

A Finn–Magyar Tudományos napok keretében 1985. április 17–18-án került sor az I. Finn–Magyar Pszichofiziológiai Szimpóziumra. Az alábbiakban a Risto Näätänen professzor előadása alapján készült írást közöljük. Az előadás összefoglalja a Helsinki Egyetem Pszichológia Tanszékén folyó kognitív pszichofiziológiai kutatások újabb eredményeit, és egyben utal arra a magnetoencephalográfias eljárásra is, melyet a szimpóziumon szintén résztvevő Rita Hari és munkatársai dolgoztak ki.

RISTO NÄÄTÄNEN

Helsinki Egyetem, Pszichológiai Tanszék

**A NAGYON RÖVID IDEJŰ
AKUSZTIKUS (ECHOIKUS) EMLÉKEZET
IDEGÉLETTANI ALAPJAI
AZ ESEMÉNYHEZ KÖTÖTT POTENCIÁLOK
ÉS A MAGNETOENCEPHALOGRAM ALAPJÁN¹**

A kognitív idegtudomány hosszú távú célja, hogy tisztázza, hol tárolódnak az agyban az információk, azaz mi a belső reprezentációk, például a múltbeli ingerek, események tárolásának idegrendszeri alapja. A jelentős kutatási erőfeszítések ellenére alapjában véve e kérdést megoldatlannak kell tekintenünk, legalábbis ami az emberi agyat illeti. Az emlékezeti nyomokat, engramokat nem sikerült megtalálni.

Az eseményhez kötött agyi potenciálokkal (EKP) foglalkozó újabb kutatások segítségével azonban a hallás területén kimutathatók a múltbeli ingerek rövid lejáratú neurofiziológiai reprezentációi. Az ismertetésre kerülő, és az EKP elemzésekből levezethető reprezentációk alkotják a nagyon rövid lejáratú emlékezetet, melyet szenzoros regiszternek, figyelem előttes raktárnak (összefoglalásképpen lásd CROWDER, 1976), illetve echoikus emlékezetnek (NEISSER, 1976) neveznek. Az emlékezet e formájára jellemző, hogy a figyelemtől független, nagy kapacitású rendszer, mely általában a tudatos élményektől függetlenül (lásd KROLL, 1975) rendszerint rövid ideig tárolja a szenzoros adatokat.

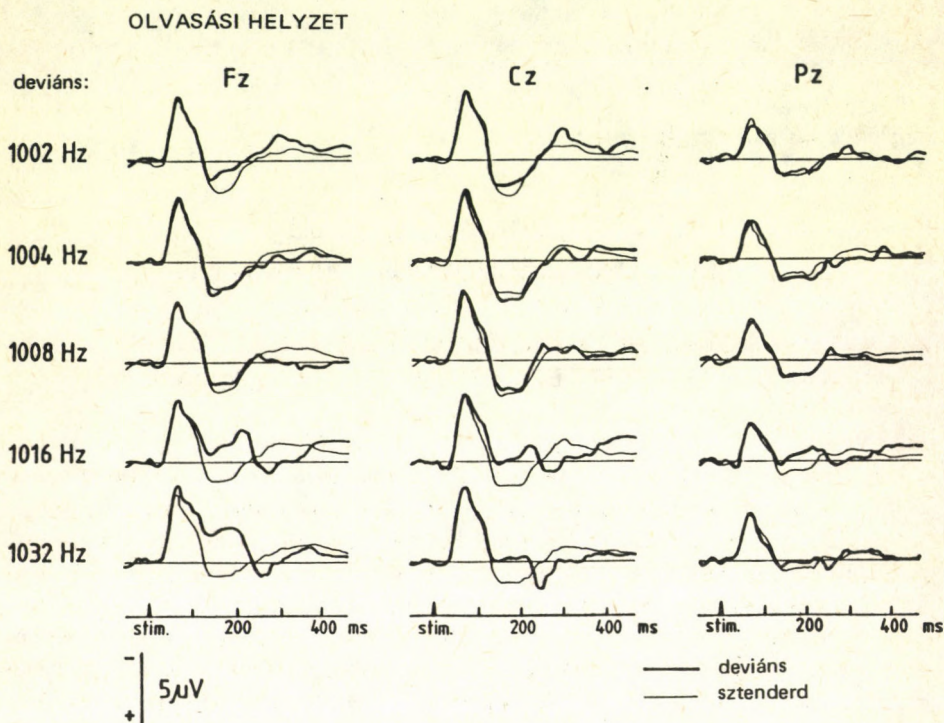
Ebben az emlékezeti rendszerben a fizikai jellemzők teljes mértékben tárolódnak, azaz hangzásuknak, intenzitásuknak megfelelően, viszont nem tartalmazza a jelentést, a fontosságot és más hasonló tényezőket. Ezért alkalmazzák rá a „kategória előttes” kifejezést.

Az ERP apró változás, melyet valamilyen szenzoros ingerlés hoz létre az elektro-

¹ A Finn Tudományos Akadémia támogatásával.

encephalogramban (EEG), és amely normálisan beágyazódik különböző spontán tevékenységekbe. Átlagolási technikával azonban az ERP értékelhetővé válik. Ilyenkor ugyanis az ingerlés időpontjához kötött aktivitás megőrződik, az egyéb elektromos tevékenységek viszont egyszerű statisztikai okból kioltják egymást. ERP-ok „endogén” módon, azaz szenzoros ingerek nélkül is létrejöhetnek.

Az 1. ábrán olyan tipikus adatokat mutatunk be (SAMS és mts., sajtó alatt, a), melyeken az idegi reprezentációval kapcsolatos következtetéseink alapulnak. A kísérleti személy olvasott, és közben rövid ingerek között idővel (IKI) ismételt, hosszabb ide-



1. ábra

Frontális (Fz), vertex (Cz) és parietális (Pz) csoport-átlag EKP-ok sztemderd 1000 Hz frekvenciájú ($p = 80\%$, vékony vonal) és nagyobb frekvenciájú deviáns (20%, vastag vonal). A bal oldalon a deviánsok frekvencia értékei láthatók. A személy olvas. (SAMS és mts., sajtó alatt)

ig hangsorozatot kapott. A „sztemderd” ingerek frekvenciája 1000 Hz volt. E hang-ingerek helyett véletlenszerűen más frekvenciát adtunk. A „deviáns” ingerek valószínűsége 20% volt. Az egyes ingerlési sorozatokban a deviáns inger frekvenciája más és más volt (1002 és 1032 Hz között). A deviáns ingerek minden más szempontból meg-egyeztek a sztemderd ingerekkel. A kísérleti személyeket tájékoztattuk arról, hogy va-lamennyi inger irreleváns, azaz a könyv olvasására kell koncentrálni. Az 1. ábra szerint a 1016 és 1032 Hz frekvenciájú deviáns ingerek kb. 170 ms csúcslatenciájú frontális negativitással járnak, melyek a sztemderd ingerek esetében nem láthatók. E negativitást

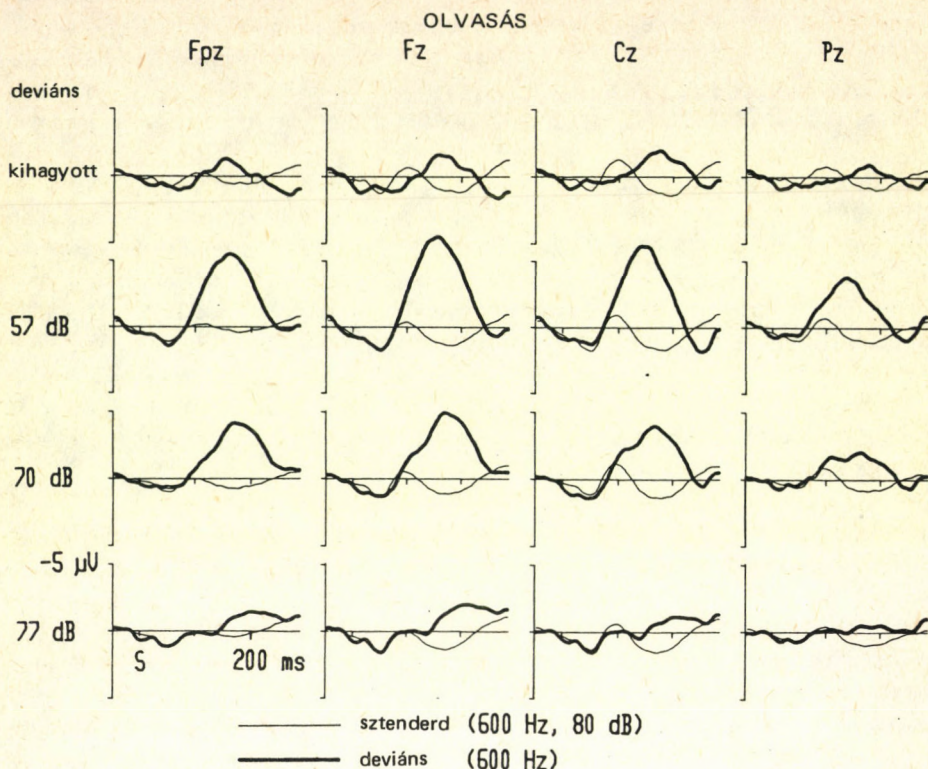
egy pozitív hullám követte, melyet általában P3a-nak neveznek (SQUIRES és mts., 1975). A diszkriminációs küszöb körül mért 1008 Hz frekvenciájú deviáns kisebb negativitást váltott ki, s ez néhány személynél szignifikáns nagyságának bizonyult, míg a 1002 és 1004 Hz frekvenciájú deviánsok esetében nem mutatkozott hasonló negativitás.

Jelen tanulmányunk szempontjából e negativitás központi jelentőségű. NÄÄTÄNEN, GAILLARD és MÄNTYSALO (1978) nyomán, akik általában a két vagy több ERP komponensből álló N2-ből izolálták, ezt az összetevőt *össze-nem-illési-negativitásnak (ÖNIN) nevezzük*.² Az ÖNIN specifikusan az ingerlés változására jelenik meg, amennyiben csupán ismétlődő, homogén ingersorozatban bekövetkező változásokkal váltható ki. Ha kísérletünkben elhagyjuk a sztenderd ingert (1000 Hz), a deviáns ingerek nem váltják ki az ÖNIN-t. Továbbá, ha úgy változtatjuk meg a frekvencia értékeket, hogy az 1000 Hz frekvenciájú ingerek válnak deviánssá, mondjuk 1016 Hz frekvenciájú sztenderd ingerek között, akkor az ÖNIN-t az 1000 Hz frekvenciájú ingerek váltánák ki.

Vajon az ÖNIN megjelenése egyszerűen annak tulajdonítható-e, hogy a deviáns ingerek „friss” afferens neuronokat aktiválnak, míg a sztenderd ingerek nem — tekintettel a különböző ingerek eltérő receptív mezőire? Néhány adat ellentmond e magyarázatnak (lásd NÄÄTÄNEN, sajtó alatt). Először is, egy sorozat kezdeti ingerei nem váltanak ki ÖNIN jellegű választ (SAMS és mts., sajtó alatt, b). (Ugyanez a jelenség mutatkozik meg abban a fentebb említett tényben, mely szerint a sztenderd ingerek elhagyásakor a deviánsokra nem jelenik meg az ÖNIN.) Másodszor, amikor a deviáns minden szempontból megegyezik a sztenderddel — csak az intenzitása kisebb — akkor az ÖNIN megjelenik (2. ábra). A fentiek, és még egyéb okok miatt úgy tűnik, hogy az ÖNIN kiváltója egy sajátos összemérési folyamat, mely egyben az éppen adott szenzoros input (a deviáns inger) és az előző inger (a sztenderd inger idegi reprezentációja) között történik.

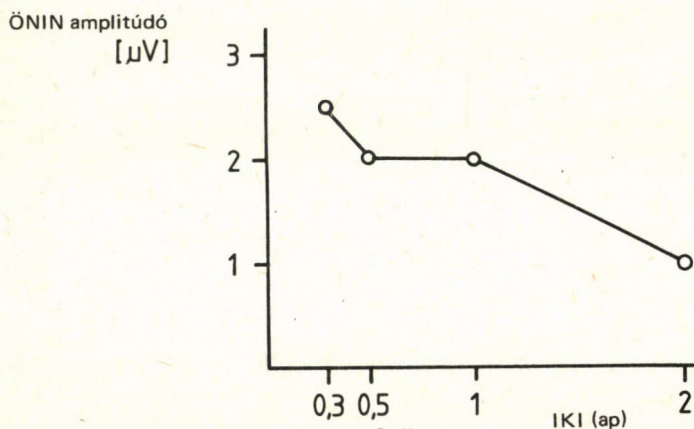
Az ilyen idegi reprezentáció a fizikai ingersajátságokat nagyon pontosan kódolja, mivel kis mértékben eltérő (deviáns) ingerek is kiváltják az ÖNIN-t, míg a többi szten-

²A „kitérés” és a „komponens” kifejezéseket hasonlóan használjuk, mint DONCHIN és mts. (1978). Az EKP pozitív és negatív kitérésekből áll (az átlagolt EKP hullámai), melyek az elemzett periódus integrált agyi tevékenységét mutatják. Kísérletes beavatkozásokat alkalmazva a kitérések egy csoportját különböző komponensekre bonthatjuk, melyekről feltételezhető, hogy funkcionálisan elkülöníthető folyamatokat tükröznek. E komponensek idői és téri szummációja hozza létre a kitéréseket az EKP regisztrátumban. A vezető közeg geometriai és elektromos sajátosságait, valamint az áramforrások számát figyelembe véve az EKP hullámok eloszlását a fejbőrön felhasználhatjuk arra, hogy becsléseket tegyünk intrakraniális eredetükre (lásd például SIDMAN és mts., 1978; WOOD, 1982). Ilyen értelemben az EKP N2 hullámja kitérésnek tekinthető, nem pedig komponensnek. Az N2 komponensszerkezete deviáns ingerek esetében igen összetett, ha a személy figyel a deviáns ingerek detekciójára. Az N2 kitérés részei: 1. ÖNIN, melynek forrása hangok magasságbeli eltérése esetén az elsődleges hallókéreg (lásd alább), 2. N2b, nem modalitás-specifikus későbbi és korábbi negatív komponens, melynek agyi generátorhelye ismeretlen, 3. egy pozitív komponens, a P2, mely valójában két komponens (VAUGHAN és mts., 1980) és talán 4. a P165 pozitivitás (GOODIN és mts., 1978), mely megelőzi, és úgy tűnik szorosan kapcsolódik az N2b-hez, és átfedi az ÖNIN korábbi szakaszát. Amikor nem figyelünk az ingerre, a P165 és az N2b nem váltódik ki (kivéve talán akkor, amikor jelentős mértékben eltérő ingereket alkalmazunk).



2. ábra

Csoport-átlag EKP-ok (különböző elvezetésekéből) a sztenderd ($p = 90\%$) 80 db intenzitású (vastag vonal) és deviáns ($p = 10\%$, vékony vonal) ingerekre. A bal oldalon a deviáns inger intenzitását tüntettük fel. IKI=460 ms, ami igen kicsi N1 amplitúdót eredményez. A személy olvas. (NÄÄTÄNEN és mts., előkészületben, b)



3. ábra

Az ÖNIN deviáns ingerek esetében, az IKI függvényében. A sztenderd inger frekvenciája 600 Hz, a deviánsé 625 Hz ($p = 10\%$). Az inger hosszúsága 50 ms. Csoport átlag. A személy olvas. (NÄÄTÄNEN és mts., előkészületben, b)

derd inger nem (1. ábra). Az ÖNIN így nagyon érzékeny az ingerek változására. Ha viszont az inger eltérése megnő, az ÖNIN hamarosan eléri maximális amplitúdóját. Az ÖNIN csúcslatenciája és időtartama ilyenkor még tovább csökken. (Összefoglalásképpen lásd NÄÄTÄNEN és GAILLARD, 1983.)

Hangmagasságok esetében a neurális reprezentáció szétesésének ideje 5–10 mp között lehet. Ezt MÄNTYSALO és NÄÄTÄNEN (előkészületben) úgy vizsgálta, hogy az egyes ingersorozatokban más és más IKI-t alkalmazott. A sztenderd ingerek frekvenciája 950 Hz volt, a deviánsoké 1150 Hz. A deviánsok egyébként hasonló hangok voltak, valószínűségük 10% volt. Az IKI 1, 2, 4, illetve 8 mp volt. Az ÖNIN a két rövidebb IKI esetében nagyobb volt, azaz a két hosszabb IKI-nél jelentősen csökkent. Az ÖNIN amplitúdójára és megszűnésére nem volt hatással, hogy a személy figyelte-e a hangingereket, vagy sem. A 3. ábra egy olyan kísérletről mutat be hasonló adatokat (NÄÄTÄNEN és mts., előkészületben, b), amelyben a konstans IKI 0,3, 0,5, 1,0 vagy 20 mp volt. Ezek az IKI adatok jól összeillenek az echoikus emlékezet időtartamának legtöbb becslésével (lásd DEUTSCH, 1975; KROLL, 1975).

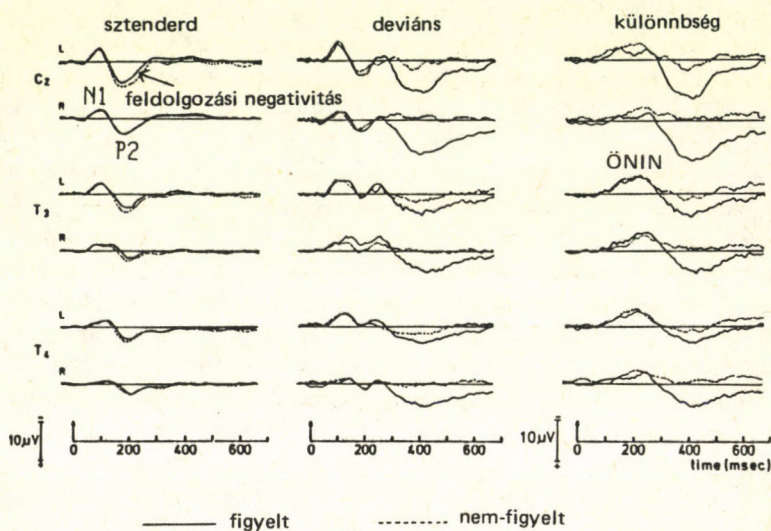
A valószínűségeknek az ÖNIN-re gyakorolt hatása szintén a múltbeli ingerlés feltételezett neurális reprezentációjának rövid idejét mutatja. Minél kisebb a deviáns inger valószínűsége, annál nagyobb ÖNIN-t vált ki (NÄÄTÄNEN és mts., 1983). E kapcsolatot azonban teljességgel a deviáns ingert megelőző néhány utolsó másodperc ingerlési szekvenciája közvetíti (SAMS és mts., 1983, 1984), a globális valószínűségeknek nincs független hatása. Ennek megfelelően az ÖNIN még akkor is regisztrálható, ha a sorozaton belül a két inger valószínűsége megegyezik. Ilyen helyzetben az egyik inger néhány ismétlése után a másik inger kimutatható ÖNIN-t idéz elő (SAMS és mts., 1983).

Úgy tűnik, hogy az inger egyetlen bemutatása is kialakít a rendszerben idegi reprezentációt, amennyiben a deviáns ingert követő sztenderd hang (kicsi) ÖNIN-t vált ki (SAMS és mts., 1984). Viszont, ha a deviáns ingert történetesen egy újabb deviáns követi, e „második deviáns” lényegesen kisebb ÖNIN-t vált ki, mint amekkora az az ÖNIN, mely az első deviáns esetében regisztrálható. Az eredményeknek e mintázata arra utal, hogy az „első deviáns” bemutatását követő pillanatban a sztenderdnek is és a deviánsnak is van idegi reprezentációja a rendszerben. (Két inger párhuzamos idegi reprezentációjával kapcsolatban lásd még NÄÄTÄNEN és mts., 1978, 1980.) Ezek az adatok a raktározó mechanizmus nagy kapacitására mutatnak, ami viszont ismét olyan sajtóság, mely a szenzoros raktározást jellemzi (KROLL, 1975).

A fenti vizsgálatok alapján úgy véljük, hogy az ingerek fizikai sajátságai valahol az agyban rövid tartamra kialakítanak egy sajátos reprezentációs formát. E nyom néhány másodpercen belül szétesik, azonban az inger gyors egymásutánban való ismétlése esetén megmaradhat, vagy meg is erősödhet. Ha e nyom fennállásának idején azonos szenzoros modalitású, de fizikailag eltérő inger jelenik meg, akkor kiváltódik az összenem-illési-negativitás. Az ÖNIN — a takarékosági elv alapján — a neurális reprezentációs rendszer változásának tekinthető. Arra nézve, hogy e neuronális populáció miként képes kialakítani az ingerek fizikai sajátságainak reprezentációját, s az ÖNIN adatokból levonható következtetéseket (lásd NÄÄTÄNEN, 1984).

Az ÖNIN további fontos sajátsága — ami egyben megfelel a szenzoros raktárról adott jellemzésnek —, hogy függetlennek tűnik a figyelemtől. Ezt NÄÄTÄNEN és

mts. (1978, 1980) dichotikus hallgatási kísérletben demonstrálták. Az instrukció szerint ekkor a személyeknek egy hangsorozaton belül meg kellett különböztetniük, s magukban megszámlálniuk a hangmagasság-változásokat, de csak az egyik fülre adott ingerekre. A másik fülre adott ingerekkel nem kellett törődniük. Ez az irreleváns inger-sorozat is tartalmazott azonban hangmagasság változásokat. A sztenderd ingerek esetében regisztrált ERP adatok a 4. ábra bal oldalán láthatók, a deviáns ingerekkel kiváltott ERP adatok középen. A 4. ábra jobb oldalán olyan különbséggörbék mutatunk be, ahol a sztenderd ingereknél regisztrált ERP-k megfelelő latenciájú pontjait kivontuk a deviáns ingereknél regisztrált potenciálok megfelelő latenciájú pontjaiból. E művelet segítségével megmutatkozik, hogy a sztenderd ingereknél regisztrált ERP-hez viszonyítva a deviánsoknál 100 ms kezdettel és mintegy 200 ms időtartammal ÖNIN jelentkezik. A figyelt és nem figyelt input esetében ez az összetevő igen hasonló. A késői pozitivitás viszont csak a figyelt input esetében figyelhető meg (célingér-hatás).



4. ábra.

Vertex (Cz), bal temporális (T3), és jobb temporális (T4) csoport-átlag EKP-k sztenderd és deviáns ingerekre szelektív dichotikus hallgatási helyzetben, külön-külön átlagolva a figyelt és a nem figyelt (a másik fülre figyel) ingerekre jelentkező EKP-ket.

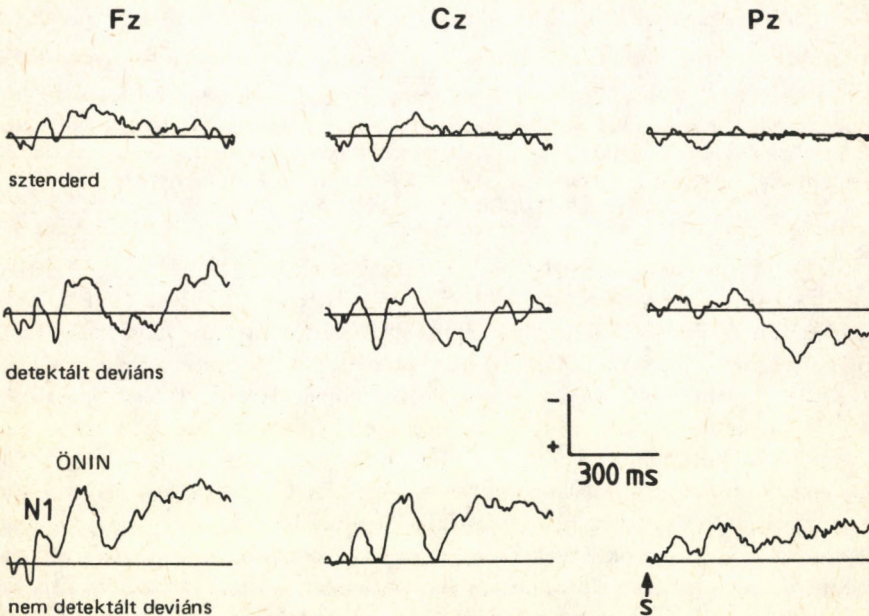
A különbségpotenciálok (a sztenderd ingerre regisztrált válaszokat kivontuk a deviánsokra regisztráltból) a jobb oldalon láthatók.

A fentieknek megfelelően, binaurális ingerlési szekvenciák esetében a deviáns inger hasonló ÖNIN-t vált ki akkor, amikor a feladat célingerek detekciója volt, és akkor is, amikor az összes hangingert figyelmen kívül kellett hagyni, azaz a személyek könyvet olvastak (például NÄÄTÄNEN és mts., 1982; SAMS és mts., 1984). Az olvasás helyett alkalmaztunk egy nehéz teljesítmény-feladatot is, nevezetesen egy számítógépes játékot, ezzel biztosítottuk, hogy a személy figyelmen kívül hagyja a hangingereket. Az ÖNIN amplitúdója igen hasonlóan mutatkozott ahhoz, mint amit olvasás közben regisztráltunk (SAMS és mts., sajtó alatt, a).

Bár az ÖNIN független a figyelemtől, bizonyos aktivációs támogatásra szükség van a kiváltásához, mivel alvás alatt hangmagasság változásokra az ÖNIN általában nem váltható ki (PAAVILAINEN és mts., előkészületben). Az alvás 1. szakaszában azonban néhány személynél megjelenhet kisebb ÖNIN.

Az ÖNIN percepció-előttésnek tűnik, mivel megjelenése nem kívánja meg az ingerlés változásának tudatos észlelését. Egy vizsgálatban olyan küszöb-szintű eltérés, melyet a személy teljes biztonsággal sztendernek ítélt, jól azonosítható ÖNIN-t váltott ki (5. ábra). Ezzel szemben késői pozitívítást csak a detektált eltérések váltottak ki (lásd a Pz elvezetését az 5. ábrán). NÄÄTÄNEN szerint az ÖNIN az ingerlés változásának percepció előttés, fiziológiai reprezentációjához kapcsolódik, azaz olyan agyi folyamatokhoz, melyek önmagukban nem jelentik a tudatos megkülönböztetést. Az ÖNIN-generátor nyilvánvalóan az automatikus és párhuzamos információfeldolgozás példája, mely kívül esik a tudatosságon, de eredménye hatást gyakorol a tudatos észlelésre. Az ilyen generátorfolyamatnak az információfeldolgozásban az lehet a jelentősége, hogy nem figyelt ingersorozatoknál a változások esetében felkelti a figyelmet (paszszív figyelem), és az ingerlést követő késleltetett értékelés számára belső reprezentációt szolgáltat.

Amikor nincs hirtelen változás az ingerlésben, általában csupán potenciális, latens információról beszélhetünk e raktározó rendszerrel kapcsolatban, melynek jellemzője, hogy kívül áll a korlátozott kapacitású rendszeren. Azonban nyilvánvaló, hogy a reprezentáció szinte azonnal áttehető ez utóbbiba. Így a korlátozott kapacitású rend-

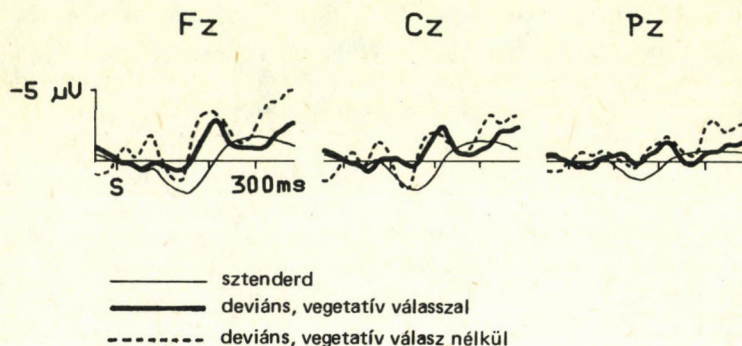


5. ábra.

Frontális (Fz), vertex (Cz) és parietális (Pz) EKP-k sztenderd ingerekre (1000 Hz), detektált deviáns ingerekre (1010 Hz) és nem detektált deviáns ingerekre (1010 Hz). Egy személy adatai. (LOVELESS, SIMPSON és NÄÄTÄNEN publikálatlan adatai)

szerbe még viszonylag rövid figyelemváltási periódusok során is nagy mennyiségű részletes információ kerülhet át, amely az akaratlagos feldolgozás számára kitűnő információs bázist jelent, és ezt az információt kapcsolatba hozhatja a szemantikus elemzőkkel és a hosszú távú emlékezettel (NÄÄTÄNEN, sajtó alatt).

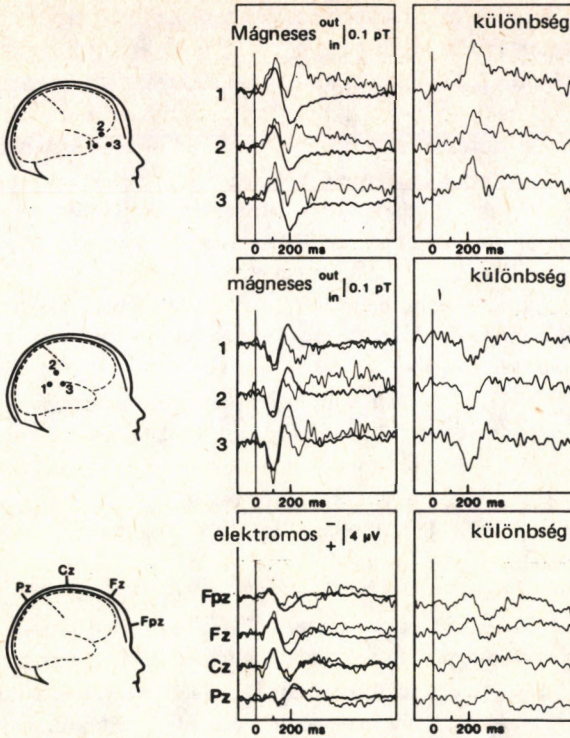
Az ÖNIN generátorfolyamatok percepció-előttés jellegéről további adatokat szolgáltatnak azok a kísérletek (NÄÄTÄNEN és mts., előkészületben, c), melyek során az ÖNIN-en kívül a vegetatív idegrendszer működésének egyes indikátorait is vizsgáltuk. A hangerősség változásait abból a szempontból osztályoztuk, hogy kiváltottak-e vagy sem vegetatív idegrendszeri változásokat. Az ÖNIN mindkét esetben hasonló volt (6. ábra), ami figyelemre méltó, tekintve hogy a vegetatív válaszok meglétét gyakorta a tudatos észlelés vagy detekció indikátoraként alkalmazzák.



6. ábra.

Frontális (Fz), vertex (Cz) és parietális (Pz) csoportátlag EKP-k 600 Hz frekvenciájú sztenderd ingerekre (vékony vonal) és 620 Hz frekvenciájú deviáns ingerekre ($p=10\%$), amikor az utóbbi kiváltott (vastag vonal), illetve amikor nem váltott ki (szaggatott vonal) vegetatív idegrendszeri reakciót. IKI = 510 ms. A személy olvas. (NÄÄTÄNEN és mts., előkészületben, c)

Hol lokalizálható az agyban az ilyen neuronális reprezentáció? HARI, HÄMÄ-LÄINEN, ILMONIEMI, KAUKORANTA, REINIKAINEN, SALMINEN, ALHO, NÄÄTÄNEN és SAMS (1984) megkísérelték az ÖNIN generátor folyamatok lokalizációját a magnetoencephalográfias (MEG) válaszok regisztrációjával deviáns hangingerek (1030 Hz) esetében, melyek sztenderd (1000 Hz) ingerek között jelentek meg. A személy az ingersorozat alatt olvasott. A mágneses össze-nem-illési válasz és az azonos helyzetben párhuzamosan regisztrált ÖNIN együtt jelentkezett. Igen lényeges, hogy a mágneses össze-nem-illési válasz polaritása megfordult, amikor összehasonlítottuk a Sylvius-árok elülső és hátsó része feletti regisztrátumokat. Ez arra utal, hogy a válasz valahonnan a Sylvius-árok körüli kéregből ered (7. ábra). A mágneses válaszok laterális regisztrálásával a generátorforrás viszonylag nagy pontossággal azonosítható. A számítások szerint a mágneses össze-nem-illési válasz az elsődleges hallókéregből származik. Az elektromos ÖNIN valószínű elsődleges generátorhelye szintén ez volt. Nyilvánvaló okok vezetnek ahhoz a következtetéshez, hogy a megelőző ingerek neurális reprezentációja ott található, ahol az össze-nem-illési folyamat létrejön (NÄÄTÄNEN, 1984).



7. ábra

Egy személy mágneses válaszai sztenderd ingerekre (vastag vonal) és deviáns ingerekre (vékony vonal). Az ingerek rövid hangok. A mágneses válaszok a Sylvius-árok elülső (felső görbe) és hátulsó (középső görbe) területéről lettek elvezetve. Az elektromos válaszok Fpz, Fz, Cz és Pz elektróda elhelyezéssel, jobb fül referenciával kerültek regisztrálásra (alsó görbék). A megfelelő különbséggörbék a jobb oldalon láthatók.

Egyidejűleg három mágneses és négy elektromos jelet regisztráltunk. A méréseket 4 csatornás magnetométer három alsó csatornáján végeztük. A felvevő tekercsek ovális alakúak ($1,9 \text{ cm}^2$ területűek) és a koponya felett 13 mm-rel helyezkedtek el.

Középpontjaik között a távolság 16 mm volt. (HARI és mts., 1984, nyomán)

Lehetséges, hogy egy ideig minden szenzoros információ az elsődleges kérgi szenzoros területeken tárolódik az ingerek fizikai sajátosságainak megfelelő precíz neuronális reprezentáció formájában. Így a szenzoros tárolókat abban az agyi rendszerben kereshetjük, melyet általában úgy tartanak nyilván, mint a szenzoros input befogadóját és elemzőjét (lásd még DEUTSCH, 1976; NÄÄTÄNEN, 1984). Így a szenzoros raktárak modalitásonként elkülönülhetnek, és főleg az ingerléssel ellenoldali agyi féltekét vehetik igénybe.³

³ Ez idáig részletesen csak az akusztikus ÖNIN-t vizsgálták, de úgy tűnik, analóg jelenségek vannak más modalitásokban is, vagy legalábbis a vizuális modalításban. Lásd RITTER és mts. (1983) adatait, melyek interpretálhatók vizuális ÖNIN-ként is, az ismétlődő vizuális minta megváltozásakor.

A rövid idejű szenzoros emlékezetben csupán szenzoros adatok raktározódnak. E raktározás és megtartás független a figyelemtől, mint arra a bemutatott ÖNIN adatokból következtethetünk. Továbbá nincs benne jelentésszerű reprezentáció, nincs reprezentációja az értelmezéseknek, elvárásoknak, fontosságának és hasonlóknak. E tényezők feltételezhetően sem a reprezentáció pontosságára, erősségére, sem pedig időtartamára nem hatnak. Viszont az említett tényezők döntő jelentőségűek az információátvitelben a magasabb emlékezeti rendszerekben. Következésképpen a bemutatott neurofiziológiai adatok erősen arra utalnak, hogy létezik passzív, szenzoros típusú regiszter, mely szigorúan elhatárolható az emlékezet egyéb formáitól.

Hasonló egyértelmű különbségtételekre az irodalomban felvetett egyéb emlékezeti rendszerek tekintetében nincs lehetőség. Például okkal kételkedhetünk abban, hogy világos minőségi különbségek lennének a rövid és hosszú tartamú emlékezet között (CROWDER, 1982). Az ilyen különbség meglétére általában azért gondolunk, mert rövid időre (másodpercekre, illetve percekre) általában más típusú anyagot tárolunk, mint hosszabb időre. Rövid időre (bár a szenzoros emlékezetnél hosszabbra) az agy sokféle információt tárol, melynek jelentős része olyan szituációhoz kötött információ, amely nem kapcsolódik különösebben a hosszú tartamú emlékezet tartalmához. Az ilyen, hosszabb távon irreleváns információk a hosszú tartamú emlékezetet nem módosítják, nem adódnak hozzá a hosszú tartamú emlékezethez, nem strukturálódnak újjá benne. Következésképpen az ilyen „laza” információknak el kell veszniük. Ebben valószínűleg szerepet játszik az elhalványulás és az interferencia is, ami azt a benyomást keltheti, hogy létezik strukturálisan és funkcionálisan is elkülöníthető rövid tartamú emlékezeti rendszer, mely nem azonos a hosszú tartamú, vagy állandó információraktározással.

(Czigler István fordítása)

Irodalom

- CROWDER, R. G., 1976, *Principles of Learning and Memory*, Erlbaum, Hillsdale, N. J.
- CROWDER, R. G., 1982, The demise of short-term memory, *Acta Psychologica*, 50, 291–323.
- DEUTSCH, D., 1975, The organization of short-term memory for a single acoustic attribute, In: DEUTSCH, D. and DEUTSCH, J. A. (eds), *Short-term Memory*, Academic Press, New York, 108–151.
- DONCHIN, E., RITTER, W. and McCALLUM, W. C., 1978, Cognitive psychophysiology: The endogenous components of the ERP, In: CALLAWAY, E., TUETING, P. and KOSLOW, S. H. (eds), *Event-related Brain Potentials in Man*, Academic Press, New York, 349–411.
- GOODIN, D. S., SQUIRES, K. C., HENDERSON, B. H. and STARR, A., 1978, An early event-related cortical potential, *Psychophysiology*, 15, 360–365.
- HARI, R., HÄMÄLÄINEN, M., ILMONIEMI, R., KAUJORANTE, E., REINIKAINEN, K., SALMINEN, J., ALHO, K., NÄÄTÄNEN, R. and SAMS, M., 1984, Responses of the primary auditory cortex to pitch changes: Neuromagnetic recordings in man, *Neuroscience Letters*, 50, 127–132.
- KROLL, N. A., 1976, Visual short-term memory, In: DEUTSCH, D. and DEUTSCH, J. A. (eds), *Short-term Memory*, Academic Press, New York, 108–151.

- MÄNTYSALO, S. and NÄÄTÄNEN, R., The duration of a neuronal representation of the pitch of an auditory stimulus as studied with event-related brain potentials (előkészületben).
- NÄÄTÄNEN, R. Selective attention and stimulus processing: Reflections in event-related potentials, magnetoencephalogram, and regional cerebral blood flow, In: POSNER, M. I. and MARIN, O. S. (eds), *Attention and Performance XI*, Erlbaum (sajtó alatt)
- NÄÄTÄNEN, R., 1984, In search of a short-duration memory trace of a stimulus in human brain, In: PULKKINEN, L. and LYYTINEN, P. (eds), *Essays in Honour of Martti Takala, Jyväskylä Studies in Education, Psychology and Social Science*, University of Jyväskylä, Jyväskylä, 22–36.
- NÄÄTÄNEN, R. and GAILLARD, A. W. K., 1983, The orienting reflex and the N2 deflection of the ERP, In: GAILLARD, A. W. K. and RITTER, W. (eds), *Tutorials in Event Related Potential Research: Endogenous Components*, North-Holland, Amsterdam, 119–141.
- NÄÄTÄNEN, R., ANTERVO, A., LYYTINEN, H., ALHO, K., PAAVILAINEN, P., REINIKAINEN, K. and SAMS, M., Mismatch negativity and autonomic responses elicited by deviant stimuli in an irrelevant sequence of tone pips (előkészületben, c).
- NÄÄTÄNEN, R., GAILLARD, A. W. K., and MÄNTYSALO, S., 1978, Early selective attention effect on evoked potential reinterpreted, *Acta Psychologica*, 42, 313–329.
- NÄÄTÄNEN, R., GAILLARD, A. W. K. and MÄNTYSALO, S., 1980, Brain potential correlates of voluntary and involuntary attention, In: KORNHUBER, H. H. and DEECKE, L. (eds), *Motivation, Motor and Sensory Processes of the Brain: Electrical Potentials, Behaviour and Clinical Use*, Progress in Brain Research, 54, Elsevier, Amsterdam, 343–348.
- NÄÄTÄNEN, R., PAAVILAINEN, P., ALHO, K., REINIKAINEN, K. and SAMS, M., The duration of short-term neuronal representations of physical stimulus features tested by means of event-related potentials (előkészületben, b).
- NÄÄTÄNEN, R., PAAVILAINEN, P., ALHO, K., REINIKAINEN, K., SAMS, M., HARI, R. and KAU KORANTA, E., Mismatch negativity to intensity reductions in a sequence of repetitive tones (előkészületben, a).
- NÄÄTÄNEN, R., SAMS, M., JÄRVILEHTO, T. and SOININEN, K., 1983, Probability of deviant stimulus and event-related brain potentials, In: SINZ, R. and ROSENZWEIG, M. R. (eds), *Psychophysiology 1980* VEB Gustav Fischer Verlag, Jena and Elsevier, Amsterdam, 397–405.
- NÄÄTÄNEN, R., SIMPSON, M. and LOVELESS, N. E., 1982, Stimulus deviance and evoked potentials, *Biological Psychology*, 14, 53–98.
- NEISSER, U., 1967, *Cognitive Psychology*, Appleton-Century-Crofts, New York.
- PAAVILAINEN, P., CAMMANN, R., ALHO, K., REINIKAINEN, K., SAMS, M. and NÄÄTÄNEN, R., Brain responses to pitch changes in repetitive tone sequences during sleep (előkészületben).
- RITTER, W., SIMSON, R., VAUGHAN, H. G. and FRIEDMAN, D., 1983, Event-related potential correlates of two stages of information processing in physical and semantic discrimination tasks, *Psychophysiology*, 20, 168–179.

- SAMS, M., ALHO, K. and NÄÄTÄNEN, R., 1983, Sequential effects on the ERP in discriminating two stimuli, *Biological Psychology*, 17, 41–58.
- SAMS, M., ALHO, K. and NÄÄTÄNEN, R., 1984, Short-term habituation and dishabituation of the mismatch negativity of the ERP, *Psychophysiology*, 21, 434–441.
- SAMS, M., PAAVILAINEN, P., ALHO, K. and NÄÄTÄNEN, R., Auditory frequency discrimination and event-related potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* (sajto alatt, a).
- SAMS, M., HÄMÄLÄINEN, M., ANTERVO, A., KAUKORANTA, E., REINIKAINEN, K. and HARI, R., Cerebral neuromagnetic responses evoked by short auditory stimuli, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* (sajto alatt, b).
- SIDMAN, R. D., GIAMBALVO, V., ALLISON, T. and BERGEY, P., 1978, A method for localization of sources of human cerebral potentials evoked by sensory stimuli, *Sensory Processes*, 2, 116–129.
- SQUIRES, N. K., SQUIRES, K. C. and HILLYARD, S. A., 1975, Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 38, 387–401.
- VAUGHAN, H. G. Jr., RITTER, W. and SIMSON, R., 1980, Topographic analysis of auditory event-related potentials, In: KORNHUBER, H. H. and DEECKE, L. (eds), *Motivation, Motor and Sensory processes of the Brain: Electrical Potentials, Behaviour and Clinical Use*, Progress in Brain Research 54, Elsevier, Amsterdam, 279–285.
- WOOD, C. C., 1982, Application of dipole localization methods to source identification of human evoked potentials, *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 388 139–155.

RISTO NÄÄTÄNEN

NEUROPHYSIOLOGICAL BASIS OF THE ECHOIC MEMORY AS SUGGESTED BY EVENT-RELATED POTENTIALS AND MAGNETOENCEPHALOGRAM

Event-related potential (ERP) research suggesting the existence of short-duration memory traces of auditory stimuli in the human brain is reviewed. The ERP component providing the data basis for these inferences is the mismatch negativity (MMN). MMN is elicited by a physical stimulus change in a sequence of repetitive stimuli, e.g., in the tonal frequency of auditory stimuli. MMN appears to reflect a neuronal mismatch process with a rapidly decaying neuronal representation of the physical features of the repetitive stimuli. These highly accurate neuronal representations might form the basis for the short-duration memory called the pre-attentive store or sensory register, the echoic memory in audition. Magnetoencephalographic data suggest that these neuronal representations might be located in the primary auditory cortex.