

*На правах рукописи*

Талалай Илья Витальевич

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПРЕДВОСХИЩАЮЩЕГО  
ВНИМАНИЯ ПРИ ПРОИЗВОЛЬНОЙ ПРЕДНАСТРОЙКЕ И  
ИМПЛИЦИТНОМ НАУЧЕНИИ**

19.00.02 – Психофизиология  
(психологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата  
психологических наук

Научный руководитель:  
*доктор биологических наук, профессор,*  
Р.И. Мачинская

Москва – 2019

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ОГЛАВЛЕНИЕ.....	2
ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. ВЛИЯНИЕ ОРГАНИЗАЦИИ ПРЕДВОСХИЩАЮЩЕГО ВНИМАНИЯ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОБРАБОТКИ ЗНАЧИМОЙ ИНФОРМАЦИИ. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ДАННЫХ ПСИХОЛОГИЧЕСКИХ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	11
1.1 Внимание и антиципация.....	11
1.2. Экспериментально-психологические исследования предвосхищающего внимания.....	16
1.3 Нейрофизиологические исследования избирательного.....	28
ГЛАВА 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	39
2.1. Разработка экспериментальной модели.....	39
2.2. Основной эксперимент.....	42
Глава 3. ВЛИЯНИЕ ПРЕДВОСХИЩАЮЩЕГО ВНИМАНИЯ ПРИ ПРОИЗВОЛЬНОЙ ПРЕДНАСТРОЙКЕ И ИМПЛИЦИТНОМ НАУЧЕНИИ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ РЕШЕНИЯ СЛУХОВЫХ И ЗРИТЕЛЬНЫХ СЕНСОРНЫХ ЗАДАЧ.....	57
3.1. Результаты психометрического исследования скорости и точности решения сенсорных задач в сессиях <i>серийное научение</i> и <i>направленное внимание</i> .....	57
3.2. Обсуждение результатов психометрического исследования.....	63
Глава 4. МОЗГОВОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ПРОИЗВОЛЬНОГО И ИМПЛИЦИТНОГО ПРЕДВОСХИЩАЮЩЕГО ВНИМАНИЯ. ЭЭГ АНАЛИЗ КОРКОВО-КОРКОВОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ ИСТОЧНИКОВ.....	67
4.1 Динамика корково-коркового взаимодействия в условиях направленного предвосхищающего внимания.....	67
4.2. Динамика корково-коркового взаимодействия при формировании имплицитного предвосхищающего внимания.....	71
4.3 Сравнительный анализ корково-коркового взаимодействия при направленном внимании, имплицитном предвосхищении и нейтральном условии в период, предшествующий решению сенсорных задач.....	75
4.4. Обсуждение результатов ЭЭГ анализа функциональной организации направленного и имплицитного предвосхищающего внимания.....	94
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	101
ВЫВОДЫ.....	104
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	106

### **Актуальность исследования**

Внимание – один из наиболее интенсивно изучаемых в современной психологии и психофизиологии психических процессов. Несмотря на это, в психологической науке нет единого представления о функциях и различных видах внимания. Наряду с классическим определением внимания как концентрации сознания на определенном реальном или идеальном объекте (James, 1890; Рубинштейн, 1998), существует множество его теоретических моделей и классификаций (Дормашев, Романов, 2002; Фаликман, Спиридонов, 2011; Cohen, 2014, обзор).

Важнейший вопрос теоретических и эмпирических исследований в психологии — является ли внимание одним из атрибутов восприятия и «встроено» в анализ текущей информации, или это самостоятельная психическая функция, необходимая для реализации других психических функций, но не сводящаяся к ним.

Настоящее исследование основано на представлениях об активном характере внимания как самостоятельного процесса, результатом которого является контроль целенаправленного поведения. В отечественной психологии представление о внимании как «свернутом» действии контроля было предложено П.Я. Гальпериным (Гальперин, 1958) в рамках развития культурно-исторического подхода к психике, который исходит из активного характера психического отражения в целом, возникающего в процессе деятельности - целенаправленного взаимодействия субъекта с окружающим миром (Выготский, 1983).

В пользу теоретических представлений П.Я. Гальперина о внимании как самостоятельной психической функции, продуктом которой является контроль процессов обработки информации и поведения, говорят многочисленные экспериментальные исследования внимания в когнитивной психологии. Анализ когнитивных моделей внимания указывает на их постепенную эволюцию от представлений о внимании как фильтре текущей информации на разных стадиях

ее обработки (Broadbent, 1958; Treisman, 1960) до концепций, так или иначе включающих компоненты, зависящие от намерений субъекта: блок регуляции внимания (Shiffrin, Schneider, 1977), блок «политики распределения» энергетических ресурсов в соответствии с текущими намерениями (Kahneman, Treisman, 1984), «схемы-источники», управляющие действиями и ресурсами внимания в зависимости от мотивации (Norman, Shallice, 1986).

Неотъемлемой частью современной экспериментальной психологии являются исследования мозговых механизмов психической деятельности (Poldrack, Yarkoni, 2016, обзор), которые помогают психологам лучше понять компонентный состав и функциональную организацию различных психических процессов. Психофизиологические исследования свидетельствуют в пользу существования специализированных регуляторных систем мозга или «источников внимания» (Posner, Petersen, 1990; Coull, 1998; Posner, Fan, 2008; Мачинская, 2003, 2015, обзоры; Cohen, 2014, обзор), осуществляющих избирательную модуляцию обрабатываемой информации нейронных сетей. Существование специализированных «источников внимания» в мозге является весомым аргументом в пользу представлений о внимании как функции контроля.

Предвосхищение будущих событий и подготовка к ним – ключевой элемент контролирующей функции внимания при осуществлении сложных форм поведения. Исходя из понимания психического отражения как активного процесса, зависящего от внутреннего состояния и целей поведения субъекта, представляется не только оправданным, но и необходимым рассматривать период, предшествующий сенсорной обработке внешней информации, как важный этап функционирования механизмов селективного внимания. В современных условиях, когда поток информации постоянно возрастает вместе с ростом неопределенности при решении различных бытовых и профессиональных задач, особенно важным является изучение внимания «направленного в будущее» или предвосхищающего внимания (*anticipatory attention*), его внутренней организации и зависимости от различных условий деятельности. Возрастающий интерес к исследованию антиципационного внимания в современной психологии

неразрывно связан с развитием методов неинвазивного исследования активности мозга. Именно в этих исследованиях в явном виде ставится задача анализа процессов, предшествующих обработке значимой информации (Наатанен, 1998; Brunia, 1999; Brunia, Boxtel, 2001, 2004; Brunia et al., 2003, 2011; Klimesch, 2012; Liu et al., 2016).

Несмотря на большое количество исследований внимания в психологии и нейронауке, вопрос о возможности избирательной подготовки к анализу значимой информации (преднастройке) остается дискуссионным. В связи с тем, что большинство исследований внимания в рамках когнитивной экспериментальной психологии анализируют постстимульный период, об избирательном влиянии антиципационного внимания на обработку значимой информации можно судить лишь косвенно по изменению скорости и точности решения когнитивной задачи. Это делает особенно актуальным проведение исследования, сочетающего анализ психометрических параметров когнитивной деятельности с психофизиологическими методами неинвазивного изучения мозговой активности в период, предшествующий восприятию целевого сигнала. В частности, анализ взаимосвязанной активности различных проекционных и ассоциативных зон коры головного мозга (внутрикорковых функциональных связей) в предстимульный период и сопоставление этой активности с поведенческими параметрами эффективности деятельности позволяет оценить внутреннюю операциональную структуру предстимульного процесса – его функциональную организацию. Термин «функциональная организация» используется в экспериментальной психологии и нейрокогнитивной науке для характеристики отдельных компонентов психической функции, их специфической роли и мозгового обеспечения, а также их взаимодействия между собой (см., например, Rizzolatti et al., 1988).

В настоящем исследовании для оценки избирательности предстимульной настройки на анализ значимой информации была разработана экспериментальная модель, предполагающая регистрацию электрической активности мозга и

психометрических параметров деятельности в условиях переключения внимания между зрительными и слуховыми сенсорными задачами.

Еще один важный и малоизученный аспект исследований предвосхищающего внимания – анализ влияния характера деятельности, в процессе которой формируется подготовка к восприятию событий в будущем.

Существуют, по крайней мере, два варианта условий, при которых субъект может предвидеть появление значимых событий: если им предшествует предупреждающий сигнал – подсказка (произвольное направленное внимание) или, если определенные события закономерно повторяются во времени (имплицитное предвосхищение). Направленное и имплицитное предвосхищающее внимание актуализируются в различных ситуациях повседневной жизни и профессиональной деятельности человека и по-разному сказываются на процессах обработки информации. Для получения новых данных о влиянии условий и характера деятельности на эффективность решения когнитивных задач представляло интерес проведение сравнительного экспериментального исследования функциональной организации избирательного направленного внимания, вызванного инструкцией, и имплицитного предвосхищения, формирующегося в ходе регулярного предъявления релевантных сенсорных задач.

**Цель настоящего исследования** состояла в сравнительном анализе функциональной организации двух видов предвосхищающего внимания – произвольного и имплицитного – при подготовке к решению зрительных и слуховых сенсорных задач.

**Предмет исследования** – функциональная организация модально-специфического предвосхищающего внимания в двух условиях подготовки к решению зрительных и слуховых сенсорных задач: при избирательной преднастройке, направляемой инструкцией-подсказкой, и при преднастройке, формирующейся в ходе имплицитного научения

**Методы:** в настоящей работе для изучения функциональной организации предвосхищающего внимания анализ скорости и точности решения сенсорных

задач разной модальности сочетался с анализом суммарной биоэлектрической активности различных зон коры головного мозга и их функционального взаимодействия в период, предшествующий появлению целевых сенсорных сигналов.

Таким образом, **объектом настоящего исследования** являлись параметры деятельности, отражающие эффективность различения слуховых и зрительных сигналов, и параметры суммарной электрической активности мозга – электроэнцефалограммы (ЭЭГ), зарегистрированной в период, предшествующий появлению целевых сенсорных стимулов.

**В исследовании проверялись две основные гипотезы:**

- Организация внутрикорковых функциональных связей при произвольном направленном предвосхищающем внимании отличается от организации внутрикорковых функциональных связей при предвосхищающем внимании, которое формируется в процессе имплицитного научения;

- Внутрикорковые функциональные объединения, как при произвольном предвосхищающем внимании, так и при имплицитной преднастройке носит избирательный характер и зависит от модальности целевой информации.

Экспериментальная проверка основных гипотез предполагала решение следующих **задач**:

1. Создание оригинальной экспериментальной модели для сравнительного исследования произвольного и имплицитного типов предвосхищающего внимания;

2. Оценка успешности и скорости распознавания зрительных и слуховых сигналов в условиях направленного произвольного внимания, задаваемого предварительной инструкцией, и в условиях имплицитного предвосхищения периодически повторяющейся последовательности сенсорных задач;

3. Электрофизиологический анализ функционального взаимодействия различных зон коры головного мозга в период подготовки к решению сенсорных задач в условиях направленного произвольного внимания, задаваемого предвари-

тельной инструкцией, и в условиях имплицитного предвосхищения периодически повторяющейся последовательности сенсорных задач;

4. Непосредственное статистическое сопоставление параметров ЭЭГ, отражающих степень функционального взаимодействия корковых зон в трех экспериментальных условиях: (1) при направленном внимании, (2) при имплицитном предвосхищении и (3) в референтном условии, когда сенсорные задачи следуют в псевдослучайном порядке и без предупреждения.

**Научная новизна состоит в** проведении сравнительного экспериментального исследования двух типов предвосхищающего внимания – произвольного и имплицитного - в условиях идентичности сенсорных задач и физических параметров целевых стимулов. Варьирование условий преднастройки при постоянстве когнитивных операций позволило получить новые данные о влиянии структуры деятельности на эффективность предвосхищающего внимания и его мозговое обеспечение при подготовке к обработке значимой информации

**Теоретическая значимость:** исследование позволило получить новые данные о функциональной организации предвосхищающего внимания – важнейшей составляющей целенаправленной деятельности человека. Полученные данные о специфике подготовительного периода при произвольной настройке и имплицитном научении говорят в пользу относительной самостоятельности и активного характера внимания, а также его зависимости от параметров анализируемой информации и структуры деятельности

**Практическое применение** результатов исследования предстимульного внимания может быть разнообразным. Поскольку основными функциями внимания с точки зрения современной психологии и нейронауки являются контроль и организация поведения, можно говорить о его ключевой роли в реализации любой деятельности. Это определяет возможность применения результатов исследования функциональной организации предвосхищающего внимания в различных прикладных областях. В области образования такое исследование может способствовать оптимизации способов подачи учебного материала для его наиболее эффективного усвоения учащимися, а сравнение



эффективности различных способов организации внимания может быть полезно для решения маркетинговых задач.

**Достоверность** результатов и обоснованность сделанных выводов обеспечена применением общенаучных методических принципов планирования и проведения исследований; формированием гипотез исследования; соблюдением норм и правил использования методик регистрации психофизиологических показателей; корректным использованием статистических методов анализа.

**На защиту выносятся следующие положения:**

1) Функциональная организация предвосхищающего внимания различается в двух условиях подготовки к анализу значимой информации: при наличии инструкции-подсказки и при длительном повторении определенного порядка чередования целевых сигналов.

2) Необходимым компонентом произвольного предвосхищающего внимания является управляющий контроль процессов обработки информации со стороны высших регуляторных центров мозга – префронтальных отделов коры.

3) ИмPLICITное предвосхищение, условием которого является сохраняющийся длительное время неизменный порядок следования целевых сигналов, не требует вовлечения дополнительных контролирующих механизмов, а обеспечивается более экономичными функциональными системами мозга с участием преимущественно премоторных отделов коры. Выявленные изменения мозговой активности при формировании имPLICITной преднастройки оказывают выраженный положительный эффект на решение простых сенсорных задач.

4) Как в случае произвольной, так и в случае имPLICITной преднастройки функциональная организация предвосхищающего внимания зависит от модальности целевой информации и включает избирательное вовлечение соответствующих проекционных зон коры головного мозга.

5) Возможность избирательной настройки мозга на анализ значимой информации и ее зависимость от условий деятельности при восприятии одной и той же информации подтверждают представления о внимании как свернутом действии контроля

**Апробация результатов исследования:** Основные положения работы были представлены на ежегодной конференции

Студенческого научного сообщества МГЛУ «Collegium Linguisticum - 2014» (г. Москва, 2014); Третьей конференции «Когнитивная наука в Москве: Новые исследования» (г. Москва, 2015); Пятьдесят пятой ежегодной международной конференции ассоциации психофизиологических исследований (Fifty-Fifth Annual Meeting of the Society for Psychophysiological Research) (г. Сиэтл, 2015); Седьмой международной конференции по когнитивной науке (г. Светлогорск, 2016); Четвертой конференции «Когнитивная наука в Москве: Новые исследования» (г. Москва, 2017).

#### **Публикации:**

По материалам диссертационной работы опубликовано 9 научных работ, в том числе 6 статей, 3 из которых в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК при Минобрнауки России, и 3 тезисов докладов на международных и студенческих научных конференциях.

#### **Структура диссертации**

Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов и списка литературы. Основной текст диссертации занимает 90 страниц, общий объем диссертации 122 страницы. Список литературы включает 159 источников, из них 33 работы отечественных исследователей, и 126 – иностранных источников. Основной текст сопровождается 17 рисунками и 2 таблицами.

# Глава 1. ВЛИЯНИЕ ОРГАНИЗАЦИИ ПРЕДВОСХИЩАЮЩЕГО ВНИМАНИЯ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОБРАБОТКИ ЗНАЧИМОЙ ИНФОРМАЦИИ. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ДАННЫХ ПСИХОЛОГИЧЕСКИХ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

## 1.1 Внимание и антиципация

Прежде чем перейти к анализу экспериментальных исследований предвосхищающего внимания, рассмотрим вопрос о правомерности использования самого этого термина. Как писал Л. Виттгенштейн (Wittgenstein, 1953), многие концепции не могут дать формального определения вниманию. Он сравнивал этот термин с термином «игра», говоря о том, что мы можем назвать игрой множество разных вещей, исходя из каких-то общих признаков. Согласно наиболее общему определению, которое было сформулировано еще У. Джеймсом (James, 1890), внимание представляет собой концентрацию сознания на каком-то определённом реальном или идеальном объекте. В современной когнитивной психологии внимание определяется как процесс избирательной концентрации на одном аспекте внешней среды при игнорировании других аспектов, а также как распределение (allocation) энергетических ресурсов, направляемых на обработку информации (Anderson, 2004). При этом внимание рассматривается как многокомпонентный комплекс операций, который включает ориентировку (Posner, Cohen, 1984; Goldman et al., 2005; Herreros et al., 2017), фильтрацию (Broadbent, 1958; Das et al., 2016), поиск (Yantis, Jonides, 1984; Woodman, Luck, 1999), и ожидание (Plude et al., 1994) значимой информации.

Благодаря интенсивным исследованиям механизмов внимания в нейрокогнитивных науках, широкое распространение получило представление о внимании как самостоятельном психическом процессе, реализуемом специализированными мозговыми системами, основными функциями которого являются контроль и организация поведения (Coull, 1998; Мачинская, 2003, обзор; Posner, Fan, 2008). Стоит отметить, что одним из переломных моментов в

истории изучения внимания можно назвать переход от исключительно пассивной модели понимания феномена внимания в качестве «бутылочного горлышка» (Broadbent, 1958) к активно-деятельностному пониманию. Внимание перестало рассматриваться исследователями исключительно как некоторый ограничитель восприятия, а стало частью деятельности, способностью мобилизовать внутренние физиологические и психологические ресурсы для решения конкретных задач. В отечественной психологии активный характер внимания подчеркивался в концепции П.Я. Гальперина (1958), который рассматривал его как «свернутое» действие контроля. Такой взгляд на феномен внимания раскрыл его сложный характер и многостороннюю специфику его проявления, задав, таким образом, множество векторов для его исследования.

Произвольное внимание рассматривалось П.Я. Гальпериным (1958) как синоним планомерного внимания, представляющего собой контроль над действием, выполняемый на основе заранее составленного плана, с помощью заранее установленных критериев и способов их применения. Наличие такого плана, критериев и способов действия позволяет вести контроль, а вместе с тем и направлять внимание на то, на что мы хотим его направить, а не на то, что «само бросается в глаза».

Если произвольное внимание может оперировать только в настоящем времени, так как контроль над тем, что «само бросилось в глаза», может быть инициирован только наличествующими здесь и сейчас стимулами, произвольное внимание может быть обращено как к «прошлым», так и «будущим» стимулам и событиям. В последнем случае используется термин «ожидание», «предвосхищающее внимание», «антиципационное внимание» или «антиципирующее внимание» (*anticipatory attention*) (Наатанен, 1998; Brunia, 1999; Bastiaansen et al., 2001; Brunia, 2003, Brunia, Boxtel, 2004; Brunia et al., 2011; Klimesch, 2012).

В контексте классической отечественной психологии и физиологии поведения антиципация (или предвосхищение) рассматривается преимущественно в рамках активно-деятельностного подхода в широком смысле

как опережающее отражение действительности (Анохин, 1962; Ломов, Сурков, 1980), и обозначает способность индивида, основываясь на имеющемся опыте, подготовиться к реакции на событие до его непосредственного появления, что сопровождается формированием внутреннего представления результата еще несовершенного действия.

Используется множество схожих научных понятий, отражающих роль прогнозируемого будущего в организации целенаправленного поведения таких как «антиципация» (Вундт, 1880; Найссер, 1978; Ломов, Сурков, 1980), «оперативная преднастройка» (Тихомиров, 1969), «акцептор результата действия» (Анохин, 1978), «модель потребного будущего» (Бернштейн, 1961), «вероятностное прогнозирование» (Фейгенберг, Иванников, 1978), «предупредительная деятельность» (Павлов, 1949), «нервная модель стимула» (Соколов, 1964), «экстраполяция» (Крушинский, 1977), «целеполагание» (Бериташвили (Беритов), 1969) и др. Несмотря на то, что все перечисленные понятия были сформированы в рамках различных теоретических парадигм, они объясняют процессы, связанные с явлениями общего характера и происхождения.

В работе Б. Ф. Ломова и Е. Н. Суркова (1980) представлен анализ и обобщение различных подходов к пониманию антиципации. Им удалось упорядочить большое количество данных о процессах предвосхищения и сформулировать собственную теорию в рамках «системно-структурного» подхода. Согласно этой теории антиципация представляет собой *«способность действовать (в самом широком смысле) и принимать те или иные решения с определенным временно-пространственным упреждением в отношении ожидаемых будущих событий»* (Ломов, Сурков, 1980, с. 5). При этом стоит отметить, что антиципация рассматривалась с точки зрения когнитивной и регулятивной функций психики, с одной стороны, как ожидание и предвосхищение определенных событий (когнитивный компонент), с другой — как *«готовность к встрече с этими событиями и упреждение их в деятельности»* (регулятивный компонент) (Ломов, Сурков, 1980, с. 22). Авторы

указывали также на проявление антиципации в коммуникативной функции психики.

Исследуя основные теоретические и экспериментальные аспекты проблемы предвосхищения Б. Ф. Ломов и Е. Н. Сурков сформировали представление об уровнях антиципации. С их точки зрения антиципацию следует рассматривать в контексте деятельности как системно-интегральное образование, включающее сенсомоторный, перцептивный, представленческий, речемыслительный и субсенсорный уровни. При этом отмечается, что название уровней отражает преимущественно когнитивный компонент, не объясняя лежащие в основе регулятивные процессы.

Переход от одного уровня к другому сопровождается усложнением процессов антиципации, что связано с развитием обобщений и формированием сложных интегральных образов с вовлечением процессов памяти и мышления. Реализация того или иного уровня антиципации в деятельности человека зависит от конкретных целей и задач, стоящих перед ним. При этом в деятельности зачастую имеет место одновременное проявление процессов антиципации разных уровней.

Во многом продолжая и развивая идеи Б. Ф. Ломова и Е. Н. Суркова Е. А., Сергиенко (2006) рассматривает антиципацию как основной принцип развития, подчеркивая, что процессы антиципации имеют динамический характер и постоянно изменяются, что обеспечивает адекватное взаимодействие человека с окружающей средой. Автор указывает на то, что антиципация, будучи свойством любого психического процесса, может проявляться в различных формах, к которым среди прочих необходимо отнести предвосхищение в форме избирательного отражения определенных событий, т.е. в форме избирательной готовности воспринимать одни события, игнорируя другие. Подчеркивается также, что любое действие человека начинается с **осознанного** или **неосознанного** предвосхищения результата и сопровождается представлением о способе его достижения.

Очевидно, что в вышеизложенных теориях антиципация не рассматривается исключительно как атрибут внимания, а понимается в широком смысле как *«имманентное свойство любого психического процесса»* (Сергиенко, 2006, с. 19), лежащее в основе целенаправленного поведения. При этом анализ данных теорий необходим для всестороннего исследования особенностей предвосхищающего внимания, которое, несомненно, является частным проявлением антиципации. Стоит также отметить, что результаты теоретического анализа позволяют судить о возможной избирательности и неосознаваемости (имплицитности) процессов предвосхищения, что представляется крайне важным в контексте данной работы.

Несмотря на то, что в концепции Б. Ф. Ломова и Е. Н. Суркова предвосхищение рассматривается как сложный континуум разноуровневых процессов, есть основания полагать, что их реализация может быть обусловлена мозговой активностью определенных базовых структур. Для их выявления и соотнесения их активности с поведенческими показателями, а также с процессами обработки значимой информации, представляется целесообразным проведение комплексного эмпирического исследования предвосхищающего внимания, сочетающего анализ психометрических показателей с неинвазивным исследованием активности головного мозга. Результаты такого исследования в свою очередь могут содержать важную информацию о базовых механизмах сложноорганизованных процессов антиципации, опосредующих различные виды деятельности человека.

Изучение целого спектра теоретических и экспериментальных работ (результаты данных работ будут представлены далее) позволило выявить как минимум два основных условия формирования у человека предвосхищающего внимания. Одно из условий — произвольная преднастройка — предполагает осведомленность субъекта о появлении и свойствах значимого события (Posner, Fan, 2008; Brunia, Voxel, 2004). Другим возможным вариантом подготовки субъекта к восприятию будущих событий и организации своей деятельности в соответствии с ними является предвосхищение появления значимых сигналов при

регулярном повторении порядка их следования – имплицитное предвосхищение в ходе серийного научения (Nissen, Bullemer, 1987; Dale et al., 2012). Рассмотрим экспериментально-психологические данные, свидетельствующие о влиянии двух типов предвосхищающего внимания – произвольного и имплицитного – на процессы обработки значимой информации.

## **1.2. Экспериментально-психологические исследования предвосхищающего внимания**

В связи с анализом внимания, обращенного в будущее, т.е. предвосхищающего внимания, возникают большие проблемы, связанные с терминологией. За этими проблемами зачастую стоит, с одной стороны, отсутствие единых, принятых большинством исследователей, терминов и их аналогов в российских исследованиях, а с другой – наличие принципиально отличающихся форм внимания, которые в силу тех или иных причин описываются одним и тем же словом или словосочетанием (Талалай, 2016, обзор).

Так, термин «предвосхищающее внимание» часто встречается в работах Ч. Бруниа и коллег, в которых для изучения возможности подготовки человека к анализу важной информации в будущем применялась специально разработанная экспериментальная модель (Damen, Brunia, 1987; Brunia, Damen, 1988; Brunia, Boxtel, 2004), включающая задачу на определение временного интервала (time estimation task). Испытуемому предлагали нажимать клавишу ответного устройства через определенное время (3 секунды) после предъявления императивного сигнала. Ответ считался правильным, если был дан во временном интервале между 2850 и 3150 мс после императивного сигнала. Через 2 секунды после нажатия клавиши испытуемому сообщали о правильности его ответа (knowledge-of-results stimuli) причем эта информация предъявлялась разными способами, в которых вербальные и невербальные сообщения могли быть зрительными или слуховыми. Порядок таких «информирующих» стимулов разной модальности в каждом блоке эксперимента был постоянным, что обуславливало модально-специфическое предвосхищение испытуемыми



стимулов, содержащих значимую информацию об успешности собственной деятельности.

Другое направление исследований антиципационного внимания связано с экспериментальной парадигмой, разработанной М. Познером и коллегами (Posner et al., 1980). Эта парадигма была создана для исследования зрительно-пространственного внимания и его зависимости от предшествующей информации. Основная задача испытуемого в экспериментах М. Познера и коллег состояла в определении места появления зрительного сигнала (справа или слева от центра поля зрения) и нажатии на соответствующую кнопку ответного устройства. Появлению целевого стимула предшествовало появление стимула-подсказки. Как правило, стимул-подсказка не требовал реакции испытуемого, а только давал некоторую информацию о целевом стимуле (например, о возможном локусе его проявления в зрительном поле). Если целевой стимул действительно появлялся в ожидаемом месте, то время реакции было короче, чем в случае, когда предупреждающий стимул не содержал информации о месте целевого сигнала. Такое укороченное время реакции рассматривалось как мера полезного влияния («успеха») специфического ожидания. Однако если целевой стимул появлялся в неожиданном месте, то время реакции было больше, чем в случае, когда предупреждающий стимул не содержал информации о месте его появления. Такое увеличение времени реакции рассматривалось как мера «потерь» («неуспеха»), связанных с неверным ожиданием. Такая парадигма подразумевает «выбор» в том смысле, что субъект избирательно готовит себя к реакции на некоторые ожидаемые (в будущем) события в большей степени, нежели на другие. Наибольшее распространение в исследованиях М. Познера и его последователей (Posner, Petersen, 1990; Posner, Fan, 2008) получила экспериментальная парадигма, основанная на разработанном ранее Б. Эриксеном и Ч. Эриксеном (Eriksen, Eriksen, 1974) тесте «со стрелками» (flanker test). Целевой стимул в данной модели представлял собой стрелку, направленную влево или вправо, и мог появиться сверху или снизу экрана. Задача испытуемого состояла в нажатии левой или правой кнопки в соответствии с направлением стрелки. При

постановке этого эксперимента предполагалось, что эффективность деятельности испытуемого будет зависеть от привлечения внимания к месту появления целевого сигнала. Для создания условий привлечения внимания к целевому стимулу, на экране предъявлялись два вида подсказки, указывающие на место появления целевого стимула (сверху или снизу экрана): точка в соответствующем месте экрана (периферическая подсказка), непроизвольно привлекающая внимание к месту появления целевого стимула, и стрелка в центре экрана указывающая вверх или вниз (центральная подсказка – инструкция), на основании которой испытуемый произвольно концентрировал внимание. Помимо варьирования условий внимания, в данном эксперименте вводились периферические стимулы-дистракторы в виде таких же стрелок как целевой стимул, которые располагались по бокам от целевого стимула. Периферические стимулы могли быть направлены в ту же сторону что целевой стимул или в противоположную сторону. Второй вариант периферических стимулов повышал нагрузку на процессы внимания и усложнял принятие испытуемым правильного решения. Исследователей в данном случае интересовали изменения эффективности деятельности в зависимости от условий внимания и наличия «конфликтующих» периферических стимулов, игнорирование которых требовало включения дополнительного контроля внимания (управляющего контроля, *cognitive control*). В исследовании Е. Хана и коллег (Hahn et al., 2011) изменения эффективности деятельности, связанные с появлением предупреждающего стимула-подсказки, также изучались с использованием экспериментальной парадигмы, разработанной М. Познером в соавт. При этом эксперимент проводился несколько раз на 55 испытуемых с интервалом в среднем 7.4 месяцев между сессиями. Было установлено, что повышение эффективности деятельности, выражающееся в уменьшении времени реакции и увеличении количества правильных ответов, сохранялось в повторных исследованиях. Положительное влияние подсказки на успешность деятельности испытуемых также показано в рамках экспериментальной парадигмы с переключением когнитивных задач (*task-switching*) (Monsell, 2003). В условиях данной

экспериментальной модели испытуемые должны были решать несложные когнитивные задания, которые случайно или регулярно сменялись в ходе исследования. Было установлено, что эффективность решения задачи после смены снижается, что выражается в более медленных и менее точных ответных реакциях испытуемых. Такое снижение определялось авторами как «влияние переключения» (switch cost) и было менее выраженным в том случае, если у испытуемого была возможность подготовиться к смене экспериментального условия за счет предъявленной подсказки.

Положительный эффект предупреждения о значимых свойствах целевого стимула обнаружен также при решении задач, требующих переключения внимания между стимулами разных модальностей. Согласно данным (Spence, Driver, 1997), предъявление символического изображения, сигнализирующего о модальности целевого сигнала (зрительного или слухового), сокращает время реакции и увеличивает точность ответов при решении различных зрительных и слуховых задач в том случае, если стимул-подсказка правильно указывает модальность следующего за ним стимула.

Таким образом, когнитивные исследования демонстрируют возможность избирательного влияния предвосхищающего внимания, задаваемого инструкцией, на эффективность обработки целевых сигналов.

Все вышеупомянутые примеры и экспериментальные парадигмы, связанные с антиципирующим вниманием, представляют собой подготовку к анализу релевантного стимула, обусловленную предварительной информацией о его особенностях, причем эта информация осознается испытуемым, а само внимание является произвольным.

Рассмотрим далее экспериментальные исследования предвосхищения другого типа, основанного на периодически повторяющемся порядке появления релевантных сигналов. В контексте данного исследования мы предполагали, что такое повторение последовательности сигналов с определенным порядком усваивается, и на основании этого «неосознаваемого знания» формируется способность к неосознанному предвосхищению следующих стимулов.

При исследовании имплицитного научения обычно используются 3 основные экспериментальные парадигмы, имеющие схожий экспериментальный дизайн: усвоение искусственной грамматики (artificial grammar learning (AGL)) (Reber, 1967, 1989, 1993), усвоение последовательностей (серийное научение) (serial learning, sequence learning (SL)) (Nissen, Bullemer, 1987; Reber, 1993; Lewicki et al., 1988) и контроль динамичной системы (dynamic system control (DSC)) (Berry, Broadbent, 1984).

Поскольку в настоящей работе в качестве одной из моделей для изучения влияния условий деятельности на эффективность предвосхищающего внимания использовалась парадигма усвоения повторяющейся последовательности сенсорных стимулов, представлялось важным более подробно остановиться именно на этом направлении исследований имплицитного научения. При изучении усвоения последовательностей испытуемых просят реагировать (обычно используется двигательный ответ в виде нажатия на определённую кнопку ответного устройства) на каждый элемент последовательности событий, следующих в определенном и периодически повторяющемся порядке, регистрируя при этом время реакции. Испытуемым не сообщается, что за последовательностью повторяющихся стимулов стоит определенная закономерность. Чаще всего в подобных исследованиях используются последовательности зрительных стимулов. (Nissen, Bullemer, 1987; Cleeremans et al., 1998; Reber, 1993; Lewicki et al., 1988). При этом при изучении серийного научения было установлено, что испытуемые демонстрируют более высокую скорость реакции, чем при случайном предъявлении стимулов.

Так, М. Ниссен и П. Буллемер (Nissen, Bullemer, 1987) исследовали имплицитное научение в условиях предъявления периодически повторяющихся последовательностей зрительных стимулов (задача на серийное время реакции (serial reaction time (SRT) task)). Испытуемым предъявлялись зрительные стимулы (звездочки), которые появлялись в четырех возможных местах. Кнопка ответного устройства располагалась напротив каждого потенциального места появления стимула. После ответа следующий стимул появлялся через 500 мс. Каждый

испытуемый решал задачу в рамках двух экспериментальных условий. Первое условие подразумевало предъявление стимулов заданное определенной 10-ти элементной последовательностью, в то время как второе условие подразумевало случайное предъявление стимулов. Испытуемые демонстрировали более высокую скорость реакции при первом условии, чем при втором. Несмотря на то, что испытуемые не знали о наличии каких-либо регулярностей, их время реакции значительно снижалось по ходу экспериментальной сессии и возрастало в том случае, если базовая закономерность заменялась другой. Такое изменение времени реакции объяснялось наличием серийного научения. При этом серийное научение можно назвать имплицитным в силу того, что испытуемые не осознавали, что предъявление стимулов было подчинено определённому правилу. Таким образом, можно сделать предположение о том, что в ходе регулярного предъявления релевантных сигналов неосознанно формировалось предвосхищение последующей когнитивной задачи, что положительно влияло на эффективность ее решения испытуемыми.

В исследовании М. Кушнер и др. (Kushner et al., 1991) также изучалось изменение успешности деятельности в ходе усвоения определенной заданной последовательности сигналов. В этом случае испытуемым на мониторе компьютера последовательно в разных местах экрана предъявлялось 5 стимулов. Задача состояла в том, чтобы предугадать в каком месте должен появиться шестой стимул. Для релевантного стимула было предусмотрено 3 позиции. Первые 5 стимулов предъявлялись в хаотичном порядке, однако появление 6-ого стимула зависело от пространственного расположения второго и четвертого стимулов относительно друг друга. Эксперимент был разделен на три этапа. На первом этапе испытуемым было необходимо решить большое количество такого рода заданий (2430). На втором этапе правило, лежавшее в основе появления шестого стимула, менялось (972 проб), и теперь аналогичной последовательности предъявления первых пяти стимулов из первого этапа соответствовало другое место появления шестого стимула в эксперименте второго этапа. На третьем этапе правило опять менялось (972 проб): предъявление шестого стимула было

случайным. При этом испытуемые не знали об особенностях и деталях эксперимента. Результаты исследования показали, что в ходе первого этапа точность предугадывания места появления шестого стимула постепенно увеличивалась, достигая показателя, значительно превышающего уровень случайного угадывания. В начале второго этапа точность ответов падала до уровня случайного угадывания, однако к концу этапа опять же значимо возрастала. В течение всего третьего этапа испытуемые давали случайные ответы. Стоит отметить, что в постэкспериментальных опросах испытуемые не могли ответить, какой принцип лежал в основе появления последовательности стимулов. Это говорит в пользу того, что у испытуемых формировалось имплицитное предвосхищение событий, возникающее на основании определенной последовательности появления в пространстве целевых сигналов. Эффект имплицитного научения был установлен для мономодальных последовательностей зрительных (Nissen, Bullemer, 1987; Kushner et al., 1991; Boutin et al., 2013), звуковых (Zhuang et al., 1998; Conway, Christiansen, 2005; Boutin et al., 2013), слухоречевых (Weiermann, Meier, 2012) и тактильных (Conway, Christiansen, 2005) сигналов. Возможность формирования имплицитного (неосознаваемого) предвосхищения следующего события в ходе серийного научения подтверждается исследованием (Cleeremans et al., 1998), в котором показано, что при закономерно повторяющейся смене положения изображений на экране испытуемые могут не только быстрее реагировать на них, но и предсказывать место появления зрительного сигнала. Поведенческие корреляты имплицитного предвосхищения при серийном научении обнаружены в работе (Dale et al., 2012). Задача испытуемого в этом исследовании состояла в слежении за объектом на экране (черным кружком), который мог находиться в одном из четырех положений, и перемещении курсора к целевому объекту с помощью компьютерной мыши. Положения объекта многократно закономерно менялись в течение экспериментальной сессии. Анализ траектории курсора показал, что испытуемые заранее перемещают его в направлении следующего положения объекта, хотя и не осознают закономерность смены положений.

Для анализа механизмов имплицитного предвосхищения представлялось важным рассмотреть экспериментальные модели серийной организации движений, которые позволят нам глубже разобраться в механизмах усвоения и удержания серийных последовательностей. Серийная организация движения чаще всего определяется как способность центральной нервной системы к осуществлению заранее упорядоченной последовательности движений в точном соответствии с запланированным временным расписанием (например, игра на музыкальном инструменте) (Курганский, 2014).

Одна из первых моделей серийной организации движений – модель цепочек ассоциаций (*associative chaining*) возникла в начале 20 века в контексте классического бихевиоризма (цит. по Lashley, 1951). Согласно данной теории, в основе серийного порядка лежит образование устойчивых односторонних связей между последовательными элементами серии. В основе моторного воспроизведения последовательности лежит то, что каждый элемент серии ассоциирован с осуществлением определенного движения, что, в свою очередь служит пусковым сигналом для выполнения следующего элемента последовательности. Модель «цепочек ассоциаций» получила большую популярность благодаря тому, что казалась простой и интуитивно понятной. Согласно этой модели, в ходе научения формируются только репрезентации самих элементов серии и связей между ними. При этом воспроизведение последовательности осуществляется за счет активации схемы всей серии на основании усвоенных межэлементных связей.

К. Лешли (Lashley, 1951) выступал с критикой модели «цепочек ассоциаций» поскольку с ее помощью трудно объяснить усвоение последовательности с повторными элементами. Действительно, в таком случае стимул может быть ассоциирован с более чем одной реакцией, при этом модель цепочек, не объясняет, какой механизм лежит в основе выбора между разными ассоциативными связями. Так, если рассмотреть ассоциативные связи между элементами последовательности «E, V, E, R, Y», элемент «E» будет связан как с элементом «V», так и с «R», в связи с чем ассоциативная связь между «E» и

последующим элементом становится неоднозначной. К тому же при наличии повторных элементов, одна ошибка, допущенная в ходе выполнения, может привести к тому, что все элементы последовательности будут не соответствовать изначальному порядку или будут не выполнены.

В связи с изложенными недостатками данной модели, она была впоследствии усовершенствована У. Викельгреном в 1969 году (цит. по Houghton, Hartley, 1996). Он предложил «чувствительную к контексту» модель цепочек (context-sensitive chaining). В этой модели репрезентации всех элементов последовательности напрямую зависели от ближайшего окружения или контекста. Например, последовательность «E, V, E, R, Y» согласно данной модели будет представлена в виде \$Ev, eVe, vEr, eRy, rY\$, где символ «\$» обозначает начало и конец последовательности, а буквы в нижнем регистре обозначают локальный контекст для каждого элемента. Такая чувствительная к контексту модель также оказалась неоптимальной, так как не могла сохранить связь между разными появлениями одного и того же элемента в последовательности. В вышеприведенном примере два элемента «E» отличаются друг от друга так же, как они отличаются от всех остальных элементов последовательности.

Еще один популярный тип моделей серийной организации движений — модели, основанные на принципе «соревновательной очередности» (competitive queuing) или CQ-модели (Grossberg, 1978; Rhodes et al., 2004; Bullock, 2004).

Такое название обусловлено тем, что в рамках этого класса моделей предполагается, что все элементы «стоят в очереди» и «соревнуются» за право быть выполненными, при этом, не представляя собой последовательной прямой по аналогии с очередью людей на кассе. В этом контексте CQ-модель скорее отражает ситуацию с переполненным баром, в котором работает один бармен. Посетители также обслуживаются последовательно, однако, с неструктурированной очередностью. Успех в осуществление заказа зависит от победы в соревновании по привлечению внимания сотрудника заведения. Все модели данного класса подразумевают наличие, по крайней мере, двух уровней:



уровень планирование последовательности, на котором задается желаемый порядок и степень срочности выполнения элементов, и уровень выбора, на котором определяется порядок выполнения элементов последовательности.

Представленные выше исследования указывают на то, что при многократном повторении определенной последовательности целевых сигналов у человека появляется возможность предвосхитить очередной целевой сигнал и подготовиться к нему заранее, хотя он не может дать вербальный отчет о порядке предъявляемых стимулов. Можем ли мы говорить в этом случае о формировании предвосхищающего внимания?

В когнитивной психологии нет единого мнения по поводу роли внимания в имплицитном научении. Обычно роль внимания в имплицитном научении изучается с помощью внедрения в экспериментальную модель дополнительной когнитивной задачи. В таком случае испытуемых, например, просят отслеживать слуховые стимулы, которые появляются в промежутке между основными экспериментальными пробами. Некоторые исследования продемонстрировали, что дополнительная задача оказывает негативное влияние на процесс имплицитного научения, что, по их мнению, связано с ролью внимания в имплицитном научении и обусловлено привлечением ресурсов внимания к анализу дополнительной стимуляции (Nissen, Bullemer, 1987; Frensch et al., 1994). С другой стороны, А. Коэн и коллеги (Cohen et al., 1990) продемонстрировали в своем исследовании, что, если предъявлять простую последовательность стимулов, ее усвоение может не подвергаться воздействию дистракторов. П. Френш в соавт. (Frensch et al., 1998) пришли к выводу, что негативный эффект экспериментального условия с использованием двойного задания (dual-task condition) имеет отношение исключительно к воспроизведению усвоенной последовательности, а не к самому процессу усвоения. По мнению М. Стадлера (Stadler, 1995), внедрение дополнительной задачи, подразумевающей подсчет испытуемыми количества определенных слуховых сигналов, предъявленных в рамках одного экспериментального блока (tone-counting secondary tasks), влияет негативно на успешность выполнения основной задачи из-за нарушения

временной организации усваиваемой последовательности, а не из-за дефицита ресурсов внимания. В свою очередь, Л. Джименез и К. Мендес (Jimenez, Mendez, 1999) рассматривали внимание как взаимосвязь двух компонентов — умственного усилия (*mental effort*) и избирательной обработки информации. При этом каждый из компонентов, по их мнению, оказывает различное влияние на процесс имплицитного научения. Авторы исследовали роль внимания в формировании имплицитного научения с точки зрения вышеуказанных компонентов и пришли к выводу о том, что избирательный анализ потенциально взаимосвязанных элементов (*to-be-associated elements*) необходим для имплицитного усвоения сложных последовательностей событий в контексте экспериментальной парадигмы, предложенной М. Ниссен и П. Буллемером (Nissen, Bullemer, 1987). При этом, снижение ресурсов внимания у испытуемых (например, за счет увеличения умственных усилий, нацеленных на обработку дополнительной задачи) либо совсем не влияет, либо незначительно влияет на процесс имплицитного научения. Авторы подчеркивали, что наличие избирательного внимания к предупреждающим стимулам необходимо для исследования связи между упреждающими и упрежденными стимулами.

Возможность имплицитного предвосхищения будущих событий рассматривается также в контексте концепции статистического научения (*statistical learning*) (Saffran et al., 1996; Conway, Christiansen, 2005; Turk-Browne et al., 2010). Термин «статистическое научение» использовался Дж. Саффрамом и коллегами в 1996 году (Saffran et al., 1996) для обозначения способности детей усваивать слова искусственного языка на основании извлечения статистических связей между определенными элементами экспериментальной или естественной среды. При этом авторы подчеркивали, что механизмы анализа окружающей среды, основанные на предыдущем опыте (*experience-dependent mechanisms*), играют важную роль в процессе овладения языком. П. Перрюшэ и С. Пактон (Perruchet, Pacton, 2006) в работе «*Implicit learning and statistical learning: one phenomenon, two approaches*» пришли к выводу о том, что между статистическим и имплицитным научением есть определенное сходство. Как в первом, так и во

втором случае испытуемые имеют дело с определенным образом структурированным материалом, не осознавая закономерностей, лежащих в основе его предъявления. Несмотря на разные объяснительные подходы к имплицитному и статистическому научению, оба термина определяют схожие когнитивные процессы, представляющие собой неосознанные, имплицитные формы научения, в основе которых лежит закономерность и регулярность явлений окружающей среды (Conway, Christiansen, 2005; Turk-Browne et al., 2010; Schapiro, Turk-Browne, 2015), что делает два этих понятия практически идентичными. В контексте настоящего исследования важно отметить, что многие исследователи статистического научения сходятся во мнении о том, что неосознаваемое усвоение статистических связей между закономерными явлениями может опосредовать сдвиги внимания и имплицитное предвосхищение будущих событий (Turk-Browne et al., 2010; Zhao et al., 2013; Altamura et al., 2014).

Таким образом, на основании имеющихся в специальной литературе данных, представляется оправданным использование термина «предвосхищающее внимание» по отношению к двум типам предстимульных процессов. Первый тип подразумевает наличие предупреждающего сигнала (парадигма направленного внимания), второй тип формируется в ходе имплицитного научения в результате регулярного предъявления определенной последовательности целевых сигналов. В отечественной психологии имплицитное ожидание значимого события с определенными свойствами, влияющее на процессы его восприятия, было наиболее полно исследовано и описано в школе Д. Н. Узнадзе (1961), где оно получило название "установка". Под установкой автор понимал неосознаваемое, основанное на предыдущем опыте ожидание субъектом определенных явлений внешней среды и готовность к восприятию и совершению действий в определенном направлении. При этом всякое поведение, согласно концепции, рассматривается как реализация таких установок. Экспериментальное исследование феномена (Узнадзе, 1961; Амирэджиби, 1986) предполагало решение определенной задачи, в рамках

которой испытуемый должен был, например, оценить на ощупь с закрытыми глазами, какой из двух предметов был больше. При этом в одну руку испытуемого клали предмет большего размера, а в другую – меньшего. Такая задача многократно повторялась с неизменным положением больших и меньших предметов. Это было необходимо для того, чтобы у испытуемого сформировалась установка (готовность оценивать предмет в одной руке, как предмет большего размера). После этого очередная проба сопровождалась заменой неравных предметов равновеликими. Результаты исследований продемонстрировали, что испытуемый (в силу сформировавшейся бессознательной установки в ходе многократного предъявления задачи) склонен оценивать один из предметов как больший, имея при этом дело с предметами одинакового размера.

В рамках анализа параметров деятельности невозможно непосредственно оценить, насколько процессы, происходящие в предстимульный период как при имплицитном научении, так и при произвольном внимании, могут быть избирательными, возможна ли действительно избирательная настройка и подготовка к обработке информации или эффект настройки состоит в общей активации. Существенный прорыв в исследовании этой проблемы был сделан благодаря использованию нейрофизиологических методов для оценки работы мозга в период, предшествующий анализу значимой информации

### **1.3 Нейрофизиологические исследования избирательного предвосхищающего внимания**

Влияние избирательного ожидания стимула с определенными свойствами на нейронные процессы, обеспечивающие восприятие значимого сигнала, изучалось с помощью анализа вызванных потенциалов мозга (ВП) уже давно в экспериментах Б. Поржеца и Х. Беглейтера (Porjesz, Begleiter, 1975).

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 всплеск экспериментатор заменял слабые или сильные стимулы на сигналы средней интенсивности, не сообщая об этом испытуемому. При анализе вызванных потенциалов (ВП) оказалось, что их параметры определяются не реальной, а ожидаемой интенсивностью. Результаты электрофизиологических исследований позволили 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, однако современная нейрокогнитивная наука располагает убедительными доказательствами того, что подготовка к анализу значимой информации в будущем является избирательной и зависит от условий деятельности.

В контексте настоящего исследования наибольший интерес представляют данные о функциональной организации предстимульного периода при произвольном направленном внимании и имплицитном предвосхищении. Направленное и имплицитное предвосхищающее внимание актуализируются в различных ситуациях повседневной жизни и профессиональной деятельности человека. Можно предположить, что сходный поведенческий эффект – повышение скорости и точности обработки значимой информации – достигается при этом с помощью разных нейрофизиологических механизмов.

Нейрофизиологические исследования на приматах (Buschman, Miller, 2007, 2009) свидетельствуют о том, что нейроны латеральной префронтальной коры (lateral prefrontal cortex - LPFC) и фронтальное глазодвигательное поле (frontal eye field - FEF) активируются в период ожидания значимой зрительной информации. Сходные данные получены с помощью фМРТ исследований активности мозга человека (Bressler et al., 2008). В этой работе с помощью анализа гемодинамической реакции анализировали направленные статистические связи между активностью префронтальных и теменных (внутренняя теменная борозда, intraparietal sulcus - IPS) ассоциативных корковых зон и активностью

затылочных сенсорно-специфических областей в предстимульный период зрительно – пространственного направленного внимания. Зрительный сигнал появлялся слева или справа от центра экрана и испытуемые должны были определять его местоположение, нажимая на соответствующие клавиши. Предвосхищающее внимание моделировалось слуховым стимулом – подсказкой (слова «слева» или «справа»). Было показано, что предвосхищающее зрительно-пространственное внимание сопровождается усилением влияний от фронтальных и теменных зон на зрительные специфические области и фронтальных зон на теменные области (нисходящие влияния, *top-down influences*). При этом сила нисходящих влияний от теменных зон правого полушария на затылочные области обоих полушарий положительно коррелировала с эффективностью решения когнитивной задачи. Многие экспериментальные исследования (Kastner, Ungerleider, 2000; Corbetta, Shulman, 2002; Serences, Yantis, 2006) свидетельствуют о том, что предвосхищающее внимание к зрительным стимулам характеризуется активацией различных регионов фронтальной, теменной и затылочной областей, при этом есть основания полагать, что облегчение идентификации целевого стимула при наличии о нем предварительной вспомогательной информации может быть опосредовано нисходящими управляющими сигналами из фронтальной и теменной коры, модулирующими активность сенсорно-специфических зон (Desimone, Duncan, 1995; Kastner, Ungerleider, 2000; Corbetta, Shulman, 2002; Moore et al., 2003; Serences, Yantis, 2006; Bressler et al., 2008; Knudsen, 2007). Есть также данные, свидетельствующие об активации теменной коры в области верхней теменной доли (superior parietal lobule - SPL) и внутренней теменной борозды (IPS) в период до появления целевого зрительного сигнала (Kastner et al., 1999; Shulman et al., 1999). IPS “специализируется” согласно данным, представленным в обзоре (Shomstein, 2012), на переключении внимания, обусловленном инструкцией (*top-down attention*). Большое количество исследований направленного внимания посвящено изучению мозговой организации пространственного предвосхищающего внимания (Jones et al., 2010; Banerjee et al., 2011; Simpson et al., 2011; Rohenkohl et

al., 2014). В этих исследованиях подчеркивается роль дорзальной фронто-париетальной сети, в частности, внутренней теменной борозды и фронтального глазодвигательного поля в обеспечение нисходящего контроля пространственного внимания. Сходные данные были получены в исследовании с использованием ритмической транскраниальной магнитной стимуляции (repetitive transcranial magnetic stimulation — rTMS) (Capotosto et al., 2009, 2012), а также в комплексном исследовании, сочетающем методы электроэнцефалографии (ЭЭГ) и функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) (Liu et al., 2016). Активизация нисходящих управляющих влияний префронтальной коры в процессе предвосхищающего направленного зрительно-пространственного внимания показана также в работе Г. Симпсона и соавт. (Simpson et al., 2011) при исследовании магнито-энцефалограммы (МЭГ), зарегистрированной в период между предупреждающим стимулом-подсказкой и целевым сигналом. Было установлено, что FEF, латеральная внутритеменная область (lateral intraparietal area — LIP), верхняя лобная извилина (superior frontal gyrus — SFG), средняя лобная извилина (middle frontal gyrus — MFG) и передняя внутренняя теменная борозда (intraparietal sulcus (anterior) — IPSa) вовлекаются на разных этапах распределения зрительного пространственного предвосхищающего внимания.

Исследования мозга в процессе подготовки к анализу значимой информации свидетельствуют о том, что наряду с активацией фронто-париетальных сетей, общей для различных ситуаций предвосхищающего направленного внимания, наблюдается избирательное вовлечение сенсорно-специфических зон, релевантных параметрам целевых стимулов. Роль нисходящих модулирующих влияний ассоциативных структур коры в избирательной модуляции активности корковых зон, непосредственно участвующих в обработке сенсорной информации, демонстрируется в работах с искусственным «выключением» или наоборот «активированием» префронтальных и теменных зон с помощью методов направленной магнитной стимуляции отдельных мозговых структур (Transcranial Magnetic Stimulation —

TMS). Исследования, в которых метод TMS применялся для изменений активности фронтального глазодвигательного поля человека (Ruff et al., 2006) и корковых зон в области внутренней теменной борозды (Ruff et al., 2008), а также исследования с применением метода электрической микростимуляции фронтального глазодвигательного поля обезьян (Moore, Armstrong, 2003), демонстрируют, что активность зрительной коры зависит от модулирующих влияний, исходящих от фронтального глазодвигательного поля и корковых зон, расположенных в области внутритеменной борозды. Стимуляция этих зон, может привести к поведенческим эффектам схожим с эффектами произвольного вниманием.

В электрофизиологических исследованиях также показано, что в период ожидания целевых стимулов происходит избирательная сонастройка нейронной активности не только тех областей мозга, которые осуществляют регуляторные модулирующие влияния, но и тех корковых зон, которые непосредственно участвуют в обработке значимого сигнала. Так, Б. Ферхёф и коллеги (Verhoef et al., 2011) регистрировали нейронную активность и локальные корковые потенциалы у макак при ожидании целевого зрительного стимула в задачах на различение объемных выпуклых и вогнутых изображений. Они наблюдали рост степени функционального взаимодействия между отдельными нейронами и локальными нейронными сетями в корковых зонах дорзальной и вентральной зрительных систем, специфическим образом участвующих в обработке 3D информации – нижней височной (inferior temporal – IT) и передней внутритеменной борозды (IPSa). При этом изменения нейронной активности в зоне IPSa положительно коррелировали с успешностью различения объемных изображений. В исследованиях на нейронах приматов (цит. по Knudsen, 2007) было показано, что нисходящий контроль фронто-париетальных систем внимания избирательно увеличивает сенсорную чувствительность нейронов зрительных зон V4 и MT, рецептивные поля которых совпадают с характеристиками целевых зрительных стимулов.

Ч. Бруниа (Brunia, 1999) на основе анализа механизмов антиципирующего



внимания пришел к выводу о ключевой роли префронтальной коры и таламических ядер в обеспечении нисходящих избирательных влияний на проекционные и ассоциативные области коры при подготовке к анализу релевантного стимула. Префронтальная кора, по его мнению, "организует" антиципирующее поведение, активируя корково-корковые и таламо-корковые нейронные петли (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 (McAlonan et al., 2000; Burgess, 2001; Zikopoulos, Barbas, 2006, 2007; Marzinzik et al., 2008).

Избирательная настройка сенсорно-специфических корковых зон в процессе подготовки к различению релевантных сигналов была обнаружена и в исследованиях электрической активности мозга человека. Анализ ЭЭГ взрослых и детей младшего школьного возраста (Мачинский и соавт., 1990; Мачинская, 2001, 2006) позволил обнаружить, что ожидание сенсорных сигналов разной модальности (слуховых и тактильных), определяемое предварительной инструкцией, сопровождается формированием избирательных функциональных связей сенсорно-специфических и ассоциативных корковых зон. Так при подготовке к различению слуховых сигналов растет степень синхронизации по альфа-ритму височных (слуховых) зон с лобными и заднеассоциативными зонами, а при подготовке к различению тактильных сигналов аналогичные изменения происходят в соматосенсорной коре. В этих же зонах коры усиливается вызванная электрическая активность мозга (ССП) уже при обработке значимых сигналов по сравнению с ситуацией простого наблюдения. В работах Ч. Бруниа и коллег (Brunia, Voxtel, 2004) при исследовании нейронных механизмов произвольного антиципационного внимания с применением анализа связанных с событием изменений параметров ЭЭГ (event-related EEG parameters)

было установлено, что предвосхищение зрительных и слуховых стимулов, информирующих испытуемых о правильности выполнения ими экспериментального задания сопровождалось увеличением активности модально-специфических областей коры, что отражалось на предстимульной негативности (stimulus preceding negativity – SPN), а также на связанной с событием десинхронизации альфа-осцилляций (Bastiaansen et al., 2001). Позже избирательность функциональной организации предвосхищающего модально-специфического внимания была выявлена в фМРТ исследовании (Mozolic et al. 2008), в котором было обнаружено, что в период ожидания целевых сигналов активность зрительных зон мозга была выше при зрительном селективном внимании, чем при слуховом внимании, и, наоборот, активность слуховых зон была выше при слуховом селективном внимании, чем при зрительном.

Что касается имплицитного предвосхищающего внимания, то о его функциональной организации известно значительно меньше, чем о функциональной организации направленного внимания. Имплицитное предвосхищение, которое возникает в процессе многократного повторения одной и той же последовательности целевых сигналов, предположительно не требует участия систем управляющего контроля. Согласно концепции П. Фиттса и М. Познера (Fitts, Posner. 1967) при серийном научении происходит постепенный переход к автономной (“свернутой”) стадии выполнения задания, а роль произвольного контроля существенно падает. Можно предположить, что на этой стадии формируется имплицитное предвосхищение, которое является одной из составляющих внутренней модели последовательности событий, и не требует “активного” переключения внимания перед каждым целевым сигналом. В 1997 году Дж. Дойоном и коллегами (Doyon et al, 1997) было проведено фМРТ-исследование, в котором анализировалась роль полосатого тела, мозжечка и лобных долей при имплицитном усвоении последовательности. В этой работе принимали участие испытуемые с болезнью Паркинсона, с поражениями мозжечка или с ограниченным поражением лобных долей, а также испытуемые без органических поражений мозга. В качестве экспериментальной модели

использовался тест повторяемых последовательностей (Repeated Sequence Test), при выполнении которого испытуемые должны были воспроизводить определенную последовательность движений пальцев в соответствии с последовательностью зрительных сигналов. Испытуемым предъявлялось 4 блока проб (40 предъявлений 10-ти элементной последовательности) в течение 6 дней. В рамках последней экспериментальной сессии испытуемые так же проходили 2 теста для оценки их эксплицитного (declarative) знания последовательности. Только пациенты с синдромом Паркинсона с билатеральной дисфункцией полосатого тела или пациенты с поражением мозжечка не смогли улучшить свои результаты в последних трех экспериментальных сессиях, что говорит о снижении эффективности (impairment) процесса имплицитного научения в этих случаях. Дальнейший анализ свидетельствовал о том, что возникающие при патологии стриопалидарной системы или мозжечка нарушения имплицитного усвоения последовательности зрительно-моторных реакций не могут быть объяснены общим дефицитом когнитивных функций, волнением или тяжестью двигательных симптомов. В свою очередь, уровень эксплицитного (declarative) знания последовательности не различался среди трех клинических групп и соответствующих им групп испытуемых без нарушений. Эти сведения говорят в пользу того, что в отличие от эксплицитной памяти (declarative memory) поэтапное усвоение нового зрительно-моторного навыка зависит от «сохранности» полосатого тела и мозжечка, но не лобных долей. Схожие результаты были получены и в ряде других работ (Rauch et al., 1997; Destrebecqz et al., 2005). В фМРТ исследованиях (Turk-Browne et al., 2010) показано, что формирование предвосхищения в ходе статистического научения сопровождается активацией не только базальных ганглиев и мозжечка, но и не имеющей непосредственного отношения в организации движений подкорковой структуры - передней части правого гиппокампа (right anterior hippocampus). Вовлечение гиппокампа говорит в пользу активации мозговых механизмов временного удержания последовательности событий при формировании имплицитного научения. Роль подкорковых структур в имплицитном научении, однако, не

исключает участия различных областей коры. Так, в ряде работ сообщается об активации при имплицитном научении дополнительной моторной области (supplementary motor area – SMA) и области, расположенной ростральнее SMA (presupplementary motor area – preSMA) (Hikosaka, 2002), а также соматосенсорной и теменной областей (Landau, D’Esposito, 2006). В исследовании С. Ландау и М. Д’Эспозито усвоение и моторное воспроизведение последовательностей изучалось с помощью фМРТ у испытуемых, играющих и не играющих на пианино. При этом было установлено, что усвоение последовательностей в обеих группах сопровождается увеличением билатеральной активации в соматосенсорной и теменной коре. Наблюдалась более интенсивная активация в сети префронтальных, сенсомоторных и теменных областей правого полушария у пианистов по сравнению с не пианистами. Вентральная премоторная кора (ventral premotor cortex – VPC, вентральная часть поля 6 по Бродману) также ассоциируется с механизмами имплицитного научения. Согласно результатам исследования мозговой организации имплицитного научения, с помощью фМРТ (Rauch et al., 1997) при моторном воспроизведении зрительно заданной последовательности возрастает активация VPC, причем она выше в условиях имплицитного усвоения последовательности стимулов, чем в условиях эксплицитного усвоения. По данным (Folia, Petersson, 2014) имплицитное усвоение порядка следования элементов в буквенных рядах сопровождается активацией вентральной премоторной коры и медиальной префронтальной области. В обзоре (Fiebach et al., 2006) представлены фМРТ данные об участии VPC и примыкающей к ней 44-ой зоне Бродмана в обнаружении, выделении и/или репрезентации регулярных паттернов.

Значительный интерес для выявления возможных различий в функциональной организации мозга при произвольном направленном внимании и имплицитном предвосхищении представляет исследование Д. Сото и др. (Soto et al., 2012). Внимание, как направляемое инструкцией, так и формирующееся при имплицитном научении, тесно связано с актуализацией следов предшествующего

опыта. Исследование Д. Сото в соавт. исходит из представлений о различном влиянии процессов рабочей памяти (РП), которые активируются при произвольном внимании, и прайминга, основанного на имплицитном запоминании, на организацию внимания человека. Было выдвинуто предположение, что РП и прайминг могут обеспечиваться различными нейронными механизмами. Роль процессов памяти в изменениях активности зрительной коры при смещениях внимания (*attention biases*), остается неясной, так как в большинстве исследований память и избирательные процессы не разграничиваются. В работе Д. Сото и соавт. применялся метод TMS для изучения роли рабочей памяти и прайминга в модуляции активности зрительной коры при сдвигах внимания. В эксперименте испытуемые должны были искать кольца Ландольта, о появление которых сигнализировали цветные стимулы-подсказки. Информация о стимулах должна была удерживаться в рабочей памяти эксплицитно или же имплицитно на основании их повторяющейся последовательности и в дальнейшем проверяться тестом на узнавание. С помощью магнитной стимуляции затылочной доли больших полушарий было смоделировано влияние актуализации следов памяти на успешность поиска. Характер такого влияния зависел от «вида» памяти. В условиях рабочей памяти (эксплицитной), использование TMS одновременно с подсказками о появлении целевого стимула увеличивало успешность поиска по сравнению с условием, когда стимуляция сопровождала подсказку о появлении нерелевантного стимула. Обратный эффект наблюдался в условиях прайминга (имплицитной памяти). Эти данные рассматриваются авторами как свидетельства различных механизмов влияния эксплицитного и имплицитного запоминания на зрительное внимание при решении зрительных когнитивных задач.

В большинстве представленных выше исследований серийного и статистического научения активность мозга регистрировалась в течение всей пробы и интегрально отражала процессы, связанные как с обработкой стимулов, так и с порождением ответных реакций. Отсутствие данных о процессах, характерных именно для предстимульного периода, оставляет открытым вопрос о

механизмах имплицитного предвосхищения. Можно предположить, что сопоставление паттернов мозговой организации направленного и имплицитного предвосхищающего внимания будет способствовать выявлению специфических механизмов каждого из этих видов преднастройки.

Таким образом, анализ результатов экспериментально-психологических и нейрофизиологических исследований подтверждает правомерность гипотезы о различиях функциональной организации предвосхищающего внимания при произвольной преднастройке, направляемой инструкцией, и функциональной организации предвосхищающего внимания, которое формируется при имплицитном научении. Кроме того, результаты представленных выше исследований свидетельствуют в пользу возможности избирательной преднастройки, предполагающей вовлечения модально-специфических областей коры головного мозга.

В настоящей работе для экспериментального исследования основных гипотез использовался комплексный подход, сочетающий анализ параметров деятельности при различении сенсорных сигналов и электрофизиологический анализ функционального взаимодействия корковых зон в период подготовки к решению когнитивной задачи. План исследования включал три экспериментальные сессии, отличающиеся условиями формирования преднастройки: направленное внимание, имплицитное предвосхищение и референтное условие, не подразумевающее формирования какой-либо подготовки к анализу значимой информации. Все сессии были идентичны по физическим характеристикам стимулов, типу когнитивной задачи и ответным моторным реакциям испытуемых. Во всех трех экспериментальных сессиях использовалась задача на различение порядка следования слуховых или зрительных стимулов в паре (temporal order judgment task) (Correa et al., 2006).

### 2.1. Разработка экспериментальной модели

Проведение эмпирической части сравнительного исследования двух типов предвосхищающего внимания предполагало разработку оригинальной экспериментальной модели, удовлетворяющей следующим условиям: сенсорные задачи должны были быть одинаковыми при различных типах преднастройки; и в том и в другом случае они должны были различаться модальностью целевых сигналов, но быть сходными по типу когнитивных операций, характеру ответов и трудности.

В качестве единой для разных условий преднастройки сенсорной задачи была выбрана задача определения порядка следования двух сенсорных сигналов в мономодальной паре. Эта задача предъявлялась в двух вариантах: с использованием зрительных или слуховых стимулов.

Зрительные стимулы представляли собой вытянутые прямоугольные полосы двух легко различимых оттенков серого (светлого и темного), являющиеся диагоналями квадрата с угловыми размерами  $2.5 \times 2.5$  градуса (рис. 1 А). Две полосы разного наклона и цвета одна за другой предъявлялись в центре черного экрана на 17 мс каждая и были разделены определенным межстимульным интервалом.

В качестве слуховых стимулов использовались короткие (25 мс) предъявляемые бинаурально тональные звуки двух разных частот (300 и 3000 Гц) и комфортной громкости (~70 дБ). Два звука разной высоты также предъявляли испытуемому один за другим с определенным интервалом.

Задача испытуемого состояла в определении порядка следования светлых и темных полосок (для зрительной задачи) или низких и высоких звуков (для слуховой задачи) и нажатии одной из трех возможных кнопок клавиатуры (два альтернативных ответа или ответ «не знаю»).

Уравнивание по трудности двух вариантов задачи на определение порядка следования – зрительного и слухового – было выполнено на основе результатов предварительного эксперимента, в котором варьировали длительность межстимульного интервала отдельно в зрительной и слуховой модальности.

В предварительном эксперименте приняли участие 10 взрослых здоровых испытуемых (4 мужчины, 6 женщин, средний возраст  $35 \pm 13.71$ ), правшей с нормальным слухом и нормальным или скорректированным до нормального зрением. Все испытуемые дали письменное информированное согласие на участие в исследовании. Предъявление стимулов и регистрация моторных ответов испытуемых осуществлялись в автоматическом режиме с помощью специально разработанной программы (EEGExProc, автор С.Д. Дьяченко). Поскольку трудность задания изменялась в зависимости от интервалов между двумя сенсорными сигналами в паре стимулов, то на данном этапе исследования использовались разные по длительности интервалы и затем отбирались те, при которых как зрительные, так и слуховые задачи решались с околопороговой вероятностью (60–80% правильных ответов).

Предварительный эксперимент состоял из двух сессий, а каждая сессия – из двух блоков проб, соответственно, для слуховой и зрительной модальности.

Задача первой сессии – грубо оценить диапазон межстимульных интервалов, соответствующих припороговой области различения порядка следования стимулов в каждой модальности. Испытуемому предъявлялись пары описанных выше зрительных и слуховых стимулов с варьируемым межстимульным интервалом. Использовалось 8 разных значений длительности интервала: 5 мс, 10 мс, 20 мс, 40 мс, 80 мс, 150 мс, 300 мс, 500 мс. Пары с разными значениями межстимульного интервала предъявлялись в псевдослучайном порядке.

В блоке проб зрительной модальности каждая проба содержала следующие события. С самого начала на черном фоне в центре экрана появлялся фиксационный крест серого цвета. После того как испытуемый был готов к прохождению эксперимента, он нажимал левую клавишу компьютерной мыши.



После этого через 500 мс в центре экрана на 17 мс появлялся зрительный стимул темно-серого или светло-серого цвета. Затем через фиксированный интервал (5 мс, 10 мс, 20 мс, 40 мс, 80 мс, 150 мс, 300 мс или 500 мс) в центре экрана на 17 мс появлялся второй стимул, отличающийся цветом и наклоном от первого. Для каждого варианта межстимульного интервала использовались 4 пары зрительных стимулов, отличающиеся порядком следования светлых и темных полос и их наклоном (рис. 1 А), всего было использовано  $4 \times 8 = 32$  пробы. Различные пары стимулов следовали в псевдослучайном порядке, а между ними на экране демонстрировался фиксационный крест.

Порядок следования событий в слуховой сессии был таким же, как в сессии со зрительной стимуляцией. При предъявлении слуховой задачи использовалось два варианта пар стимулов, отличающихся только порядком следования высоких и низких звуков, общее количество проб, таким образом, равнялось  $8 \times 2 = 16$ .

И в зрительном, и в слуховом блоке проб, задача испытуемого состояла в том, чтобы указать, какой стимул был предъявлен первым, нажав в течение двух секунд одну из трех кнопок ответного устройства, обозначающих три варианта ответа: 1 – первый стимул – светло-серая полоска (высокий тон); 2 – первый стимул – темно-серая полоска (низкий тон); 3 – не могу дать ответ. На основании этих данных по всей выборке испытуемых вычислялся процент правильно выполненных проб для каждого значения межстимульного интервала. Анализ результатов первой сессии предварительного эксперимента показал, что околопороговые вероятности (60% – 80%) правильного решения задачи наблюдаются при значениях межстимульного интервала в 20, 40 и 80 мс как для зрительной, так и для слуховой модальности.

Задача второй сессии состояла в получении окончательной точной оценки околопорогового значения межстимульного интервала для каждой из модальностей. Соответственно, в каждом из двух блоков проб предъявлялись пары стимулов с тремя выбранными по результатам первой сессии межстимульными интервалами (каждое из трех значений по 20 раз). По результатам второй сессии для каждой из модальностей был выбран

оптимальный межстимульный интервал, который затем использовался в основном эксперименте.

Результаты второй сессии показали, что оптимальная величина межстимульного интервала составляет 40 мс, и ей соответствует 66,1%, верно, решенных задач в зрительной модальности и 61,5% – в слуховой.

## 2.2. Основной эксперимент

Проведение основного эксперимента было организовано в два этапа. На первом этапе каждый испытуемый участвовал в двух сессиях эксперимента, в которых были созданы условия произвольного внимания, направляемого инструкцией и имплицитного предвосхищения. На втором этапе эксперимент состоял из трех сессий и включал помимо двух основных условий, третье референтное условие, при котором испытуемый должен был решать те же сенсорные задачи, следующие в псевдослучайном порядке без предупреждения о модальности.

В рамках первого этапа основного эксперимента в исследовании приняли участие 20 здоровых испытуемых-правшей (10 мужчин и 10 женщин) в возрасте  $23 \pm 5.7$  лет, на втором этапе исследования – 24 здоровых испытуемых-правшей (9 мужчин и 15 женщин) в возрасте  $22 \pm 4.75$ . Все испытуемые не имели неврологических, в том числе сенсорных, нарушений ни в анамнезе, ни в период проведения исследования. Все испытуемые дали информированное письменное согласие на участие в исследовании. В общей сложности, в предварительном исследовании и двух этапах основного эксперимента приняли участие 54 человека.

В основном эксперименте использовались те же зрительные и слуховые стимулы, что в предварительном эксперименте (см. описание выше). Как для зрительной, так и для слуховой задачи межстимульный интервал в соответствии с результатами предварительного эксперимента составлял 40 мс. Поскольку частота кадровой развертки монитора составляла 60 Гц, а временное расписание

событий в пробе не было синхронизовано с кадровой разверткой, приведенные величины интервалов являются приблизительными.

Для создания условий произвольного направленного внимания использовались стимулы-подсказки – вспомогательные стимулы, информирующие о модальности сенсорной задачи: схематические изображения глаза или уха (рис. 1 Б). Угловые размеры стимулов-подсказок совпадали с угловыми размерами зрительных целевых стимулов, а их длительность составляла 80 мс.

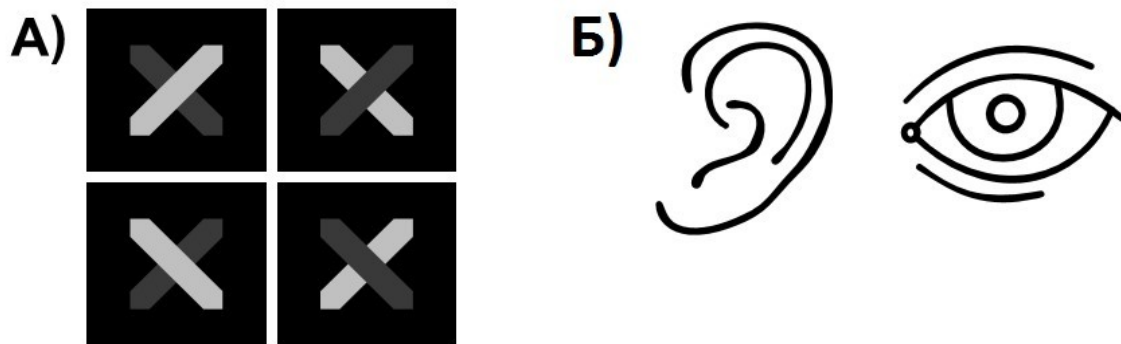


Рис. 1. Стимульный материал. (А) – все возможные варианты следования пар зрительных стимулов (в наложении: первым появляется стимул, изображенный на заднем плане). (Б) – стимул-подсказка «ухо» и «глаз», указывающие на слуховую и зрительную модальность целевой пары стимулов, соответственно.

### ***Процедура эксперимента***

Так же как в предварительном эксперименте, испытуемый должен был определить, какой из двух зрительных (слуховых) целевых стимулов был предъявлен первым, и в течение двух секунд успеть нажать одну из трех кнопок ответного устройства, обозначающих три варианта ответа: 1 – первый стимул – светло-серая полоска (высокий тон); 2 – первый стимул – темно-серая полоска (низкий тон); 3 – не могу дать ответ. Два условия предвосхищающего внимания были реализованы в двух экспериментальных сессиях: *направленное внимание* и *серийное научение*. На второй стадии основного эксперимента к двум

экспериментальным сессиям, соответствующим формированию разных типов предвосхищающего внимания, была добавлена *референтная сессия*, которая не предполагала формирования какого-либо предвосхищения. Порядок следования сессий чередовался от испытуемого к испытуемому.

В сессии *направленное внимание* появлению целевых стимулов предшествовали стимулы-подсказки (рис. 1 Б). Каждая экспериментальная проба начиналась с предъявления фиксационного креста, который оставался в центре экрана в течение всей сессии за исключением моментов предъявления предупреждающих и целевых зрительных сигналов. Последовательность событий в одной экспериментальной пробе представлена на рис. 2 А). Временные интервалы между пробами варьировали случайным образом в указанном на рис. 2 А) диапазоне. Зрительные и слуховые задачи чередовались в ходе сессии в псевдослучайном порядке. Количество зрительных и слуховых стимульных пар было одинаковым (40 предъявлений), таким образом, сессия включала 80 проб. Сенсорные задачи с такими же характеристиками использовались в сессии *серийное научение*. Особенность этой сессии заключалась в отсутствии стимулов-подсказок и периодическом повторении наборов экспериментальных проб с фиксированным порядком следования слуховых и зрительных задач. Выбор количества проб в повторяемом наборе, состоящем из 8 проб, определялся задачей данной сессии – создать условия имплицитного научения (рис. 2 Б). В ряде работ описан эффект имплицитного научения для последовательности, состоящей из 8 элементов (Heuer et al., 2001; Coomans et al., 2014). Такое количество элементов находится на верхней границе объема кратковременной памяти (Miller, 1956) и, учитывая тот факт, что продолжительность последовательности из 8 проб (включая межстимульные интервалы) в данном исследовании превышала 30 с, эксплицитная стратегия решения задачи представлялась мало вероятной. При завершении сессии испытуемым предлагалось ответить на вопрос, не заметили ли они какую-нибудь регулярность в чередовании зрительных и слуховых задач. Только один испытуемый из 20 сказал, что заметил периодичность смены модальности сенсорных сигналов к

концу сессии. Однако воспроизвести порядок зрительных и слуховых задач в наборе не смог.

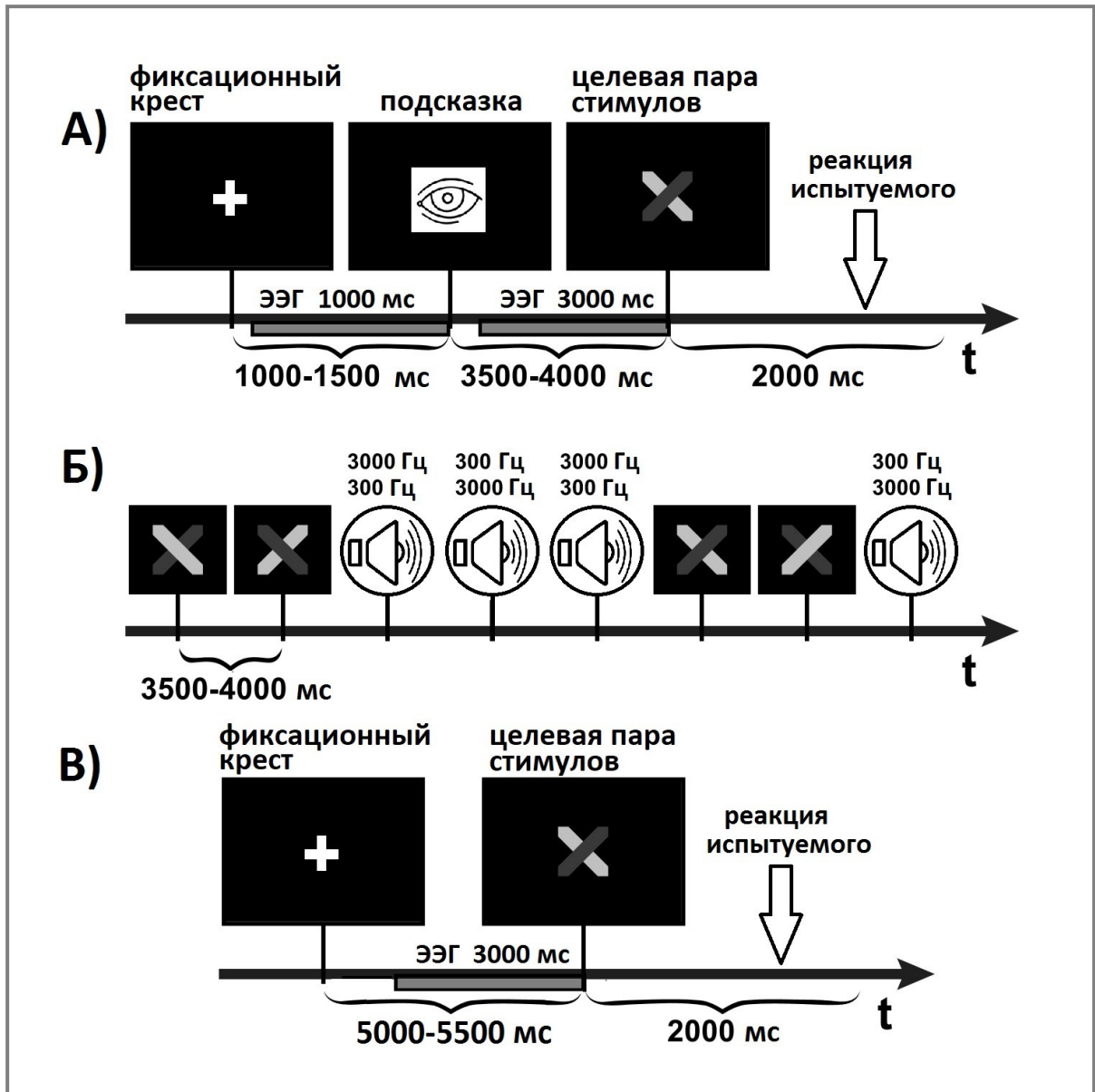


Рис. 2. Процедура экспериментального исследования: А) – последовательность событий в одной пробе сессии *направленное внимание*; Б) – последовательность сенсорных задач в одном повторяющемся наборе в сессии *серийное научение*; В) – последовательность событий в одной пробе сессии *референтное условие*

Аналогично сессии *направленное внимание*, в сессии *референтное условие* зрительные и слуховые стимульные пары чередовались в ходе сессии в псевдослучайном порядке с переменными интервалами между пробами, а количество зрительных и слуховых задач было одинаковым (40 предъявлений). При этом в отличие от сессии *направленное внимание*, сенсорные задачи

предъявлялись без предваряющих их стимулов-подсказок. Последовательность событий в сессии *референтное условие* представлено на рис. 2 В).

### ***Техническое и программное обеспечение исследования***

Экспериментальная установка состояла из объединенных по протоколу TCP/IP двух компьютеров, один из которых использовался для общего управления ходом эксперимента, а другой был частью 128-канальной электроэнцефалографической системы EGI 300 (Electrical Geodesics, Inc.). Предъявление стимулов, регистрация моторных ответов испытуемого и запись ЭЭГ осуществлялись в автоматическом режиме с помощью специально разработанной программы (EEGExProc, автор С.Д. Дьяченко).

### ***Регистрация и первичный анализ ЭЭГ***

В области экспериментального исследования функциональных корково-корковых взаимодействий (Friston, 2011; Nassan et al., 2014) широко применяется метод электроэнцефалографии (ЭЭГ). ЭЭГ — неинвазивный метод исследования функционального состояния головного мозга путем регистрации суммарной электрической активности множества нейронов головного мозга. В основе колебаний потенциалов, регистрируемых с поверхности головы в виде ЭЭГ, лежат изменения внутриклеточных мембранных потенциалов (МП) корковых пирамидных нейронов (Гусельников, 1976). Характерной особенностью ЭЭГ является ее ритмический характер. Общность ритмических сигналов в паре корковых зон оценивается с помощью функции когерентности. Предполагается, что значение функции когерентности ЭЭГ для колебаний определенной частоты в паре корковых зон тем выше, чем сильнее функционального взаимодействия между ними.

В силу влияния объемного проведения биотоков мозга оценка силы функциональных связей на основе непосредственно регистрируемой ЭЭГ (в пространстве сенсоров) является лишь косвенным методом оценки истинных корковых взаимодействий. Регистрация ЭЭГ высокой плотности (64 канала и более) позволяет оценить распределение биоэлектрической активности (аналог фокального потенциала) непосредственно в кортикальной ткани. Тем самым появляется возможность оценить силу истинных корковых функциональных связей непосредственно в пространстве источников.

В настоящем исследовании ЭЭГ регистрировалась с частотой оцифровки 250 Гц в частотной полосе 0.5–70 Гц от 128 электродов, расположенных на шлеме HydroCel GSN (HCGSN) с вертексным референтным электродом. В сессии *Направленное внимание* ЭЭГ регистрировалась в течение 1 с перед стимулом-подсказкой и в течение 3 с перед первым целевым стимулом; в сессии *серийное научение* и *референтное условие* – в течение 3 с перед предъявлением первого целевого стимула.

Для количественного анализа использовались только те участки предстимульной ЭЭГ, которые соответствовали пробам с правильными ответами испытуемых и не содержали артефактов (помех различного происхождения, связанных с движениями глаз испытуемого, нарушением контакта электрода с поверхностью головы, мышечным напряжением и др.) Удаление артефактов осуществлялось на основе визуального анализа кривых ЭЭГ и выделения соответствующих участков записи (рис. 3). Отобранные после удаления артефактов и сетевой наводки 50 Гц участки ЭЭГ преобразовывались в сигналы в отдельных элементарных объемах корковой ткани (вокселах). Поскольку апикальные дендриты пирамидных клеток, являющихся основными источником ЭЭГ, расположены параллельно друг другу и при этом перпендикулярно поверхности коры, каждому вокселу соответствует вполне определенное направление электрического диполя. В каждый дискретный момент времени  $n$  наблюдаемая в отведениях ЭЭГ представляет алгебраическую сумму влияний

диполей всех вокселей в этот же момент времени. В сокращенном матричном виде это записывается как

$$x(n)=Ms(n). \quad (1)$$

Матрица  $M$  вычисляется с помощью методов решения прямой задачи электроэнцефалографии (Hallez et al., 2007).

Зная матрицу  $M$ , с помощью методов решения обратной задачи электроэнцефалографии (Grech et al., 2008), можно найти матрицу  $W$ , которая осуществляет обратную операцию — преобразует наблюдаемую ЭЭГ в сигналы, порождаемые в каждом вокселе. Матричная запись этого преобразования выглядит как

$$s(n)=Wx(n). \quad (2)$$

Сигналы ЭЭГ приводились к свободному от референта монтажу (из каждого канала вычиталось среднее арифметическое всех каналов). Сигналы в элементарных объемах корковой ткани (вокселях) вычислялись с помощью метода минимальной нормы (minimum norm estimates, MNE) (Pascual-Marqui et al., 2011). При этом использовались функциональные возможности программной системы *spm8* ([www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/software/spm8](http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/software/spm8)). Следует отметить, что в данном исследовании ни индивидуальная геометрия черепа и головного мозга, ни точное положение электродов для каждого испытуемого не были известны. Поэтому для решения обратной задачи ЭЭГ использовалась стандартная геометрия черепа и головного мозга (ICBM 152), являющаяся частью системы *spm8*, а также усредненные координаты сенсоров шлема HydroCel GSN ([www.egi.com](http://www.egi.com)). Решение обратной задачи осуществлялось в грубом разрешении (кортикальная ткань разделена на 5124 вокселей), и, таким образом, исходная 128-канальная запись ЭЭГ (пространство сенсоров – *sensor space*) преобразовывалась в 5124-канальную запись активности отдельных вокселей (пространство источников – *source space*).



Высокая размерность пространства источников (большое число вокселей, равное нескольким тысячам) представляет собой проблему при анализе данных. В частности, она исключает возможность построения единой векторной авторегрессионной модели для всех вокселей – метод, который используется в настоящем исследовании для оценки функциональных корковых связей (см. следующий параграф – "Оценка функциональных связей в пространстве источников"). Поэтому оценка силы функциональных связей в пространстве источников проводилась лишь для немногих сигналов, характеризующих активность в специально выбранных участках коры — областях интереса (regions of interest – ROI).

Исходя из литературных данных, в качестве ROI были выбраны определенные билатерально-симметричные области коры, координаты которых были определены в соответствии с атласом Монреальского неврологического института (MNI) с помощью атласа (SPM Anatomy toolbox v1.8) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15850749>) (Eickhoff et al., 2005). На первом этапе исследования в соответствии с данными литературы об активации мозга при направленном внимании и имплицитном научении (см. Глава 1), было выбрано два соответствующих набора ROI (ROI-1, ROI-2, таблица-1). На основании результатов анализа корково-корковых взаимодействий с использованием ROI1 и ROI-2 в разных условиях предвосхищающего внимания, полученных на первом этапе исследования, был сформирован единый список ROI (ROI-3) для второго этапа исследования (Таблица 1).

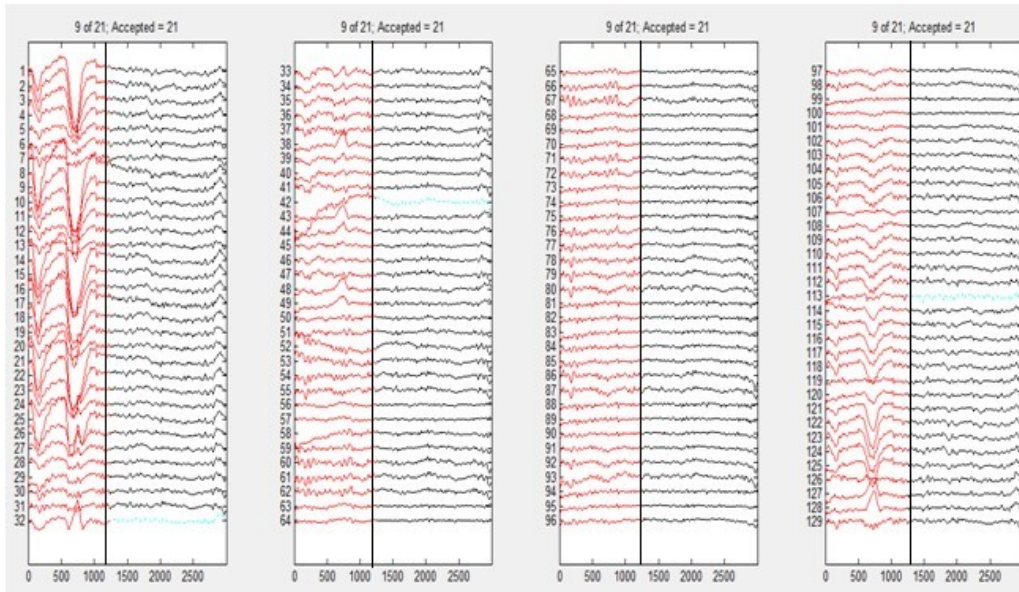


Рис. 3. Пример сегмента ЭЭГ, с отмеченными артефактными каналами (синий) и участками сигнала (красный)

На первом этапе исследования для первого набора ROI-1, мы предполагали увидеть усиление функционального взаимодействия при направленном внимании по сравнению с неспецифическим вниманием (мобилизационной готовностью), предшествующем появлению стимула-подсказки. Для второго набора ROI-2 мы предполагали обнаружить усиление функционального взаимодействия корковых зон при сформированной имплицитной преднастройке по сравнению с началом (первой стадией) сессии *серийное научение*. На втором этапе функциональное корково-корковое взаимодействие как в ходе направленного, так и в ходе имплицитного предвосхищения оценивалось по сравнению с единым референтным условием. Подобранный на основании первого этапа исследования общий список ROI-3 позволил выявить специфику функциональных взаимодействий при обоих условиях организации предстимульного внимания и провести прямое статистическое сравнение силы функционального взаимодействия в одних и тех же парах областей в трех экспериментальных условиях.

Для пар областей коры, входящих в эти наборы ROI, в альфа диапазоне частот (от 7.5 до 12.5 Гц) вычислялись оценки функции когерентности и проводился статистический анализ зависимости величины функционального

взаимодействия от условий эксперимента. Все воксели, расположенные внутри шара с радиусом 10 мм с центром, соответствующим центру ROI, рассматривались как принадлежащие этой ROI. Мы полагали, что совокупная активность в этих вокселях (обычно от 5 до 12 вокселей) характеризует процессы в данной области коры (в данной ROI). Для последующей оценки функциональных связей каждая ROI представлялась одним характеристическим сигналом. В качестве такого сигнала был взят первый (с самым большим собственным числом) компонент, полученный из многомерной активности всех вокселей в пределах данной ROI с помощью метода главных компонент (Principal Component Analysis, PCA). Все множество таких характеристических сигналов образовывало многоканальную запись низкой размерности (по числу ROI в каждом наборе) в пространстве источников ЭЭГ.

Таблица 1.

MNI координаты областей интереса

ROI-1	Левое полушарие			Правое полушарие		
	x	y	z	x	y	z
V1 – зрительная проекционная область (BA 17*)	-9.8	-88.2	-8.1	9.8	-88.2	-8.1
A1 – слуховая проекционная область (BA 41/42)	-40	-32.8	14.6	40	-32.8	14.6
LPFC – латеральная префронтальная кора (BA 9/46)	-44	40	20	44	40	20
FEF – фронтальная глазо-двигательная область (BA 8)	-30	-4	60	30	-4	60
LIP – латеральная интрапариетальная кора (латеральная часть внутренней теменной борозды)	-31.6	-55.2	49.6	31.6	-55.2	49.6
IPC – нижняя теменная кора (часть BA 40)	-51.6	-55.9	44.9	51.6	-55.9	44.9
ROI-2	x	y	z	x	y	z
V1 – зрительная проекционная область (BA 17)	-9.8	-88.2	-8.1	9.8	-88.2	-8.1
A1 – слуховая проекционная область (BA 41/42)	-40	-32.8	14.6	40	-32.8	14.6
PreSMA – роstralная часть дополнительной моторной области (BA 6a)	-6	6	70	9	6	70
VPC – вентральная премоторная кора (вентральная часть Ba 6)	-28	-2	50	32	-2	70
Precuneus – предклинье (медиальная поверхность BA 7)	-24	-64	60	26	-56	50
IPC – нижняя теменная кора (часть BA 40)	-51.6	-55.9	44.9	51.6	-55.9	44.9
ROI-3	x	y	z	x	y	z
V1 – зрительная проекционная область (BA 17)	-9.8	-88.2	-8.1	9.8	-88.2	-8.1
A1 – слуховая проекционная область (BA 41/42)	-40	-32.8	14.6	40	-32.8	14.6
PreSMA – роstralная часть дополнительной моторной области (BA 6a)	-6	6	70	9	6	70
VPC – вентральная премоторная кора (вентральная часть Ba 6)	-28	-2	50	32	-2	70
IPC – нижняя теменная кора (часть BA 40)	-51.6	-55.9	44.9	51.6	-55.9	44.9
LPFC – латеральная префронтальная кора (BA 9/46)	-44	40	20	44	40	20
FEF – фронтальная глазо-двигательная область (BA 8)	-30	-4	60	30	-4	60

Примечание. \* – Номера полей по классификации Бродмана.

### *Оценка функциональных связей в пространстве источников*

Для несмещенной оценки функциональных корковых связей использовалась следующая процедура. Отдельно для ROI-1 и ROI-2, а в последствии и для ROI-3 все M-канальные записи (где M равняется числу ROI в каждом наборе) содержащие отрезки разной длины (см. “Регистрация и первичный анализ ЭЭГ”) разбивались на последовательные (не перекрывающиеся во времени) интервалы длиной 200 мс (50 отсчетов). Это было связано с тем, что наличие артефактных фрагментов в изначально одинаковых по длительности сегментах ЭЭГ не позволяло использовать весь сегмент для дальнейшего анализа, и уменьшало длительность его «полезных» для обработки участков. В связи с тем, что артефактные участки могли различаться по длительности и моменту появления, это приводило к различиям в длительности отрезков ЭЭГ свободных от артефактов. В свою очередь функции КОГ, вычисленные по эпохам разной длительности, сравнивать между собой не корректно. Именно поэтому для дальнейшего анализа использовались «составные» эпохи, образованные из одинакового числа коротких сегментов длительностью 200 мс. При этом сегмент длительностью 200 мс является достаточно длинным для его дальнейшей обработки и достаточно коротким для того, чтобы полезная ЭЭГ могла быть разбита на максимальное количество таких сегментов при минимальной потере информации. Количество таких сегментов в связи с разной длиной свободной от артефактов записи, варьировалось от испытуемого к испытуемому.

Таким образом, для каждого экспериментального условия у каждого испытуемого было получено определенное число 200-миллисекундных сегментов (разное для разных условий и испытуемых из-за различий в частоте и продолжительности артефактных участков). Для всех испытуемых была выбрана одинаковая базовая суммарная длительность безартефактной ЭЭГ, равная 2 с (десять сегментов по 200 мс). В зависимости от характера записи для каждого условия и испытуемого набирались разные количества полных 2секундных

записей (от нескольких до нескольких десятков). Для каждого множества из десятка 200-миллисекундных сегментов (одной 2-секундной эпохи) вычислялись коэффициенты одной векторной авторегрессионной модели (ВАР-модели) 14-го порядка по методу, предложенному в (Cui et al., 2008). Использование ВАР-моделей позволяет оценить классическую функцию когерентности  $J(f) = |S_{km}(f)|$  (КОГ), пример функции КОГ представлен на рис. 4 (Курганский, 2010). Математически ВАР-модель представляет собой выражение, описывающее зависимость векторного сигнала от самого себя в прошедшие моменты дискретного времени  $n$ :

$$x(n) = \sum_{p=1}^{p=P} a(p)x(n-p) + e(n). \quad (3)$$

Здесь  $a(p)$  обозначает квадратную матрицу, элементы которой  $a_{km}(p)$  показывают, какой вклад в текущее значение сигнала  $x_k(n)$  в канале  $k$  вносит сигнал  $x_m(n-p)$ , зарегистрированный  $p$  отсчетов назад в канале  $m$ . Порядок  $P$  выбирается с таким расчетом, чтобы объяснить всю линейную корреляционную структуру исходного многоканального сигнала  $x(n)$ . Последнее означает, что многоканальная последовательность остатков авторегрессии  $e(n)$  не обладает никакой линейной корреляционной структурой, т.е. является белым шумом и характеризуется ковариационной матрицей  $V$ . В частотной области ВАР-модель описывается матричным соотношением:

$$X(f) = H(f)E(f), \quad (4)$$

где  $X(f)$  и  $E(f)$  обозначают векторы-столбцы Фурье-образов, соответственно, сигнала  $x(n)$  и остатков авторегрессии  $e(n)$ , а  $H(f)$  для каждой частоты  $f$  является квадратной  $M \times M$  матрицей, где  $M$  – число каналов (цит. по Курганский и Мачинская, 2012).

Для каждого испытуемого в каждом экспериментальном условии было получено столько оценок, сколько 2-секундных эпох удалось составить из соответствующего множества 200-миллисекундных сегментов. Эти оценки усреднялись, и таким образом, в каждом экспериментальном условии каждый испытуемый характеризовался одним набором функций когерентности. Описанная выше процедура оценки КОГ была необходима для исключения неодинакового статистического смещения, возникающего при сравнении оценок, полученных для временных эпох разной длительности (Курганский, 2010). Дальнейшему статистическому анализу подвергались значения КОГ, усредненные в альфа-диапазоне ЭЭГ. Для каждого испытуемого границы альфа-диапазона определялись индивидуально в рамках частотного интервала 7.5 – 12.5 Гц с помощью процедуры, аналогичной описанной в (Мачинская, Курганский, 2012). На втором этапе исследования для оценки частотной специфичности изменений КОГ при подготовке к решению сенсорных задач помимо вычисления КОГ в диапазоне альфа-частот, проводилось вычисление КОГ в других частотных диапазонах ЭЭГ: тета (4-7 Гц), бета 1 (14-18 Гц), бета 2 (20-27), гамма 1 (30-39 Гц), гамма 2 (40-49 Гц).

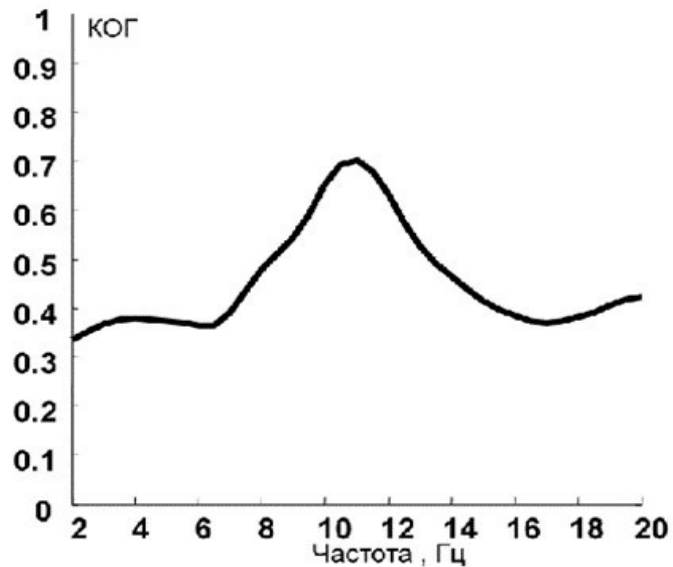


Рис. 4. Пример графика функции когерентности ЭЭГ для пары отведений F7 (нижнелобное) и O1 (затылочное) левого полушария, вычисленной для одного из испытуемых.

Статистическое тестирование параметров КОГ выполнялось с помощью общей схемы линейного анализа (GLM), эквивалентной дисперсионному анализу по схеме с повторными измерениями. Для оценки статистической значимости использовались консервативные многомерные критерии (лямбда Уилкса).



### Глава 3. ВЛИЯНИЕ ПРЕДВОСХИЩАЮЩЕГО ВНИМАНИЯ ПРИ ПРОИЗВОЛЬНОЙ ПРЕДНАСТРОЙКЕ И ИМПЛИЦИТНОМ НАУЧЕНИИ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ РЕШЕНИЯ СЛУХОВЫХ И ЗРИТЕЛЬНЫХ СЕНСОРНЫХ ЗАДАЧ

#### **3.1. Результаты психометрического исследования скорости и точности решения сенсорных задач в сессиях *серийное научение и направленное внимание***

##### *Сессия серийное научение*

Для оценки изменений эффективности решения сенсорных задач в этой сессии, она была разделена на 3 стадии, по 10 проб в каждой.

##### *Время реакции*

На рис. 5 представлены изменения времени реакции (ВР) по мере предъявления повторяющихся наборов из 8 сенсорных задач на первой, второй и третьей стадии этой сессии. Приведенные величины получены при отдельном усреднении ВР для слуховых и зрительных задач в каждом последовательном наборе. На графиках видно, что уменьшение времени реакции по мере предъявления задач более выражено для слуховой модальности, чем для зрительной. При этом для слуховой модальности средние значения ВР остаются практически неизменными в течение первой стадии (пробы с 1 по 10), линейно снижаются в ходе второй стадии (пробы с 11 по 20) и остаются постоянными на последней стадии (пробы с 21 по 30) экспериментальной сессии. Анализ линейной регрессии подтверждает данные наблюдения. В отличие от второй стадии, на которой было продемонстрировано значимое снижение ВР:  $B = -0.017$ ,  $(t(8) = -3.696, p = 0.006)$ , на первой и третьей стадиях не было выявлено никаких значимых изменений (во всех случаях  $p > 0.117$ ). Для зрительной модальности ни на одной из стадий отдельно не выявлено значимого снижения

ВР (во всех случаях  $p > 0.260$ ). Однако, при рассмотрении всей сессии целиком, наблюдалось значимое снижение ВР по всем наборам ( $n = 30$ ) сессии для обеих сенсорных модальностей: зрительная модальность ( $B = -0.003$  ( $t(28) = -2.378$ ,  $p = 0.024$ )); слуховая модальность ( $B = -0.013$  ( $t(28) = -14.398$ ,  $p < 0.0001$ )).

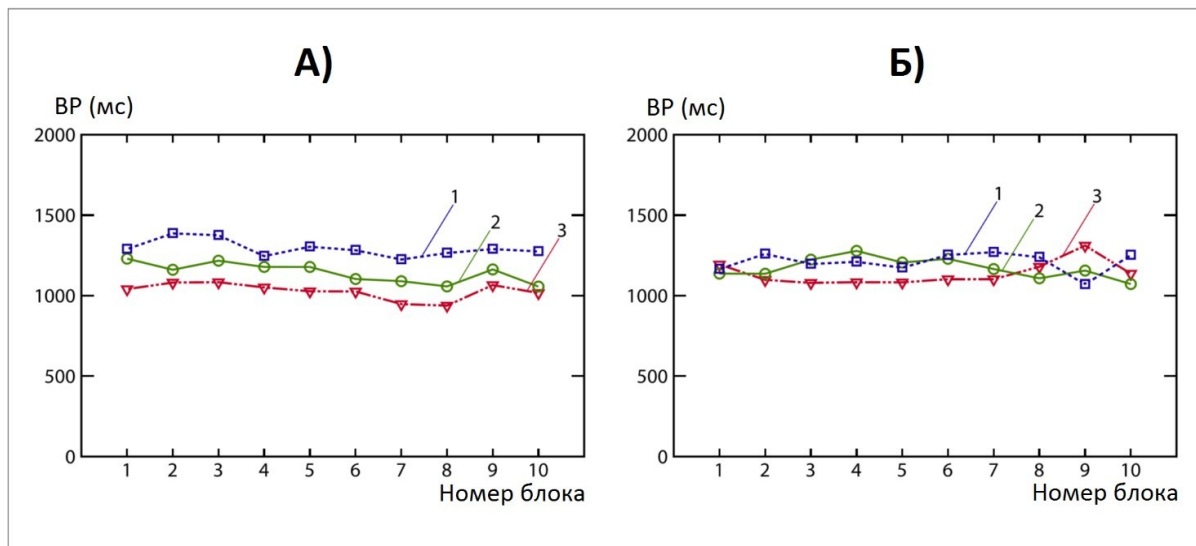


Рис. 5. Изменение времени реакции (ВР) в ходе сессии *Серийное научение*. ВР усреднено по каждому набору сессии ( $n$ ) отдельно для слуховой А) и зрительной Б) модальностей. Каждая стадия сессии представлены отдельными кривыми. Цифры 1, 2, 3 соответствуют номеру стадии сессии *серийное научение*.

Для одновременного учета влияния модальности и номера стадии на динамику ВР в сессии *серийное научение* использовалась общая схема линейного анализа (GLM) с внутригрупповыми факторами МОДАЛЬНОСТЬ (зрительная и слуховая) и СТАДИЯ (первая, вторая, третья). При этом использовались многомерные критерии статистической значимости. Данный анализ продемонстрировал главный эффект фактора СТАДИЯ ( $F(2, 18) = 6.486$ ,  $p = 0.008$ ). На рис. 6, а) представлены усредненные по стадиям значения ВР в сессии *серийное научение* отдельно для зрительной и слуховой сенсорных модальностей. Предположение о том, что ВР уменьшается от первой стадии (ВР\_1) ко второй (ВР\_2) и третьей (ВР\_3) подтверждается парными сравнениями ВР\_1 с ВР\_2 ( $t(19) = 3.193$ ,  $p = 0.014$ ), а также ВР\_1 с ВР\_3 ( $t(19) = 3.385$ ,  $p = 0.009$ ).

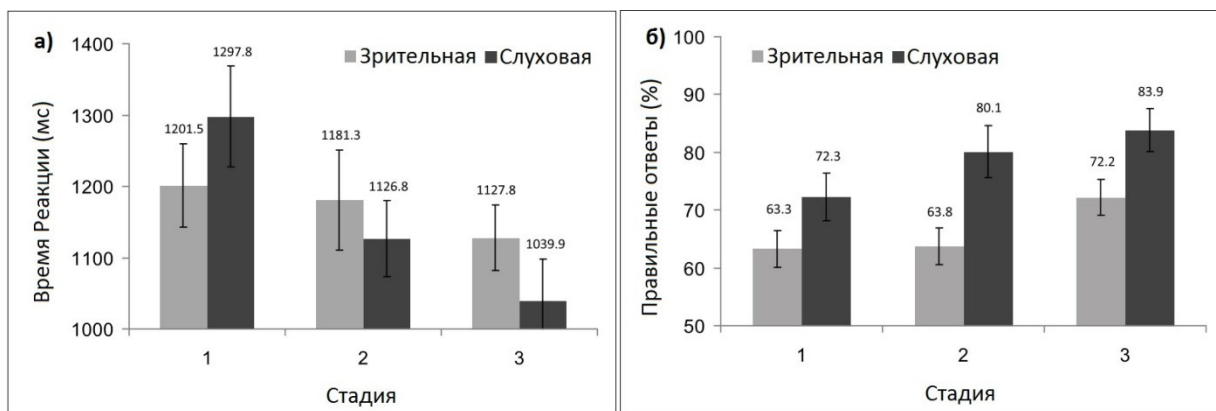


Рис. 6. а) — средние значения ВР в мс, б) — проценты правильных ответов отдельно для зрительной и слуховой модальностей показаны для каждой из трех стадии серийного научения. Планки погрешности представляют стандартную ошибку среднего.

Главного эффекта фактора МОДАЛЬНОСТЬ установлено не было ( $F(1, 19) = 0.072$ ,  $p = .791$ ). При этом было обнаружено значимое взаимодействие факторов МОДАЛЬНОСТЬ  $\times$  СТАДИЯ ( $F(2, 18) = 5.194$ ,  $p = 0.017$ ).

Однофакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями (one-way rmANOVA) по фактору СТАДИЯ для каждой модальности продемонстрировал значимое влияние этого фактора на ВР при решении слуховой задачи ( $F(2, 18) = 9.572$ ,  $p = 0.001$ ) и отсутствие значимых влияний при решении зрительной задачи ( $F(2, 18) = 1.274$ ,  $p = 0.304$ ). Учитывая результаты регрессионного анализа, отсутствие значимых изменений ВР от стадии к стадии, вероятно объясняется постепенным градуальным снижением ВР в течение всей сессии. Парные сравнения ВР на разных стадиях серийного научения при решении слуховой задачи выявили значимое снижение ВР на второй ( $t(19) = 4.450$ ,  $p = 0.001$ ) и третьей стадиях ( $t(19) = 3.684$ ,  $p = 0.005$ ) по сравнению с первой стадией серийного научения.

#### *Точность ответов*

Для статистической оценки динамики точности решения задачи с учётом факторов МОДАЛЬНОСТЬ и СТАДИЯ использовалась модель GLM аналогичная той, которая применялась для анализа ВР. На рис. 6, б) представлен процент правильных ответов отдельно для каждой стадии и сенсорной модальности.

Статистический анализ выявил главный эффект фактора МОДАЛЬНОСТЬ ( $F(1, 19) = 7.930, p = 0.011$ ).

Оказалось, что испытуемые решали слуховую задачу точнее, чем зрительную на всех стадиях экспериментальной сессии. Был также выявлен главный эффект фактора СТАДИЯ ( $F(2, 18) = 8.610, p = 0.002$ ) для обеих модальностей. Таким образом, общая эффективность выполнения задания увеличивалась по ходу экспериментальной сессии. Парные сравнения показали значимые различия между первой и третьей стадиями ( $t(19) = -4.242, p = 0.001$ ), в также между второй и третьей стадиями ( $t(19) = -3.049, p = 0.020$ ). Однофакторный *rmANOVA* с фактором СТАДИЯ выявил значимое увеличение точности ответов при решении зрительной задачи ( $F(2, 18) = 6.874, p = 0.006$ ). Парные сравнения на разных стадиях серийного научения при решении зрительной задачи продемонстрировали, что точность ответов значительно увеличивается на третьей стадии по сравнению с первой ( $t(19) = 3.490, p = 0.007$ ) и второй ( $t(19) = 2.947, p = 0.025$ ) стадиями. Для слуховой задачи однофакторный *rmANOVA* с фактором СТАДИЯ также выявил значимое увеличение точности ответов ( $F(2, 18) = 5.596, p = 0.013$ ). При этом парные сравнения точности ответов на третьей и первой ( $t(19) = 3.387, p = 0.009$ ) стадиях продемонстрировали значимое улучшение эффективности деятельности по исследуемому параметру. Таким образом, точность выполнения экспериментального задания увеличивалась для обеих модальностей к последней стадии сессии *серийное научение*. Подводя промежуточные итоги, стоит отметить, что статистический анализ продемонстрировал значимое улучшение эффективности деятельности испытуемых в ходе серийного научения. Значимое изменение ВР наблюдалось уже ко второй стадии экспериментальной сессии, в то время как значимое изменения точности ответов – к третьей. Есть основания полагать, что эффект серийного научения еще не успевает сформироваться в течение первой стадии сессии, и, таким образом, первая стадия сессии *серийное научение* может рассматриваться как *референтное условие* в ходе дальнейшего

анализа, тогда как третья стадия уже демонстрирует эффект *имплицитного предвосхищения*.

### ***Сопоставление психометрических показателей решения сенсорных задач в сессиях направленное внимание и серийное научение***

На основании результатов анализа психометрических показателей на разных стадиях сессии *серийное научение*, дальнейший анализ строился на сопоставлении показателей скорости и точности выполнения задания в трех экспериментальных условиях: (1) в референтном условии (данные полученные на первой стадии серийного научения), (2) при направленном предвосхищающем внимании, (3) при имплицитном предвосхищении (данные полученные на третьей стадии серийного научения). Для анализа скорости и точности ответов испытуемых мы использовали GLM с внутригрупповыми факторами МОДАЛЬНОСТЬ (зрительная и слуховая) и экспериментальное УСЛОВИЕ (референтное условие, направленное внимание, имплицитное предвосхищение). При этом использовались многомерные критерии статистической значимости.

#### *Время реакции*

На рис. 7 показатели ВР, усредненные по трем экспериментальным условиям представлены отдельно для зрительной и слуховой модальностей.

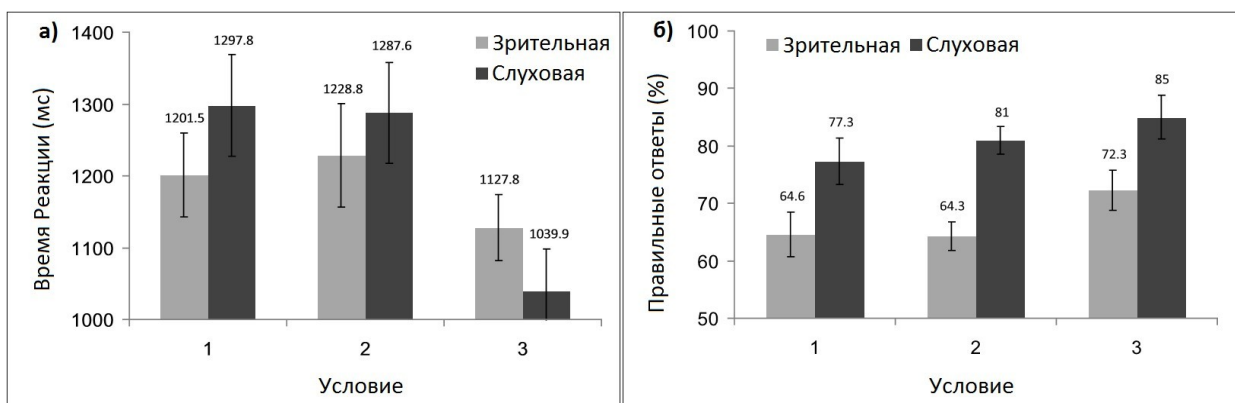


Рис. 7. а) Средние значения ВР в мс и б) проценты правильных ответов для зрительной и слуховой модальностей показаны для каждого экспериментального условия: (1) референтная ситуация, (2) направленное внимание и (3) имплицитное предвосхищение. Планки погрешности представляют стандартную ошибку среднего.

Статистический анализ продемонстрировал главный эффект фактора УСЛОВИЕ ( $F(2, 18) = 6.549, p = 0.007$ ). Парные сравнения показали, что этот эффект обусловлен разницей ВР в *референтном условии* (первая стадия сессии серийное научение) и при *имплицитном предвосхищении* (третья стадия сессии *серийное научение*). Отличие этих двух условий по показателю ВР описано выше. Средние показатели ВР в условиях направленного внимания были ниже, чем в референтном условии (1287 мс vs. 1297 мс, соответственно), однако эта разница не достигала статистически значимой величины. Статистический анализ выявил значимое взаимодействие факторов МОДАЛЬНОСТЬ  $\times$  УСЛОВИЕ ( $F(2, 18) = 4.098, p = 0.034$ ). Это взаимодействие обусловлено наличием значимых различий в показателях ВР при решении слуховой задачи ( $F(2, 18) = 7.337, p = 0.005$ ) наряду с отсутствием влияния фактора УСЛОВИЕ для зрительной модальности ( $F(2, 18) = 2.130, p = 0.148$ ).

Парное сравнение ВР при решении слуховой задачи продемонстрировало значимо более короткое ВР в условиях имплицитного предвосхищения по сравнению с референтным условием ( $t(19) = 3.684, p = 0.005$ ) и условием направленного внимания ( $t(19) = 3.196, p = 0.014$ ).

### *Точность ответов*

Некоторое количество испытуемых не сумело дать ответ в отведенное для этого время, в связи с этим было невозможно определить процент правильных ответов. Экспериментальные данные таких испытуемых были исключены из последующего анализа. Таким образом, были проанализированы данные, полученные на 16 испытуемых.

На рис. 7, б) точность ответов представлена отдельно для каждого условия и сенсорной модальности. Дисперсионный анализ продемонстрировал главный эффект фактора МОДАЛЬНОСТЬ ( $F(1, 15) = 12.598, p = 0.003$ ): показатели успешности решения слуховой задачи оказались выше, чем показатели успешности решения зрительной задачи. Кроме этого, был обнаружен главный эффект фактора УСЛОВИЕ ( $F(2, 14) = 5.896, p = 0.014$ ): самый низкий процент

правильных ответов наблюдался при референтном условии (71 %), более высокий процент – при направленном внимании (72.65 %) и самый высокий – при имплицитном предвосхищении (78.67 %). При этом только различия между референтным условием и имплицитным предвосхищением достигли уровня значимости ( $t(15) = -3.532, p = 0.009$ ). Положительный, но незначимый эффект направленного внимания наблюдался только для слуховой задачи. В этом случае средний процент правильных ответов при референтном условии составил 77.3 % против 81 % в условиях направленного внимания.

Таким образом, в рамках данной экспериментальной модели положительный эффект направленного внимания оказался статистически незначимым. Также стоит отметить, что этот эффект наблюдался только для слуховой модальности и был связан как с ВР, так и с точностью ответов испытуемых.

### **3.2. Обсуждение результатов психометрического исследования**

Анализ психометрических данных, полученных в ходе первого этапа основного эксперимента, продемонстрировал увеличение эффективности выполнения сенсорных задач испытуемыми (снижение ВР и увеличение процента правильных ответов) на третьей стадии сессии *серийное научение*. Совокупность литературных данных, представленных в главе 1, позволяет предположить, что такое улучшение эффективности решения сенсорных задач является результатом формирования имплицитного предвосхищения. Основной вопрос, который возникает при трактовке полученных результатов - в какой мере наблюдаемое научение может быть обусловлено имплицитным предвосхищением модальности сигналов. Другое объяснение, которое необходимо исключить, это возможность усвоения последовательности правильных моторных ответов в связи тем, что порядок следования различных вариантов пар стимулов в рамках каждой модальности в этой сессии также был фиксированным. Учитывая тот факт, что задача на различение порядка следования стимулов решалась испытуемыми с

около пороговой вероятностью (60 – 70 %), порядок правильных ответов не мог быть постоянным. Таким образом, фиксированное чередование порядка следования стимулов в паре и соответствующее чередование моторных ответов не могли стать надежным основанием для имплицитного усвоения последовательности экспериментальных проб. В таком случае, наиболее вероятным основанием для имплицитного научения могла стать сенсорная модальность целевых сигналов, которая в сессии *серийное научение* является предсказуемым регулярным признаком. Ведущая роль «модальной регулярности» позволяет нам считать, что, в сессии *серийное научение* формируется предстимульная имплицитная преднастройка к решению задачи определенной модальности, которая является скрытой когнитивной составляющей имплицитного научения.

Так же стоит отметить, что можно исключить вероятность того, что снижение ВР было связано с сенсорным (перцептивным) или моторным несерийным научением, обусловленным большим числом экспериментальных проб. В настоящем исследовании целевые стимулы представляют собой простые геометрические фигуры и тональные аудио сигналы с минимальным количеством перцептивных признаков, которые являются фрагментами более сложных стимулов постоянно присутствующих в сенсорном опыте человека. Аналогичным образом моторные ответы – нажатие пальцами правой руки на кнопки ответного устройства – являются простейшими действиями знакомыми современному человеку с раннего детства. В связи с этим нет оснований ожидать, что в процессе их многократного повторения происходит перцептивное или моторное несерийное научение.

Таким образом, мы предполагаем, что в ходе сессии *серийное научение* не имели место какие-либо формы научения, кроме серийного (Abrahamse et al., 2010). Для оценки возможного влияния неспецифического (не связанного с модальностью задач) сенсорного или моторного научения, которое формируется в результате многократного повторения одних и тех же стимулов и моторных ответов, на эффективность решения когнитивной задачи был проведен



дополнительный анализ психометрических данных. Сравнивалось ВР в сессии *направленное внимание* в двух подгруппах испытуемых: в подгруппе, где эта сессия была первой (1) и в подгруппе, где она следовала второй (2) после длительной тренировки в сессии *серийное научение*. В отличие от сессии *серийное научение*, сокращение ВР в сессии *направленное внимание* в подгруппе (2) по сравнению с подгруппой (1) могло быть результатом только неспецифического научения. Сопоставление двух подгрупп испытуемых не выявило значимых различий в показателях ВР усредненных по обеим модальностям ( $t(18) = 0.901, p = 0.380$ ), отдельно по слуховой модальности ( $t(18) = 0.958, p = 0.351$ ), а также отдельно по зрительной модальности ( $t(18) = 0.731, p = 0.474$ ). Отсутствие значимого эффекта тренировки при данном сравнении говорит в пользу того, что сенсорное или моторное неспецифическое научение не могло оказать существенное влияние на улучшение показателей решения когнитивной задачи на третьей стадии сессии *серийное научение*.

При анализе результатов решения сенсорных задач в сессии *серийное научение* были выявлены особенности динамики психометрических показателей, связанные с модальностью целевых сигналов: снижение ВР наблюдалось только для слуховой модальности, в то время как значимое увеличение точности ответов наблюдалось для обеих модальностей. Отличия в распознавании зрительной и слуховой информации описанные в работе О. Ньюманна и коллег (Neumann et al., 1986) могут объяснить модально-специфические особенности, выявленные в настоящем исследовании. О. Ньюманн и коллеги установили, что слуховое внимание представляет собой единый процесс с ограниченной пропускной способностью (*limited capacity*), лучше (по сравнению со зрительным вниманием) приспособлен к быстрому выделению сигналов из шума. В процессе обработки слуховой информации основная задача селективных механизмов заключается в том, чтобы определить необходимость выделения слуховой информацию из окружающей среды для потенциального контроля действия.

Сопоставление параметром успешности деятельности при направленном внимании, имплицитном предвосхищении и референтном условии (первая стадия

сессии серийное научение) не выявило значимого влияния подсказки на точность и скорость выполнения сенсорных задач, что не согласуется с некоторыми литературным данным о положительном влиянии центральной подсказки на успешность выполнения экспериментального задания (см. главу 1). Возможно, это обусловлено особенностями экспериментальной модели, которая предусматривала постоянное переключение ресурсов внимания не в рамках одной модальности, а между разными модальностями. Такое переключение, вероятно, сопровождается вовлечением более сложных механизмов избирательной настройки мозга, что не позволяет выигрывать в скорости решения. Отсутствие положительных изменений в точности можно объяснить ограничением времени (2 с), в течение которого испытуемый мог дать ответ.

Таким образом, анализ психометрических параметров деятельности при решении сенсорных задач на определение порядка следования зрительных и слуховых стимулов в мономодальных парах показал, что скорость и точность выполнения заданий существенно возрастают при длительном повторении определенного порядка чередования модальности задач. Это наблюдение свидетельствует в пользу формирования имплицитной преднастройки к анализу целевых сигналов. При этом было обнаружено, что влияние имплицитного предвосхищения является модально-специфичным: точность решения сенсорной задачи возрастает для обеих модальностей, тогда как скорость – только для слуховой модальности. Отсутствие значимого положительного влияния произвольного предвосхищающего внимания может указывать на преимущество имплицитной преднастройки в условиях, когда время принятия решения ограничено. Однако, как показал анализ динамики психометрических параметров в сессии *серийное научение*, для достижения положительного эффекта в этом случае необходимо многократное повторение однотипных задач с определенными свойствами.

## Глава 4. МОЗГОВОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ПРОИЗВОЛЬНОГО И ИМПЛИЦИТНОГО ПРЕДВОСХИЩАЮЩЕГО ВНИМАНИЯ. ЭЭГ АНАЛИЗ КОРКОВО-КОРКОВОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ ИСТОЧНИКОВ.

### **4.1 Динамика корково-коркового взаимодействия в условиях направленного предвосхищающего внимания**

Для выявления динамики корково-коркового взаимодействия при направленном модально-специфическом внимании было проведено сопоставление параметров функции когерентности (КОГ) ритмических составляющих ЭЭГ в диапазоне альфа-ритма в период, предшествующий предъявлению стимула-подсказки (период неспецифического внимания или мобилизационной готовности) и в период после предъявления стимула-подсказки непосредственно перед появлением целевого стимула.

#### *Анализ показателей корково-коркового взаимодействия по альфа-ритму между областями, входящими в набор ROI-1*

Для минимизации количества статистических сравнений все возможные пары областей из набора ROI-1 (15 пар областей в каждом полушарии), были разделены на 5 подмножеств, по 3 пары областей в каждом: (1) пары удаленных областей, объединяющие латеральную префронтальную кору с затылочной и теменной корой (LPFC–V1, LPFC–IPC, LPFC–LIP); (2) пары удаленных областей, объединяющие фронтальную глазодвигательную область с затылочной и теменной корой (FEF–V1, FEF–IPC, FEF–LIP); (3) пары близко расположенных областей, объединяющие обе сенсорно-специфические зоны и теменную кору (V1–IPC, V1–LIP, V1–A1); (4) пары близко расположенных областей, объединяющие слуховую сенсорную кору и теменные зоны (A1–IPC, A1–LIP, IPC–LIP); (5) пары близко расположенных областей, объединяющие слуховую сенсорную кору и префронтальные области (A1–LPFC, A1–FEF, LPFC–FEF).

Дисперсионный анализ КОГ с применением общей линейной модели (GLM) проводился отдельно для каждого подмножества пар и включал следующие внутригрупповые факторы: УСЛОВИЕ (мобилизационная готовность, зрительное направленное внимание, слуховое направленное внимание), ПОЛУШАРИЕ (левое, правое), ЛОКАЛИЗАЦИЯ (3 пары областей, входящие в данное подмножество). Для оценки значимости различий анализируемых переменных использовались многомерные статистические критерии.

Средние значения величины альфа КОГ в пяти подмножествах пар областей в трех экспериментальных условиях представлены на рис. 8 А.

При анализе изменений функционального взаимодействия в парах удаленных областей с участием латеральной префронтальной коры (LPFC–V1, LPFC–IPC, LPFC–LIP) было выявлено значимое влияние фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,14) = 7.470$ ,  $p = 0.006$ ). Функциональные связи латеральной префронтальной коры с затылочными и теменными зонами оказались выше при направленном внимании, чем при мобилизационной готовности. Значимый рост альфа КОГ с учетом поправки Бонферрони отмечался при подготовке к решению как зрительной ( $F(1,15) = 5.079$ ,  $p = 0.04$ ), так и слуховой ( $F(1,15) = 15.996$ ,  $p = 0.001$ ) задач. Значимых взаимодействий фактора УСЛОВИЕ с факторами ПОЛУШАРИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ для данного подмножества корковых связей обнаружено не было.

Для пар удаленных областей с фокусом во фронтальном глазодвигательном поле (FEF) также был обнаружен основной эффект фактора УСЛОВИЕ:  $F(2,14) = 17.693$ ,  $p < 0.0001$ . Сравнение средних значений альфа КОГ указывает на более высокую степень функционального взаимодействия корковых зон при избирательном модально-специфическом внимании по сравнению с неспецифическим удержанием внимания. Парные сравнения с учетом поправки Бонферрони выявили значимые различия как для слухового ( $F(1,15) = 37.570$ ,  $p < 0.0001$ ), так и для зрительного ( $F(1,15) = 6.858$ ,  $p = 0.047$ ) внимания при

отсутствии взаимодействий фактора УСЛОВИЕ с другими анализируемыми факторами.

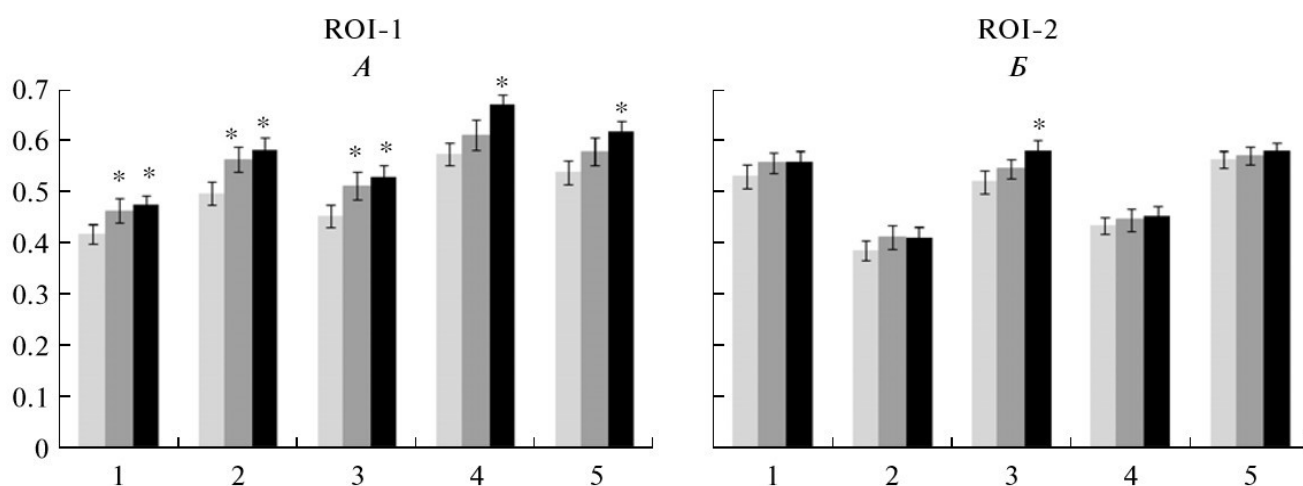


Рис. 8. Средние значения альфа КОГ ЭЭГ в подмножествах пар областей, входящих в ROI-1 (А) и ROI-2 (Б) при мобилизационной готовности (светло-серые столбики), зрительном направленном внимании (темно-серые столбики) и слуховом направленном внимании (черные столбики). Вертикальные бары характеризуют величину ошибки среднего (standard error of means, SEM). \* – парные различия КОГ между модально-специфическим вниманием и мобилизационной готовностью значимы ( $p < 0.05$ ) с учетом поправки Бонферрони. По горизонтальной оси: (А) 1 – (LPFC–V1, LPFC–IPC, LPFC–LIP), 2 – (FEF–V1, FEF–IPC, FEF–LIP), 3 – (V1–IPC, V1–LIP, V1–A1), 4 – (A1–IPC, A1–LIP, IPC–LIP), 5 – (A1–LPFC, A1–FEF, LPFC–FEF); (Б) 1 – (pSMA–V1, pSMA–precuneus, pSMA–IPC), 2 – (VPC–V1, VPC–precuneus, VPC–IPC), 3 – (pSMA–VPC, pSMA–A1, VPC–A1), 4 – (V1–precuneus, V1–IPC, precuneus–IPC), 5 – (A1–precuneus, A1–IPC, A1–V1).

В тех же экспериментальных условиях сопоставлялась КОГ для коротких связей между областями, расположенными в затылочно-теменно-височном, теменно-височном и лобно-височном отделах коры. Для каудальных пар областей (подмножество 3), был обнаружен главный эффект фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,14) = 13.955$ ,  $p < 0.0001$ ). При этом парные сравнения с учетом поправки Бонферрони выявили более высокие значения альфа КОГ при направленном внимании, чем при мобилизационной готовности как для слуховой ( $F(1,15) = 29.902$ ,  $p < 0.0001$ ), так и для зрительной ( $F(1,15) = 11.618$ ,  $p = 0.012$ ) модальностей. В теменно-височных (подмножество 4) и лобновисочных (подмножество 5) отделах также наблюдался главный эффект фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,14) = 11.135$ ,  $p = 0.001$  и  $F(2,14) = 4.838$ ,  $p = 0.025$  соответственно). Однако в этих регионах коры, куда из

сенсорных областей входила слуховая кора, значимый рост альфа КОГ был обнаружен только при решении слуховой задачи:  $F(1,15) = 23.47$ ,  $p = 0.001$  – для подмножества (4),  $F(1,15) = 8.257$ ,  $p = 0.035$  – для подмножества (5). Для подмножества (4) альфа КОГ при ожидании слуховой задачи была выше не только по сравнению с мобилизационной готовностью, но и по сравнению с ожиданием зрительной задачи ( $F(1,15) = 8.257$ ,  $p = 0.012$ ).

***Анализ показателей корково-коркового взаимодействия по альфа-ритму между областями, входящими в набор ROI-2***

Все возможные пары областей для набора ROI-2 (15 пар областей в каждом полушарии) также как для ROI-1 были разделены на 5 подмножеств по 3 пары областей в каждом: (1) пары удаленных областей, объединяющие роstralную часть дополнительной моторной области с теменными зонами и зрительной корой (pSMA–V1, pSMA–precuneus, pSMA–IPC); (2) пары удаленных областей, объединяющие вентральную премоторную кору с теменными зонами и зрительной корой (VPC–V1, VPC–precuneus, VPC–IPC); (3) пары близко расположенных областей, объединяющие дополнительную моторную, вентральную премоторную и височную области (pSMA–VPC, pSMA–A1, VPC–A1); (4) пары близко расположенных областей, объединяющие зрительную кору и теменные зоны (V1–precuneus, V1–IPC, precuneus–IPS); (5) пары близко расположенных областей, объединяющих слуховую кору, теменные и затылочные зоны (A1–precuneus, A1–IPC, A1–V1).

Анализ альфа КОГ при направленном внимании в парах областей, принадлежащих ROI-2 (рис. 8 Б), выявил значимое влияние фактора УСЛОВИЕ только для подмножества (4), куда входят пары, объединяющие роstralную премоторную, дополнительную моторную и височную области (pSMA–VPC, pSMA–A1, VPC–A1) ( $F(2, 13) = 7.221$ ,  $p = 0.008$ ). Парные сравнения с учетом поправки Бонферрони позволили обнаружить значимый рост КОГ при слуховом внимании по сравнению с мобилизационной готовностью ( $F(1,15) = 17.144$ ,  $p =$

0.003). При зрительном внимании значимые изменения КОГ в этих зонах коры не выявлены ( $F(1,14) = 3.326, p = 0.09$ ).

Таким образом, при направленном предвосхищающем внимании к зрительным и слуховым стимулам по сравнению с мобилизационной готовностью наблюдались как независимые от модальности, так и модально-специфические изменения корково-корковых функциональных связей. Правильному решению обеих сенсорных задач предшествовало усиление функционального взаимодействия между удаленными префронтальными и теменными зонами. Отмечено также усиление локальных связей между сенсорно-специфическими и ассоциативными (париетальными и префронтальными) областями: функциональные связи между зрительными, слуховыми и теменными зонами в каудальных отделах коры усиливались при ожидании как зрительной, так и слуховой задачи, а связи слуховых зон с теменными и префронтальными – только при ожидании слуховой задачи.

#### **4.2. Динамика корково-коркового взаимодействия при формировании имплицитного предвосхищающего внимания**

Согласно анализу психометрических данных настоящего исследования, количество правильных ответов значимо увеличивалось от первой (первые 10 из 30 проб) к третьей (последние 10 из 30 проб) стадии сессии *серийное научение* для обеих модальностей. В связи с этим связанные с имплицитным предвосхищением изменения корково-корковых функциональных связей оценивались при сопоставлении предстимульной ЭЭГ на третьей и первой стадии этой сессии.

Дисперсионный анализ параметров альфа КОГ в сессии *серийное научение* проводился с использованием той же схемы GLM, которая применялась для сессии *направленное внимание* отдельно для каждого подмножества связей между областями, принадлежащих ROI-1 и ROI-2.

### ***Анализ функционального взаимодействия корковых зон, входящих в ROI-1***

Зависимость средних значений величины альфа КОГ для пяти подмножеств связей между областями, принадлежащих ROI-1, от фактора УСЛОВИЕ в сессии *Серийное научение* демонстрируется на рис. 9 (А – зрительная задача, Б – слуховая задача).

Для пар областей с фокусом в латеральной префронтальной коре (1) не было обнаружено значимых влияний фактора УСЛОВИЕ ( $F(1,15) = 0.746$ ,  $p = 0.401$ ) или его значимых взаимодействий с другими факторами эксперимента. Для пар областей с фокусом в лобной глазодвигательной коре (2) также не было обнаружено основного эффекта фактора УСЛОВИЕ ( $F(1,15) = 0.092$ ,  $p = 0.766$ ). Вместе с тем, влияние этого фактора было различным для слуховой и зрительной задач, что отразилось в тенденции взаимодействия УСЛОВИЕ  $\times$  МОДАЛЬНОСТЬ ( $F(1,15) = 4.418$ ,  $p = 0.053$ ). Для слуховой задачи (рис. 9 Б) средние значения КОГ при сформированном имплицитном предвосхищении были ниже, чем в начале сессии, когда имплицитное предвосхищение еще отсутствовало, а для зрительной – выше (рис. 9 А). Однако эти различия оказались незначимыми как для слуховой ( $F(1, 15) = 0.904$ ,  $p = 0.357$ ), так и для зрительной ( $F(1, 15) = 1.055$ ,  $p = 0.321$ ) модальностей. Статистический анализ альфа КОГ в остальных группах областей, входящих в ROI-1 не выявил значимого влияния фактора УСЛОВИЯ ни изолировано, ни во взаимодействии с другими экспериментальными факторами.

### ***Анализ функционального взаимодействия корковых зон, входящих в ROI-2***

Зависимость средних значений величины альфа КОГ для пяти подмножеств связей между областями, принадлежащих ROI-2, от фактора УСЛОВИЕ в сессии *Серийное научение* демонстрируется на рис. 9 (В – зрительная задача, Г – слуховая задача).



Для величины альфа КОГ в парах областей, объединяющих роstralную часть дополнительной моторной области (pSMA) с теменными и затылочными зонами (1) было обнаружено значимое взаимодействие УСЛОВИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ:  $F(2, 14) = 4.565$ ,  $p = 0.030$ . Анализ этого взаимодействия показал, что фактор УСЛОВИЕ ни изолированно, ни во взаимодействии с другими факторами не оказывал влияние на величину альфа КОГ предстимульной ЭЭГ при решении зрительной задачи. Вместе с тем, для слуховой задачи было выявлено значимое взаимодействие УСЛОВИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ:  $F(2, 14) = 7.713$ ,  $p = 0.006$ . Рост усредненной по полушариям альфа КОГ от  $0.352 \pm 0.08$  до  $0.416 \pm 0.06$  на уровне тенденции был отмечен для пар областей pSMA–precuneus ( $F(1,15) = 5.599$ ,  $p = 0.087$ ). Для других пар областей, входящих в это подмножество, значимых различий КОГ при сравнении третьей и первой стадии имплицитного научения выявлено не было.

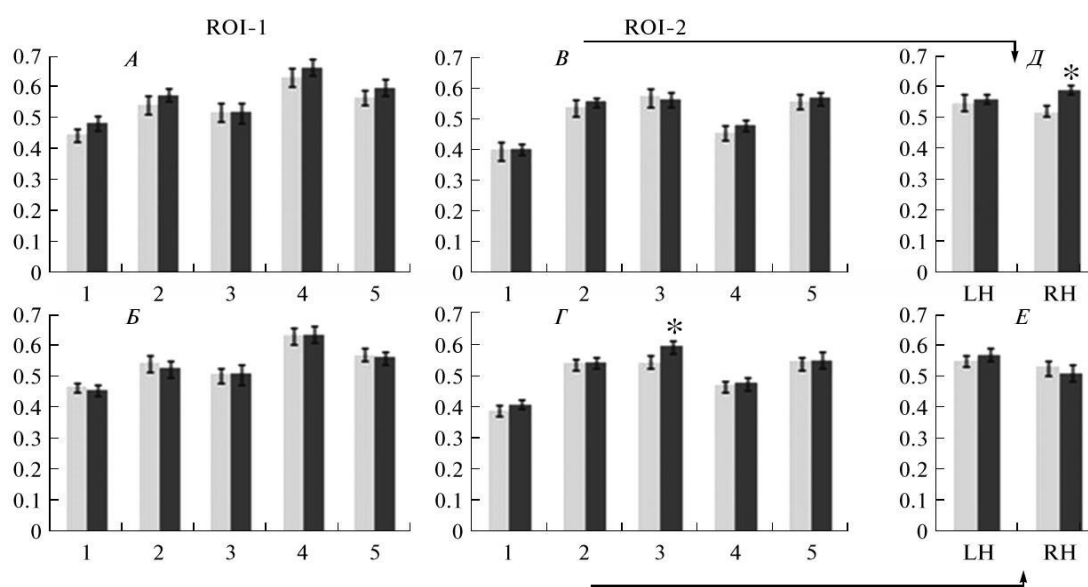


Рис. 9. Левая и средняя колонки: значения альфа КОГ предстимульной ЭЭГ в подмножествах пар областей из набора ROI-1 (А, Б) и из набора ROI-2 (В, Г) для первой (светло-серые столбики) и третьей (темно-серые столбики) стадий сессии *Серийное научение* при решении зрительных (А, В) и слуховых (Б, Г) задач. Правая колонка: средние значения альфа КОГ предстимульной ЭЭГ в парах областей подмножества (4) набора ROI-2 в правом (RH) и левом (LH) полушариях при решении зрительных (Д) и слуховых (Е) задач. \* – различия КОГ между экспериментальными ситуациями значимы ( $p < 0.05$ ) с поправкой Бонферрони. По горизонтальной оси (А, Б) 1 – (LPFC–V1, LPFC–IPC, LPFC–LIP), 2 – (FEF–V1, FEF–IPC, FEF–LIP), 3 – (V1–IPC, V1–LIP, V1–A1), 4 – (A1–IPC, A1–LIP, IPC–LIP), 5 – (A1–LPFC, A1–FEF, LPFC–FEF); (В, Г) 1 – (pSMA–V1, pSMA–precuneus, pSMA–IPC), 2 – (VPC–V1, VPC–precuneus, VPC–IPC), 3 – (pSMA–VPC, pSMA–A1, VPC–A1), 4 – (V1–precuneus, V1–IPC, precuneus–IPC), 5 – (A1–precuneus, A1–IPC, A1–V1).

Для величины альфа КОГ в парах областей, объединяющих вентральную премоторную область (VPC) с теменными и затылочными зонами (2) было обнаружено значимое взаимодействие ПОЛУШАРИЕ  $\times$  УСЛОВИЕ  $\times$  МОДАЛЬНОСТЬ ( $F(1,15) = 4.696, p = 0.047$ ). Анализ взаимодействия УСЛОВИЕ  $\times$  МОДАЛЬНОСТЬ отдельно в левом и правом полушариях показал, что величина альфа КОГ в парах областей левого полушария не зависела от стадии серийного научения и модальности целевого сигнала, а для тех же областей правого полушария взаимодействие УСЛОВИЕ  $\times$  МОДАЛЬНОСТЬ оказалось значимым ( $F(1,15) = 6.065, p = 0.026$ ). При этом в парах областей правого полушария выявлены разнонаправленные изменения величины альфа КОГ от первой к третьей стадии серийного научения в зависимости от модальности целевых стимулов (рис. 9 Д, Е). Для зрительной модальности (рис. 9 Д) обнаружен рост КОГ от  $0.528 \pm 0.15$  до  $0.601 \pm 0.013$ ; для слуховой модальности (рис. 9 Е) – снижение от  $0.538 \pm 0.09$  до  $0.517 \pm 0.015$ . При этом изменения оказались значимыми только для зрительной модальности ( $F(1,15) = 5.032, p = 0.033$ ).

Дисперсионный анализ функциональных связей по альфа-ритму между близко расположенными областями рSMA, VPC и слуховой сенсорной областью (3) выявил значимое взаимодействие УСЛОВИЕ  $\times$  МОДАЛЬНОСТЬ  $\times$  ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(2,14) = 7.145, p = 0.007$ ). Значимый рост функциональных связей по альфа-ритму между областями этого подмножества от первой к третьей стадии серийного научения наблюдался только при решении слуховой задачи ( $F(1,15) = 4.270, p = 0.045$ ). При решении зрительной задачи фактор УСЛОВИЕ ни изолировано, ни во взаимодействии с другими факторами не оказывал значимого влияния на параметры предстимульной КОГ.

Несмотря на наличие третьего “участника” взаимодействия – фактора ЛОКАЛИЗАЦИЯ, сравнения КОГ на первой и третьей стадиях серийного научения отдельно в каждой паре областей, входящих в подмножество (3) не выявили значимых различий с учетом поправок на множественные сравнения.

Таким образом, сравнительный анализ альфа КОГ предстимульной ЭЭГ на третьей и первой стадии сессии *серийное научение* позволил обнаружить усиление функциональных связей между вентральной премоторной областью и каудальными (теменными и затылочной) областями правого полушария при формировании имплицитной преднастройки к зрительным стимулам. При имплицитной преднастройке к слуховым стимулам функциональное взаимодействие по альфа-ритму возрастало в лобно-височных отделах коры, включающих ростральную дополнительную моторную область, вентральную премоторную область и слуховую сенсорную зону. При этом значимые изменения выявлены для средних по обоим полушариям показателей КОГ.

Важно отметить, что при имплицитном предвосхищающем внимании в преднастройку наряду с сенсорно-специфическими областями вовлекались преимущественно не фронтально-париетальные связи как при направленном внимании, а связи с участием премоторных медиальных и вентральных зон.

#### **4.3 Сравнительный анализ корково-коркового взаимодействия при направленном внимании, имплицитном предвосхищении и нейтральном условии в период, предшествующий решению сенсорных задач.**

На втором этапе исследования, основная цель которого состояла в прямом статистическом сопоставлении корково-корковых функциональных связей при произвольном и имплицитном предвосхищающем внимании между собой и с нейтральным референтным условием, было необходимо выбрать общий для всех трех экспериментальных условий набор областей интереса – ROI-3 (таблица 1). Состав областей, входящих в набор ROI-3, определялся исходя из результатов первого этапа исследования: в него вошли проекционные и ассоциативные области коры, для которых на предыдущем этапе исследования были обнаружены наиболее выраженные различия при качественном сопоставлении динамики корково-коркового взаимодействия в двух экспериментальных условиях: направленном предстимульном внимании и имплицитном предвосхищении. При статистическом анализе наполняемость выборок не позволяла одновременно

учесть показатели всех возможных 42 пар внутрислошарных областей (по 21 паре в каждом полушарии), в связи с чем все пары были разделены на 5 подмножеств и статистический анализ проводился отдельно для каждого из пяти подмножеств пар отведений, входящих в набор ROI-3. При объединении пар в подмножества учитывались функциональные особенности исследуемых корковых зон и результаты анализа ЭЭГ, полученные ранее на предыдущем этапе исследования. В отдельные подмножества вошли следующие одноименные пары отведений правого и левого полушарий:

1. Функциональные связи с фокусом в первичной зрительной коре (*Подмножество 1*): V1 – IPC, V1 – A1, V1 – pSMA V1 – VPC
2. Функциональные связи с фокусом в первичной слуховой коре (*Подмножество 2*): A1 – pSMA, A1 – VPC, A1 – LPFC, A1 – FEF, A1 – IPC;
3. Дистантные функциональные связи между каудальными и префронтальными областями коры (*Подмножество 3*): V1–LPFC, V1 – FEF, IPC – LPFC, IPC – FEF;
4. Теменно-центральные функциональные связи (*Подмножество 4*): IPC – pSMA, IPC – VPC, pSMA – VPC;
5. Лобно-центральные функциональные связи (*Подмножество 5*): pSMA – LPFC, pSMA – FEF, VPC – LPFC, VPC – FEF, LPFC – FEF.

Таким образом, при разделении всех пар областей на отдельные подмножества были учтены все возможные попарные сочетания исследуемых областей интереса (42 пары по 21 паре в каждом полушарии).

Для статистической обработки данных ЭЭГ использовался дисперсионный анализ величины альфа КОГ с помощью общей линейной модели (GLM) с 4-мя внутригрупповыми факторами по схеме УСЛОВИЕ (3 уровня: направленное внимание, имплицитная преднастройка, референтная сессия) × ПОЛУШАРИЕ (2 уровня: левое полушарие (ЛП), правое полушарие (ПП)) × МОДАЛЬНОСТЬ сенсорной задачи (2 уровня: слуховая, зрительная) × ЛОКАЛИЗАЦИЯ

(количество уровней от 3 до 5 в зависимости от количества пар областей, входящих в подмножество). Для оценки статистической значимости использовался консервативный многомерный критерий (лямбда Уилкса). Если GLM анализ для отдельного подмножества указывал на взаимодействие факторов УСЛОВИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ между собой или в сочетании с факторами МОДАЛЬНОСТЬ и ПОЛУШАРИЕ, то на заключительном этапе статистической обработки данных, при оценке влияния фактора УСЛОВИЕ в отдельных парах областей в качестве критерия значимости рассматривалось значение  $p < 0.0012$  ( $0.05/42$ , где 42 – количество всех возможных сочетаний внутрислоушарных пар областей в двух полушариях). Парные сравнения КОГ по фактору УСЛОВИЕ для отдельных внутрислоушарных связей проводились с помощью Т-критерия Стьюдента для связанных выборок.

Результаты дескриптивной статистики для каждой пары областей, сгруппированные в соответствии с описанными выше подмножествами представлены на рисунках 10-13. На всех графиках звездочками обозначены пары областей, для которых были обнаружены значимые ( $p < 0.001$ ) или близкие к значимым на уровне тенденции ( $p < 0.002$ ) различия между направленным вниманием, имплицитным предвосхищением и референтным условием с учетом принятого нами критерия значимости ( $p < 0.0012$ ). Бары погрешностей соответствуют величине стандартной ошибки среднего (SEM).

Ниже представлены результаты статистического анализа альфа КОГ по отдельным подмножествам пар областей; значимые статистические эффекты для всех анализируемых подмножеств представлены в таблице 2. В этой таблице отсутствуют данные для подмножества лобно-центральных связей, поскольку для этих пар областей не было обнаружено значимого влияния фактора УСЛОВИЕ или его взаимодействия с другими внутрислоушарными факторами.

*Функциональные связи с фокусом в первичной зрительной коре  
(Подмножество 1)*

GLM анализ выявил значимое взаимодействие факторов УСЛОВИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ и тенденцию к значимому взаимодействию факторов УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ и УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ (таблица 2). Наличие влияния фактора ПОЛУШАРИЕ позволило провести отдельные статистические сравнения по схеме УСЛОВИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ в каждом из полушарий.

Как в левом ( $F(6,12) = 4.533, p = 0.013$ ), так и в правом ( $F(6,12) = 3.197, p = 0.041$ ) полушариях выявлено значимое взаимодействие УСЛОВИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ, на основании которого был проведён анализ влияния УСЛОВИЯ на величину КОГ во всех парах областей данного подмножества в обоих полушариях. Учитывая влияние фактора МОДАЛЬНОСТЬ, такие сравнения проводились отдельно для слуховой и зрительной задач.

С учетом поправки на множественные сравнения значимые различия выявлены только в паре областей V1 – IPC правого полушария ( $F(2, 18) = 8.878, p = 0.001$ ) в период, предшествующий решению зрительной задачи, при этом максимальные значения альфа КОГ наблюдались при имплицитной преднастройке ( $\text{mean} = 0.560, \text{SD} = 0.17$ ), а минимальные – в референтной ситуации ( $\text{mean} = 0.474, \text{SD} = 0.15$ ). При направленном предстимульном внимании в данной паре областей отмечено промежуточное значение альфа КОГ ( $\text{mean} = 0.537, \text{SD} = 0.16$ ). Парные сравнения выявили значимо более высокие значения КОГ при имплицитной преднастройке, чем при референтном условии ( $p = 0.001$ ).

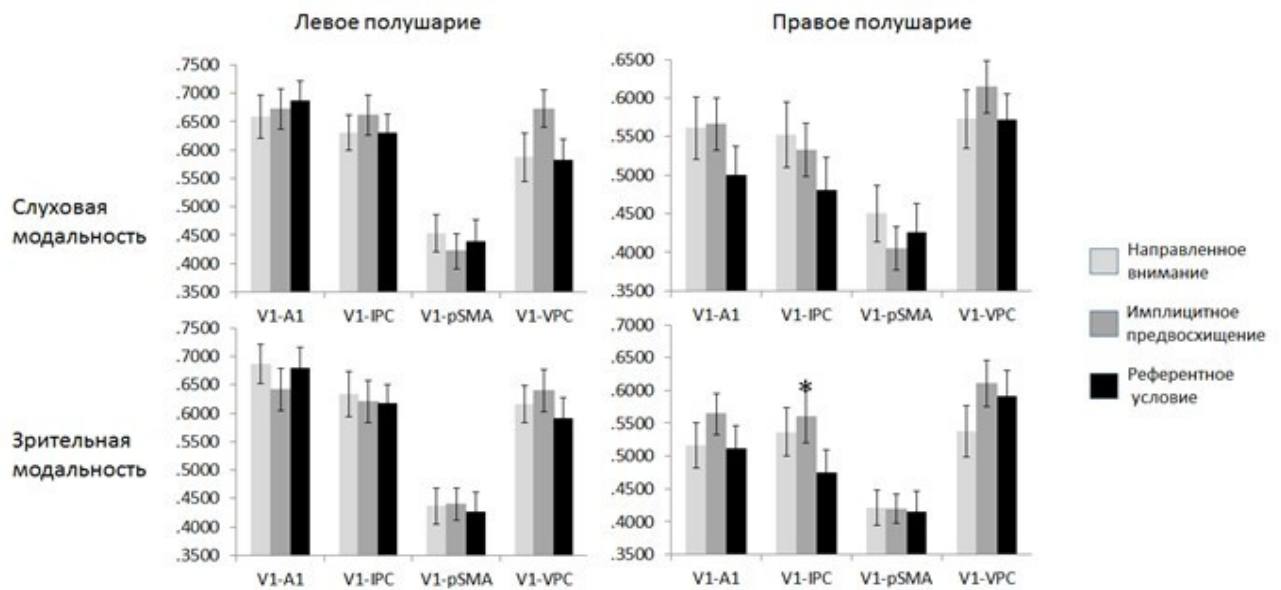


Рис.10. Усредненная по группе испытуемых величина КОГ ритмических составляющих альфа-диапазона ЭЭГ для пар областей левого и правого полушарий, входящих в подмножество 1, в период, предшествующий решению слуховых и зрительных задач в трех экспериментальных условия: направленное внимание, серийное научение, референтное условие

Таблица 2. Статистически значимые результаты дисперсионного анализа показателей альфа КОГ для анализируемых подмножеств областей

Факторы	Связи с фокусом в затылочной коре	Связи с фокусом в слуховой коре	Дистантные каудально-фронтальные связи	Теменно-центральные связи
УСЛОВИЕ			F (2,16) = 12.621, p = 0.001	F (2,16) = 7.601, p = 0.005
УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ				
УСЛОВИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ				
УСЛОВИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ	F (6,12) = 2.975, p = 0.050		F (6,12) = 3.018, p = 0.049	F (4,14) = 14.053, p < 0.0001
УСЛОВИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ × МОДАЛЬНОСТЬ				F (4,14) = 3.708, p = 0.029
УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ	F (2,16) = 3.348, p = 0.061			
УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ			F (6,12) = 3.434, p = 0.033	
УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ	F (6,12) = 2.605, p = 0.075	F (8,10) = 3.687, p = 0.029	F (6,12) = 3.773, p = 0.024	

***Функциональные связи с фокусом в первичной слуховой коре***

***(Подмножество 2)***

Для данного подмножества выявлено значимое взаимодействие факторов УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ. С учетом этого взаимодействия был проведен анализ влияния фактора УСЛОВИЕ, МОДАЛЬНОСТЬ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ отдельно для пар отведений левого и правого полушария.



*Левое полушарие*

Для пар областей левого полушария выявлено взаимодействие факторов УСЛОВИЕ  $\times$  ЛОКАЛИЗАЦИЯ на уровне тенденции ( $F(8,10) = 1.839, p = 0.075$ ).

Анализ этого взаимодействия при подготовке к решению слуховых и зрительных задач выявил значимое влияние УСЛОВИЯ в паре областей A1 – VPC ( $F(2, 18) = 8.315, p = 0.001$ ) в период, предшествующий решению **слуховой задачи**. В данной паре областей максимальные значения альфа КОГ наблюдались при имплицитной преднастройке ( $mean = 0.820, SD = 0.11$ ), а минимальные – при направленном внимании ( $mean = 0.720, SD = 0.11$ ). В референтном условии в данной паре областей отмечено промежуточное значение альфа КОГ ( $mean = 0.755, SD = 0.10$ ). Парные сравнения выявили значимо более высокие значения КОГ при имплицитной преднастройке, чем при направленном внимании ( $p = 0.001$ ). По отношению к референтному условию значение альфа КОГ при имплицитной преднастройке увеличилось на уровне тенденции ( $p = 0.002$ ).

*Правое полушарие*

Для пар областей правого полушария выявлено два вида значимых взаимодействий: УСЛОВИЕ  $\times$  ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(8,10) = 6.371, p = 0.004$ ) и УСЛОВИЕ  $\times$  МОДАЛЬНОСТЬ ( $F(2,16) = 4.270, p = 0.033$ ). Наличие этих взаимодействий определило возможность оценки влияния УСЛОВИЯ на величину КОГ в каждой паре областей правого полушария при решении слуховой и зрительной задачи.

Для пары областей A1 – LPFC было обнаружено влияние фактора УСЛОВИЕ на уровне тенденции в период, предшествующий решению **слуховой задачи** ( $F(2, 16) = 7.792, p = 0.002$ ). В данной паре областей максимальные значения альфа КОГ наблюдались при направленном внимании ( $mean = 0.659, SD = 0.11$ ), а минимальные – при имплицитной преднастройке ( $mean = 0.597, SD = 0.13$ ). В референтном условии в данной паре областей отмечено промежуточное значение альфа КОГ ( $mean = 0.608, SD = 0.17$ ). Парные сравнения выявили значимо более высокие значения альфа КОГ при направленном внимании по

сравнению с имплицитной преднастройкой ( $p = 0.001$ ) и различия на уровне тенденции по сравнению с референтным условием ( $p = 0.002$ ).

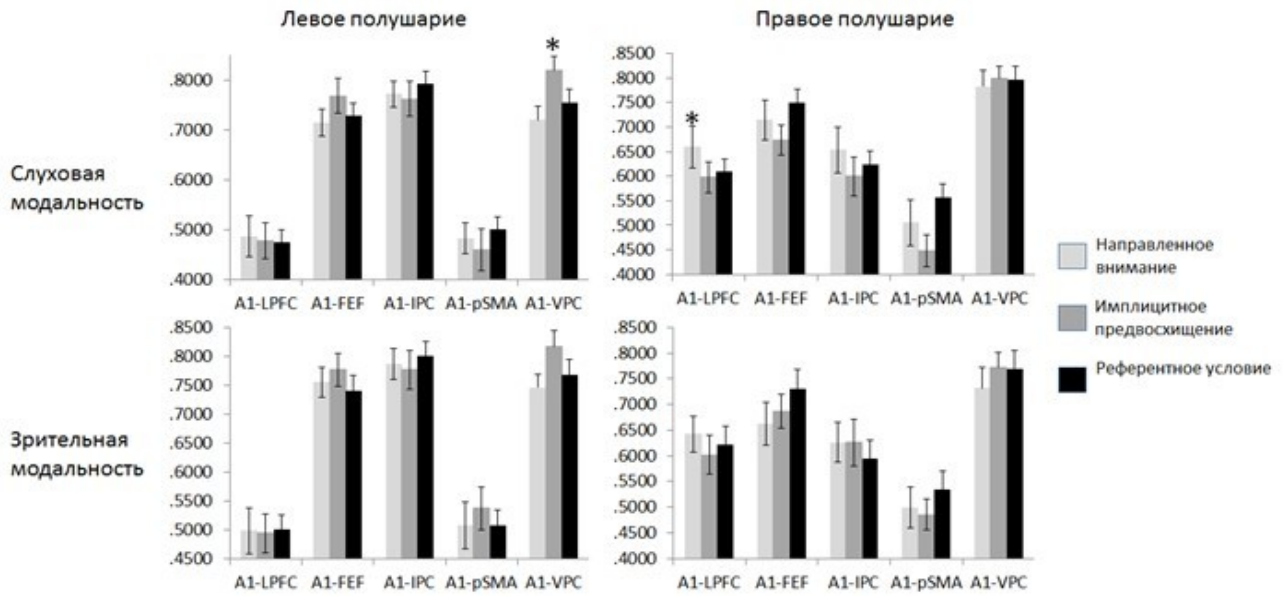


Рис.11. Усредненная по группе испытуемых величина КОГ ритмических составляющих альфа-диапазона ЭЭГ для передне-центрально-височных пар областей левого и правого полушарий в период, предшествующий решению слуховых и зрительных задач в трех экспериментальных условиях: направленное внимание, серийное научение, референтное условие

### *Дистантные функциональные связи между каудальными и префронтальными областями коры (Подмножество 3)*

Для связей, входящих в данное подмножество, GLM анализ выявил значимый эффект фактора УСЛОВИЕ (таблица 2). При этом максимальные значения альфа КОГ достигались при направленном предстимульном внимании ( $\text{mean} = 0.624$ ,  $\text{SD} = 0.11$ ). При имплицитной преднастройке и референтной ситуации, значения альфа КОГ не различались (для имплицитной преднастройки:  $\text{mean} = 0.547$ ,  $\text{SD} = 0.12$ , для референтной ситуации:  $\text{mean} = 0.547$ ,  $\text{SD} = 0.13$ ).

Post-hoc анализ основного эффекта фактора УСЛОВИЕ выявил значимые различия между направленным вниманием и двумя другими условиями ( $p < 0.0001$  при сравнении с имплицитной преднастройкой,  $p = 0.039$  при сравнении с референтной ситуацией).

Помимо основного эффекта фактора УСЛОВИЕ для данного подмножества пар областей выявлены значимые взаимодействия факторов УСЛОВИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ, УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ и УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ × МОДАЛЬНОСТЬ (см. таблицу 2). С учетом этих взаимодействий был проведен анализ влияния УСЛОВИЯ на КОГ в отдельных парах отведений левого и правого полушарий при подготовке к решению слуховых и зрительных задач.

### *Левое полушарие*

В левом полушарии влияние фактора УСЛОВИЕ на уровне тенденции было обнаружено для пары областей V1 – FEF ( $F(2,18) = 9.993$ ,  $p = 0.002$ ) в период, предшествующий решению **зрительной задачи**. Кроме того, значимое влияние данного фактора было выявлено для пары областей IPC – LPFC ( $F(1,18) = 42.056$ ,  $p < 0.0001$ ). Для V1 – FEF парные сравнения выявили значимо более высокие значения альфа КОГ при направленном внимании, чем в референтном условии ( $p = 0.001$ ) и отсутствие значимых различий по сравнению с имплицитной преднастройкой, а также различий между имплицитной преднастройкой и референтным условием. Для пары областей IPC – LPFC величина альфа КОГ в ситуации направленного внимания оказалась значимо выше, чем в референтном условии ( $p = 0.001$ ) и выше, чем при имплицитной преднастройке ( $p < 0.0001$ ).

В период, предшествующий решению **слуховой задачи**, также было обнаружено значимое влияние фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,16) = 33.948$ ,  $p < 0.0001$ ) для пары областей IPC – LPFC. При этом парные сравнения обнаружили более высокие величины альфа КОГ при направленном внимании по сравнению как с референтным условием ( $p < 0.0001$ ), так и с имплицитной преднастройкой ( $p < 0.0001$ ), и отсутствие различий между имплицитной преднастройкой и референтным условием.

*Правое полушарие*

В правом полушарии значимое влияние фактора УСЛОВИЕ обнаружено для пар V1 – LPFC ( $F(2,18) = 10.230, p = 0.001$ ), IPC – LPFC ( $F(2,18) = 14.575, p < 0.0001$ ) и IPC – FEF ( $F(2,18) = 13.942, p < 0.0001$ ) в период, предшествующий решению **зрительной задачи**. Для пары областей V1 – LPFC величина альфа КОГ оказалась выше при направленном внимании, чем в референтном условии ( $p < 0.0001$ ) и выше, чем при имплицитной преднастройке ( $p < 0.0001$ ). Для пары IPC – LPFC величина альфа КОГ была выше при направленном внимании, чем в референтном условии ( $p < 0.0001$ ), а также по сравнению с имплицитной преднастройкой ( $F(1,19) = 21.373, p < 0.0001$ ). Для пары IPC – FEF величина альфа КОГ была выше при направленном внимании, чем в референтном условии на уровне тенденции ( $p = 0.002$ ), а также значимо выше по сравнению с имплицитной преднастройкой ( $F(p) = 0.001$ ).

В период, предшествующий решению **слуховой задачи**, влияние фактора УСЛОВИЕ на уровне тенденции было обнаружено для пары областей IPC – LPFC ( $F(2,16) = 9.151, p = 0.002$ ). Значимое влияние данного фактора было выявлено для пары IPC – FEF ( $F(2,16) = 16.729, p < 0.0001$ ). Для пары областей IPC – LPFC величина альфа КОГ была выше при направленном внимании, чем в референтном условии ( $p = 0.001$ ), а также по сравнению с имплицитной преднастройкой ( $p = 0.001$ ). Для пары областей IPC – FEF величина альфа КОГ была выше при направленном внимании, чем в референтном условии на уровне тенденции ( $p = 0.002$ ); сравнение с имплицитной преднастройкой выявило значимо более высокую альфа КОГ ( $p < 0.0001$ ). Различия между имплицитной преднастройкой и референтным условием для связей между каудальными и префронтальными зонами выявлены не были.

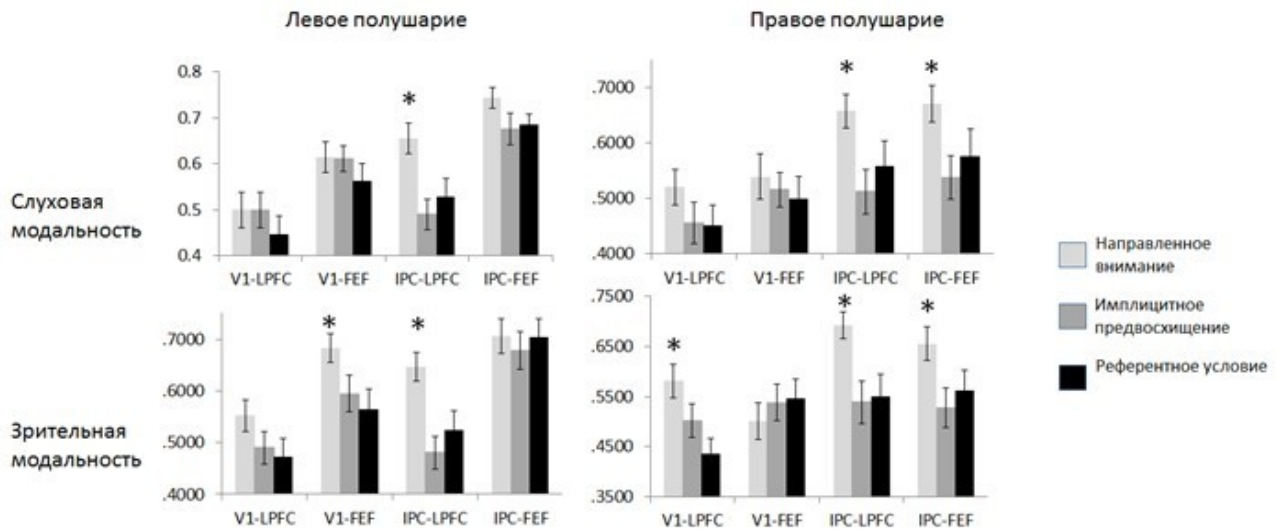


Рис.12. Усредненная по группе испытуемых величина КОГ ритмических составляющих альфа-диапазона ЭЭГ для дистантных лобно-затылочных и лобно-теменных пар областей левого и правого полушарий в период, предшествующий решению слуховых и зрительных задач в трех экспериментальных условия: направленное внимание, серийное научение, референтное условие

#### ***Теменно-центральные функциональные связи (Подмножество 4)***

Также как для дистантных каудально-префронтальных связей для данного подмножества был обнаружен основной эффект фактора УСЛОВИЕ (таблица 2).

При этом максимальные значения альфа КОГ достигались при имплицитной преднастройке ( $\text{mean} = 0.619$ ,  $\text{SD} = 0.08$ ), а минимальные – при направленном внимании ( $\text{mean} = 0.549$ ,  $\text{SD} = 0.13$ ). Величины альфа КОГ в референтном условии занимали промежуточное положение ( $\text{mean} = 0.581$ ,  $\text{SD} = 0.14$ ). Парные сравнения выявили значимые различия между имплицитной преднастройкой и направленным вниманием ( $p = 0.008$ ).

Помимо основного эффекта фактора УСЛОВИЕ для подмножества 4 обнаружено значимое взаимодействие УСЛОВИЕ  $\times$  ЛОКАЛИЗАЦИЯ  $\times$  МОДАЛЬНОСТЬ. Значимое взаимодействие фактора МОДАЛЬНОСТЬ с другими внутригрупповыми факторами дало основания для проведения анализа влияния фактора УСЛОВИЕ и его взаимодействия с факторами ПОЛУШАРИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ отдельно для слуховой и зрительной сенсорных модальностей. Результаты данного анализа представлены ниже.

*Слуховая модальность*

Для слуховой модальности было выявлено влияние фактора УСЛОВИЕ на уровне тенденции ( $F(2,16) = 3.276, p = 0.064$ ), при этом альфа КОГ оказалась выше при имплицитной преднастройке, чем при направленном внимании на уровне тенденции ( $p = 0.07$ ). Кроме этого, было обнаружено высоко значимое взаимодействия факторов УСЛОВИЕ  $\times$  ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(4,14) = 13.818, p < 0.0001$ ).

Сопоставление альфа КОГ по фактору УСЛОВИЕ в отдельных парах областей без учета фактора ПОЛУШАРИЕ выявило значимый эффект для пары IPC – pSMA ( $F(2,16) = 15.171, p < 0.0001$ ). Парные сравнения обнаружили значимо более высокую величину альфа КОГ при имплицитной преднастройке по сравнению с направленным вниманием ( $p < 0.0001$ ) и тенденцию различий той же направленности по сравнению с референтным условием ( $p = 0.002$ ). Более высокие величины альфа КОГ при имплицитной преднастройке по сравнению с направленным вниманием и референтным условием были свойственны этой паре областей, как в левом, так и в правом полушариях, однако значимые различия были обнаружены только в левом полушарии. В левом полушарии парные сравнения указывали на значимые различия при сравнении имплицитной преднастройки с направленным вниманием ( $p = 0.001$ ) и различия на уровне тенденции по сравнению с референтным условием ( $p = 0.002$ ); в правом полушарии – альфа КОГ при имплицитной преднастройке была значимо выше по сравнению с референтным условием и направленным вниманием ( $p < 0.0001$ ).

Влияние фактора УСЛОВИЕ выявлено также для пары областей IPC – VPC ( $F(2,16) = 16.427, p < 0.0001$ ). Парные сравнения трех экспериментальных условий выявили значимые различия между имплицитной преднастройкой и референтным условием ( $p = 0.001$ ) и различия на уровне тенденции между имплицитной преднастройкой и направленным вниманием ( $p = 0.002$ ). В обоих случаях максимальные значения альфа КОГ достигались при имплицитной преднастройке. Фактор ПОЛУШАРИЕ также оказался значимым для данной пары областей ( $F(1,17) = 44.724, p < 0.0001$ ). При этом взаимодействия факторов

УСЛОВИЕ × ПОЛУШАРИЕ выявлено не было. Значимое влияние фактора УСЛОВИЕ для данной пары областей было обнаружено в левом полушарии ( $F(2,16) = 12.610, p = 0.001$ ); парные сравнения выявили более высокие значения КОГ при имплицитном научении по сравнению с референтным условием ( $p < 0.0001$ ) и направленным вниманием ( $p = 0.001$ ). В правом полушарии обнаружен значимый рост КОГ при сравнении имплицитной преднастройки с референтным условием ( $p = 0.001$ ). Для пары областей рSMA – VPC не выявлено значимого влияния фактора УСЛОВИЕ или его взаимодействие с фактором ПОЛУШАРИЕ.

### *Зрительная модальность*

Для зрительной модальности выявлен основной эффект фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,18) = 16.005, p < 0.0001$ ), а также взаимодействия факторов УСЛОВИЕ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(4,16) = 9.985, p < 0.0001$ ). Максимальная величина альфа КОГ отмечена при имплицитной преднастройке ( $mean = 618, SD = 0.11$ ), минимальная – при направленном внимании ( $mean = 538, SD = 0.13$ ), величина КОГ при референтном условии ( $mean = 567, SD = 0.170$ ) была ниже, чем при имплицитной преднастройке, но выше, чем при направленном внимании. Парные сравнения выявили значимые различия только между имплицитной преднастройкой и направленным вниманием ( $p = 0.001$ ).

Анализ взаимодействия факторов УСЛОВИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ в отдельных парах *подмножества 4* без учета фактора ПОЛУШАРИЕ показал следующее:

Фактор УСЛОВИЕ оказался значимым для пары областей IPC – VPC ( $F(1,19) = 25.865, p < 0.0001$ ). Парные сравнения по этому фактору выявили значимо более высокую величину альфа КОГ при имплицитной преднастройке, по сравнению с референтным условием ( $p < 0.0001$ ) и различия той же направленности на уровне тенденции по сравнению с направленным вниманием ( $p = 0.002$ ). Более высокая величина альфа КОГ в данной паре областей при имплицитной преднастройке по сравнению с референтным условием и направленным вниманием была характерна для обоих полушарий. В правом

полушарии данный эффект достигал уровня значимости ( $F(2,18) = 20.590$ ,  $p < 0.0001$ ). Парные сравнения условий для областей правого полушария позволили обнаружить значимые различия между имплицитной преднастройкой и референтным условием ( $p < 0.0001$ ) и различия на уровне тенденции между имплицитной преднастройкой и направленным вниманием ( $p = 0.002$ ). В левом полушарии различия были менее выражены и демонстрировали тенденцию к значимости ( $F(2,18) = 8.249$ ,  $p = 0.002$ ). Парные сравнения условий для областей левого полушария выявили тенденцию к более высоким значениям альфа КОГ при имплицитной преднастройке по сравнению с референтным условием ( $p = 0.002$ ) и отсутствие значимых различий по сравнению с направленным вниманием.

Для пар областей IPC – pSMA также выявлено значимое влияние фактора УСЛОВИЕ ( $F(2,18) = 24.920$ ,  $p < 0.0001$ ): величина альфа КОГ была значимо выше при имплицитной преднастройке по сравнению как с референтным условием ( $p < 0.0001$ ), так и с направленным вниманием ( $p < 0.0001$ ). Значимое влияние фактора УСЛОВИЕ обнаружено для областей как левого ( $F(2,18) = 11.768$ ,  $p = 0.001$ ), так и правого ( $F(2,18) = 22.780$ ,  $p < 0.0001$ ) полушарий. В левом полушарии парные сравнения выявили значимые различия между имплицитной преднастройкой и направленным вниманием ( $p = 0.001$ ) и тенденцию к различию между имплицитной преднастройкой и референтным условием ( $p = 0.002$ ) наряду с отсутствием различий между направленным вниманием и референтным условием. В правом полушарии величина альфа КОГ для данной пары областей при имплицитной преднастройке оказалась значимо выше как по сравнению с референтным условием ( $p < 0.0001$ ), так и по сравнению с направленным вниманием ( $p < 0.0001$ ).

Для пары областей pSMA – VPC не выявлено значимого влияния фактора УСЛОВИЕ или его взаимодействие с фактором ПОЛУШАРИЕ.



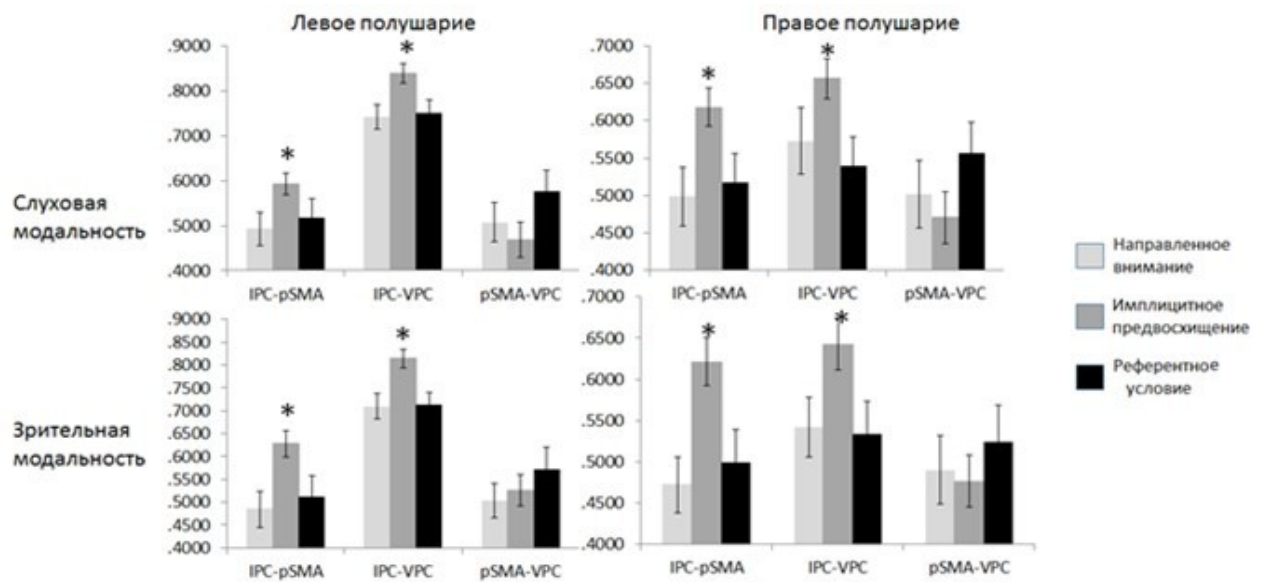


Рис.13. Усредненная по группе испытуемых величина КОГ ритмических составляющих альфа-диапазона ЭЭГ для теменно-центральных пар областей левого и правого полушарий в период, предшествующий решению слуховых и зрительных задач в трех экспериментальных условия: направленное внимание, серийное научение, референтное условие

### *Лобно-центральные функциональные связи (Подмножество 5)*

GLM по схеме УСЛОВИЕ  $\times$  ПОЛУШАРИЕ  $\times$  МОДАЛЬНОСТЬ  $\times$  ЛОКАЛИЗАЦИЯ (таблица 2) не выявил значимых различий по фактору УСЛОВИЕ и значимых взаимодействий этого фактора с другими анализируемыми факторами.

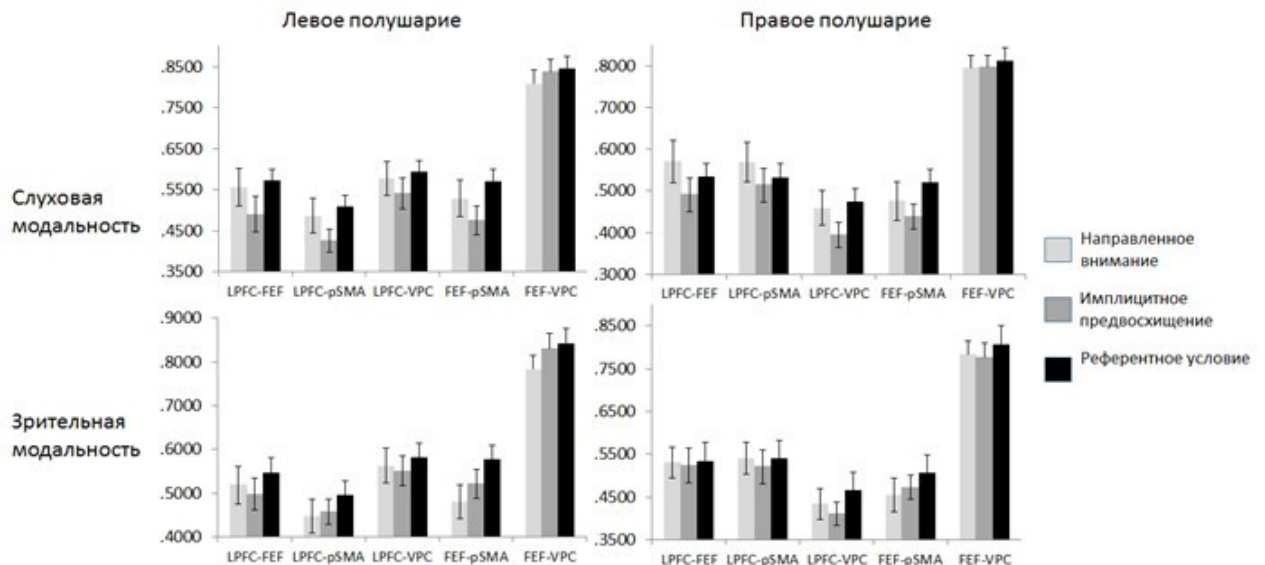


Рис.14. Усредненная по группе испытуемых величина КОГ ритмических составляющих альфа-диапазона ЭЭГ для лобно-центральных пар областей левого и правого полушарий в период, предшествующий решению слуховых и зрительных задач в трех экспериментальных условия: направленное внимание, серийное научение, референтное условие

Таким образом, сопоставление ЭЭГ показателей функционального взаимодействия корковых зон по альфа-ритму при направленном внимании и имплицитном предвосхищении с общим референтным условием и между собой позволило выявить существенные различия в функциональной организации предвосхищающего внимания в зависимости от условий преднастройки. Так, направленное внимание при подготовке к решению сенсорных задач обеих модальностей характеризуется увеличением степени функционального взаимодействия между нижнетеменной зоной и зонами дорзальной префронтальной коры, входящими во фронтально-париетальную сеть внимания. При этом различия выявлены как по сравнению с референтным условием, так и по сравнению с имплицитной преднастройкой. В правом полушарии значимое усиление связей отмечается между теменной областью и обоими исследованными префронтальными областями (латеральной префронтальной корой и зрительной фронтальной областью), а в левом – только между теменной областью и латеральной префронтальной корой.

Иная картина изменений внутрикорковых связей по альфа-ритму обнаружена при имплицитном предвосхищении: как при ожидании зрительной, так и при ожидании слуховой задачи усиливается функциональное

взаимодействие нижнетеменной области с вентральной премоторной корой и ростральной частью дополнительной моторной зоны, и отсутствуют изменения во фронто-париетальной системе внимания в обоих полушариях. Значимые различия выявлены как по сравнению с референтным условием, так и по сравнению с направленным вниманием.

Наряду с различиями в функциональной организации корковых зон при двух типах преднастройки результаты второго этапа исследования позволили обнаружить и в том, и в другом случае модально-специфическое усиление взаимодействия по альфа-ритму между проекционными зонами соответствующей модальности и ассоциативными областями. При направленном зрительном внимании значимые изменения выявлены между зрительной корой и областями дорзальной префронтальной коры в обоих полушариях, при направленном слуховом внимании – между слуховой корой и латеральной префронтальной корой только в правом полушарии. При имплицитной преднастройке к анализу зрительных сигналов модально специфическое усиление взаимодействия по альфа-ритму обнаружено в правом полушарии между зрительной корой и нижнетеменной областью, а при имплицитной преднастройке к анализу слуховых сигналов – в левом полушарии между слуховой корой и вентральной премоторной областью.

Представленные выше результаты свидетельствуют о том, что как при направленном внимании, так и при имплицитной преднастройке происходят избирательные изменения функционального взаимодействия корковых зон по альфа-ритму, что подтверждает участие альфа-осцилляций в подготовке нейронных сетей коры к обработке значимой информации, показанное ранее в других исследованиях (Мачинская и др. 1992; Brunia, Boxtel, 2004; Doesburg et al., 2009; Freunberger et al., 2009; Rohenkohl, Nobre, 2011; Мачинская, Курганский, 2012; Костандов и др., 2013). Однако остается открытым вопрос насколько выявленные изменения корково-корковых связей при различных типах предвосхищающего внимания частотно специфичны, не наблюдается ли сходных перестроек в других частотных диапазонах?

Для ответа на этот вопрос был предпринят статистический анализ показателей КОГ в других частотных диапазонах ЭЭГ. Использовалась та же, что при анализе альфа-КОГ общая линейная модель дисперсионного анализа с внутригрупповыми факторами УСЛОВИЕ, МОДАЛЬНОСТЬ, ПОЛУШАРИЕ и ЛОКАЛИЗАЦИЯ. Для каждого подмножества областей, перечисленных в начале этого раздела, статистические процедуры проводились для показателей КОГ в тета (4-7 Гц), бета 1 (14-18 Гц), бета 2 (20-27 Гц), гамма 1 (30-39 Гц) и гамма 2 (40-49 Гц) частотных диапазонах.

Результаты дисперсионного анализа по каждому подмножеству пар областей в большинстве случаев не выявили значимого влияния фактора УСЛОВИЕ или значимых взаимодействий этого фактора с другими анализируемыми факторами. Исключение составили каудальные связи с фокусом в зрительной коре. Для этого подмножества при анализе КОГ в частотном диапазоне бета-1 были обнаружены значимые взаимодействия УСЛОВИЯ × ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F(6,12) = 3.349, p = 0.035$ ) и УСЛОВИЕ × МОДАЛЬНОСТЬ × ПОЛУШАРИЕ ( $F(2,16) = 6.754, p = 0.007$ ). Наличие таких значимых взаимодействий позволило исследовать влияние фактора УСЛОВИЕ отдельно для слуховой и зрительной модальности и каждой пары областей правого и левого полушарий. Усредненные по группе испытуемых значения бета-1 КОГ для разных пар областей в трех экспериментальных условиях представлены на рис. 15.

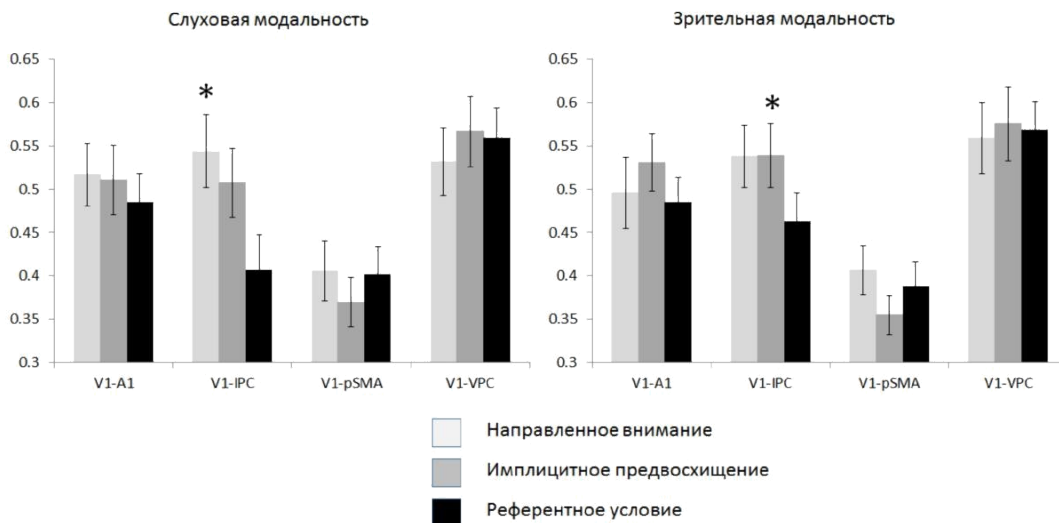


Рис. 15. Усредненная по группе испытуемых величина КОГ ритмических составляющих бета-диапазона (бета-1) ЭЭГ для каудальных пар областей правого полушария в период, предшествующий решению слуховых и зрительных задач в трех экспериментальных условиях: направленное внимание, серийное научение, референтное условие

Значимые различия между условиями ожидания сенсорной задачи были обнаружены только для связи между зрительной (V1) и теменной (IPC) корой в правом полушарии, причем как для слуховой модальности ( $F(2,16) = 8.329$ ,  $p = 0.001$ ), так и для зрительной ( $F(2,18) = 8.307$ ,  $p = 0.001$ ). Парные сравнения по фактору УСЛОВИЕ в обоих случаях выявили рост функционального взаимодействия как при направленном внимании, так и при имплицитной преднастройке по сравнению с референтным условием, однако значимым рост оказался только для направленного произвольного внимания ( $p = 0.001$ ) наряду с отсутствием различий между направленным вниманием и имплицитным предвосхищением.

Таким образом, дополнительный анализ КОГ в тета, бета и гамма частотных диапазонах ЭЭГ в целом свидетельствует о ведущей роли альфа осцилляций в настройке функциональных систем мозга на анализ значимой сенсорной информации при предвосхищающем внимании. Усиление степени функционального взаимодействия между теменной и затылочной областями правого полушария, выявленное при анализе бета КОГ, может отражать вовлечение механизмов экзогенного зрительного внимания, которое актуализируется как при произвольной, так и при имплицитной преднастройке.

Причем, для слуховой задачи эти изменения преобладают при направленном внимании, а для зрительной – сходны для обоих типов преднастройки (рис.15). Это наблюдение свидетельствует в пользу предположения о связи локального роста бета КОГ в зрительных зонах с экзогенным зрительным вниманием, по крайней мере, при направленном ожидании слуховой задачи, когда оно может привлекаться зрительным предупреждающим стимулом.

#### **4.4. Обсуждение результатов ЭЭГ анализа функциональной организации направленного и имплицитного предвосхищающего внимания**

Было проведено сопоставление ЭЭГ показателей функционального взаимодействия корковых зон в предстимульный период в трех экспериментальных условиях: (1) в период, предшествующий предъявлению целевых сенсорных сигналов после инструкции-подсказки, (2) перед целевыми сигналами, следующими в определенном повторяющемся порядке на стадии серийного научения и (3) при случайном появлении целевых сигналов без предупреждения. Такой сравнительный анализ позволил выявить существенные различия в функциональной организации направленного и имплицитного предвосхищающего модально-специфического внимания.

Вызванное инструкцией-подсказкой предвосхищение целевого сигнала сопровождалось усилением функционального взаимодействия между префронтальными и теменными зонами коры как при ожидании зрительной, так и при ожидании слуховой задачи. На рисунке 16 в схематическом виде представлена топография статистически значимого роста КОГ ритмических составляющих альфа-диапазона ЭЭГ при направленном внимании по сравнению с референтным условием (А) и по сравнению с имплицитной преднастройкой (Б). В правом полушарии при ожидании сенсорных задач обеих модальностей обе исследованные префронтальные зоны – фронтальное глазодвигательное поле (FEF) и латеральная префронтальная кора (LPFC) - демонстрировали усиление функционального взаимодействия с теменной корой (IPC) как по сравнению с

референтным условием, так и по сравнению с имплицитным предвосхищением. В левом полушарии сходные изменения выявлены для связей между латеральной префронтальной и теменной корой при ожидании зрительной задачи.

Обнаруженные в настоящем исследовании изменения корково-коркового взаимодействия согласуются с данными литературы о роли префронтальных (LPFC и FEF) и париетальных (IPS) корковых зон в предстимульной настройке мозга на анализ ожидаемых сигналов. Так, в работе С. Бресслера и коллег (Bressler et al., 2008) на основании анализа гемодинамической реакции было показано, что предстимульное зрительно-пространственное внимание, направляемое звуковым стимулом-подсказкой, сопровождается усилением нисходящих влияний от фронтального глазодвигательного поля (FEF) на внутреннюю теменную борозду (IPS), а также от FEF и IPS на зрительные специфические области. В работе Г. Симпсона и коллег (Simpson et al., 2011) при анализе связанных с событием изменений магнитоэнцефалограммы (event-related field), возникающих в ответ на предупреждающий стимул (стрелку, указывающую место появления целевого стимула), была обнаружена последовательная активация зрительной (V1, V2), теменной (cuneus, IPC) и лобной (FEF, MFG) коры, отражающая обработку информации о предупреждающем сигнале. Изменения корковой активности, связанные с параметрами целевого сигнала (положением зрительного стимула на экране) были зарегистрированы в период от 250 до 350 мс и включали последовательную активацию FEF и латеральной париетальной зоны (LPF). Вслед за этим (400–500 мс) была зарегистрирована согласованная активность фронто-париетальной системы: верхней лобной извилины (SFG), средней лобной извилины (MFG), латеральной (LIP) и передней (IPSa) частей внутренней теменной борозды. И, наконец, через 800 мс после предупреждающего стимула изменения МЭГ преобладали в теменных (IPS, LIP), затылочных и нижневисочных зонах, принимающих участие в обработке информации о целевом изображении и его положении на экране. В исследованиях на нейронах приматов (Knudsen, 2007, обзор) показано, что нисходящий контроль фронто-париетальной системы

внимания избирательно увеличивает сенсорную чувствительность нейронов зрительных областей V4 и МТ, рецептивные поля которых совпадают с характеристиками целевых зрительных стимулов.

Следует отметить, что обнаруженное в настоящем исследовании усиление фронто-париетальных связей при направленном внимании касается преимущественно правого полушария. Роль фронтальных и теменных зон правого полушария в обеспечении нисходящих управляющих влияний при различных формах когнитивного контроля была показана в работе (Fassbender et al., 2006). В этом исследовании с помощью метода фМРТ была выявлена активация префронтальных и теменных зон правого полушария в ходе выполнения испытуемыми задания, предусматривающего контроль порядка следования целевых зрительных стимулов (букв) и произвольное торможение ответной двигательной реакции при его изменении (парадигма NOGO). Согласно концепции М. Познера и коллег фронтальные и теменные зоны правого полушария входят в нейронную сеть управляющего компонента внимания (executive control network) (Posner, Fan, 2008). В работе (Zanto et al., 2011) на основе сочетания методов фМРТ, транскраниальной магнитной стимуляции и ЭЭГ было показано, что активация дорзолатеральной префронтальной коры правого полушария при направленном внимании способствует усилению нисходящих модулирующих влияний со стороны высших регуляторных центров и последующему удержанию значимой информации в рабочей памяти. С точки зрения интерпретации результатов настоящего исследования значительный интерес представляют полученные в работе П. Занто и коллег данные о том, что активация коры правого полушария в области нижнелобного соединения (inferior frontal junction) с помощью транскраниальной магнитной стимуляции сопровождается усилением функционального взаимодействия префронтальной и теменной коры по альфа-ритму (7-14 Гц).

Предпринятый в нашем исследовании анализ локальных корково-корковых связей показал, что наряду с общим для зрительной и слуховой задач ростом функционального взаимодействия между “участниками” фронто-



париетальной сети внимания происходят избирательные изменения, зависящие от модальности ожидаемых целевых сигналов. Так, при ожидании слуховой задачи наблюдается усиление функционального взаимодействия, как по сравнению с референтным условием, так и по сравнению с имплицитным предвосхищением между латеральной префронтальной корой правого полушария и слуховой проекционной зоной. При ожидании зрительной задачи усиливается взаимодействие между той же префронтальной зоной правого полушария и зрительной проекционной областью, а также между зрительной корой и фронтальной глазодвигательной зоной левого полушария (рис.16).

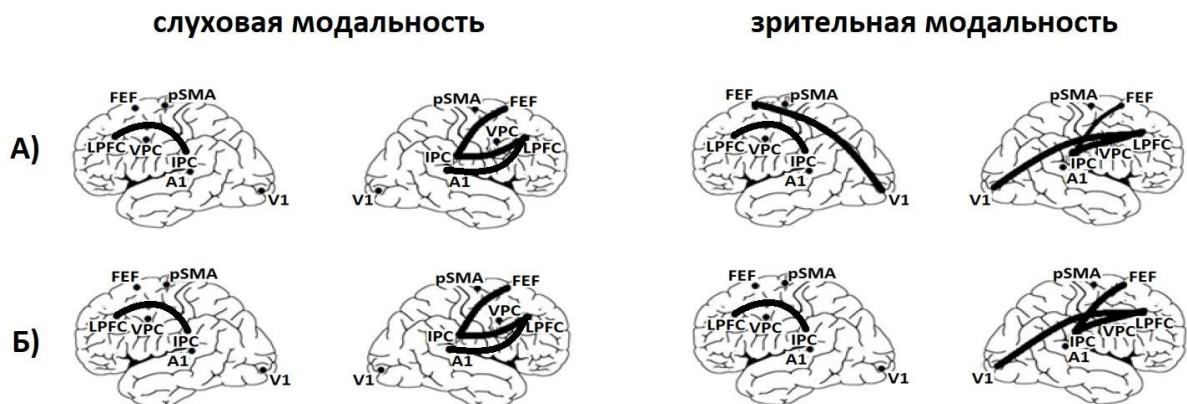


Рис. 16. Функциональная организация направленного внимания для зрительной и слуховой модальностей. Линиями соединены зоны коры, для которых выявлен значимый рост КОГ в предстимульный период (А) – при направленном внимании по сравнению с референтным условием, (Б) – при направленном внимании по сравнению с имплицитным обучением

Вероятно, избирательный модально-специфический рост степени корково-коркового взаимодействия по альфа-ритму во время ожидания целевого стимула подготавливает нейронные сети к будущей обработке сенсорных сигналов. Существенным аргументом в пользу такого предположения являются результаты первого этапа электроэнцефалографического эксперимента, которые указывают на сенсорно-специфический рост функциональных связей не только по сравнению с референтным условием, но также и по сравнению с неспецифическим ожиданием предъявления задачи в сессии *направленное внимание* (Мачинская, Талалай, Курганский, 2015). Рамки настоящего исследования не позволяют судить о последовательности изменений

функциональных связей в модулирующих (фронтально-париетальных) и сенсорно-специфических системах. Вместе с тем, учитывая данные литературы, представленные выше (Bressler, 2008; Simpson et al., 2011), можно предположить, что при направленном предстимульном внимании опережающие нисходящие влияния от фронтально-париетальной системы способствуют настройке сенсорно-специфических корковых зон на анализ будущих событий.

Принципиально другая картина изменений функционального корково-коркового взаимодействия по альфа-ритму выявлена в предстимульный период при имплицитном предвосхищении (рис. 17). Прежде всего, следует отметить отсутствие значимых изменений альфа КОГ в зонах коры, относящихся к фронтально-париетальной системе. Наряду с отсутствием изменений во фронтально-париетальной сети, имплицитное предвосхищение зрительных и слуховых стимулов характеризуется ростом степени взаимодействия внутриременной области (IPC) с вентральной премоторной областью и ростральной частью дополнительной моторной области как по сравнению с референтным условием, так и по сравнению с произвольной преднастройкой. С точки зрения соответствия полученных результатов гипотезе об избирательности имплицитного предвосхищающего внимания важно подчеркнуть, что помимо описанного выше усиления связей по альфа-ритму между медиальными и вентральными премоторными зонами и теменной корой были выявлены модально-специфические изменения корково-коркового взаимодействия: рост связей по альфа-ритму между теменной и проекционной зрительной корой правого полушария при преднастройке к решению зрительной задачи и рост связей по альфа-ритму между вентральной премоторной и проекционной слуховой корой левого полушария при преднастройке к решению слуховой задачи.

С учетом литературных данных о роли вентральной премоторной коры (VPC) в мультимодальной интеграции (Rizzolatti et al., 2002) и удержании информации об иерархической организации сенсорных событий во времени (Fiebach et al., 2006; Folia, Petersson, 2014), можно предположить, что в процессе серийного научения формируются внутренние репрезентации повторяющихся

последовательностей слуховых и зрительных задач, что способствует преднастройке нейронных сетей к анализу релевантных сигналов без участия управляющих влияний со стороны дорзолатеральных префронтальных зон.

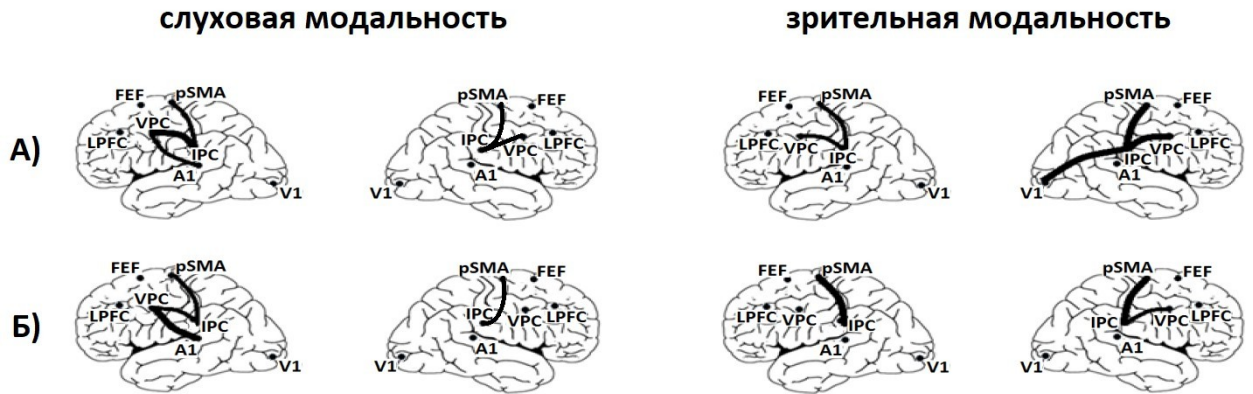


Рис. 17. Функциональная организация имплицитного предвосхищения для зрительной и слуховой модальностей. Линиями соединены зоны коры, для которых выявлен значимый рост КОГ в предстимульный период (А) – при имплицитном обучении по сравнению с референтным условием, (Б) – при имплицитном обучении по сравнению с направленным вниманием

Данные о специфике функциональной организации предвосхищающего имплицитного внимания, полученные на основе анализа ЭЭГ, свидетельствуют о том, что результатом имплицитного усвоения последовательности сенсорных событий является автономизация и «сворачивание» функциональных систем мозга, обеспечивающих решение сенсорной задачи, подобно тому как это происходит согласно модели П. Фиттса и М. Познера (Fitts, Posner. 1967) при формировании моторных навыков. В этом случае также как при формировании моторного навыка на заключительной стадии обучения внимание становится автоматизированным, а роль произвольного контроля существенно падает. Этим можно объяснить тот факт, что при имплицитной преднастройке в отличие от направленного предвосхищающего внимания отсутствуют существенные изменения во фронто-париетальной модулирующей системе. В этом случае механизмы преднастройки оказываются более экономичными, менее подверженными влиянию конкурирующей деятельности и других внешних обстоятельств. Внутренняя репрезентация последовательности событий, которая формируется в процессе серийного обучения, по-видимому, включает не только сенсорные, но и моторные компоненты, о чем свидетельствует усиление связей

ростральной части премоторной коры с нижнетеменной корой. Вовлечение ростральной части дополнительной моторной области может быть обусловлено формированием нейронной сети, обеспечивающей сенсомоторную интеграцию, поскольку, согласно литературным данным (Nachev et al., 2007), активность этой зоны коры ассоциируется с обеспечением двигательного компонента реакции выбора. На этапе сравнения трех экспериментальных условий был проведен дополнительный анализ КОГ в других частотных диапазонах ЭЭГ (тета, бета 1, бета 2, гамма 1 и гамма 2). Этот анализ продемонстрировал, что формирование корково-корковых связей при обоих исследованных типах предстимульного внимания является частотно-специфичным: при направленном внимании и имплицитной преднастройке происходят избирательные изменения функционального взаимодействия корковых зон по альфа-ритму при отсутствии существенных изменений в других частотных диапазонах (см. раздел 4.3 данной главы). Это наблюдение согласуется с известными литературными данными о роли альфа-осцилляций в подготовке нейронных сетей коры к обработке значимой сенсорной информации при различных видах когнитивной деятельности, таких как предстимульное внимание (Мачинская и др. 1992; Brunia, Voxtel, 2004; Doesburg et al., 2009), преодоление когнитивной установки (Костандов и др., 2013), рабочая память (Freunberger et al., 2009; Мачинская, Курганский, 2012), а также интермодальное предвосхищающее внимание на основе выделения отдельных признаков (feature-based) целевых сигналов (Rohenkohl, Nobre, 2011).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ психометрических параметров деятельности при решении сенсорных слуховых и зрительных задач показал, что произвольное направленное внимание и имплицитное предвосхищение по-разному влияют на скорость и точность принятия решения. Более выраженный положительный эффект в условиях ограничения времени ответа достигается при формировании имплицитного предвосхищения в ходе серийного научения. При этом рост эффективности деятельности имеет модально-специфический характер: увеличение точности ответов наблюдается для задач обеих модальностей, в то время как снижение времени реакции – только для слуховой модальности. Психометрические данные о специфике влияния произвольного и имплицитного предвосхищающего внимания на эффективность решения сенсорных задач хотя и говорят в пользу самого факта различия их функциональной организации, однако, оставляют открытым вопрос о том, в чем именно эти различия состоят и чем объясняется выраженный положительный эффект имплицитного предвосхищения.

Получить ответы на эти вопросы удалось благодаря анализу электрической активности мозга в период, предшествующий появлению целевых сенсорных сигналов. Основные различия функциональной организации исследованных в данной работе типов предвосхищающего внимания касались вовлечения процессов нисходящего управляющего контроля, которые на мозговом уровне обеспечиваются активацией фронто-париетальной модулирующей системы: функциональное взаимодействие префронтальных и теменных корковых зон усиливалось при произвольном предвосхищающем внимании, направляемом инструкцией-подсказкой, как при ожидании зрительных, так и при ожидании слуховых задач, и не изменялось существенно при имплицитном предвосхищающем внимании. Участие фронто-париетальной модулирующей системы при предвосхищающем произвольном внимании вероятно обусловлено необходимостью вовлечения дополнительных механизмов управляющего

контроля при быстрой и нерегулярной смене сенсорных задач, которая требует перераспределения ресурсов внимания в направлении новой цели. Эта особенность функциональной организации направленного внимания могла привести к удлинению процесса обработки значимой информации, что в условиях ограничения времени ответной реакции не позволило учесть все правильные ответы и выявить возможное положительное влияние произвольной преднастройки на точность решения сенсорной задачи.

Имплицитное предвосхищающее внимание, оказавшее выраженный положительный эффект на решение сенсорных задач, по своей функциональной организации существенно отличалось от произвольного предвосхищающего внимания. Характерной особенностью функционального корково-коркового взаимодействия при подготовке к решению сенсорных задач на стадии сформированного имплицитного научения было усиление связей между теменной областью и вентральной премоторной корой, а также между теменной областью и роstralной частью дополнительной моторной зоны. С учетом литературных данных такая топография изменений суммарной электрической активности мозга свидетельствует о формировании в процессе серийного научения внутренней репрезентации повторяющихся последовательностей слуховых и зрительных задач, что способствует преднастройке нейронных сетей к анализу релевантных сигналов без участия управляющих влияний со стороны фронто-париетальной модулирующей системы. В этом случае механизмы преднастройки оказались более экономичными, менее подверженными влиянию конкурирующей деятельности и других внешних обстоятельств, что и привело к сокращению времени и увеличению точности анализа значимой информации. Вместе с тем, необходимо отметить, что положительный эффект имплицитной преднастройки достигался только при многократном повторении одной и той же последовательности целевых задач, что делало деятельность в этом случае не только более монотонной и однообразной, но и менее пластичной. Можно предположить, что имплицитная преднастройка, выигрывая в скорости и точности, в большей степени подвержена риску сбоев внимания при

неожиданном изменении условий деятельности. Таким образом, сопоставление результатов психометрического и электрофизиологического анализа позволило подтвердить гипотезу о различиях в функциональной организации произвольного и имплицитного предвосхищающего внимания.

ЭЭГ-анализ функционального взаимодействия корковых зон в период, предшествующий решению когнитивных задач, позволил сделать еще один важный вывод о функциональной организации предвосхищающего внимания. Оба исследованных типа предстимульного внимания сопровождались изменениями активности мозга, которые определялись модальностью ожидаемого сигнала: при направленном внимании это было усиление функциональных связей префронтальных зон с релевантными сенсорной задачей проекционными зонами, при имплицитном усиливались связи зрительной и теменной коры перед предъявлением зрительной задачи и связи слуховой и вентральной премоторной коры перед предъявлением слуховой задачи. Таким образом, вторая гипотеза исследования – предположение об избирательности предвосхищающего внимания – также получила подтверждение.

## ВЫВОДЫ

1. При многократном повторении зрительных и слуховых сенсорных задач с фиксированной последовательностью экспериментальных проб формируется имплицитное предвосхищение модальности целевого сигнала.
2. Произвольное и имплицитное предвосхищающее внимание оказывают разное влияние на скорость и точность решения сенсорных задач: значимый положительный эффект в условиях ограничения времени ответа достигается только при формировании имплицитного предвосхищения в ходе серийного научения. Положительное влияние имплицитного предвосхищения имеет модально-специфический характер: увеличение точности ответов наблюдается для задач обеих модальностей, в то время как снижение времени реакции - только для слуховой модальности.
3. Согласно результатам ЭЭГ анализа предвосхищающее внимание, направляемое подсказкой, сопровождается усилением функционального взаимодействия в связях между теменными и префронтальными зонами коры. Усиление функциональных связей при направленном внимании выявлено как по отношению к референтному условию, так и по отношению к имплицитному предвосхищению, и больше выражено в правом полушарии.
4. Имплицитное предвосхищение сопровождается усилением функционального взаимодействия вентральных и медиальных премоторных корковых зон с теменными областями. В отличие от направленного внимания оно не сопровождается изменениями фронто-париетальных функциональных связей.
5. Как направленное внимание, так и имплицитное предвосхищение характеризуются формированием модально-специфических корково-



корковых функциональных связей с вовлечением проекционных зон коры в соответствии с сенсорной модальностью ожидаемого стимула.

6. Полученные результаты подтверждают основные гипотезы исследования. Процессы настройки мозга на анализ значимой сенсорной информации избирательны — они зависят от целевых параметров задачи. При этом направленное и имплицитное предвосхищающее внимание существенно различаются по своей функциональной организации.
7. Изменения когерентности ритмической электрической активности мозга, отражающие усиление функциональных связей между различными корковыми зонами в период ожидания значимой сенсорной информации, являются частотно-специфичными и касаются преимущественно колебаний в диапазоне альфа-ритма ЭЭГ.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Амирэджиби, Д. Т.** Проблема метода исследования установки : Д. Н. Узнадзе классик советской психологии. Психологические исследования, посвященные 100-летию со дня рождения Д. Н. Узнадзе / Д. Т. Амирэджиби. – Тбилиси, 1986. – 388 с.
2. **Анохин, П. К.** Опережающее отражение действительности / П. К. Анохин // Вопросы философии. – 1962. – № 7. – 97-112 с.
3. **Анохин, П. К.** Философские аспекты теории функциональных систем / П. К. Анохин. – М. : Наука, 1978. – 399 с.
4. **Беритов, И. С.** Структура и функции коры большого мозга / И.С. Беритов. – М. : Наука, 1969. – 532 с.
5. **Бернштейн, Н. А.** Очередные проблемы физиологии активности : проблемы кибернетики : Кн. 6 / Н.А. Бернштейн. – М. : Наука, 1961. – 101-160 с.
6. **Вундт, В.** Основания физиологической психологии / В. Вундт. – СПб, 1880. – 1-2 т.
7. **Выготский, Л. С.** Собрание сочинений: в 6 т. / Л.С. Выготский. – М. : Педагогика, 1983. – 3 т. – 369 с.
8. **Гальперин, П. Я.** К проблеме внимания / П.Я. Гальперин // Доклады АПН РСФСР. – 1958. – № 3. – 534-542 с.
9. **Гусельников, В. И.** Электрофизиология головного мозга / В.И. Гусельников. – М. : Высшая школа, 1976. – 211 с.
10. **Дормашев, Ю. Б.** Психология внимания / Ю.Б. Дормашев, В.Я. Романов. – М. : МПСИ:Флинта, 2002. – 376 с.
11. **Костандов, Э.А.** Индуцированная синхронизация альфа-ритма в паузах между зрительными стимулами при разной степени пластичности когнитивной установки / Э. А. Костандов, Е. А. Черемушкин, И. А.

- Яковенко, Н. Е. Петренко // Журн. высш. нервн. деят. – 2013. – Т.63. – № 6. – 687–698 с.
12. **Крушинский, Л. В.** Биологические основы рассудочной деятельности: (Эволюционные и физиологи-генетические аспекты) / Л. В. Крушинский. – М., 1977.
13. **Курганский, А. В.** Механизмы формирования координационной структуры серийных движений у взрослых и детей : дис. д-ра биол. наук : 03.03.01 / Курганский Андрей Васильевич. – М., 2014. – 391 с.
14. **Курганский, А. В.** Некоторые вопросы исследования кортикокортикальных функциональных связей с помощью векторной авторегрессионной модели многоканальной ЭЭГ / А. В. Курганский // Журнал высшей нервной деятельности. – 2010. – Т. 60. – № 5.
15. **Курганский, А. В.** Фронтальные билатерально-синхронные тета-волны на ЭЭГ детей 7-8 лет с трудностями обучения: качественный и количественный анализ / А. В. Курганский, Р. И. Мачинская // Физиология человека. – 2012. – Т. 38. – № 3. – С. 37-47.
16. **Ломов, Б. Ф.** Антиципация в структуре деятельности/ Б. Ф. Ломов, Е. Н. Сурков. – М.: Наука, 1980. – 280 с.
17. **Мачинская, Р. И.** Нейрофизиологические механизмы произвольного внимания (Аналитический обзор) / Р. И. Мачинская // Журнал высшей нервной деятельности. – 2003. – Т.53. – № 2. – С. 133-150.
18. **Мачинская, Р. И.** Сравнительное электрофизиологическое исследование регуляторных компонентов рабочей памяти у взрослых и детей 7-8 лет. Анализ когерентности ритмов ЭЭГ / Р. И. Мачинская, А. В. Курганский // Физиология человека. – 2012. – Т. 38. – № 1. – С. 5-19.
19. **Мачинская, Р. И.** Управляющие системы мозга / Р. И. Мачинская // Журнал высшей нервной деятельности. – 2015. – Т.65. – № 1. – С. 33-60.

20. **Мачинская, Р. И.** Формирование нейрофизиологических механизмов произвольного избирательного внимания у детей младшего школьного возраста : дис. д-ра биол. наук : 03.00.13 / Мачинская Регина Ильинична. – М., 2001. – 278 с.
21. **Мачинская, Р. И.** Функциональная организация коры головного мозга при направленном и имплицитном модально-специфическом предвосхищающем внимании. Анализ когерентности альфа-ритма в пространстве источников / Р. И. Мачинская, И. В. Талалай, А. В. Курганский // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. — 2015. — Т. 65. — № 6. — С. 661–675.
22. **Мачинская, Р. И.** Функциональная организация правого и левого полушарий мозга человека при направленном внимании/ Р. И. Мачинская, Н. О. Мачинский, Е. И. Дерюгина // Физиология человека. – 1992. – Т.18. – № 6. – Р. 77-85.
23. **Мачинская, Р. И.** Функциональное созревание мозга и формирование нейрофизиологических механизмов избирательного произвольного внимания у детей младшего школьного возраста / Р. И. Мачинская // Физиология человека. – 2006. – Т.32. – № 1. – С. 26-36.
24. **Мачинский, Н. О.** Электрофизиологическое исследование функциональной организации мозга при направленном внимании. Сообщение 1. Взрослые в норме / Н. О. Мачинский, Р. И. Мачинская, В. Д. Труш // Физиология человека. – 1990. – С. 5-16.
25. **Мачинский, Н. О.** Электрофизиологическое исследование функциональной организации мозга при направленном внимании. Сообщение 2. Дети 11-13 лет в норме / Н. О. Мачинский, Р. И. Мачинская, В. Д. Труш // Физиология человека. – 1990. – С. 5-13.
26. **Наатанен, Р.** Внимание и функция мозга: Учеб. пособие/ Пер. с англ. Под ред. Е.Н. Соколова / Р. Наатанен. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 560 с.

27. **Павлов, И. П.** Лекции о работе больших полушарий головного мозга : полное собрание сочинений : в 8 т. / И. П. Павлов. – М.-Л., 1949. – 4 т.
28. **Рубинштейн, С. Л.** Основы общей психологии / С. Л. Рубинштейн. – СПб. – 1998.
29. **Сергиенко, Е. А.** Ранее когнитивное развитие. Новый взгляд / Е. А. Сергиенко. – М.: ИП РАН, 2006. – 464 с.
30. **Соколов, Е. Н.** О моделирующих свойствах нервной системы : Кибернетика, мышление, жизнь / Е. Н. Соколов. – М.: Мысль, 1964. – 242-279 с.
31. **Талалай, И. В.** Методические аспекты изучения превосходящего внимания / И. В. Талалай // Вестник Московского государственного лингвистического университета. Образование и педагогические науки. — 2016. — Т. 17, № 756. — С. 65–77.
32. **Тихомиров, О. К.** Структура мыслительной деятельности человека (Опыт теоретического и экспериментального исследования) / О. К. Тихомиров. – М.: Изд-во Московского ун-та., 1969. – 304 с.
33. **Узнадзе, Д. Н.** Экспериментальные основы психологии установки/ Д. Н. Узнадзе. – Тбилиси : Изд-во Акад. наук Груз. ССР, 1961. – 190 с.
34. **Фаликман, М.** Когнитивная психология: история и современность : Хрестоматия / пер. с англ. под ред. М. В. Фаликман, В. Ф. Спиридонова. – М.: Ломоносовъ, 2011. – 384 с.
35. **Фейгенберг, И. М.** Вероятностное прогнозирование и преднастройка к движениям/ И. М. Фейгенберг, В. А. Иванников. – М.: Издательство МГУ, 1978. – 112 с.
36. **Abrahamse, E. L.** Representing serial action and perception / E. L. Abrahamse, L. Jimenez, W. B. Verwey, B. A. Clegg // Psychon Bull Rev. – 2010. – V.17. – № 5. – P. 603-623.

37. **Altamura, M.** Dynamic cortical involvement in implicit anticipation during statistical learning / M. Altamura, F. W. Carver, B. Elvevåg, D. R. Weinberger, R. Coppola // *Neuroscience Letters*. – 2014. – V.558. – P.73-77.
38. **Anderson, J. R.** Cognitive psychology and its implications / J. R. Anderson. – 6th ed. – Worth Publishers, 2004. – 519 p.
39. **Banerjee, S.** Oscillatory alpha-band mechanisms and the deployment of spatial attention to anticipated auditory and visual target locations: Supramodal or sensory-specific control mechanisms? / S. Banerjee, A. C. Snyder, S. Molholm, J. J. Foxe // *The Journal of Neuroscience*. – 2011. – V. 31. – P. 9923-9932.
40. **Bastiaansen, M. C. M.** Event-related desynchronization during anticipatory attention for an upcoming stimulus: a comparative EEG/MEG study / M. C. M. Bastiaansen, K. B. E. Böcker, C. H. M. Brunia, J. C. de Munck, H. Spekreijse // *Clinical Neurophysiology*. – 2001. – V. 112. – № 2. – P. 393-403.
41. **Berry, B. C.** On the relationship between task performance and associated verbalizable knowledge / B.C. Berry, D.E. Broadbent // *Quarterly Journal of Experimental Psychology*. – 1984. – P. 209-231.
42. **Boutin, A.** Modality-specific organization in the representation of sensorimotor sequences / A. Boutin, C. Massen, H. Heuer // *Front Psychol*. – 2013. – V. 4. – P. 937.
43. **Bressler, S. L.** Top-down control of human visual cortex by frontal and parietal cortex in anticipatory visual spatial attention / S. L. Bressler, W. Tang, C. M. Sylvester, G. L. Shulman, M. Corbetta // *J. Neurosci*. – 2008. – P. 10056-10061.
44. **Broadbent, D. E.** Perception and communication/ D. E. Broadbent. – Elmsford : Pergamon Press, 1958. – 340 p.
45. **Brunia, C. H.** Anticipatory attention to verbal and non-verbal stimuli is reflected in a modality-specific SPN / C.H. Brunia, G.J. van Boxtel // *Exp. Brain. Res*. – 2004. – V. 156. – № 2. – P. 231-239.
46. **Brunia, C. H.** CNV and SPN: Indices of anticipatory behavior : The Bereitschaftspotential: movement-related cortical potentials / C. H. Brunia;

edited by M. Jahanshahi, M. Hallett. – New York: Kluwer Academic / Plenum, 2003. – 207-227 p.

47. **Brunia, C. H.** Distribution of slow potentials related to motor preparation and stimulus anticipation in a time estimation task / C. H. Brunia, E. J. Damen // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* – 1988. – V. 69. – P. 234-243.
48. **Brunia, C. H.** Neural aspects of anticipatory behavior / C. H. Brunia // *Acta Psychol. (Amst.)*. – 1999. – V. 101. – № 2-3. – P. 213-242.
49. **Brunia, C. H.** Wait and see / C. H. Brunia, G. J. van Boxtel // *Int. J. Psychophysiol.* – 2001. – V. 43. – № 1. – P. 59-75.
50. **Brunia, C. H.** Waiting to perceive: reward or punishment? / C. H. Brunia, S. A. Hackley, G. J. van Boxtel, Y. Kotani, Y. Ohgami // *Clin. Neurophysiol.* – 2011. – V. 122. – № 5. – P. 858-868.
51. **Bullock, D.** Adaptive neural models of queuing and timing in fluent action / D. Bullock // *Trends Cogn Sci.* – 2004. – P. 426-433.
52. **Burgess, P. W.**, Brain regions involved in prospective memory as determined by positron emission tomography/ P. W. Burgess, A. Quayle, C. D. Frith // *Neuropsychologia.* – 2001. – V. 39. – P. 545-555.
53. **Buschman, T. J.** Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices / T. J. Buschman, E. K. Miller // *Science.* – 2007. – P. 1860-1862.
54. **Buschman, T. J.** Serial, covert, shifts of attention during visual search are reflected by the frontal eye fields and correlated with population oscillations / T. J. Buschman, E. K. Miller // *Neuron.* – 2009. – P. 386–396.
55. **Capotosto, P.** Differential contribution of right and left parietal cortex to the control of spatial attention: a simultaneous EEG-rTMS study / P. Capotosto, C. Babiloni, G. L. Romani, M. Corbetta // *Cereb. Cortex.* – 2012. – V. 22. – № 446. – P. 454.

56. **Capotosto, P.** Frontoparietal cortex controls spatial attention through modulation of anticipatory alpha rhythms/ P. Capotosto, C. Babiloni, G. L. Romani, M. Corbetta // *J. Neurosci.* – 2009. – V. 29. – P. 5863–5872.
57. **Cleeremans, A.** Implicit learning: News from the front / A. Cleeremans, A. Destrebecqz, M. Boyer // *Trends in cognitive psychology.* – 1998. – P. 406-416.
58. **Cohen, A.** Attention and structure in sequence learning / A. Cohen, R. I. Ivry, S. W. Keele // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition.* – 1990. – V. 16. – № 1. – P. 17-30.
59. **Cohen, R. A.** *Cognitive Science of Attention: Current Concepts and Approaches : The Neuropsychology of Attention* / R. A. Cohen; edited by R. A. Cohen. – New York: Springer, 2014. – P.55-68.
60. **Coomans, D.** The effect of attentional load on implicit sequence learning in children and young adults/ D. Coomans, J. Vandebossche, N. Deroost// *Frontiers in Psychology.* – 2014. –V. 5. – P. 465.
61. **Corbetta, M.** Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain / M. Corbetta, G. L. Shulman // *Nat. Rev. Neurosci.* – 2002. – P. 201-215.
62. **Correa, A.** Selective temporal attention enhances the temporal resolution of visual perception: Evidence from a temporal order judgment task/ A. Correa, D. Sanabria, C. Spence, P. Tudela, J. Lupianez // *Brain Res.* – 2006. – V. 1070. – № 1. – P. 202-205.
63. **Conway, C. M.** Modality-constrained statistical learning of tactile, visual, and auditory sequences / C.M. Conway, M.H. Christiansen // *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* – 2005. – V. 31. – № 1. – P. 24-39.
64. **Coull, J. T.** Neural correlates of attention and arousal: insights from electrophysiology, functional neuroimaging and psychopharmacology / J. T. Coull // *Progress in Neurobiology.* – 1998. – V. 55. – P. 343-361.
65. **Cui, J.** BSMART: A Matlab / C toolbox for analysis of multichannel neural time series / J. Cui, L. Xu, S. L. Bressler, M. Ding, H. Liang // *Neural Networks.* – 2008. – P. 1094-1104.



66. **Dale, R.** Prediction during statistical learning, and implications for the implicit/explicit divide / R. Dale, N. D. Duran, J. R. Morehead // *Adv. Cogn. Psychol.* – 2012. – V. 8. – № 2. – P. 196-209.
67. **Damen, E. J.** Changes in heart rate and slow potentials related to motor preparation and stimulus anticipation in a time estimation task / E. J. Damen, C. H. Brunia // *Psychophysiology.* – 1987. – V. 24. – P. 700-713.
68. **Das, N.** The effect of head-related filtering and ear-specific decoding bias on auditory attention detection / N. Das, W. Biesmans, A. Bertrand, T. Francart // *J. Neural. Eng.* – 2016. – V. 13. – № 5.
69. **Desimone, R.** Neural mechanisms of selective visual attention / R. Desimone, J. Duncan // *Annu. Rev. Neurosci.* – 1995. – P. 193-222.
70. **Destrebecqz, A.** The neural correlates of implicit and explicit sequence learning: Interacting networks revealed by the process dissociation procedure / A. Destrebecqz, P. Peigneux, S. Laureys, C. Degueldre, G. D. Fiore, J. A. A. Luxen, M. Van Der Linden, A. Cleeremans, P. Maquet // *Learn. Mem.* – 2005. – V. 12. – № 5. – P. 480-490.
71. **Doesburg, S. M.** From local inhibition to long-range integration: a functional dissociation of alpha-band synchronization across cortical scales in visuospatial attention / S. M. Doesburg, J. J. Green, J. J. McDonald, L. M. Ward // *Brain. Res.* – 2009. – V. 1303. – P. 97-110.
72. **Doyon, J.** Role of the striatum, cerebellum, and frontal lobes in the learning of a visuomotor sequence / J. Doyon, D. Gaudreau, R. Laforce, M. Castonguay, P. J. Bedard, F. Bedard, J.-P. Bouchard // *Brain and Cognition.* – 1997. – P. 218-245.
73. **Eickhoff, S. B.** A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data / S. B. Eickhoff, K. E. Stephan, H. Mohlberg, C. Grefkes, G. R. Fink, K. Amunts, K. Zilles // *Neuroimage.* – 2005. – V. 25. – № 4. – P. 1325-1335.

74. **Eriksen, B. A.** Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task / B. A. Eriksen, C. W. Eriksen // Perception & Psychophysics. – 1974. – V. 16. – P. 143.
75. **Fassbender, C.** The role of a right fronto-parietal network in cognitive control / C. Fassbender, C. Simoes-Franklin, K. Murphy, R. Hester, J. Meaney, I. H. Robertson, H. Garavan // Journal of Psychophysiology. – 2006. – V. 20. – № 4. – P. 286-296.
76. **Fiebach, C. J.** Dynamic anticipatory processing of hierarchical sequential events: a common role for Broca's area and ventral premotor cortex across domains? / C. J. Fiebach, R. I. Schubotz // Cortex. – 2006. – V. 42. – № 4. – P. 499-502.
77. **Fitts, P. M.** Human performance / P. M. Fitts, M. I. Posner. – Belmont : BrookCole, 1967. – 162 p.
78. **Folia, V.** Implicit structured sequence learning: an fMRI study of the structural mere-exposure effect / V. Folia, K. M. Petersson // Front. Psychol. – 2014. – V. 5. – P. 13.
79. **Frensch, P. A.** Implicit learning of unique and ambiguous serial transitions in the presence and absence of a distractor task / P. A. Frensch, A. Buchner, J. Lin // Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition. – 1994. – V. 20. – № 3. – P. 567-584.
80. **Frensch, P. A.** Learning versus behavioral expression of the learned: The effects of a secondary tone-counting task on implicit learning in the serial reaction task / P. A. Frensch, J. Lin, A. Buchner // Psychological Research. – 1998. – V. 61. – № 2. – P. 83-98.
81. **Freunberger, R.** Dissociation between phase-locked and nonphase-locked alpha oscillations in a working memory task / R. Freunberger, R. Fellinger, P. Sauseng, W. Gruber, W. Klimesch // Human Brain Mapping. – 2009. – V. 30. – № 10. – P. 3417-3425.
82. **Friston, K. J.** Functional and effective connectivity: A review / K. J. Friston // Brain Connectivity. – 2011. – V. 1. – № 1. – P. 13-24.

83. **Goldman, K. J.** Voluntary orienting among children and adolescents with Down syndrome and MA-matched typically developing children / K. J. Goldman, T. Flanagan, C. Shulman, J. T. Enns, J. A. Burack // Am. J. Ment. Retard. – 2006. – V. 110. – № 3. – P. 157-163.
84. **Grech, R.** Review on solving the inverse problem in EEG source analysis/ R. Grech, T. Cassar, J. Muscat, K. P. Camilleri, S. G. Fabri, M. Zervakis, P. Xanthopoulos, V. Sakkalis, B. Vanrumste // J Neuroeng Rehabil. – 2008. – P. 25.
85. **Grossberg, S.** Behavioral contrast in short term memory: serial binary memory models or parallel continuous memory models? / S. Grossberg // J Math Psychol. – 1978. – P. 199-219.
86. **Hahn, E.** Test-retested reliability of attention network test measures in schizophrenia / E. Hahn, T. M. Ta, C. Hahn, L. K. Kuehl, C. Ruehl, A. H. Neuhaus, M. Dettling // Schizophrenia Research. – 2011. – V. 133. – P. 218-222.
87. **Hallez, H.** Review on solving the forward problem in EEG source analysis / H. Hallez, B. Vanrumste, R. Grech, J. Muscat, W. De Clercq, A. Vergult, Y. D'Asseler, K. P. Camilleri, S. G. Fabri, S. Van Huffel, I. Lemahieu // J. Neuroeng. Rehabil. – 2007. – P. 46.
88. **Hassan, M.** EEG source connectivity analysis: From dense array recordings to brain networks / M. Hassan, O. Dufor, I. Merlet, C. Berrou, F. Wendling // PLoS One. – 2014. – V. 9. – № 8. – P. e105041.
89. **Herreros, L.** Orienting of attention with and without cue awareness/ L. Herreros, A. J. Lambert, A. B. Chica // Neuropsychologia. – 2017. – V. 99. – P. 165-171.
90. **Heuer, H.** Implicit learning of sequences of tasks / H. Heuer, V. Schmidtke, T. Kleinsorge // Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition. – 2001. – V. 27. – № 4. – P. 967-983.
91. **Hikosaka, O.** Central mechanisms of motor skill learning / O. Hikosaka, K. Nakamura, K. Sakai, H. Nakahara // Curr Opin Neurobiol. – 2002. – P. 217222.
92. **Houghton, G.** Parallel Models of Serial Behaviour: Lashley Revisited / G. Houghton, T. Hartley // PSYCHE. – 1996. – V. 2. – № 25.

93. **James, W.** Principles of psychology (Электронный ресурс) / W. James. – New York : Holt, 1890. – 1393 p. – Режим доступа: <https://ebooks.adelaide.edu.au/j/james/william/principles/chapter11.html>
94. **Jimenez, L.** Which attention is needed for implicit sequence learning? / L. Jimenez, C. Mendez // Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory & Cognition. – 1999. – V. 25. – № 1. – P. 236-259.
95. **Jones, S. R.** Cued spatial attention drives functionally-relevant modulation of the mu rhythm in primary somatosensory cortex / S. R. Jones, C. E. Kerr, Q. Wan, D. L. Pritchett, M. Hämäläinen, C. I. Moore // The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience. – 2010. – V. 30. – № 41. – P. 13760-13765.
96. **Kahnemann, D.** Changing views of attention and automaticity : Varieties of attention / D. Kahnemann, A. Traismann; edited by R. Parasuraman, D. R. Davies. – New York: Academic Press, 1984. – 29-61 p.
97. **Kastner, S.** Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation / S. Kastner, M. A. Pinsk, P. De Weerd, R. Desimone, L. G. Ungerleider // Neuron. – 1999. – V. 22. – P. 751-761.
98. **Kastner, S.** Mechanisms of visual attention in the human cortex / S. Kastner, L. G. Ungerleider // Annu. Rev. Neurosci. – 2000. – P. 315-341.
99. **Klimesch, W.** Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information / W. Klimesch // Trends Cogn. Sci. – 2012. – V. 16. – № 12. – P. 606-617.
100. **Knudsen, E. I.** Fundamental components of attention / E. I. Knudsen // Annu Rev Neurosci. – 2007. – P. 57-78.
101. **Kushner, M.** Implicit detection of event interdependencies and a PDP model of the process : Proceedings of the Thirteenth Annual Conference of the Cognitive Science Society / M. Kushner, A. Cleeremans, A. S. Reber. – Hillsdale : Erlbaum, 1991. – 6 p.

102. **Landau, S. M.** Sequence learning in pianists and non-pianists: An fMRI study of motor expertise / S. M. Landau, M. D'Esposito // *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*. – 2006. – P. 246-259.
103. **Lashley, K. S.** The problem of serial order in behavior : Cerebral mechanisms in behavior / K. S. Lashley; edited by L. A. Jeffress. – New York : Wiley, 1951. – 112-131 p.
104. **Lewicki, P.** Acquisition of procedural knowledge about a pattern of stimuli that cannot be articulated / P. Lewicki, T. Hill, E. Bizot // *Cognit. Psychol.* – 1988. – № 20. – P. 24-37
105. **Liu, Y.** Top-down modulation of neural activity in anticipatory visual attention: control mechanisms revealed by simultaneous EEG-fMRI / Y. Liu, J. Bengson, H. Huang, G.R. Mangun, M. Ding // *Cereb. Cortex*. – 2016. – V. 26. – № 2. – P. 517-529.
106. **Marzinzik, F.** The human thalamus is crucially involved in executive control operations /F. Marzinzik, M. Wahl, G. H. Schneider, A. Kupsch, G. Curio // *J. Cogn. Neurosci.* – 2008. – P. 1903-1914.
107. **McAlonan, K.** Thalamic reticular nucleus activation reflects attentional gating during classical conditioning / K. McAlonan, V. J. Brown, E. M. Bowman // *J. Neurosci.* – 2000. – P. 8897-8901.
108. **Miller, G. A.** The magical number seven, plus or minus two: some limits on our capacity for processing information / G.A. Miller // *Psychological Review*. – 1956. –V. 63. – № 2. – P. 81-97.
109. **Moore, T.** Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex / T. Moore, K. M. Armstrong // *Nature*. – 2003. – P. 370-373.
110. **Monsell, S.** Task switching / S. Monsell // *Trends in Cognitive Sciences*. – 2003. – V. 7. – № 3. – P. 134-140.
111. **Moore, T.** Visuomotor origins of covert spatial attention / T. Moore, K. M. Armstrong, M. Fallah // *Neuron*. – 2003. – P. 671-683.

112. **Mozolic, J. L.** Cross-modal deactivations during modality-specific selective attention / J. L. Mozolic, D. Joyner, C. E. Hugenschmidt, A. M. Peiffer, R. A. Kraft, J. A. Maldjian, P. J. Laurienti // *BMC Neurol.* – 2008. – V. 8. – P. 35.
113. **Nachev, P.** The role of the pre-supplementary motor area in the control of action / P. Nachev, H. Wydell, K. O'Neill, M. Husain, C. Kennard // *Neuroimage.* – 2007. – V. 36. – P. 155-163.
114. **Nissen, M. J.** Attentional requirements of learning: Evidence from performance measures / M. J. Nissen, P. Bullemer // *Cognit. Psychol.* – 1987. – V. 19. – № 1. – P. 1-32.
115. **Norman, D. A.** Attention to Action : Consciousness and Self-Regulation: Advances in Research and Theory / D. A. Norman, T. Shallice; edited by R. J. Davidson, G. E. Schwartz, D. Shapiro. – Boston : Springer US, 1986. – 4 v. – 1-18 p.
116. **Neisser, U.** Anticipations, images and introspection / U. Neiser // *Cognition.* – 1978. – V. 6. – P. 169-174.
117. **Neumann, O.** Visual selective attention: Introductory remarks / O. Neumann, A. Heijden, D. A. Allport // *Psychological Research.* – 1986. – V. 48. – № 4. – P. 185-188.
118. **Pascual-Marqui, R. D.** Assessing interactions in the brain with exact low-resolution electromagnetic tomography / R. D. Pascual-Marqui, D. Lehmann, M. Koukkou, K. Kochi, P. Anderer, B. Saletu, H. Tanaka, K. Hirata, E. R. John, L. Prichep, R. Biscay-Lirio, T. Kinoshita // *Philos. Trans. A. Math. Phys. Eng. Sci.* – 2011. – V. 369. – № 1952. – P. 3768-3784.
119. **Perruchet, P.** Implicit learning and statistical learning: one phenomenon, two approaches / P. Perruchet, S. Pacton // *Trends Cogn. Sci.* – 2006. – V. 10. – № 5. – P. 233-238.
120. **Plude, D. J.** The development of selective attention: a life-span overview / D.J. Plude, J.T. Enns, D. Brodeur // *Acta Psychol (Amst).* – 1994. – V. 86. – P. 227-272.

121. **Poldrack, R. A.** From brain maps to cognitive ontologies: informatics and the search for mental structure / R. A. Poldrack, T. Yarkoni // *Annu. Rev. Psychol.* – 2016. – V. 67. – P. 587-612.
122. **Porjesz, B.** The effects of stimulus expectancy on brain evoked potentials / B. Porjesz, H. Begleiter // *Psychophysiology.* – 1975. – V. 12. – P. 152-157.
123. **Posner, M. I.** Attention and the detection of signals / M. I. Posner, C. R. Snyder, B.J. Davidson // *J. Exp. Psychol.* – 1980. – V.109. – № 2. – P.160-174.
124. **Posner, M. I.** Attention as an organ system : Topics in integrative neuroscience: from cells to cognition / M. I. Posner, J. Fan; edited by J. R. Pomerantz. – Cambridge : Cambridge University Press, 2008. – 31-62 p.
125. **Posner, M. I.** Components of visual orienting : Attention and performance X: Control of language processes / M. I. Posner, Y. Cohen; edited by H. Bouma, D. G. Bouwhuis. – London : Lawrence Erlbaum, 1984. – 32 v. – 531-556 p.
126. **Posner, M. I.** The attention system of the human brain / M. I. Posner, S. E. Petersen // *Annu. Rev. Neurosci.* – 1990. – P. 25-42.
127. **Rauch, S. L.** Striatal recruitment during an implicit sequence learning task as measured by functional magnetic resonance imaging / S. L. Rauch, P. J. Whalen, C. R. Savage, T. Curran, A. Kendrick, H. D. Brown, G. Bush, H. C. Breiter, B. R. Rosen // *Hum. Brain. Map.* – 1997. – P. 124-132.
128. **Reber, A. S.** Implicit learning and tacit knowledge: An Essay on the Cognitive Unconscious / A.S. Reber. – New York : Oxford University Press, 1993. – 188 p.
129. **Reber, A. S.** Implicit learning and tacit knowledge / A. S. Reber // *J. Exp. Psychol. Gen.* – 1989. – V. 118. – № 3. – P. 219-235.
130. **Reber, A. S.** Implicit learning of artificial grammars / A. S. Reber // *J. Verbal Learn. Verbal Behav.* – 1967. – № 6. – P. 855-863.
131. **Rhodes, B. J.** Learning and production of movement sequences: behavioral, neurophysiological, and modeling perspectives / B. J. Rhodes, D. Bullock, W. B. Verwey, B. B. Averbeck, M. P. Page // *Hum Mov Sci.* – 2004. – P. 699-746.

132. **Rizzolatti, G.** Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements / G. Rizzolatti, R. Camarda, L. Fogassi, M. Gentilucci, G. Luppino, M. Matelli // *Exp. Brain. Res.* – 1998. – V. 71. – № 3. – P. 491-507.
133. **Rizzolatti, G.** Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex / G. Rizzolatti, L. Fogassi, V. Gallese // *Curr. Opin. Neurobiol.* – 2002. – V. 12. – № 2. – P. 149-154.
134. **Rohenkohl, G.** Alpha oscillations related to anticipatory attention follow temporal expectations / G. Rohenkohl, A. C. Nobre // *J. Neurosci.* – 2011. – V. 31. – P. 14076-14084.
135. **Rohenkohl, G.** Combining spatial and temporal expectations to improve visual perception / G. Rohenkohl, I. C. Gould, J. Pessoa, A. C. Nobre // *Journal of Vision.* – 2014. – V. 14. – № 4. – P. 8.
136. **Ruff, C. C.** Concurrent TMS-fMRI and psychophysics reveal frontal influences on human retinotopic visual cortex / C. C. Ruff, F. Blankenburg, O. Bjoertomt, S. Bestmann, E. Freeman, J. D. Haynes, G. Rees, O. Josephs, R. Deichmann, J. Driver // *Curr Biol.* – 2006. – P. 1479-1488.
137. **Ruff, C. C.** Distinct causal influences of parietal versus frontal areas on human visual cortex: evidence from concurrent TMS-fMRI / C. C. Ruff, S. Bestmann, F. Blankenburg, O. Bjoertomt, O. Josephs, N. Weiskopf, R. Deichmann, J. Driver // *Cereb Cortex.* – 2008. – P. 817-827.
138. **Saffran, J. R.** Statistical learning by 8-month-old infants / J. R. Saffran, R. N. Aslin, E. L. Newport // *Science.* – 1996. – V. 274. – № 5294. – P. 1926-1928.
139. **Serences, J. T.** Selective visual attention and perceptual coherence / J. T. Serences, S. Yantis // *Trends Cogn. Sci.* – 2006. – P. 38-45.
140. **Schapiro, A.** Statistical Learning : Brain Mapping: An Encyclopedic Reference / A. Schapiro, N.B. Turk-Browne. – San Diego : Elsevier, 2015. –501-506 p.



141. **Shiffrin, R. M.** Controlled and automatic human information processing: II. Perceptual learning, automatic attending and a general theory/ R. M. Shiffrin, W. Schneider // *Psychological Review*. – 1977. – V. 84. – № 2. – P. 127190.
142. **Shomstein, S.** Cognitive functions of the posterior parietal cortex: top-down and bottom-up attentional control / S. Shomstein // *Front. Integr. Neurosci.* – 2012. – V. 6. – P. 38.
143. **Shulman, G. L.** Areas involved in encoding and applying directional expectations to moving objects / G. L. Shulman, J. M. Ollinger, E. Akbudak, T. E. Conturo, A. Z. Snyder, S. E. Petersen, M. Corbetta // *J. Neurosci.* – 1999. – V. 19. – P. 9480-9496.
144. **Simpson, G. V.** Dynamic activation of frontal, parietal, and sensory regions underlying anticipatory visual spatial attention / G. V. Simpson, D. L. Weber, C. L. Dale, D. Pantazis, S. L. Bressler, R. M. Leahy, T. L. Luks // *J. Neurosci.* – 2011. – V. 31. – № 39. – P. 13880-13889.
145. **Soto, D.** Distinct causal mechanisms of attentional guidance by working memory and repetition priming in early visual cortex / D. Soto, D. Llewelyn, J. Silvanto // *J. Neuroscience*. – 2012. – P. 3447-3452.
146. **Spence, C.** On measuring selective attention to an expected sensory modality / C. Spence, J. Driver // *Percept. Psychophys.* – 1997. – V. 59. – № 3. – P. 389-403.
147. **Stadler, M. A.** Role of attention in implicit learning / M. A. Stadler // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. – 1995. – V. 21. – № 3. – P. 674-685.
148. **Treisman, M.** Stimulus-response theory and expectancy / M. Treisman // *British Journal of Psychology*. – 1960. – V.51. – № 1. – P.49-60.
149. **Turk-Browne, N. B.** Implicit perceptual anticipation triggered by statistical learning / N. B. Turk-Browne, B. J. Scholl, M. K. Johnson, M. M. Chun // *J. Neurosci.* – 2010. – V. 30. – № 33. – P. 11177-11187.

150. **Verhoef, B. E.** Synchronization between the end stages of the dorsal and the ventral visual stream / B. E. Verhoef, R. Vogels, P. Janssen // *J. Neurophysiol.* – 2011. – P. 2030-2042.
151. **Weiermann, B.** Implicit task sequence learning with auditory stimuli / B. Weiermann, B. Meier // *J. Cognitive Psychology.* – 2012. – V. 24. – № 4. – P. 468–475.
152. **Wittgenstein, L.** *Philosophical investigations* / L. Wittgenstein. – Oxford : Blackwell, 1958. – 250 p.
153. **Woodman, G. F.** Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search / G. F. Woodman, S. J. Luck // *Nature.* – 1999. – V. 400. – P. 867-869.
154. **Yantis, S** Abrupt visual onsets and selective attention: Evidence from visual search / S. Yantis, J. Jonides // *J. Exp. Psychol.: Hum. Percep. Perform.* – 1984. – V. 10. – P. 601-621.
155. **Zanto, T. P.** Causal role of the prefrontal cortex in top-down modulation of visual processing and working memory / T. P. Zanto, M. T. Rubens, A. Thangavel, A. Gazzaley // *Nat. Neurosci.* – 2011. – V. 14. – № 5. – P. 656-661.
156. **Zhao, J.** Attention is spontaneously biased toward regularities / J. Zhao, N. Al-Aidroos, N. B. Turk-Browne // *Psychol. Sci.* – 2013. – V. 24. – № 5. – P. 667-677.
157. **Zhuang, P.** Implicit and explicit learning in an auditory serial reaction time task / P. Zhuang, N. Dang, A. Waziri, C. Gerloff, L.G. Cohen, M. Hallett // *Acta. Neurol. Scand.* – 1998. – V. 97. – № 2. – P. 131-137.
158. **Zikopoulos, B.** Circuits for multisensory integration and attentional modulation through the prefrontal cortex and the thalamic reticular nucleus in primates / B. Zikopoulos, H. Barbas // *Reviews in the neurosciences.* – 2007. – P. 417-438.
159. **Zikopoulos, B.** Prefrontal projections to the thalamic reticular nucleus form a unique circuit for attentional mechanisms / B. Zikopoulos // *J. Neurosci.* – 2006. – P. 7348-7361.