

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПРОИЗВОЛЬНОГО ВНИМАНИЯ (АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР)

© 2003 г. Р.И. Мачинская

*Институт возрастной физиологии РАО, Москва,
e-mail: develop.physiol@relcom.ru*

Поступила в редакцию 25.12.2001

Принята в печать 10.01.2002

В основе аналитического обзора лежит представление о внимании как функции контроля и регуляции поведения. Приведены данные нейрофизиологических, электрофизиологических и нейро-психологических исследований, посвященных анализу активности различных структур мозга при направленном внимании. Согласно представленным данным избирательное произвольное внимание оказывает модулирующее влияние на активность корковых зон, принимающих участие в обработке значимого сигнала. Основным источником управляющих избирательных влияний произвольного внимания является фронто-таламическая система, включающая префронтальную кору и медиодорзальное ядро таламуса. На основании анализа данных, полученных разнообразными методами на животных и человеке, а также результатов собственных электроэнцефалографических исследований предлагается гипотетическая модель модуляции активности коры при селективном произвольном внимании.

Ключевые слова: произвольное внимание, восприятие, нисходящий контроль, префронтальная кора, таламус, электрическая активность мозга, ЭЭГ, ВП, альфа-ритм, психофизиология.

1. Внимание как функция контроля и организации поведения

Исследования мозговых механизмов произвольного внимания в современной нейрофизиологии базируются на представлении о внимании как самостоятельном психическом процессе, основными функциями которого являются контроль и организация поведения.

Признание центрального управляющего или организующего механизма – существенный элемент различных моделей внимания, развиваемых в рамках когнитивной психологии [80, 112, 136]. Особая роль внимания в организации когнитивных процессов и поведения подчеркивается в конвекционистских теориях [32, 108], ставящих во главу угла представление о параллельно-распределенной системе обработки информации, состоящей из множества нейронных специализированных модулей. В такой системе переработка информации происходит параллельно и может быть распределена сразу по многим компонентам, рассеянным по разным отделам и уровням ЦНС. Память встроена в эту систему в виде устойчивых или временных соединений модулей. При этом функция внимания состоит в избирательной организации взаимодействия отдельных модулей параллельно-распределенной системы, что обеспечивает согласованное (когерентное) и гармоничное поведение. Именно обеспечение согласованной (когерентной) работы модулей является, по теории Д. Олпорта

[32], общей целью разнообразных процессов внимания. У Н. Навона [108] та же идея предстает в несколько ином плане: по его мнению, функция механизмов внимания состоит в управлении процессом изменения вероятности кооперации активированных модулей и акцент делается на расцеплении ненужных связей и оставлении интактными релевантных.

В отечественной психологии точка зрения на внимание как контролирующей и организующей процесс развивалась в рамках психологической теории деятельности А.Н. Леонтьева [5, 6, 18]. Ю.Б. Гиппенрейтер [6] рассматривает теорию деятельности как основу для реализации многопланового подхода к вниманию: со стороны сознания, со стороны деятельности и со стороны физиологических процессов. Обращение к плану деятельности, по мнению Ю.Б. Дормашева и В.Я. Романова [10], позволяет снять проблему гомункулуса, возникающую при изолированном анализе связей внимания и физиологических механизмов его реализации. Исходя из признания существования внимания как самостоятельного процесса, Ю.Б. Дормашев и В.Я. Романов предлагают гипотезу, согласно которой внимание есть акт, направленный на организацию функционально-физиологической системы деятельности.

Рассмотренные выше психологические представления о регулирующей и организующей функции внимания являются основой для поиска его

нейрофизиологических механизмов, понимаемых как механизмы избирательной модуляции активности различных мозговых структур, участвующих в реализации той или иной деятельности.

@2. Модулирующее влияние внимания на функциональное состояние сенсорно-специфических структур мозга

Еще Д. Линдсли [89] писал, что суть внимания заключается в сдвиге функционального состояния в определенных структурах ЦНС, что может быть обнаружено в изменениях электрических потенциалов мозга.

Нейрофизиологические исследования избирательного внимания в течение последних 30 лет в целом свидетельствуют о том, что фокусирование внимания на определенном сигнале приводит к модуляции активности нейронных систем, участвующих в его восприятии. Факты, свидетельствующие о влиянии внимания на процессы обработки сигнала в сенсорно-специфических структурах мозга, получены при регистрации вызванных потенциалов (ВП), применении методов позитронно-эмиссионной и функциональной магнитно-ядерной томографии в исследованиях на человеке и анализе активности отдельных нейронов у обезьян.

Отличительной особенностью изменений параметров ВП при произвольном избирательном внимании является их специфичность (зависимость от параметров релевантного сигнала). Большинство авторов отмечает увеличение амплитуды компонентов ВП с латентностью более 60 мс, возникающих при предъявлении стимулов, к которым привлекается внимание, и неизменность либо снижение амплитуды ВП на нерелевантные стимулы.

Избирательное усиление ВП на сигналы определенной модальности при сенсорно-специфическом внимании показано в работах П. Спонга с соавт. [145] (зрительных и слуховых), Дж. Саттерфелда [132] (слуховых и электрокожных), В. Гоффа [71] (зрительных, слуховых и соматосенсорных), А.М. Иваницкого [14] (зрительных и электрокожных), Р. Симсона с соавт. [141] (зрительных и слуховых) и Ст. Хильярда [74] (зрительных, слуховых и соматосенсорных).

При исследовании вызванной электрической активности ЭА мозга была выявлена также избирательность ее изменений в ответ на предъявление релевантных и нерелевантных сигналов одной модальности [2, 30, 60, 75, 95, 104].

В большинстве работ, посвященных анализу ВП в ситуации избирательного произвольного внимания, помимо описанных выше изменений, связанных с параметрами значимого стимула, была выявлена зависимость от локализации отведения. Так, в раннем исследовании П. Спонга с соавт. [145] увеличение амплитуды ВП на зритель-

ные стимулы при зрительном внимании было зарегистрировано в затылочной области, а на щелчки при слуховом внимании – в височной. Локальность изменений, связанных с избирательным модально-специфическим вниманием, отмечалась в работах В. Гоффа [71], Р. Симсона с соавт. [141], Ст. Хильярда [74]. В исследовании Н. О. Мачинского с соавт. [22] в ситуации произвольного внимания, направленного на различение зрительных, слуховых и тактильных сигналов, было обнаружено увеличение амплитуды и сокращение латентности основного комплекса ВП в сенсорно-специфических областях коры в соответствии с модальностью релевантного стимула.

Таким образом, анализ данных о связи ВП и процессов произвольного избирательного внимания показывает, что изменения вызванной электрической активности под влиянием инструкции носят локальный и сенсорно-специфичный характер. Этот факт наряду с временными параметрами связанных с вниманием перестроек ВП указывает на то, что в результате активации механизмов внимания изменяется функциональное состояние структур коры головного мозга, участвующих в сенсорно-специфической обработке информации. Действительно, сопоставление динамики ВП и данных позитронно-эмиссионной томографии при зрительном селективном внимании показало, что компонент P100 генерируется в экстрастриарной области зрительной коры [73]. Аналогичные данные были получены для обоих компонентов зрительного ВП (N100 и P100) при параллельном использовании регистрации вызванной электрической активности и методики локализации диполя [33], а одновременная регистрация вызванной магнитоэнцефалограммы и ВП при слуховом селективном внимании позволила обнаружить, что источник компонента N100 находится в слуховой коре [66]. По мнению Ст. Хильярда с соавт. [76], сопоставление данных, полученных при регистрации ВП и использовании различных томографических методов, позволяет с большой вероятностью утверждать, что процессы внимания оказывают влияние на ранние стадии обработки информации в сенсорно-специфических областях, причем эти влияния являются двоякими: подавление обработки иррелевантных сигналов и облегчение обработки релевантных.

Нейрофизиологические исследования активности отдельных нейронов у обезьян являются прямым свидетельством влияния процессов внимания на обработку информации в зрительной коре [93]: ответ нейронов полей V2 и V4 на пространственные стимулы усиливался при привлечении к ним внимания, и этот эффект наблюдался через 60 мс после появления стимула. Последнее, по мнению авторов, свидетельствует о модулирующем влиянии внимания на интенсив-

ность афферентного притока в эти области коры. Представляет интерес тот факт, что большинство известных эффектов зрительного избирательного внимания касается процессов обработки информации в экстрастриарных зрительных зонах (поля V2 и V4) [38, 93, 101, 102, 113]. В проекционных же зонах (поле V1), по данным исследований нейронной активности у обезьян, подобных влияний не отмечается или они связываются с общей активацией коры [73, 93, 94, 101, 113].

В большинстве случаев эти наблюдения трактуются их авторами как свидетельство возможности определенной ограниченной обработки информации низкого уровня (low-level), которая находится вне границ поля внимания, что частично объясняет явление “интерференции” релевантных и нерелевантных признаков сигнала [94]. По мнению Дж. Коулла [54], изменение активности сенсорных ассоциативных областей отражает нисходящий (top-down) характер модулирующих эффектов избирательного внимания.

Данные исследований мозговой организации внимания у человека с помощью позитронно-эмиссионной томографии также говорят о наличии изменений, связанных с селекцией сигнала, преимущественно в сенсорных ассоциативных областях. В экспериментах М. Корбетта с соавт. [53] было показано, что в различных зонах зрительной ассоциативной коры наблюдается усиление активности в зависимости от параметров зрительного сигнала, к которым привлекается внимание: селекция сигналов по скорости движения активизирует зрительное поле V5, по цвету – дорзолатеральную зрительную кору, по форме – ТРО (темпоральнооципитально-окципитальная подобласть).

Вместе с тем, как свидетельствуют результаты некоторых исследований нейронной активности у обезьян, и, в особенности, данные позитронно-эмиссионной и функциональной магнитно-ядерной томографии у человека, вывод о распространении модулирующих влияний процессов внимания преимущественно на ассоциативные сенсорные области не должен быть абсолютизирован. Б. Моттер [102], исследуя активность нейронов поля V1 обезьян, обнаружил усиление их разрядов при направлении внимания на стимул, находящийся в рецептивном поле регистрируемого нейрона. Г. Шульман с соавт. [138] с помощью позитронно-эмиссионной томографии показали, что модулирующие влияния селективного внимания у человека распространяются на первичную зрительную кору. Исследования методом функциональной магнитно-ядерной томографии [144, 157] свидетельствуют о возрастании уровня активности поля V1 при привлечении внимания к различным параметрам зрительных сигналов (форме букв, направлению движения точек, по-

ложению стимула в пространстве). А. Мартинес с соавт. [97] при одновременном использовании функциональной магнитно-ядерной томографии и регистрации ВП наблюдали усиление активности в поле V1 и рост компонентов P1 и N1 в ситуации избирательного привлечения внимания к зрительным сигналам, предъявляемым в правое или левое полуполя зрения. Отсутствие влияния внимания на ранние компоненты ВП заставило авторов предположить, что активация проекционного поля V1 является вторичной по отношению к активации экстрастриарной коры. Нисходящий характер связанных с вниманием изменений в зрительной проекционной коре подтверждается данными Д. Бендера и М. Юакима [41], обнаруживших модулирующие влияния селективного внимания на нейронную активность на всех уровнях зрительной системы макаки, включая первичную зрительную кору, за исключением латерального колленчатого тела.

Во всех представленных выше случаях обнаружения избирательной модуляции активности первичной зрительной коры этот эффект наблюдался только при одновременном появлении в поле зрения релевантных и нерелевантных сигналов. В нейронных исследованиях на обезьянах Дж. Рейнольдс с соавт. [127] показали, что выбор из нескольких (хотя бы двух) альтернатив является необходимым условием усиления активности нейронов проекционного поля V1 при селективном зрительном внимании.

Селективное слуховое внимание, так же как зрительное, сопровождается избирательной активацией сенсорных специфических зон в ответ на предъявление значимых стимулов. Согласно результатам томографических исследований [30, 31, 125], избирательное привлечение внимания к стимулам, предъявляемым моноурально, усиливает уровень локального кровотока преимущественно в слуховой височной коре контралатерального полушария, при этом активация слуховых корковых зон коррелирует с ростом компонента N100 слухового ВП [152]. Результаты исследования вызванных магнитных полей, возникающих в ответ на значимый сигнал, подтвердили участие первичной слуховой коры в обеспечении слухового селективного внимания [66, 161]. При позитронно-эмиссионном исследовании мозговой организации слухового и зрительного избирательного внимания в одном эксперименте Р. Кавашима и соавт. [81] выявили модально-специфическое избирательное усиление активности соответствующих сенсорных ассоциативных зон.

Для соматосенсорной чувствительности также характерно изменение функционального состояния сенсорно-специфических корковых зон под влиянием избирательного внимания. В обзоре Х. Иогансена-Берга и Д.М. Ллойда [79], посвящен-

ном анализу результатов электрофизиологических и томографических исследований тактильно-го селективного внимания, указывается, что эффект привлечения внимания может быть обнаружен уже на уровне первичной соматосенсорной коры, однако более выраженные влияния отмечены во вторичных и ассоциативных областях.

Факты изменения функционального состояния первичных сенсорных корковых зон в ситуации избирательного внимания, обнаруженные в исследованиях последних лет, по мнению ряда авторов [105, 151], заставляют пересмотреть сложившиеся представления о роли проекционных областей коры в восприятии и организации поведения. Эти факты свидетельствуют о том, что обработка внешней информации в проекционных зонах подчинена не столько задаче полного и исчерпывающего описания окружающей среды, сколько потребностям адаптивного поведения и, следовательно, в большой степени определяется значимостью этой информации для организма.

Таким образом, само явление избирательной модуляции корковой активности при внимании и данные, свидетельствующие о нисходящем (top-down) характере такой модуляции, неизбежно ставят перед нейрофизиологами вопрос об источниках и механизмах подобных локальных влияний.

@3. Системная организация произвольного избирательного внимания. Управляющие структуры. Роль фронто-таламической системы

Дж. Коул [54] в обзоре, посвященном анализу существующих нейрофизиологических подходов к исследованию внимания, отмечает, что все они так или иначе подразумевают разделение мозговых систем, участвующих в процессах внимания, на структуры-адресаты (sites of attentional modulation) и управляющие структуры-источники (source of attentional modulation).

Согласно традиционным для отечественной нейрофизиологии и нейропсихологии представлениям о системной организации мозговых процессов [1, 4, 19, 28] роль управляющих структур состоит в формировании адекватных поведенческим задачам организма функциональных систем, объединяющих корковые и подкорковые образования разного уровня.

В последние десятилетия идеи системной организации работы мозга бурно развиваются и в зарубежной науке. Это связано, по-видимому, с накоплением большого количества экспериментальных данных, полученных преимущественно с применением различных томографических методов анализа и свидетельствующих о вовлечении в процесс когнитивной деятельности одновременно многих мозговых образований. Методологической основой применения системного подхода

к изучению мозга в западной науке явилась теория коннективизма, развиваемая в рамках когнитивной психологии. Выше (раздел 1) мы уже упомянули, что коннективистский подход к описанию процессов произвольного внимания состоит в признании существования управляющих структур, основной задачей которых является организация связей (connections) между отдельными модулями системы для обеспечения их согласованной работы.

В большинстве существующих нейрофизиологических теорий произвольного внимания в качестве основной управляющей структуры-источника рассматривается лобная кора [29, 45, 50, 54, 106, 121, 139, 143, 156, 160]. Роль лобной коры в организации контроля и управления поведением, в том числе и произвольным вниманием, давно и хорошо известна [3, 19, 67, 107, 123].

Для описания когнитивных функций, реализуемых лобными областями мозга, некоторые современные исследователи используют термин "metacognition" [63, 137], который включает в себя внимание, разрешение конфликта, коррекцию ошибок, тормозный контроль и эмоциональную регуляцию.

Особая роль лобных отделов мозга в реализации произвольных форм избирательного внимания, обнаруженная в ходе клинических наблюдений [19, 123], была подтверждена многочисленными экспериментальными данными, полученными на здоровых людях.

Вовлечение фронтальных отделов коры при модально-специфическом произвольном внимании было отмечено при изучении вызванной ЭА мозга [8, 22, 114, 152]. Как зрительное, так и слуховое произвольное избирательное внимание по данным позитронно-эмиссионной и функциональной магнитно-ядерной томографии сопровождается усилением активности лобных зон коры [30, 49, 53, 81, 152].

Как показали исследования с применением различных томографических методов, условием активации фронтальных отделов коры является необходимость избирательного произвольного реагирования на определенный признак объекта. Это можно наблюдать как в простых ситуациях реакции выбора (go / no go) с ориентацией на один или несколько признаков объекта [53, 61, 126, 131], так и в более сложных – при решении различных вариантов Stroop тестов, когда признаки объекта, к которым привлекается внимание, конкурируют с нерелевантными свойствами [34, 48].

Современные исследования с применением функциональной магнитно-ядерной томографии показывают, что отдельные области лобной коры выполняют свои специфические функции при реализации произвольного избирательного внимания. В работах, посвященных дифференциации

функций различных отделов лобной коры при зрительном селективном внимании в ситуации конкуренции между релевантными и нерелевантными стимулами (методика “flankers”), Б. Кейси с соавт. [49] показали, что передняя цингулярная область и дорзолатеральная префронтальная кора активируются при возникновении конфликта между предупреждающим сигналом и сигналом – целью. При этом более выраженная активация передней цингулярной коры коррелировала с возрастанием числа ошибок, а преобладание активации префронтальной зоны наблюдалось при уменьшении числа ошибок. По мнению авторов, эти факты говорят об особой роли передней цингулярной коры в обнаружении конфликта, что согласуется с данными других исследований [48]. Префронтальная же кора обеспечивает разрешение конфликта. Возможно, эта особенность префронтальной коры связана с другой ее функцией – участием в процессах рабочей памяти [56, 64, 88], что создает условия для сохранения информации о релевантном сигнале при реализации избирательного внимания. Значение процессов рабочей памяти и активации префронтальной коры для реализации произвольного зрительного селективного внимания было продемонстрировано в работе Яна де Фоккерта с соавт. [59]. На основании сочетания экспериментально-психологических методов и методов с использованием функциональной магнитно-ядерной томографии авторы пришли к выводу, что именно сохранение в рабочей памяти информации о релевантном сигнале делает возможным успешное игнорирование нерелевантных признаков. В работе Э. Кочлина с соавт. [84] с помощью функциональной магнитно-ядерной томографии было обнаружено, что взаимодействие между процессами рабочей памяти и текущими поведенческими задачами в ситуации удержания главной цели при выполнении последовательности действий осуществляется при активации передней части префронтальной коры. Более того, ими была выявлена функциональная дифференциация между различными частями этой области мозга в задачах, требующих выполнения заранее известной последовательности действий (эндогенное планирование) и цепочки действий, каждое из которых зависит от результатов предыдущего (экзогенное планирование). В первом случае активация наблюдалась преимущественно в медиальной части передней префронтальной коры, во втором – в латеральной.

Основываясь на результатах исследований мозговой организации внимания на нейронном, структурном (позитронно-эмиссионная томография) и поведенческом (данные клинических наблюдений при локальных поражениях мозга) уровнях, М. Познер с соавт. [121, 122] предложили нейрофизиологическую модель, согласно ко-

торой процессы внимания имеют свою собственную анатомическую базу, находящуюся во взаимодействии с анализаторными и двигательными системами и служащую для регуляции паттернов их активации. Непроизвольное (экзогенное) и произвольное (эндогенное) внимание обеспечиваются соответственно двумя морфофункциональными системами: задней (posterior) и передней (anterior). Первая включает в себя теменную кору, подушку зрительного бугра и верхние бугорки четверохолмия. Ключевыми структурами эндогенной системы являются передняя цингулярная извилина и дорзолатеральная префронтальная кора, которые связаны с базальными ганглиями, лимбическими и таламическими ядрами. Обе системы взаимодействуют через прямые внутрикортковые связи, а также опосредованно, через подкорковые структуры. По мнению М. Познера, основным источником нисходящих (top-down) влияний на системы специфической обработки сигналов и двигательные процессы является передняя цингулярная кора правого полушария. Вероятно, этот вывод связан с особенностями использованных в исследованиях М. Познера экспериментальных парадигм (Stroop – тестов), предусматривающих возникновение конфликта между релевантными и нерелевантными признаками сигнала, что, как было отмечено выше, способствует активации передней цингулярной извилины. Вместе с тем в нейрофизиологических моделях внимания других авторов, также признающих участие медиальной поверхности лобной доли в процессах произвольной регуляции поведения, роль основной структуры, обеспечивающей целенаправленный контроль и программирование процессов обработки значимой информации, отводится префронтальной коре [52, 99, 139].

В статье, посвященной анализу функций префронтальной коры, К. Прибрам [124] рассматривает ее как координирующий и управляющий центр мозга. Префронтальная кора организует целенаправленное поведение, обеспечивая оптимальное и согласованное решение вопросов “что?”, “как?”, “когда?”, стоящих перед субъектом, и выступает как исполнительный процессор. В основе реализации этой функции префронтальной коры, по мнению К. Прибрама, лежит взаимодействие с другими зонами коры и подкорковыми образованиями, участвующими в мотивационном обеспечении поведения и управлении движениями. Уникальность морфофункционального устройства, а также внутрикортковых и подкорковых связей префронтальной коры позволила Д. Вейнбергеру – приверженцу теории коннективизма, рассматривать эту область мозга в качестве управляющей структуры, обеспечивающей объединение различных нейронных модулей в параллельно-распределенной системе [160]. Эта

же идея, подкрепленная современными нейрофизиологическими знаниями, легла в основу математической модели функционирования префронтальной коры, созданной Дж. Коэном с соавт. [51]. “Поведение” реализованной на компьютере модели в “норме” и при различных нарушениях ее функций согласуется с имеющимися экспериментальными и клиническими данными.

В настоящее время можно считать общепризнанным фактом, что функции префронтальной коры, как основной структуры – источника произвольного внимания, обеспечиваются благодаря тесному взаимодействию с мотивационными, анализаторными и двигательными системами. Это взаимодействие в значительной степени обусловлено наличием связей с подкорковыми, прежде всего таламическими образованиями.

Анатомические и нейрофизиологические данные [3, 107, 124] позволяют считать, что префронтальная кора и структуры таламуса составляют единое функциональное целое – фронто-таламическую регуляторную систему (у А.С. Батуева [3] эта передняя ассоциативная корково-подкорковая система обозначена как таламофронтальная). Особое место в структуре фронто-таламической системы занимает медиодорзальное ядро таламуса. Именно это ядро согласно морфологическим данным, полученным на приматах и человеке [70, 72, 107, 155], является основным подкорковым афферентом префронтальной коры. Подчеркивая важность связей префронтальной коры с медиодорзальным ядром, В. Наута [107] предлагал рассматривать их наличие как морфологический признак дифференциации этой зоны от других областей лобной доли. Эта позиция впоследствии оспаривалась П. Голдман-Ракичем с соавт. [70, 72], показавшими наличие эфферентных связей медиодорзального ядра не только с префронтальной корой, но и с передней частью цингулярной извилины и дополнительной моторной областью. Медиодорзальное ядро обладает афферентными связями практически со всеми структурами лимбической системы, включая цингулярную область [3, 12, 107] и, таким образом, выступает как главный источник мотивационных влияний на префронтальную кору. В свою очередь эфферентные проекции от префронтальной коры к медиодорзальному ядру [107, 134] могут служить морфологической основой для регуляции мотивационных процессов со стороны лобной коры. Согласно концепции А.С. Батуева [3] объединение в рамках таламо-фронтальной системы мотивационных и информационных (кратковременная и долговременная память) процессов позволяет осуществлять целенаправленные действия в соответствии с доминирующей мотивацией, прошлым опытом и наличной окружающей ситуацией. Эта концепция полностью согласуется с современными дан-

ными о функциональной роли префронтальной коры у человека, представленными выше.

Роль медиодорзального ядра как важнейшего звена фронто-таламической регуляторной системы, обеспечивающего ее функционирование в качестве структуры-источника произвольного внимания, также подтверждается данными экспериментальных исследований и клинических наблюдений. Повреждение медиодорзального ядра у крыс приводит к дефициту внимания, не затрагивая сенсорные процессы [42]. Такие животные не могут выполнять действия, связанные с необходимостью выделения значимых признаков объекта [77] и отсроченной реакцией выбора [115]. Симптомы нарушения поведения у обезьян при повреждении медиодорзального ядра сходны с теми, которые наблюдаются при разрушении дорзолатеральной префронтальной коры [78].

Больные с локальными нарушениями кровообращения в области медиодорзального ядра или таламофронтального тракта, верифицированными с помощью компьютерной томографии, демонстрируют нарушения произвольного внимания и памяти, дезориентацию и потерю критичности [150].

Следовательно, можно констатировать, что фронто-таламическая регуляторная система, включающая префронтальные отделы коры и медиальные структуры таламуса, является основным источником управляющих влияний при произвольном внимании. Выше (раздел 2) были продемонстрированы данные, свидетельствующие о том, что нисходящие модулирующие влияния управляющих структур внимания на структуры коры, участвующие в обработке сенсорно-специфической информации, носят локальный избирательный характер. Возникает вопрос: каковы нейрофизиологические механизмы, осуществляющие избирательную модуляцию активности корковых зон в соответствии с “инструкциями, разработанными фронто-таламической системой”? На основании анализа экспериментальных данных, полученных на животных, и собственных исследований с регистрацией ВП у человека Э.А. Костандов [15] предложил нейрофизиологическую модель произвольного фокусированного внимания, важнейшим элементом которой является локальная активация коры, осуществляемая системой корково-таламо-корковых связей в зависимости от значимости сигнала и преобладающей психической деятельности. По мнению Э.А. Костандова, корково-таламо-корковые механизмы фокусированного внимания создают оптимальные условия для осознанного восприятия значимого сигнального раздражителя и осуществления адекватной произвольной реакции. Ключевыми структурами этой системы являются

лобная кора, лимбические образования и неспецифические ядра таламуса.

До настоящего времени наиболее разработанной нейрофизиологической теорией управляемой локальной активации коры при произвольном внимании остается теория Дж. Скиннера, Д. Линдсли и Ч. Инглинга [142, 143, 162, 163]. Роль “проводника” избирательных влияний на кору в этой теории отводится ретикулярному ядру таламуса, нейроны которого оказывают селективное тормозное воздействие на клетки релейных ядер зрительного бугра, участвующие в передаче информации о нерелевантных признаках сигнала. В основе осуществления ретикулярным ядром таламуса функции избирательной регуляции сенсорных входов в кору лежат связи этого ядра со специфическими релейными структурами таламуса [133].

В свою очередь активность нейронов ретикулярного ядра таламуса определяется тоническим тормозным контролем со стороны мезенцефалической ретикулярной формации и селективным возбуждающим со стороны медио-таламо-кортико-фронтальной системы (то же, что фронтоталамическая система, описанная выше). Эта система через ретикулярное ядро таламуса организует топографический специфичный паттерн активности, обеспечивающий фазическое изменение функционального состояния коры. Таким образом, ретикулярное ядро, предстает в рассматриваемой модели как место конвергенции неспецифических тормозных (от ретикулярной формации) и специфических активационных (от префронтальной коры) влияний. Последнее положение согласуется с результатами исследований на человеке, полученными с помощью функциональной магнитно-ядерной томографии [54, 120], в которых была продемонстрирована зависимость активации неспецифических структур таламуса при селективном внимании от уровня бодрствования.

Роль ретикулярного ядра таламуса в избирательной модуляции корковой активности подтверждается клиническими и экспериментальными данными. Так, Р. Ватсон с соавт. [158] для объяснения явления игнорирования контралатерального сенсорного поля при поражении таламических структур у человека предложили гипотезу, согласно которой повреждение связей между медиальными ядрами таламуса и ретикулярным ядром приводит к невозможности реализации избирательных управляющих влияний от лобной коры. Аналогичное объяснение нарушений сознания и внимания при билатеральных повреждениях интраламинарных ядер можно найти в работе Дж. Богена [43]. Томографические исследования в сочетании с нейропсихологическими методиками позволили обнаружить ло-

кальные повреждения сосудов неспецифических структур зрительного бугра у больных с нарушением произвольного избирательного внимания, как зрительного, так и вербального [153]. Крысы с унилатеральным повреждением таламуса оказались неспособны к скрытой ориентировке внимания (избирательному реагированию на локализацию стимула в зависимости от направления предупреждающего сигнала) [159]. Участие ретикулярного ядра в процессах селекции значимого сигнала в качестве “ворот внимания” (attentional gate) было продемонстрировано в биохимических экспериментах на мозге крыс при выработке у них условного рефлекса на свет и звук [98]. По мнению Ф. Крика [57], основанному на результатах исследования нейронной активности обезьян, ретикулярный комплекс таламуса осуществляет контроль за перемещением “ворот внимания” по коре. Близкой точки зрения придерживаются Л. де Карвальхо и В. Ройтман [58], рассматривающие ретикулярное ядро как основной элемент “анатомического субстрата” фокусирования внимания. Компьютерная модель зрительного селективного внимания, созданная этими авторами, опирается на представления о ретикулярном ядре как регуляторе сенсорных входов в кору.

Инактивация обработки иррелевантных сигналов в сенсорно-специфической системе, по-видимому, не единственный “канал” осуществления избирательной модуляции корковой активности при избирательном внимании. Исследования процессов селекции на уровне коры, сочетающие регистрацию ВП и томографические методы, показали, что наряду с подавлением (supression) нерелевантных входов можно наблюдать усиление (facilitation) релевантных [76]. Фасилитация активности релейных нейронов таламуса, участвующих в передаче значимой информации может происходить в результате нисходящих влияний от проекционной коры [100]. Эти данные говорят о том, что проекционная кора в свою очередь вовлекается в процесс обработки значимой информации не только через входы от релейных сенсорных ядер, но и независимо от прямого афферентного пути. Избирательные активирующие влияния на кору могут исходить из дорзального гиппокампа. Об этом свидетельствуют данные об увеличении амплитуды поздних компонентов ВП под влиянием стимуляции этих структур [11, 140]. На основании многолетних исследований формирования нейрофизиологических механизмов внимания в онтогенезе Д.А. Фарбер и Н.В. Дубровинская [29] сформулировали концепцию “управляемой локальной активации”, согласно которой существенная роль в реализации влияний лобных отделов мозга на проекционные и ассоциативные области коры отводится структурам дорзального гиппокампа.

Для понимания механизмов реализации управляющих влияний фронто-таламической системы особый интерес представляют данные о возможности неспецифической системы таламуса осуществлять избирательную модуляцию корковой активности через прямые связи с корой, минуя основной афферентный путь. Еще Ч. Инглинг и Дж. Скинер [162], а также М. Веласко с соавт. [154] обнаружили, что ритмические колебания ЭА коры (реакция вовлечения) при стимуляции медиальных структур таламуса обусловлены фазическими изменениями мембранного потенциала нейронов ретикулярного ядра. С точки зрения анализа механизмов произвольного избирательного внимания интересно отметить, что реакция вовлечения оказалась невозможна при отсутствии афферентации со стороны префронтальной коры. В теории Дж. Скенера и Ч. Инглинга идея о неспецифическом (т.е. независимом от прямых афферентных входов) пути избирательного влияния фронто-таламической системы на активность корковых нейронов и связи этих влияний с ритмогенными механизмами не получила развития. Между тем наличие двусторонних реципрокных связей нейронов ретикулярного ядра с различными областями коры [13] позволило Р.А. Дуриняну [12] высказать предположение о роли ритмических процессов, генерируемых в локальных сетях, включающих нейроны ретикулярного ядра и корковые элементы, в избирательной регуляции активности коры. Согласно гипотезе Р.А. Дуриняна реверберация сигналов в таламо-кортикальных неспецифических проекциях служит одним из способов длительного поддержания активности избирательных модулирующих механизмов. Эти модулирующие эффекты, адресованные одновременно в разные структуры мозга, по мысли Р.А. Дуриняна, могут быть предназначены для того, чтобы облегчить конвергенцию различных восходящих афферентаций на соответствующие группы корковых нейронов. Роль нейронных структур ретикулярного ядра в генерации осцилляций в таламо-корковых цепях подтверждается современными электрофизиологическими исследованиями [91, 146]. Однако вопрос о том, исходят ли “ритмические проекции” в кору непосредственно из ретикулярного ядра или опосредованно через дифференцированные связи с корой нейронов интраламнарной группы, является дискуссионным. Результаты исследования ритмогенных механизмов на уровне нейронов свидетельствуют скорее в пользу второй возможности [90, 146].

Идея о системообразующей роли ритмогенных механизмов мозга при реализации когнитивной деятельности, в том числе и произвольном внимании, получила широкое распространение в современной нейрофизиологии [9, 35, 90, 92, 109]. А. Инжел с соавт. [62] на примере развития пред-

ставлений о функционировании зрительной системы показали, что доктрины “одиночного нейрона” (single neuron doctrine), которые направляли исследователей на поиск клеток, специфически реагирующих на все более сложные признаки внешней среды, привели в тупик. Необходимость исследования вопроса, “как отдельные признаки объединяются в единый образ” (так называемая проблема связывания – binding) заставила нейрофизиологов вновь обратиться к идеям Д. Хебба (D. Hebb, 1949, цит. по [62]), предположившего, что зрительный образ представлен в коре в виде ансамбля взаимосвязанных нейронов. Однако предположение Д. Хебба порождает другую проблему: каким образом одни и те же нейронные ансамбли могут одновременно “принимать участие” в репрезентации разных объектов (superposition catastrophe). Выход из положения был найден М. Абелесом (M. Abeles, 1982, цит. по [62]) и К. фон дер Мальсбургом (C. von der Malsburg, 1986, цит. по [62]), постулировавшими, что объединение нейронов в ансамбли осуществляется на основе синхронизации их активности на определенной частоте. В собственных экспериментах на зрительной коре кошки А. Инжел с соавт. [62] с помощью многоканальной экстраклеточной регистрации продемонстрировали синхронизацию активности нейронов, расположенных в разных колонках на частоте гамма-ритма (30–70 Гц) в ответ на предъявление зрительного стимула. По мнению авторов, синхронизация нейронной активности как внутри определенной проекционной области, так и между проекционными и ассоциативными областями в процессе восприятия осуществляется по внутрикорковым связям. Роль корко-коркового нейронного взаимодействия в обеспечении гамма-синхронизации при зрительном восприятии была продемонстрирована и при исследовании процессов “связывания” (binding) у человека [83]. Н.Н. Данилова и С.В. Астафьев [9] считают, что гамма осцилляции, являясь конечным звеном в цепи управления избирательными реакциями активации, формируют локальные нейронные сети. По мнению этих авторов, ритмическая электрическая активность является механизмом, обеспечивающим “системную организацию мозговой нейродинамики”, при этом осцилляторные процессы имеют многоуровневую иерархию и взаимодействуют между собой. Так, при регуляции функционального состояния мозга в процессе внимания изменения мощности различных компонентов ритмической ЭА на уровне коры и таламических структур связаны с осцилляторными процессами, протекающими на периферическом уровне (регуляция сердечного ритма).

Е. Ниебур с соавт. [110] выявили тесную связь между синхронизацией нейронной активности в диапазоне гамма-частот и процессами селективного внимания. Ими было показано, что нейроны

зрительной коры обезьяны демонстрируют когерентную активность в том случае, если их рецептивные поля совпадают с локализацией значимого сигнала, тогда как появление в рецептивном поле irrelevantного стимула подобной реакции не вызывает. Зависимость внутрикорковой синхронизации высокочастотной нейронной активности при реализации процессов “связывания” от модулирующих влияний внимания заставляет исследователей в поисках механизмов интеграции внимания и восприятия обратиться к ритмогенным структурам неспецифического таламуса. По мнению Р. Ритца и Т. Сейновски [128] таламоторковые проекции могут обеспечивать синхронизацию корковых осцилляций в удаленных областях коры посредством таламических механизмов. Аналогичной точки зрения придерживаются Дж. Ньюман [109] и Дж. Любар [92]. Анализируя соотношение в изменении амплитуды ВП и активации проекционной слуховой коры при слуховом селективном внимании с помощью позитронно-эмиссионной томографии, Ч. Фритс и К. Фристон [65] пришли к выводу, что рост амплитуды компонента N100 обусловлен модулирующим влиянием со стороны таламуса, которое состоит в усилении степени синхронизации нейронных элементов коры. Р. Ллинас с соавт. [90], рассматривая мозг как саморегулирующуюся систему, основным механизмом избирательной синхронизации функционального состояния корковых областей признают таламо-кортикальные возвратные связи, обеспечивающие пространственную и временную организацию нейронной активности в распределенной сети. Согласно представлениям этих авторов таламические ритмогенные структуры обеспечивают временное согласование специфических и неспецифических входов на уровне коры, создавая тем самым “единое когнитивное состояние” (single cognitive state), другими словами, осуществляя взаимодействие между вниманием и операциональными процессами.

Таким образом, современные теоретические концепции и экспериментальные данные свидетельствуют о том, что одним из основных механизмов, посредством которых произвольное внимание “строит” функциональные системы той или иной когнитивной деятельности, осуществляя синхронную избирательную модуляцию активности различных корковых зон, является взаимодействие ритмогенных таламо-корковых структур на уровне ретикулярного ядра таламуса. Как показывают представленные выше данные, активность ретикулярного ядра таламуса в свою очередь определяется избирательными управляющими влияниями со стороны фронто-таламической регуляторной системы, “стержнем” которой является префронтальная кора, и тоническими со стороны ретикулярной формации среднего мозга. Мотивационный контроль обеспечивается

связями медиодорзального ядра, входящего в состав фронто-таламической системы, со структурами лимбического круга, включая цингулярную кору.

Анализ всей совокупности представленных выше данных позволяет предложить гипотетическую схему нейрофизиологических механизмов произвольной модуляции активности коры при произвольном селективном внимании (рисунок).

Необходимо отметить, что схема включает в себя лишь один из аспектов мозговой организации внимания, а именно обеспечение избирательного произвольного внимания в сфере восприятия посредством взаимодействия корковых фронтальных и подкорковых таламических механизмов. За рамками нашего анализа остались процессы, происходящие в париетальной коре и подушке зрительного бугра, которые в большей степени связаны с ориентировочными компонентами внимания, определяемыми экзогенными факторами [3, 55, 121]. Мы также не рассматривали взаимодействие фронтальных и таламических структур с базальными ганглиями, обеспечивающими двигательные компоненты мозговой организации произвольного внимания [54, 86].

@4. Ритмическая электрическая активность мозга и процессы произвольного внимания. Функциональная роль альфа-ритма

В связи с тем, что ритмогенные структуры таламуса, управляемые фронто-таламической системой, принимают участие в избирательной модуляции корковой активности, представляет интерес вопрос о роли ритмов различной частоты в обеспечении произвольного внимания.

Согласно современным представлениям о системной организации нейронных механизмов, реализующих когнитивные процессы, когерентное (синхронное) взаимодействие нейронных модулей осуществляется одновременно на разных уровнях: на уровне структур мозга, нейронных популяций и отдельных специализированных нейронных ансамблей. Функциональное взаимодействие нейронных модулей на разных уровнях для реализации различных когнитивных процессов обеспечивается ритмогенными структурами, “работающими” на разной частоте. Выше были представлены данные о том, что тонкие операциональные процессы, связанные с объединением отдельных признаков сигнала в единый образ, обеспечиваются синхронизацией нейронной активности в гамма-диапазоне. На основании экспериментальных исследований нейронной активности на кошках М. Бекиц и А. Вробель [40] высказали предположение, что процесс “связывания” на основе синхронизации по гамма-ритму подготавливаются процессами внимания, которые сопровождаются активацией бета-ритма (15–25 Гц).

Альфа-ритм рассматривается этими авторами только как ритм покоя и показатель инактивации (idling) коры. Такая точка зрения разделяется и другими исследователями [111, 118, 148]. Между тем существуют электрофизиологические данные, которые противоречат представлению об альфа-ритме как корреляте инактивированного состояния коры. Так, в экспериментах Н. Крейтмана и Дж. Шоу [85] при биполярной регистрации ЭЭГ от затылочно-центральных отведений обоих полушарий в ситуации зрительного, тактильного и слухового различения, а также счета в уме было обнаружено увеличение выраженности альфа-ритма. При этом явление экзальтации альфа-ритма не зависело от того, были открыты или закрыты глаза у обследуемых. Представляет интерес тот факт, что уровень альфа-ритма не коррелировал со снижением общего уровня arousal, определяемого по электромиограмме. В экспериментах Т. Малхоланда и Е. Пепера [103] было обнаружено, что альфа-ритм может усиливаться при высоком уровне зрительного внимания и ограничении глазных движений. В своих более поздних работах Г. Фуртшелер [117] признает возможность параллельного протекания процессов синхронизации и десинхронизации альфа-колебаний в одной области.

Для объяснения многочисленных фактов “парадоксальной” реакции альфа-ритма в ситуациях различных видов умственной деятельности Дж. Шоу [135] предлагает модель, согласно которой увеличение выраженности ритмической ЭА альфа-диапазона связано не с процессами внимания (attention), суть которых состоит в отборе релевантной информации на входе, а с процессами избирательной подготовки ответной реакции (intention). Вместе с тем, исходя из концепции внимания как функции контроля и регуляции поведения, принципиальные нейрофизиологические механизмы избирательной модуляции корковой активности при селекции “входа” и “выхода” представляются сходными, и замена терминов (“attention” на “intention”) не может служить объяснением самого явления экзальтации альфа-ритма при различных видах когнитивной деятельности и внимании.

Возникающие противоречия могут быть разрешены с учетом многочисленных данных о функциональной и топографической гетерогенности альфа-ритма. Это свойство альфа-ритма было отмечено еще Г. Уолтером [156]. В. Клиmesh [82], анализируя соотношение процессов синхронизации и десинхронизации ЭА в диапазоне альфа-ритма, выделяет два вида осцилляций: генерализованную синхронизацию в состоянии покоя с закрытыми глазами (осцилляции 1-го типа) и локальную синхронизацию различных частотных составляющих (осцилляции 2-го типа), которая сопровождает явление генерализован-

ной десинхронизации при различных видах когнитивной деятельности. Согласно данным Ф. Лопес да Сильва [91] существуют отдельные компоненты альфа-ритма, генерируемые в корковых и таламо-корковых сетях. Таламокорковые источники альфа-ритма также могут быть разделены на специфические сенсорные, генерируемые в сетях, объединяющих нейроны релейных ядер и проекционных зон коры, и неспецифические, генерируемые нейронными ансамблями, включающими клетки неспецифического таламуса и коры [147]. Различные компоненты альфа-ритма различаются по степени распространения по коре на генерализованный ритм и локальные ритмы [149]. Показана связь генерализованного компонента альфа-ритма со зрительной модальностью [24, 149]. В том же частотном диапазоне от 8 до 13 Гц с помощью спектрально-корреляционного анализа и магнитоэнцефалографии обнаружены ритмические составляющие, связанные со слуховой и соматосенсорной чувствительностью [7, 87, 116]. И наконец, существуют альфа-ритм покоя, который регистрируется в состоянии спокойного бодрствования с закрытыми глазами (зрительный генерализованный ритм), и ритмы в альфа-диапазоне, которые регистрируются в процессе деятельности, например вербальной [69].

В значительной степени представления об альфа-ритме как показателе инактивированного состояния нервной сети опровергаются данными о вызванной ритмической ЭА альфа-диапазона, регистрируемой в процессе реализации различных видов когнитивной деятельности [35]. Анализируя современные данные о функциях и происхождении альфа-ритма, Е. Башар [35, 36] отмечает, что старая концепция, рассматривающая альфа-ритм как отражение пассивного или инактивированного состояния мозга, заменяется в современной электрофизиологии точкой зрения о функциональной роли осцилляций с частотой 10 Гц, спонтанных, вызванных или индуцированных. Во всех случаях альфа-ритм играет важную роль в объединении структур мозга при различных видах сенсорной или когнитивной деятельности, формируя динамическую основу функционального взаимодействия.

Гипотетическое соотношение различных ритмогенных механизмов при обработке информации о значимом сигнале может выглядеть следующим образом.

В процессе произвольного внимания ритмогенные структуры таламуса “под руководством” фронто-таламической системы в соответствии с текущей когнитивной задачей выстраивают фундамент функционального взаимодействия, которое объединяет на основе синхронизации по альфа-ритму структуры мозга на макроуровне, т.е. отдельные проекционные и ассоциативные обла-

сти и подкорковые образования. Параллельно с объединением удаленных друг от друга структур, возможно, осуществляется взаимодействие более близких функционально и топографически нейронных ансамблей, и в этом процессе ведущую роль играет более быстрый бета-ритм. И наконец, собственно процессы текущей обработки информации и осуществление “связывания” отдельных признаков в единый образ реализуются с помощью функциональных объединений нейронных микроансамблей или отдельных нейронов на базе синхронизации их активности в гамма-диапазоне.

Можно предположить, что при произвольном избирательном внимании управляемые ритмогенные альфа-сети формируют основу функциональной системы будущей когнитивной деятельности в соответствии с внутренним планом, инструкцией или предупреждающим сигналом еще до появления внешних объектов, на которые внимание должно быть направлено, т.е. в предстимульный период. Это предположение основано на данных исследований, свидетельствующих о возможности селективной настройки работы мозга в период ожидания значимого сигнала.

@5. Роль предстимульного периода в мозговой организации произвольного избирательного внимания

Все представленные выше сведения о нейрофизиологических механизмах произвольного внимания получены при исследовании текущей обработки значимого сигнала. При этом разделение явлений, связанных с избирательной модуляцией корковой активности под влиянием механизмов произвольного внимания, и собственно операциональных процессов является косвенным. Оно достигается при сравнении нейрофизиологических феноменов, сопровождающих восприятие в условиях избирательного внимания и в его отсутствие.

Вместе с тем объективные методы регистрации нейрональных процессов позволяют нейрофизиологам исследовать механизмы произвольного внимания в “чистом виде” в период подготовки к восприятию значимой информации.

Известно, что ожидание значимого сигнала с определенными свойствами существенным образом влияет на процессы восприятия. В психологии это явление было наиболее полно описано и исследовано в школе Д.Н. Узнадзе [27], где оно получило название “установка”. Согласно теории Д.Н. Узнадзе объектом человеческого познания может стать лишь то, что “имеет место в русле актуальной установки”. В работах Э.А. Костандова с соавт. [16, 17] было предпринято нейрофизиологическое исследование роли установки в восприятии словесной информации. На основе анализа функционального состояния коры в

предстимульный период авторы приходят к заключению, что координирующая и регулирующая функции установки реализуются с помощью активации механизмов избирательного внимания. Избирательное влияние психологической установки на нейрональные процессы, обеспечивающие восприятие значимого сигнала, было исследовано с помощью анализа ВП в экспериментах Б. Поржеса и Х. Беглейтера [119]. Испытуемые заранее обучались различать слабые и сильные вспышки, после чего сами предъявляли себе сигналы определенной интенсивности. Таким образом создавалась ситуация ожидания сигнала с определенными свойствами. В процессе предъявления вспышек экспериментатор заменял слабые или сильные стимулы на сигналы средней интенсивности, не сообщая об этом испытуемому. При анализе ВП оказалось, что их параметры определяются не реальной, а ожидаемой интенсивностью. Аналогичные данные о зависимости параметров ВП от ожидаемых свойств сигнала были получены и другими авторами [14]. Результаты электрофизиологических исследований явления установки позволяют предположить существование опережающих активных избирательных влияний, регулирующих функциональное состояние мозговых структур, участвующих в обработке релевантного стимула.

Вопрос о возможности селективной настройки мозговых систем в предстимульном периоде произвольного внимания долгое время оставался дискуссионным. Исходя из представлений о неспецифичности активационных механизмов мозга, Э.М. Рутман [25], Р. Наатанен [104], Н.В. Суворов и О.П. Таиров [26] отрицали роль преднастройки в процессе селекции значимого сигнала и объясняли избирательность восприятия лишь постстимульными процессами. Однако в своей монографии “Внимание и функции мозга” (пер. с англ. [23]) Р. Наатанен уже признает важность предстимульного периода произвольного внимания. Он отмечает, что в то время как непроизвольное внимание может оперировать только в настоящем времени, произвольное внимание может быть обращено к будущим стимулам и событиям. Форму внимания, задействованную в этих ситуациях, Р. Наатанен называет “ожиданием” или “антиципирующим вниманием”.

Наиболее ярким подтверждением избирательности механизмов предстимульного антиципирующего внимания являются результаты ставших классическими экспериментов П. Роланда [129, 130]. П. Роланд исследовал функциональное состояние коры в предстимульный период избирательного произвольного внимания, регистрируя изменения локального мозгового кровотока. Он обнаружил, что ожидание значимого соматосенсорного сигнала (прикосновения) в зависимости от его локализации (кончик указательного паль-

ца или губа) вызывает соматотопическую активацию контралатеральной соматосенсорной зоны [130]. При этом изменения, наблюдаемые в период ожидания, были даже более выражены, чем при раздражении соответствующих зон. В условиях полимодального избирательного внимания также была обнаружена селективная преднастройка соответствующих сенсорно-специфических областей коры [129]. При предъявлении последовательности конкурирующих слуховых, зрительных и соматосенсорных сигналов испытуемому предлагалось обнаружить сигнал определенной модальности и игнорировать сигналы двух других модальностей. При зрительном “слежении” локальный мозговой кровоток усиливался в зрительной ассоциативной коре, при слуховом – в слуховой ассоциативной коре. Для соматосенсорной области (единственной проекционной зоне, активность которой можно зарегистрировать с поверхности черепа) уровень локального мозгового кровотока увеличивался вне зависимости от того, был ли стимул значимым или игнорируемым. В своих экспериментах П. Роланд обнаружил два основных источника усиления локального мозгового кровотока в корковых областях: первый – результат непосредственной сенсорной стимуляции, второй связан с вниманием и включает в себя компоненты модально-специфичные и неспецифичные. Автор приходит к выводу, что специфичный компонент усиливается дифференцированной преднастройкой, которая по сути и является физиологической основой модально-специфического внимания. Как показали эксперименты П. Роланда, контроль и управление процессов дифференцированной преднастройки осуществляется при участии префронтальных отделов коры. Именно эти зоны помимо сенсорно-специфических активируются в условиях избирательного предстимульного внимания, и особенно в экспериментах с разномодальными стимулами. Таким образом, исследования П. Роланда еще раз демонстрируют значение префронтальной коры как структуры – источника произвольного внимания, на сей раз при ожидании значимого сигнала.

Ч. Бруниа [45] на основе анализа механизмов антиципирующего внимания отводит префронтальной коре и таламическим ядрам ключевую роль в обеспечении нисходящих избирательных влияний на проекционные и ассоциативные области коры при подготовке к анализу релевантного стимула. Префронтальная кора, по мнению этого автора, “организует” антиципирующее поведение, активируя корково-корковые и таламо-корковые нейронные цепи (loops), таламические ядра также активируются префронтальной корой, в особенности медиодорзальное ядро и подушка. В свою очередь ретикулярное ядро осуществляет тормозные влияния на передачу информации в

релейных ядрах. Исследования с помощью позитронно-эмиссионной томографии подтверждают участие фронто-таламической регуляторной системы в обеспечении селективной преднастройки мозговых систем [46].

Несмотря на скептицизм некоторых авторов [23, 39, 68] в отношении использования регистрации ритмической ЭА для изучения избирательности мозговой организации когнитивных процессов, имеется ряд свидетельств о селективной преднастройке корковых функциональных систем, полученных с помощью анализа ЭЭГ в период между предупреждающим и релевантным сигналами. У обезьян, обученных различению зрительных движущихся объектов, в период ожидания значимых стимулов было обнаружено увеличение когерентности ЭА зрительной ассоциативной коры в различных частотных диапазонах от альфа до гамма [47].

В исследовании Е. Башара и Х. Стампфера [37] было продемонстрировано, что при регулярном предъявлении звуковых сигнальных стимулов (испытываемые должны были их считать) в зоне вертекс формируется реакция синхронизации в диапазоне альфа-ритма, опережающая стимул. При этом выраженность предстимульной синхронизации альфа-колебаний коррелировала с амплитудой компонента N100 слухового вызванного потенциала и сокращением времени реакции. Аналогичные изменения предстимульной ЭА были обнаружены в затылочных областях при предъявлении зрительных сигналов [36]. В кроссмодальных экспериментах была выявлена топографическая специфичность предстимульной синхронизации ЭА, зависящая от модальности сигнального раздражителя. Авторы приходят к выводу, что предстимульная синхронизация ЭА в диапазоне альфа-ритма способствует оптимальной “настройке” функционального состояния сенсорно-специфических областей на восприятие значимого раздражителя.

Регулярность предъявления сигнальных раздражителей не является необходимым условием избирательной предстимульной синхронизации ритмической ЭА мозга. В специальном исследовании мозговой организации предстимульного модально-специфического внимания при регистрации ЭЭГ левого полушария Н.О. Мачинским с соавт. [22] было показано, что направленное ожидание зрительных, слуховых и тактильных стимулов сопровождается ростом степени синхронизации ЭА альфа-диапазона в соответствующих сенсорно-специфических областях и фронтальных ассоциативных зонах. В этих экспериментах разномодальные сигналы чередовались в случайном порядке, а их предъявлению предшествовала визуальная индикация типа модальности. Рост когерентности альфа-колебаний корре-

лировал с успешностью выполнения задания на различение сигналов по их длительности и с амплитудой основного комплекса ВП, регистрируемых от тех же областей коры, где наблюдалось увеличение альфа-когерентности. Эти данные представляют интерес не только в связи с тем, что, так же как данные П. Роланда, прямо демонстрируют возможность селективной преднастройки мозга в предстимульный период, но и потому, что непосредственно свидетельствуют о роли альфа-ритма в формировании функциональных систем корковых областей для обработки значимого сигнала. В наших исследованиях, проведенных с использованием той же экспериментальной парадигмы, при регистрации ЭЭГ обоих полушарий [20, 21] было показано, что избирательность функциональной организации корковых областей в ситуации ожидания значимого сигнала у взрослых испытуемых [21] является специфической особенностью левого полушария. В правом же полушарии доминируют "связи" между ассоциативными зонами, независимо от модальности стимула. У детей младшего школьного возраста [20] селективный модально-специфичный рост степени синхронизации альфа-колебаний был обнаружен в обоих полушариях. Наше предположение о ключевой роли фронто-таламической системы в обеспечении избирательной модуляции корковой активности при произвольном внимании подтвердилось при сопоставлении результатов исследования детей младшего школьного возраста с различной степенью функциональной зрелости регуляторных структур мозга. У детей с функциональной незрелостью фронто-таламической системы отсутствовали специфичные по отношению к модальности ожидаемого сигнала перестройки ЭА альфа-диапазона, свойственные взрослым и детям того же возраста в норме [96].

@Закключение

Таким образом, анализ данных литературы и результаты собственных исследований ЭА мозга в ситуации преднастройки у детей и взрослых позволили нам предложить следующую гипотетическую модель модуляции активности коры при селективном произвольном внимании (на рисунке выделено штриховкой): в предстимульный период произвольного внимания префронтальная кора, взаимодействуя с мотивационными лимбическим образованиями через медиодорзальное ядро таламуса, оказывает избирательные управляющие влияния на ритмогенные структуры неспецифических таламических ядер которые, в свою очередь посредством таламо-корковых прямых и возвратных связей обеспечивают синхронизацию ЭА в проекционных и ассоциативных областях коры. Временное согласование функционального состояния определенных корковых областей, которое обеспечивается синхронизацией их актив-

ности, создает условия для оптимальной обработки значимых стимулов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 00-04-49 374).

Список литературы

1. Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975. 447 с.
2. Баранов-Крылов И.Н., Шуваев В.Т. Нейрофизиологические индикаторы произвольного и непроизвольного зрительного внимания у человека // Физиология человека. 2000. Т. 26. № 6. С. 31–41.
3. Батуев А.С. Высшие интегративные системы мозга. Л.: Наука, 1981. 253 с.
4. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движения и физиологии активности. М.: Медицина, 1966. 349 с.
5. Гальперин П.Я. К проблеме внимания // Докл. АНП РСФСР. 1958. № 3. С. 33–38.
6. Гиппенрейтер Ю.Б. Деятельность и внимание // А.Н. Леонтьев и современная психология / Под ред. Гиппенрейтер Ю.Б., Михалевской М.Б. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 61–97.
7. Гоман (Мачинская) Р.И., Мачинский Н.О. Анализ ритмических колебаний ЭЭГ альфа-диапазона в норме и при глубоком нарушении слуха // Физиология человека. 1983. Т. 9. С. 6–74.
8. Горев А.С. Возрастные особенности произвольной регуляции функционального состояния центральной нервной системы // Структурно-функциональная организация развивающегося мозга. Л.: Наука, 1990. С. 121–134.
9. Данилова Н.Н., Астафьев С.В. Внимание человека как специфическая связь ритмов ЭЭГ с волновыми модуляторами сердечного ритма // Журн. высш. нервн. деят. 2000. Т. 50. № 5. С. 791–802.
10. Дормашев Ю.Б., Романов В.Я. Психология внимания. М.: Тривола, 1995. 352 с.
11. Дубровинская Н.В. Модуляция нейронной активности и вызванных потенциалов коры больших полушарий раздражением дорзального гиппокампа // Журн. высш. нервн. деят. 1975. Т. 25. № 3. С. 589–594.
12. Дуринян Р.А. Корковый контроль неспецифических систем мозга. М.: Медицина, 1975. 203 с.
13. Дуринян Р.А., Рабин А.Г. Некоторые нейроморфологические основы направленных реакций так называемых неспецифических структур мозга // Современные проблемы физиологии и патологии нервной системы. М.: Медицина, 1965. С. 256–273.
14. Иваницкий А.М., Корсаков И.А., Татко В.Л. Центральная регуляция сенсорного потока в

зрительной системе человека // Физиология человека. 1984. Т. 10. № 3. С. 339–346.

15. Костандов Э.А. Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознанное восприятие. М.: Наука, 1983. 171 с.

16. Костандов Э.А., Регулирующая роль установки в восприятии словесной информации // Физиология человека. 1997. Т. 23. № 2. С. 5–11.

17. Костандов Э.А., Черемушкин Е.А., Яковенко И.А., Воробьева Т.А. Влияние установки на когнитивную деятельность человека // Журн. высш. нерв. деятельности. 1996. Т. 46. № 1. С. 3–10.

18. Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. М.: Изд-во АПН РСФСР, 1965. 574 с.

19. Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1973. 192 с.

20. Мачинская Р.И., Дубровинская Н.В. Функциональная организация полушарий мозга при направленном внимании у детей 7–8 лет // Журн. высш. нерв. деят. 1996. Т. 46. № 3. С. 437–446.

21. Мачинская Р.И., Мачинский Н.О., Дерюгина Е.И. Функциональная организация правого и левого полушарий мозга человека при направленном внимании // Физиология человека. 1992. Т. 18. № 6. С. 77–85.

22. Мачинский Н.О., Мачинская Р.И., Труш В.Д. Электрофизиологическое исследование функциональной организации мозга человека при направленном внимании. Сообщ. 1. Взрослые в норме // Физиология человека. 1990. Т. 16. № 2. С. 5–15.

23. Наатанен Р. Внимание и функции мозга / Пер. с англ. под ред. Соколова Е.Н. М.: Изд-во МГУ, 1998. 559 с.

24. Новикова Л.А. Влияние нарушений зрения и слуха на функциональное состояние мозга. М.: Просвещение, 1966. 319 с.

25. Рутман Э.М. Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. М.: Наука, 1979. 213 с.

26. Суворов Н.В., Таиров О.П. Психофизиологические механизмы направленного внимания. Л.: Наука, 1985. 287 с.

27. Узнадзе Д.Н. Экспериментальные основы психологии установки. Тбилиси: Изд. АН ГССР, 1958. 207 с.

28. Ухтомский А.А. Очерк физиологии нервной системы (1941 г.) // Собр. соч. Т. 4. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 232 с.

29. Фарбер Д.А., Дубровинская Н.В. Функциональная организация развивающегося мозга. Возрастные особенности и некоторые закономерности // Физиология человека. 1991. Т. 17. № 5. С. 17–27.

30. Alho K., Medvedev S.V., Pakhomov S.V. et al. Selective tuning of the left and right auditory cortices during spatially directed attention // Brain Res. Cogn. Brain Res. 1999. V. 7. P. 335–341.

31. Alho K., Teder W., Lavikainen J., and Naatanen R. Strongly focused attention and auditory event-related potentials // Biol. Psychol. 1994. V. 38. P. 73–90.

32. Allport D.A. Selection for action: some behavioural and neurophysiological considerations of attention // Perspectives on Perception and Action. / Eds Heuer H., Sanders A.F. Hillsdale, New York.: Erlbaum, 1987. – P. 395–419.

33. Anllo-Vento L., Luck S.J., Hillyard S.A. Spatio-temporal dynamics of attention to colour: evidence from human electrophysiology // Hum. Brain Mapp. 1998. V. 6. P. 216–238.

34. Banich M.T., Milham M.P., Atchley R.A. et al. Prefrontal regions play a predominant role in imposing an attentional 'set': evidence from fMRI // Brain Res. Cogn. Brain Res. 2000. V. 10. P. 1–9.

35. Basar E., Demiralp T., Schurmann M., Basar Eroglu C., et. al. Oscillatory brain dynamics, wavelet analysis, and cognition // Brain and Lang. 1999. V. 66. P. 146–183.

36. Basar E., Schurmann M., Basar Eroglu C., Karakas S. Alpha oscillations in brain functioning: an integrative theory // Int. J. Psychophysiol. 1997. V. 26. P. 5–29.

37. Basar E., Stampfer H.G. Important associations among EEG-dynamics, event-related potentials, short-term memory and learning // Int. J. Neurosci. 1985. V. 26. P. 161–180.

38. Beauchamp M.S., Cox R.W., DeYoe E.A. Graded effects of spatial and featural attention on human area MT and associated motion processing areas // J. Neurophysiol. 1997. V. 78. P. 516–520.

39. Beaumont G.J. The EEG and task performance: a tutorial review // Tutorials in ERP Research: Endogenous Components / Eds Gaillard A.W., Ritter W. North Holland Publ. Co., 1983. P. 385–406.

40. Bekisz M., Wrobel A. Coupling of beta and gamma activity in corticothalamic system of cats attending to visual stimuli // Neuroreport. 1999. V. 10. P. 3589–3594.

41. Bender D.B., Youakim M. Effect of attentive fixation in macaque thalamus and cortex // J. Neurophysiol. 2001. V. 85. P. 219–234.

42. Best P.J., Weldon D.A., Stokes K.A. Lesions of mediodorsal thalamic nucleus cause deficits in attention to changes in environmental cues without causing sensory deficits // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1990. V. 608. P. 705–714

43. Bogen J.E. On the neurophysiology of consciousness: I. An overview // Conscious. Cogn. 1995. V. 4. P. 52–62.

44. Botvinick M., Nystrom L.E., Fissell K. et al. Conflict monitoring versus selection-for-action in anterior cingulate cortex // *Nature*. 1999. V. 402. P. 179–181.
45. Brunia C.H. Neural aspects of anticipatory behaviour // *Acta Psychol. (Amst)*. 1999. V. 101. P. 213–242.
46. Burgess P.W., Quayle A., Frith C.D. Brain regions involved in prospective memory as determined by positron emission tomography // *Neuropsychologia*. 2001. V. 39. P. 545–555.
47. Cardoso de Oliveira S., Thiele A., Hoffman K.P. Synchronization of neuronal activity during stimulus expectation in a direction discrimination task // *J. Neurosci*. 1997. V. 17. P. 9248–9260.
48. Carter C.S., Botvinick M.M., Cohen J.D. The contribution of the anterior cingulate cortex to executive processes in cognition // *Rev. Neurosci*. 1999. V. 10. P. 49–57.
49. Casey B.J., Thomas K.M., Welsh T.F. et al. Dissociation of response conflict, attentional selection, and expectancy with functional magnetic resonance imaging // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2000. V. 97. P. 8728–8733.
50. Cohen J. Prefrontal cortex involved in higher cognitive functions. Introduction // *Neuroimage*. 2000. V. 11. P. 378–379.
51. Cohen J.D., Braver T.S., O'Reilly R.C. A computational approach to prefrontal cortex, cognitive control and schizophrenia: recent developments and current challenges // *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B. Biol. Sci*. 1996. V. 351. P. 1515–1527.
52. Cohen J.D., Servan-Schreiber D. Context, cortex, and dopamine: a connectionist approach to behaviour and biology in schizophrenia // *Psychol. Rev*. 1992. V. 99. P. 45–77.
53. Corbetta M., Miezin F.M., Dobmeyer S. et al. Selective and divided attention during visual discriminations of shape, colour, and speed: functional anatomy by positron emission tomography // *J. Neurosci*. 1991. V. 11. P. 2383–2402.
54. Coull J.T. Neural correlates of attention and arousal: insights from electrophysiology, functional neuroimaging and psychopharmacology // *Prog. Neurobiol*. 1998. V. 55. P. 343–361.
55. Coull J.T., Frith C.D., Buchel C., Nobre A.C. Orienting attention in time: behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts // *Neuropsychologia*. 2000. V. 38. P. 808–819.
56. Courtney S.M., Ungerleider L.G., Keil K., Haxby J.V. Transient and sustained activity in a distributed neural system for human working memory // *Nature*. 1997. V. 386. P. 608–611.
57. Crick F. Function of the thalamic reticular complex: the searchlight hypothesis // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1984. V. 81. P. 4586–4590.
58. De Carvalho L.A., Roitman V.L. A computational model for the neurobiological substrates of visual attention // *Int. J. Biomed. Comput*. 1995. V. 38. P. 33–45.
59. De Fockert J.W., Rees G., Frith C.D. The role of working memory in visual selective attention // *Science*. 2001. V. 291. P. 1803–1806.
60. Donald M.W. Neural selectivity in auditory attention: sketch of the theory // *Tutorials in ERP Research: Endogeneous Component* / Eds Gaillard A.W., Ritter W. Amsterdam, New York, Oxford: North Holland Publ. Co., 1983. P. 37–77.
61. Dove A., Pollmann S., Schubert T. et al. Prefrontal cortex activation in task switching: an event-related fMRI study // *Brain Res. Cogn. Brain Res*. 2000. V. 9. P. 103–119.
62. Engel A.K., Konig P., Kreiter A.K. et al. Temporal coding in the visual cortex: new vistas on integration in the nervous system // *Trends in Neurosci*. 1992. V. 15. P. 218–226.
63. Fernandez-Duque D., Baird J.A., Posner M.I. Executive attention and metacognitive regulation // *Conscious. Cogn*. 2000. V. 9. P. 288–307.
64. Frith C., Dolan R. The role of the prefrontal cortex in higher cognitive functions // *Brain Res. Cogn. Brain Res*. 1996. V. 5. P. 175–181.
65. Frith C.D., Friston K.J. The role of the thalamus in “top down” modulation of attention to sound // *Neuroimage*. 1996. V. 4. P. 210–215.
66. Fujiwara N., Nagamine T., Imai M. et al. Role of the primary auditory cortex in auditory selective attention studied by whole-head neuromagnetometer // *Brain Res. Cogn. Brain Res*. 1998. V. 7. P. 99–109.
67. Fuster J.M. *The Prefrontal Cortex: Anatomy, Physiology, and Neuropsychology of the Frontal Lobe*. N. Y.: Raven Press, 1989. 230 p.
68. Gevins A.S., Schaffer R.E. A critical review of electroencephalographic (EEG) correlates of higher cortical functions // *CRC Crit. Rev. Bioeng*. 1980. V. 4. P. 113–164.
69. Giannitrapani D. EEG average frequency and intelligence // *EEG a. Clin. Neurophysiol*. 1969. V. 27. P. 480–486.
70. Giguere M., Goldman-Rakic P.S. Mediodorsal nucleus: areal, laminar, and tangential distribution of afferents and efferents in the frontal lobe of rhesus monkeys // *J. Compar. Neurol*. 1988. V. 277. P. 195–213.
71. Goff W.R. Evoked potential correlates of perceptual organisation in man // *Attention in Neurophysiology* / Eds Evans C.R., Malholland T.B. London: Butterworth, 1969. P. 169–191.
72. Goldman-Rakic P.S., Porrino L.J. The primate mediodorsal (MD) nucleus and its projection to the frontal lobe // *J. Compar. Neurol*. 1985. V. 242. P. 535–560.

73. Heinze H.J., Mangun G.R., Burchert W. et al. Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans // *Nature*. 1994. V. 372. P. 543–556.
74. Hillyard S.A. Electrophysiology of human selective attention // *Trends in Neurosci.* 1985. V. 8. P. 400–405.
75. Hillyard S.A., Mangun G.R., Woldorff M. et al. Neural mechanisms mediating selective attention // *The Cognitive Neuroscience / Ed. Gazzaniga M.S.* Cambridge MA.: MIT Press, 1995. P. 56–72.
76. Hillyard S.A., Vogel E.K., Luck S.J. Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence // *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 1998. V. 353. P. 1257–1270.
77. Hunt P.R., Neave N., Shaw C., Aggleton J.P. The effects of lesions to the fornix and dorsomedial thalamus on concurrent discrimination learning by rats // *Behav. Brain Res.* 1994. V. 62. P. 195–205.
78. Isseroff A., Rosvold H.E., Galkin T.W., Goldman-Rakic P.S. Spatial memory impairments following damage to the mediodorsal nucleus of the thalamus in rhesus monkeys // *Brain Res.* 1982. V. 232. P. 97–113.
79. Johansen-Berg H., Lloyd D.M. The physiology and psychology of selective attention to touch // *Front. Biosci.* 2000. V. 5. P. 894–904.
80. Kahneman D, Treisman A. Changes views on attention and automaticity // *Varieties of Attention. / Eds Parasuraman R., Davies R.* Orlando.: Acad. Press, 1984. P. 29–61.
81. Kawashima R., Imaizumi S., Mori K. et al. Selective visual and auditory attention toward utterances—a PET study // *Neuroimage*. 1999. V. 10. P. 209–215.
82. Klimesch W. Memory processes, brain oscillation and EEG synchronization // *Int. J. Psychophysiol.* 1996. V. 24. P. 61–100.
83. Knyazeva M.G., Kiper D.C., Vidavski V.Y. et al. Visual stimulus-dependent changes in interhemispheric EEG coherence in humans // *J. Neurophysiol.* 1999. V. 82. P. 3095–3107.
84. Koechlin E., Basso G., Pietrini P. et al. The role of the anterior prefrontal cortex in human cognition // *Nature*. 1999. V. 399. P. 148–151.
85. Kreitman N., Shaw J.C. Experimental enhancement of alpha activity // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1965. V. 18. P. 147–155.
86. Kropotov J.D., Etlinger S.C., Ponomarev V.A. Human multiunit activity related to attention and preparatory set // *Psychophysiology*. 1997. V. 34. P. 495–500.
87. Lehtela L., Salmelin R., Hari R. Evidence for reactive magnetic 10-Hz rhythm in the human auditory cortex // *Neurosci. Lett.* 1997. V. 222. P. 111–114.
88. Levy R., Goldman-Rakic P.S. Segregation of working memory functions within the dorsolateral prefrontal cortex // *Exp. Brain Res.* 2000. V. 133. P. 23–32.
89. Lindsley D.B. Attention, consciousness, sleep and wakefulness // *Handbook of Physiology. Neurophysiology III / Eds Field J., Magoun H.W., Hall V.E.* Washington D.C.: Amer. Physiol. Soc., 1960. P. 1553–1593.
90. Llinas R.R., Ribary U., Joliot M., Wang X.-J. Content and context in temporal thalamocortical binding // *Temporal coding in the brain / Eds Buzsaki G. et al.* Berlin.: Springer Verlag, 1994. P. 251–271.
91. Lopes da Silva F.H. Neural mechanisms underlying brain waves: from neural membranes to networks // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1991. V. 79. P. 81–93.
92. Lubar J.F. Neocortical dynamics: implications for understanding the role of neurofeedback and related techniques for the enhancement of attention // *Appl. Psychophysiol. Biofeedback*. 1997. V. 22. P. 111–126.
93. Luck S.J., Chelazzi L., Hillyard S.A., Desimone R. Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, V4 of macaque visual cortex // *J. Neurophysiol.* 1997. V. 77. P. 24–42.
94. Luck S.J., Ford M.A. On the role of selective attention in visual perception // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1998. V. 95. P. 825–830.
95. Luck S.J., Hillyard S.A., Mouloua M. et al. Effects of spatial cueing on luminance detectability: psychophysical and electrophysiological evidence for early selection // *J. Exp. Psychol.* 1994. V. HPP 20. P. 887–904.
96. Machinskaya R.I. Brain organization of voluntary selective attention in first grade children with learning difficulties // *Neuronal Bases and Psychological Aspects of Consciousness / Eds Taddei-Ferretti C., Musio C.* Singapore, New Jersey, London, Hong Kong: World Sci., 1999. P. 343–347.
97. Martinez A., Anllo-Vento L., Sereno M.I. et al. Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention // *Nat. Neurosci.* 1999. V. 2. P. 364–390.
98. McAlonan K., Brown V.J., Bowman E.M. Thalamic reticular nucleus activation reflects attentional gating during classical conditioning // *J. Neurosci.* 2000. V. 20. P. 8897–8901.
99. Mesulam M.M. A cortical network for directed attention and unilateral neglect // *Ann. Neurol.* 1981. V. 10. P. 309–325.
100. Montero V.M. Attentional activation of the visual thalamic reticular nucleus depends on 'top-down' inputs from the primary visual cortex via corticogeniculate pathways // *Brain Res.* 2000. V. 864. P. 95–104.
101. Moran J., Desimone R. Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex // *Science*. 1985. V. 229. P. 782–784.

102. Motter B.C. Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli // *J. Neurophysiol.* 1993. V. 70. P. 909–919.
103. Mulholland T.B., Peper E. Occipital alpha, accommodative vergence pursuit tracking and fast eye movement // *Psychophysiology.* 1971. V. 8. P. 556–575.
104. Naatanen R. Selective attention and stimulus processing: reflection in event-related potentials, magnetoencephalogram and regional cerebral blood flow // *Attention and Performance. XI* / Eds Posner M.I., Marin O.S. N.Y.: Lawrence Erlbaum Ass. Hillstate, 1985. P. 355–372.
105. Naatanen R., Tervaniemi M., Sussman E. et al. 'Primitive intelligence' in the auditory cortex // *Trends in Neurosci.* 2001. V. 24. P. 283–288.
106. Nakamura K., Honda M., Okada T. et al. Attentional modulation of parieto-occipital cortical responses: implications for hemispatial neglect // *J. Neurol. Sci.* 2000. V. 176. P. 136–143.
107. Nauta W.J. The problem of frontal lobe: a reinterpretation // *J. Psychiat. Res.* 1971. V. 8. P. 167–187.
108. Navon D. The importance of being visible: on the role of attention in a mind viewed as an anarchic intelligence system: 2. Application to field of attention // *Europ. J. Cogn. Psychol.* 1989. V. 1. P. 215–238.
109. Newman J. Thalamic contributions to attention and consciousness // *Conscious. Cogn.* 1995. V. 4. P. 172–193.
110. Niebur E., Koch C., Rosin C. An oscillation-based model for the neuronal basis of attention // *Vision Res.* 1993. V. 33. P. 2789–2802.
111. Niedermeyer E. The normal EEG of the waking adult // *Electroencephalography. Basic Principles, Clinical Applications and Related Fields* / Eds Niedermeyer E., Lopes da Silva F. Baltimor, Munich.: Urpan and Schwarzenberg, 1987. P. 97–117.
112. Norman D.A., Shallice T. Attention to action: willed and automatic control of behavior // *Consciousness and Self-regulation. V. 4.* / Eds Davidson R.J et al. N.Y.: Plenum Press, 1986. P. 1–18.
113. O'Craven K.M., Rosen B.R., Kwong K.K. et al. Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST // *Neuron.* 1997. V. 18. P. 580–591.
114. Papakostopoulos D., Crow H.J., Newton P. Spatiotemporal characteristics of intrinsic, evoked and event related potentials in the human cortex // *Rhythmic EEG Activity and Cortical functions* / Ed. Pfurtscheller G. et al. Amsterdam, New York, Oxford: Biomed. Press, 1980. P. 179–195.
115. Peinado-Manzano M.A., Pozo-Garcia R. The role of different nuclei of the thalamus in processing episodic information // *Behav. Brain Res.* 1991. V. 45. P. 17–27.
116. Pfurtscheller G., Maresch H., Schuy S. Inter and intrahemispheric differences in the peak frequency of rhythmic activity within the alpha band // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1977. V. 42. P. 77–83.
117. Pfurtscheller G., Lopes da Silva F.H. Event-related EEG / MEG synchronization and desynchronization: basic principles // *Clin. Neurophysiol.* 1999. V. 110. P. 1842–1857.
118. Pfurtscheller G., Stancak A., Neuper Ch. Event-related synchronization (ERS) in the alpha band – an electrophysiological correlate of cortical idling // *Int. J. Psychophysiol.* 1996. V. 24. P. 39–46.
119. Porjesz B., Begleiter H. The effects of stimulus expectancy on brain evoked potentials // *Psychophysiology.* 1975. V. 12. P. 152–157.
120. Portas C.M., Rees G., Howseman A.M. et al. A specific role for the thalamus in mediating the interaction of attention and arousal in humans // *J. Neurosci.* 1998. V. 18. P. 8979–8989.
121. Posner M.I., Petersen S.E. The attention system of the human brain // *Ann. Rev. Neurosci.* 1990. V. 13. P. 25–42.
122. Posner M.I., Rothbart M.R. Constraining neuronal theories of mind // *Large-scale Neuronal Theories of Brain. Computational Neuroscience* / Eds Koch Ch., Davis J.L. Cambridge, Ma, US.: MIT Press, 1994. P. 183–199.
123. Pribram K.H. A further experimental analysis of the behavioral deficit that follows injury to the primate frontal cortex // *Exper. Neurol.* 1961. V. 3. P. 432–466.
124. Pribram K.H. The far frontal cortex as executive processor: proprieties, priorities and practical inference // *Downward Processes in the Perception Representation Mechanisms* / Eds Taddei-Ferretti Cl., Musio K. Singapore, New Jersey, London, Hong Kong.: World Sci., 1998. P. 546–578.
125. Pugh K.R., Offywitz B.A., Shaywitz S.E. et al. Auditory selective attention: an fMRI investigation // *Neuroimage.* 1996. V. 4. P. 159–173.
126. Rees G., Frackowiak R., Frith C. Two modulatory effects of attention that mediate object categorization in human cortex // *Science.* 1997. V. 275. P. 835–888.
127. Reynolds J.H., Chelazzi L., Desimone R. Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4 // *J. Neurosci.* 1999. V. 19. P. 1736–1753.
128. Ritz R., Sejnowski T.J. Synchronous oscillatory activity in sensory systems: new vistas on mechanisms // *Curr. Opin. Neurobiol.* 1997. V. 7. P. 536–546.
129. Roland P.E. Cortical regulation of selective attention in man. A regional cerebral blood flow study // *J. Neurophysiol.* 1982. V. 48. P. 1059–1077.
130. Roland P.E. Somatotopical tuning of postcentral gyrus during focal attention in man. A regional ce-

- rebral blood flow study // *J. Neurophysiol.* 1981. V. 46. P. 744–754.
131. Sasaki K., Nambu A., Tsujimoto T. et al. Studies on integrative functions of the human frontal association cortex with MEG // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 1996. V. 5. P. 165–74.
132. Satterfield G.H. Evoked cortical response enhancement and attention in man. A study of response to auditory and shock stimuli // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1965. V. 19. P. 470–480.
133. Scheibel M.E., Scheibel A.B. Patterns of organization in specific and nonspecific thalamic fields // *Thalamus / Eds Purpura D.P., Yahr M.D.* New York, London.: Plenum Press, 1966. P. 13–39.
134. Schwartz M.L., Dekker J.J., Goldman-Rakic P.S. Dual mode of corticothalamic synaptic termination in the mediodorsal nucleus of the rhesus monkey // *J. Compar. Neurol.* 1991. V. 309. P. 289–304.
135. Shaw J.C. Intention as a component of alpha-rhythm response to mental activity // *Int. J. Psychophysiol.* 1996. V. 24. P. 7–23.
136. Shiffrin R.M., Schneider W. Controlled and automatic human information processing: 2. Perceptual learning, automatic attending and a general theory // *Psychol. Rev.* 1977. V. 84. P. 127–150.
137. Shimamura A.P. Toward a cognitive neuroscience of metacognition // *Conscious. Cogn.* 2000. V. 9. P. 313–323.
138. Shulman G.L., Corbetta M., Buckner R.L. et al. Top-down modulation of early sensory cortex // *Cereb. Cortex.* 1997. V. 7. P. 193–206.
139. Sieb R.A. A brain mechanism for attention // *Med. Hypotheses.* 1990. V. 33. P. 145–53.
140. Sierra G., Fuster J.M. Facilitation of secondary visual evoked response by stimulation of limbic structures // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1968. V. 25. P. 274–278.
141. Simson R., Vaughn H.G., Ritter W. The scalp topography of potentials in auditory and visual discrimination tasks // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1977. V. 42. P. 528–535.
142. Skinner J.E., Lindsley D. The nonspecific mediothalamic-frontocortical system: its influence on electrocortical activity and behaviour // *The Physiology of the Frontal Lobe / Eds Pribram K.H., Luria A.R.* New York, London.: Acad. Press, 1973. P. 185–236.
143. Skinner J.E., Yingling Ch.D. Central gating mechanisms that regulate ERP and behavior. A neural model of attention // *Attention, Voluntary Contraction and ERP.V.1 / Ed. Desmedt J.E.* Basel.: Karger, 1977. P. 70–96.
144. Somers D.C., Dale A.M., Seiffert A.E., Tootell R.B. Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1999. V. 96. P. 1663–1668.
145. Spong P., Haider M., and Lindsley D.B. Selective attention and cortical evoked responses to visual and auditory stimuli // *Science.* 1965. V. 148. P. 395–397.
146. Steriade M. Cellular Substrates of Brain Rhythms // *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications, and Related Fields / Eds Niedermeyer E., Lopes da Silva F.* Baltimore, Philadelphia, Hong Kong, London, Munich, Sidney, Tokyo: Williams and Wilkins, 1993. P. 27–61.
147. Steriade M., Llinas R.R. The functional states of the thalamus and the associated neuronal interplay // *Physiol. Rev.* 1988. V. 68. P. 649–742.
148. Storm van Leeuwen W., Bickford R., Braizer M. et al. Proposal for an EEG terminology by the terminology committee of the IFSECN // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1966. V. 20. P. 293–320.
149. Suzuki H. Phase relationships of alpha rhythm in man // *Japan J. Physiol.* 1974. V. 24. P. 569–586.
150. Terao Y., Sakurai Y., Sakuta M. et al. FDG-PET in an amnesic and hypersomnic patient with bilateral paramedian thalamic infarction // *Rinsho. Shinkeigaku.* 1993. V. 33. P. 951–996.
151. Treue S. Neural correlates of attention in primate visual cortex // *Trends in Neurosci.* 2001. V. 24. P. 295–300.
152. Tzourio N., Massiou F.E., Crivello F. et al. Functional anatomy of human auditory attention studied with PET // *Neuroimage.* 1997. V. 5. P. 63–77.
153. Van Der Werf Y.D., Weerts J.G., Jolles J. et al. Neuropsychological correlates of a right unilateral lacunar thalamic infarction // *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry.* 1999. V. 66. P. 36–42.
154. Velasco M., Skinner J.E., Asaro K.D., Lindsley D.B. Thalamo-cortical systems regulating spindle bursts and recruiting responses. II. Effect of thalamic lesions // *Acta Neurol. Latinoamer.* 1975. V. 21. P. 31–39.
155. Walker A.E. Internal structure and afferent-efferent relations of the thalamus // *Thalamus / Eds Purpura D.P., Yahr M.D.* New York, London: Plenum Press, 1966. P. 1–12.
156. Walter G.W. Can attention be defined in physiological terms? // *Attention in Neurophysiology / Eds Evans C.R., Malholland T.B.* London: Butterworth, 1969. P. 27–39.
157. Watanabe T., Harner A.M., Miyauchi S. et al. Task-dependent influences of attention on the activation of human primary visual cortex // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1998. V. 95. P. 11489–11492.
158. Watson R.T., Valenstein E., Heilman K.M. Thalamic neglect. Possible role of the medial thalamus and nucleus reticularis in behavior // *Arch. Neurol.* 1981. V. 38. P. 501–556.
159. Weese G.D., Phillips J.M., Brown V.J. Attentional orienting is impaired by unilateral lesions of the

thalamic reticular nucleus in the rat // *J. Neurosci.* 1999. V. 19. P. 10135–10139.

160. Weinberger D.R. A connectionist approach to the prefrontal cortex // *J. Neuropsychiatry. Clin. Neurosci.* 1993. V. 5. P. 241–253.

161. Woldorff M.G., Gallen C.C., Hampson S.A. et al. Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1993. V. 90. P. 8722–8726.

162. Yingling C.D., Skinner J.E. Regulation of unit activity in nucleus reticularis thalami by the mesencephalic reticular formation and the frontal granular cortex // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1975. V. 39. P. 635–642.

163. Yingling Ch.D., Skinner J.E. Gating of thalamic input to cerebral cortex by nucleus reticularis thalami // *Attention, Voluntary Contraction and ERP: Progress in Clinical Neurophysiology. V.1* / Ed. Desmedt J.E. Basel.: Karger, 1977. P. 70–96.

Гипотетическая схема избирательной модуляции активности коры головного мозга при произвольном селективном внимании.

Штриховкой выделены возможные механизмы предстимульной селективной настройки мозга на анализ значимых сигналов.

ФТС – фронто-таламическая система; МД – медиодорзальное ядро; РЯ – ретикулярное ядро; РФ – ретикулярна формация.

Neurophysiological Mechanisms of Voluntary Attention: A Review R.I. Machinskaya

Institute of Developmental Physiology, Russian Academy of Education, Moscow

The review is focused on attention as behavior-controlling process. Neurophysiological, electrophysiological and neuropsychological studies of different brain structures during voluntary attention are analyzed. These data that selective voluntary attention modulates activity of sensory specific cortical involved in relevant signal processing. Fronto-thalamic system consisting of prefrontal cortex and thalamic ventrodorsal nuclei is shown to be main source of top-down selective modulation of voluntary attention. The review proposed the hypothetical model of selective cortical modulation during attention based upon the available data and evidence of own electroencephalographic studies.

Key words: voluntary. perception, top-down control, prefrontal cortex, thalamus, brain electrical activity, EEG, alpha rhythm, EP, psychophysiology.