amygdala in emotional modulation of long-term declarative memory. In S. Moore, & M. Oaksford (Eds.), *Emotional cognition: From brain to behavior* (pp. 9–34). Amsterdam: John Benjamins Publishing.
- Burgess, P. W. (2000). Strategy application disorder: The role of the frontal lobes in human multitasking. *Psychological Research*, 63(3–4), 279–288.

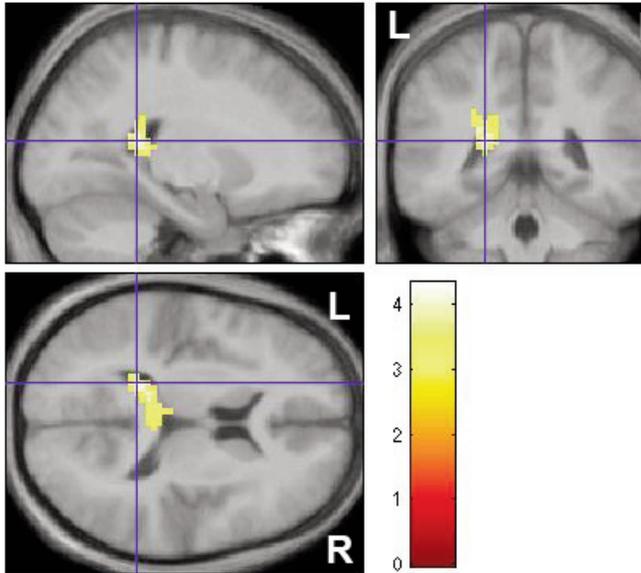
- Burgess, P. W., Gilbert, S. J., & Dumontheil, I. (2007). Function and localization within rostral prefrontal cortex (area 10). *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B*, 362(1481), 887–899.
- Dan-Glauser, E. S., & Scherer, K. R. (2011). The Geneva Affective Picture Database (GAPED): a new 730-picture database focusing on valence and normative significance. *Behavior Research Methods*, 43(2), 468–477.
- Eickhoff, S. B., Bzdok, D., Laird, A. R., Kurth, F., & Fox, P. T. (2012). Activation likelihood estimation revisited. *NeuroImage*, 59, 2349–2361.
- Fernández-Rey, J., & Redondo, J. (2007). Recognition memory for pictorial stimuli: Biasing effects of stimulus emotionality. *Psicothema*, 19(3), 375–380.
- Gazzaley, A., Rissman, J., & D'Esposito, M. (2004). Functional connectivity during working memory maintenance. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 4(4), 580.
- Ghashghaei, H. T., Hilgetag, C. C., & Barbas, H. (2007). Sequence of information processing for emotions based on the anatomic dialogue between prefrontal cortex and amygdala. *NeuroImage*, 34(3), 905–923.
- Gilbert, S. J., Spengler, S., Simons, J. S., Steele, J. D., Lawrie, S. M., Frith, C. D., Burgess, P. W. (2006). Functional specialization within rostral prefrontal cortex (Area 10): A meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(6), 932–948.
- Goldman-Rakic, P. S. (1987). Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behavior by representational memory. In F. Plum, & V. Mountcastle (Eds.), *Handbook of physiology: The nervous system* (Vol. 5, pp. 373–417). MD: American Physiological Society, Bethesda.
- Grahn, J. A., Parkinson, J. A., & Owen, A. M. (2008). The cognitive functions of the caudate nucleus. *Progress Neurobiology*, 86(3), 141–155.
- Gray, J. R. (2004). Integration of emotion and cognitive control. *American Psychological Society*, 13(2), 46–48.
- Gray, J. R., Braver, T. S., & Raichle, M. E. (2002). Integration of emotion and cognition in the lateral prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 4115–4120.
- Habeck, C., Rakitin, B. C. Moeller, J., Scarneas, S., Zarahn, E., Brown, T., & Stern, Y. (2005). An event-related fMRI study of the neural networks underlying the encoding, maintenance, and retrieval phase in a delayed-match-to-sample task. *Cognitive Brain Research*, 23, 207–220.
- Hanslmayr, S., & Staudigl, T. (2013). How brain oscillations form memories – A processing based perspective on oscillatory subsequent memory effects. In press. *NeuroImage*.
- Kensinger, E. A., Garoff-Eaton, R. J., & Schacter, D. L. (2006). Memory for specific visual details can be enhanced by negative arousing content. *Journal of Memory and Language*, 54, 99–112.
- Kensinger, E. A., & Schacter, D. L. (2008). Memory and emotion. In M. Lewis, J. M. Haviland-Jones, L. F. Barrett (Eds.), *Handbook of emotions* (pp. 601–617). New York: Guilford Press.
- Kolbeneva, M. G., & Alexandrov, Yu. I. (2010). *Organy chuvstv, emotsii i prilagatel'nye russkogo yazyka: Lingvopsikhologicheskii slovar'* [Senses, emotions, and Russian-language adjectives: Lingvo-Psychological dictionary]. Moscow: Yazyki slavyanskikh kul'tur.
- Lancaster, J. L., Woldorff, M. G., Parsons, L. M., Liotti, M., Freitas, C. S., Rainey, L., ... Fox, P. T. (2000). Automated Talairach Atlas labels for functional brain mapping. *Human Brain Mapping*, 10, 120–131.
- Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (2008). *International affective picture system (IAPS): Affective ratings of pictures and instruction manual*. Technical Report A-8. University of Florida, Gainesville, FL.

- Lavric, A., Rippon, G., & Gray, J. R. (2003). Threat-evoked anxiety disrupts spatial working memory performance: An attentional account. *Cognitive Therapy and Research, 27*, 489–504.
- LeDoux, J. E. (1996). *The emotional brain: The mysterious underpinnings of emotional life*. New York.: Simon and Schuster.
- Leh, S. E., Petrides, M., & Strafella, A. P. (2010). The neural circuitry of executive functions in healthy subjects and Parkinson's disease. *Neuropsychopharmacology, 35*(1), 70–85.
- Lewis, P. A., & Critchley, H. D. (2003). Mood-dependent memory. *Trends in Cognitive Sciences, 7*(10), 431–433.
- Linton, M. (1975). Memory for real-world events. In D. A. Norman, & D. E. Rumelhart (Eds.), *Explorations in cognition* (pp. 376–404). San Francisco: Freeman.
- Luck, S. J., & Vogel, E. K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature, 390*, 279–281.
- Maljkovic, V., & Martini, P. (2005). Short-term memory for scenes with affective content. *Journal of Vision, 5*, 215–229.
- McNab, F., & Klingberg, T. (2008). Prefrontal cortex and basal ganglia control access to working memory. *Nature Neuroscience, 11*(1), 103–107.
- Metzger, C. D., Eckert, U., Steiner, J., Sartorius, A., Buchmann, J. E., Stadler, J., ... Walter, M. (2010). High field fMRI reveals thalamocortical integration of segregated cognitive and emotional processing in mediodorsal and intralaminar thalamic nuclei. *Frontiers in Neuroanatomy, 4*, 138.
- Nauta, W. J. H. (1971). The problem of the frontal lobe: a reinterpretation. *Journal of Psychiatric Research, 8*, 167–187.
- Ortony, A., Turner, T. J., & Antos, S. J. (1983). A puzzle about affect and recognition memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, & Cognition, 9*, 725–729.
- Osaka, M., Yaoi, K., Minamoto, T., & Osaka, N. (2013). When do negative and positive emotions modulate working memory performance? *Scientific Reports, 3*, 1375.
- Owen, A. M., McMillan, K. M., Laird, A. R., & Bullmore, E. (2005). N-back working memory paradigm: A meta-analysis of normative functional neuroimaging studies. *Human Brain Mapping, 25*, 46–59.
- Pessoa, L. (2008). On the relationship between emotion and cognition. *Nature Publishing Group, 9*, 148–158.
- Pessoa, L. (2009). How do emotion and motivation direct executive control? *Trends in Cognitive Sciences, 13*(4), 160–166.
- Perlstein, W. M., Elbert, T., & Stenger, A. V. (2002). Dissociation in human prefrontal cortex of affective influences on working memory-related activity. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA, 99*(3), 1736–1741.
- Petrides, M., & Pandya, D. N. (2004). The frontal cortex. In G. Paxinos, & U. Mai (Eds.), *The human nervous system* (pp. 950–972). San Diego, CA: Academic Press.
- Postle, B. R., Zarahn, E., & D'Esposito, M. (2000). Using event-related fMRI to assess delay-period activity during performance of spatial and nonspatial working memory tasks. *Brain Research Protocols, 5*, 57–66.
- Ray, R. D., & Zald, D. H. (2012). Anatomical insights into the interaction of emotion and cognition in the prefrontal cortex. Review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 36*, 479–501.
- Tulving, E., & Thomson, D. (1973). Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological Review, 80*(5), 352–373.

Vasanov, A. U., Marchenko, O. P., & Mashanlo, A. S. (2011). Proverka standartnykh pokazatelei emotional'no okrashennykh fotoizobrazhenii IAPS na russkoi vyborke [Testing the standard scores of emotionally valent images IAPS in a Russian sample]. *Ekspierimental'naya psikhologiya [Experimental Psychology]*, 3, 126–132.

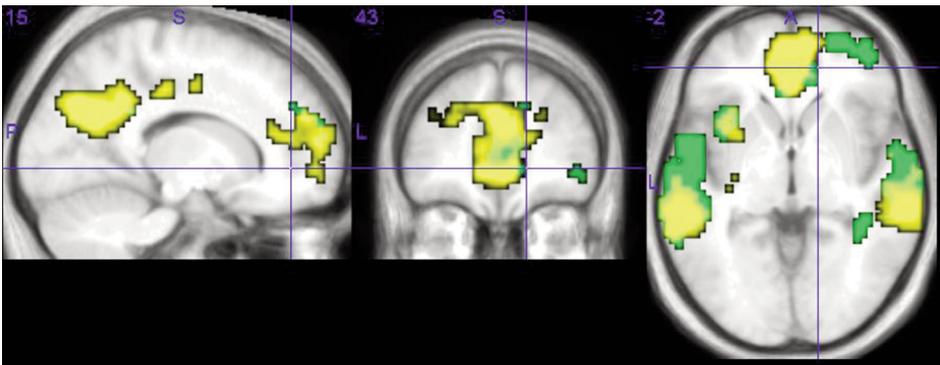
Групповые данные (с поправкой FDR на уровне кластеров, $q < 0.05$)

5-я и 6-я секунды периода удержания в РП нейтральных изображений по сравнению с состоянием покоя (baseline). Активация слева в хвосте хвостатого ядра (caudate tail) и в таламусе.



Групповые данные (с поправкой FDR на уровне кластеров, $q < 0.05$)

Сопоставление условий $R_{neutral} - E_{neutral}$ (желтый цвет) и $R_{positive} - E_{positive}$ (зеленый цвет). Видно, что активация для этих двух условий в значительной степени совпадает, что иллюстрирует низкую статистическую значимость различий условий с нейтральной и с положительно окрашенной информацией.



Групповые данные (с поправкой FDR на уровне кластеров, $q < 0.05$)
 R-E(neutral) (желтый цвет), R-E(negative) > R-E(neutral) (фиолетовый цвет).
 На рисунке снизу указаны выбранные срезы, порядок снизу вверх.

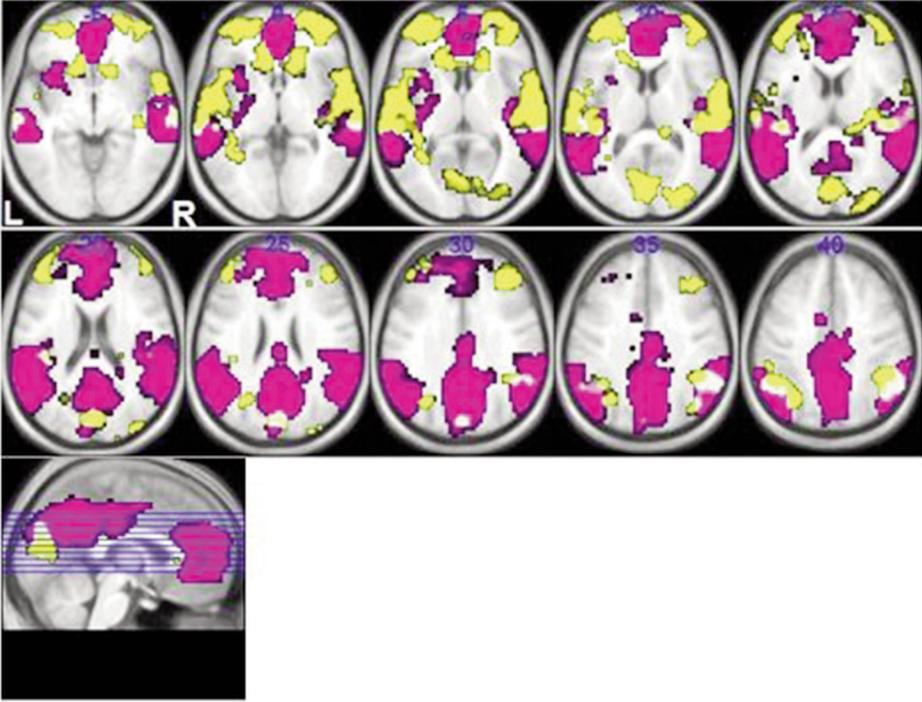


Рисунок 8

Групповые данные (с поправкой FDR на уровне кластеров, $q < 0.05$)
 R-E(negative) > R-E(neutral). Активация в префронтальной коре (BA 10).

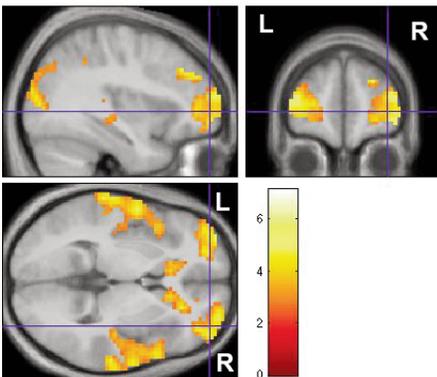


Рисунок 9

Групповые данные (с поправкой FDR на уровне кластеров, $q < 0.05$)
 R-E(neutral) > R-E(negative). Активация в префронтальной коре (BA 9).

