
ОБЗОРЫ, ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 612.822.3+612.825.54

**ВНИМАНИЕ И ДВИЖЕНИЯ ГЛАЗ.
ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ,
НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ И ЭЭГ-КОРРЕЛЯТЫ**

© 2008 г. М. В. Славущая, В. В. Моисеева, В. В. Шульговский

*Кафедра физиологии высшей нервной деятельности
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
e-mail: mvslav@yandex.ru*

Поступила в редакцию 20.06.2007 г.

Принята в печать 10.09.2007 г.

В обзоре представлены современные данные литературы, посвященные проблеме внимания; изложены наиболее известные психофизиологические концепции и нейрофизиологические модели внимания и показана взаимосвязь пространственного внимания и саккадических движений глаз. Приведены данные об отражении механизмов внимания и саккадической подготовки в выраженности и топографии вызванных и связанных с событием потенциалов коры головного мозга. На основании данных литературы и собственных данных показан вклад различных видов внимания при подготовке и программировании саккады, что находит отражение в комплексе потенциалов ЭЭГ различной длительности и полярности, анализ параметров и топографии которых может служить инструментом для исследования механизмов внимания.

Ключевые слова: саккада, пространственное внимание, нейрофизиологические модели, вызванные потенциалы, потенциалы ЭЭГ, связанные с событием.

**Attention and Eye Movements in Human: Psychophysiological Concepts,
Neurophysiological Models and EEG Correlates**

M. V. Slavutskaya, V. V. Moiseeva, V. V. Shulgovsky

*Department of Physiology of Higher Nervous Activity, Lomonosov State University, Moscow,
e-mail: mvslav@yandex.ru*

A review. Recently published articles concerning the problem of attention are discussed, the most popular psychophysiological concepts and neurophysiological models of attention are described, and correlation of spatial attention and saccadic eyes movements is shown. The evidence for reflection of attention mechanisms and saccade preparation in intensity and topography of the visual evoked potentials and event-related potentials is given. On the basis of the results obtained by the authors and literature data, the contribution of attention to preparation of a saccade and its programming is shown. Different kinds of attention are reflected in a complex of EEG potentials of various duration and polarity. The analysis of parameters and topography of these potentials can serve a tool for investigation of the attention mechanisms.

Key words: saccade, spatial attention, neurophysiological model, evoked potential, event-related potential.

**1. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ
О ВНИМАНИИ В ПСИХОФИЗИОЛОГИИ**

Проблема внимания является одной из центральной в психологии и психофизиологии. По определению А.Р. Лурии (1972) под вниманием понимают избирательность (селективность) психических процессов, рассматривая его “как фактор, который обеспечивает выде-

ление существенных для психической деятельности элементов, так и процесс, который поддерживает контроль за четким и организованным протеканием психических процессов” [9, с. 256]. Последние 30 лет благодаря применению методов анализа вызванных и связанных с событием потенциалов ЭЭГ, позитронно-эмиссионной (ПЭТ) и магнитно-резонансной

томографии (МРТ) у человека, а также регистрации активности одиночных нейронов у обезьян был накоплен огромный экспериментальный и клинический материал, позволивший обобщить имевшиеся сведения и расширить существующие концепции внимания. Однако единого представления о природе внимания до сих пор не существует.

В настоящее время внимание рассматривается как несколько разнородных феноменов, не зависящих друг от друга и подчиняющихся различным факторам и закономерностям [3, 10]. Согласно концепции Дж. Коулла [32], внимание может быть подразделено на 4 вида: 1) ориентационное внимание, направленное на определенный стимул; 2) селективное (или сфокусированное) внимание, обеспечивающее процессы приоритета в восприятии стимулов; 3) распределенное внимание между несколькими одновременно предъявляемыми стимулами; 4) длительное, поддерживающее (sustained) или установочное внимание при длительном действии стимула или его ожидании. При этом пространственное внимание рассматривается как разновидность каждого из этих видов внимания.

Большой вклад в исследование проблемы внимания внесли работы известных психофизиологов М. Познера, Д. Оллпорта и Д. Лаберга. М. Познер [82–85] рассматривает внимание как систему контроля умственных процессов и подразделяет ее на три подсистемы с функциями ориентации на сенсорное событие (1), детекции сигнала для его фокальной переработки (2) и поддержания бдительности или уровня бодрствования (3).

Д. Оллпорт [25] предполагает особую роль внимания в организации когнитивных процессов и поведения. В основе его гипотезы лежат представления о параллельно-распределенной системе обработки информации, состоящей из множества специализированных нейронных модулей, находящихся на различных уровнях мозга. Функция внимания при этом состоит в избирательной организации взаимодействия отдельных модулей для обеспечения адекватного поведения. Важная роль в модели отводится памяти, которая встроена в эту систему в виде устойчивых или временных соединений модулей.

Неразрывная связь процессов внимания и памяти была также показана во многих исследованиях [5, 13, 21, 22, 38, 74, 82 и др.].

Д. Лаберг [70] выделяет три основные формы селективного внимания: 1) простая селекция, заключающаяся в идентификации стимула; 2) подготовительное внимание в период ожидания целевого стимула, функция которого – обеспечить эффективную упреждающую ответную реакцию, и 3) поддерживающее (maintains) внимание, направленное на длительно действующий стимул или процесс.

Один из вопросов, который до сих пор вызывает споры в когнитивной психологии и психофизиологии, – это вопрос о том, на каком уровне восприятия и переработки стимула включаются механизмы внимания – в период восприятия стимула (ранняя селекция) или на стадии выбора ответной реакции и рабочей памяти (поздняя селекция) [56, 57, 73]. Существуют представления о неосознанном автоматическом механизме переработки стимулов (“предвнимательная” обработка), который включает внимание [82, 83]. Предполагается, что он состоит из трех процессов: 1) сенсорного, который обеспечивает восприятие признака специфической информации и осуществляется с помощью системы параллельно работающих детекторов признаков; 2) перехода этой информации в сенсорную память; 3) процесса, приводящего к переключению внимания. Предполагается, что процесс включения внимания в ответ на появление стимула на входе обеспечивает осознанное восприятие. Этот этап связан с подключением внимания к сенсорной памяти.

В настоящее время внимание исследуется как феномен, ответственный за модуляцию процессов обработки информации на сенсорном входе [6, 8, 10, 13, 82], а также как один из когнитивных процессов, участвующих в подготовке и осуществлении моторных актов (“attention to action”) [25, 38, 65, 89, 94]. Разделение процессов внимания на сенсорные и моторные является достаточно условным и связано с методическими ограничениями. По мнению Н.Ф. Суворова и О.П. Таирова, одной из основных функций внимания в механизмах организации двигательного акта является отбор сенсорных каналов, по которым будет контролироваться движение [22].

В то же время при формировании произвольного двигательного акта система внимания определяется преимущественно внутренней моделью будущего движения и запускается до движения. По представлениям Н.А. Бернштейна эта “модель потребностного будущего” строится на основе имеющихся в памяти

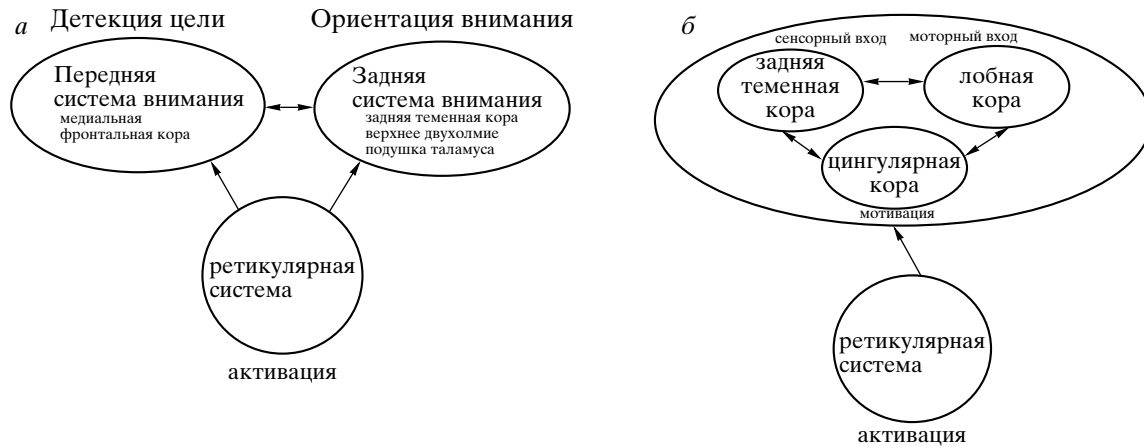


Рис. 1. Нейрофизиологические модели внимания по М. Познеру (а) [82] и М. Мезуламу (б) [77].
Fig 1. Neurophysiology model of attention by M. Posner (a) [82] and by M. Mesulam (b) [77].

данных о двигательных координациях, текущем состоянии двигательного аппарата и характере мотивации текущего поведенческого акта [1].

Таким образом, согласно современным представлениям внимание интегрируется непосредственно в процессы обработки сенсорного сигнала, запускающего движение, а также в моторный контроль, включающий выбор и запуск оптимальной моторной программы и анализа сигналов обратной связи при выполнении движений. При этом процессы внимания тесно взаимодействуют с механизмами памяти и активации мозговых структур. Многообразие взглядов на внимание во многом определяется сложностью поведенческих реакций, в которые интегрируются процессы внимания, и отсутствием собственного “продукта” внимания [16].

2. НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ЗРИТЕЛЬНОГО ВНИМАНИЯ

Многочисленные клинические и нейрофизиологические исследования корреляций внимания при решении когнитивных задач с временными паттернами активности одиночных нейронов, с уровнем активности различных районов мозга или нейромодуляторных транзмиттерных систем позволили разработать различные нейрофизиологические модели внимания.

М. Познер одним из первых, основываясь на клинических данных нарушения внимания у пациентов с поражениями различных структур мозга и данных об активности одиночных

нейронов у обезьян, предположил наличие собственного мозгового субстрата системы внимания [82–84]. По гипотезе М. Познера нейронная сеть внимания может быть подразделена на две подсистемы – переднюю (anterior) и заднюю (posterior). Основываясь на данных о наличии мощной функциональной и анатомической взаимосвязи между передней частью поясной извилины и задней теменной корой [51, 52], М. Познер предполагает существование иерархии системы внимания, в которой передняя система имеет ведущее значение (рис. 1, а). Основная функция передней системы внимания заключается в детекции цели и главная роль в ней принадлежит медиальной фронтальной доле, включающей переднюю цингулярную кору (anterior cingulate cortex), дополнительную моторную зону (SMA – supplemtar motor area) и дорзолатеральную префронтальную кору (dlPFC – dorsolateral prefrontal cortex), которые связаны с базальными, лимбическими и таламическими ядрами. По данным позитронно-эмиссионной томографии эти зоны коры активируются при решении более сложных семантических задач, но включаются также и при решении пространственных задач [85].

Задняя система внимания обеспечивает произвольное внимание и включается при ориентации на зрительную цель. Она состоит из задней теменной коры, получающей зрительную информацию по дорзальному зрительному пути, верхнего двухолмия и заднелатерального ядра подушки таламуса (pulvinar), имеющих свою специфику в процессах внимания. По гипотезе М. Познера, теменная кора вовлекается в процесс отвлечения (“сброса”)

внимания из текущего фокуса, верхнее двухолмие обеспечивает движение “луча” внимания к целевой позиции в зрительном поле, а таламус включается в процесс “захвата” внимания новым фокусом и усиления переработки информации в вентральных путях распознавания информации.

Клинические данные о нарушении ориентации внимания у пациентов с поражением правой теменной коры (neglect) позволили М. Познеру высказать предположение о ее ведущей роли в процессах пространственного внимания. В дальнейшем исследования с использованием методов позитронно-эмиссионной и функциональной магнитно-резонансной томографии подтвердили преимущество правой теменной коры в задаче на селективное внимание и более точно локализовали область, контролирующую ориентацию внимания, в правой интрапариетальной борозде (LIP) [31, 32, 60].

По теории М. Познера, обе системы внимания находятся под влиянием восходящей ретикулярной активирующей системы, а механизмы задней системы внимания включаются также в систему поддержания бодрствования или бдительности (alertness). Из клинических данных также известно, что поддержание уровня бодрствования зависит от правополушарных механизмов и тесно связано с вниманием, причем отделить эффект усиления внимания от повышения уровня бдительности очень трудно [32]. М. Познер выдвинул гипотезу, что системы внимания и бодрствования зависят от норадренергических (NA) путей, восходящих из голубого пятна (*locus coeruleus*) и латерализованных в правой теменной коре, подушке и верхнем двухолмьи, т.е. в областях, связанных с задней системой внимания. Активация NA путей, действующая через заднюю систему внимания, увеличивает приоритет зрительной информации, отбираемой для дальнейшей переработки. В настоящее время представления о нейромедиаторных механизмах внимания существенно расширились. Показано также модулирующее влияние на различные виды внимания помимо норадреналина также дофамина и ацетилхолина и их взаимодействие в процессах поддержания уровня бодрствования [22, 32 и др.].

Близкую по сути к модели внимания М. Познера концепцию выдвинул М. Мезулам (рис 1, б) [77]. Главное отличие его модели заключается в том, что он предполагает разделение процесса детекции цели на два компонента – мотива-

ционный, связанный с цингулярной корой, и моторный, связанный с фронтальной корой. Кроме того, М. Мезулам рассматривает теменную кору не в связи с процессами “сброса внимания”, а как ведущую в формировании мультимодального сенсорного представительства экстраперсонального пространства.

Большое значение для разработки проблемы зрительного внимания имеет теория Р. Дезимона и Дж. Дункана [38], в основе которой лежат две главные проблемы, связанные со зрительным вниманием: 1) ограничение объема информации, попадающей на сетчатку, которая может быть переработана и использована для контроля поведения; 2) селективность, т.е. способность отфильтровывать неожиданную и нужную информацию независимо от количества нецелевых стимулов. Авторы предполагают, что между объектами во внешней среде, так же как и в процессе контроля ответных действий, возникает направленная конкуренция (biased competition). Эта конкуренция контролируется многоуровневой системой внимания, функционирующей, начиная со зрительного входа и кончая моторным выходом с помощью восходящего и нисходящего нейронных механизмов.

Под восходящим механизмом (bottom up) авторы подразумевают автоматическую переработку стимулов, не зависящую от когнитивных процессов и требований задачи, происходящую в основном в вентральных путях распознавания зрительных образов. Нисходящий (top-down) контроль, включающий в себя избирательный “след” как объекта, так и его местоположения (attention template), усиливает селекцию объекта внимания в зрительной системе и связан с нейронными сетями рабочей памяти, локализованными преимущественно в префронтальной коре. Функциональной роли префронтальной коры в механизмах рабочей памяти и внимания посвящена обширная литература, основанная на клинических и нейрофизиологических данных, включающих регистрацию одиночных нейронов, позитронно-эмиссионную и функциональную магнитно-резонансную томографию [9, 50, 51, 78, 79, 89 и др.]. Р. Дезимон и Я. Дункан [38] рассматривают внимание не как высокоскоростной луч, сканирующий каждый предмет в зрительном поле, а как медленное конкурентное взаимодействие объектов в зрительном пространстве, происходящее параллельно. Более поздние исследования Е. Миллера и Дж. Коэна также под-

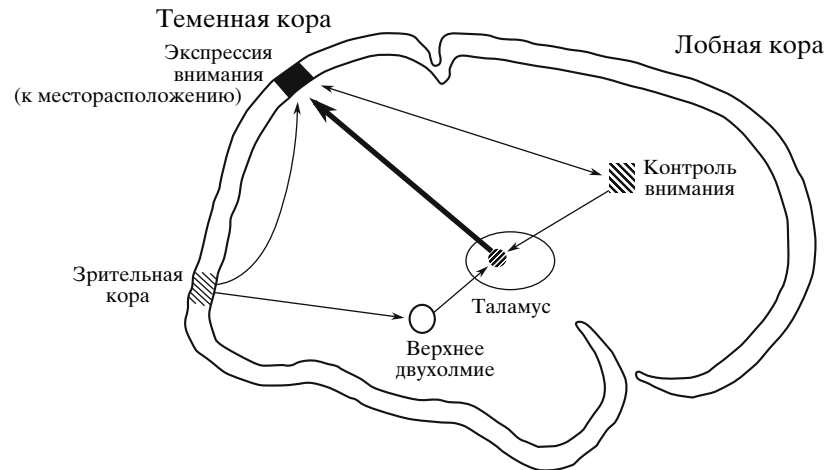


Рис. 2. Нейрофизиологическая модель внимания по Д. Лабергу [70].
Fig 2. Neurophysiology model of attention by D. Laberg [70].

тверждают, что направленная конкуренция является фундаментальным механизмом, с помощью которого префронтальная кора осуществляет нисходящий (top-down) контроль за широким кругом процессов, обслуживающих целенаправленное поведение, включая внимание [79].

Современные представления о нейрофизиологических механизмах внимания подробно изложены в обзоре Д. Лаберга [70]. Автор выдвигает гипотезу о наличии реципрокных тройственных связей между зонами-источниками внимания (фронтальная кора и таламус) и зонами экспрессии внимания (теменная и затылочная кора) (рис. 2) [70]. Согласно представлениям Д. Лаберга, селективное внимание усиливает активность корковых колонок, кодирующих свойства значимого стимула. По предположению автора такое усиление может иметь несколько источников: 1) обратные связи, вызывающие “самоусиление” активности внутри самих корковых колонок; источником подобных влияний может быть афферентация из префронтальной коры или таламуса; 2) активирующие влияния нейромодуляторных клеток мозгового ствола и базальных ганглий, аксоны которых распространяются на большие пространства коры; однако, по мнению авторов, эта активация слишком диффузна, чтобы обеспечить дифференцированную нейронную активность в ответ на целевой стимул или дистрактор; 3) таламус, который содержит нейронные цепи, реципрокно проецирующиеся в корковые колонки в виде таламо-кортикальных петель (loop). Эти таламо-кортикальные петли посылают аксоны через релейные

ядра в другие части мозга и могут запускаться источниками как восходящего сенсорного контроля (через зону VI и верхнее двухолмие), так и нисходящего произвольного контроля из префронтальной коры.

Д. Лаберг предполагает, что влияние внимания на активность нейронов корковых колонок контролируется как восходящим (экзогенным), так и нисходящим (эндогенным) механизмами. Близкие представления о механизмах внимания, ведущая роль в которых придается фронтально-медио-таламической и таламо-кортикальной модуляторным системам, развивались и рядом других исследователей [10, 21, 22].

Роль различных ядер таламуса в процессах внимания была показана во многих исследованиях [7, 8, 10, 22, 70, 72, 92]. М. Лиотти с соавторами в исследовании с использованием позитронно-эмиссионной томографии показали, что зрительное внимание приводит к усилению активности медиодорзального и вентролатерального ядер таламуса, а также нижнего и латерального ядер подушки таламуса; это коррелировало с усилением активности реципрокно связанных с ними корковых районов фронтальной, теменной и височной коры [72]. Как отмечает Р. Мачинская в обзоре, посвященном механизмам внимания, медиодорзальное ядро таламуса обладает афферентными связями практически со всеми структурами лимбической системы, включая поясную извилину, и выступает как главный источник мотивационных влияний на префронтальную кору [10]. Особая роль в процессах внимания отво-

дится также ретикулярному ядру таламуса, нейроны которого оказывают селективное тормозное воздействие на клетки релейных ядер, участвующих в передаче нерелевантной информации о дистракторе. В ряде работ ведущее значение в процессах внимания придается интраламинарным ядрам таламуса [22, 92].

Таким образом, в многочисленных исследованиях было установлено, что функциональные и нейроанатомические маркеры внимания локализованы главным образом в фронто-медиальных, правых фронтальных и теменных зонах коры и в ядрах таламуса. Эти первичные “генераторы” внимания имеют обратные связи для модуляции нейронной активности в сенсорных и ассоциативных зонах мозга, непосредственно связанных с процессом переработки различного вида информации. С помощью этого механизма значимые стимулы выбираются на “ранних” стадиях перцепции для дальнейшей переработки и контроля ответных реакций [32].

3. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВНИМАНИЕ И САККАДИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ ГЛАЗ

Большое число экспериментальных и клинических исследований показало особое значение пространственного внимания в процессах зрительного восприятия. На основании этих данных А. Трейсман и Дж. Гелад выдвинули теорию интеграции признаков (binding), согласно которой пространственное внимание необходимо для правильного восприятия зрительной информации [97]. Известно, что на раннем этапе переработки информации происходит параллельная регистрация различных признаков стимула (цвет, форма, пространственные частоты и т.д.), которую большинство авторов рассматривают как автоматическую “довнимательную” обработку [11, 71, 99]. По гипотезе А. Трейсмана и Дж. Гелада на второй стадии переработки, которая начинается с ориентации и фокусировки зрительного внимания на позиции зрительного объекта, внимание объединяет изолированные признаки с общей локализацией в пределах “функционального” фовеа в единый образ.

При исследовании процессов зрительной ориентировки и пространственного внимания была обнаружена их тесная взаимосвязь с саккадами – быстрыми движениями глаз, функция которых – перенести новый объект в зону ясного видения на сетчатке глаза (фовеа) для дальнейшей переработки [11, 24, 27, 87 и др.].

Саккадические движения глаз осуществляют постоянное сканирование зрительного пространства и непосредственно включены во все виды поведения человека [82, 87].

Большое место взаимосвязи процессов внимания и движения глаз уделяется в теории М. Познера [82–84]. Им была предложена методика вероятностного предъявления периферической зрительной цели (“cost-benefit”), в которой целевым периферическим стимулам предшествуют сигнальные стимулы, в 80% случаев направляющие внимание в одно из полуполей. Эта методика позволяет исследовать как открытое внимание, связанное с саккадами, так и скрытое внимание при фиксированном взгляде, когда сигнальным стимулом служит центральный стимул в виде стрелки. Совпадение предъявления целевого и сигнального стимулов в одном и том же полуполе в ожидаемой позиции приводит к уменьшению латентного периода саккады на 30–50 мс (benefit), а предъявление целевого стимула в “неожиданной” позиции – к увеличению величины латентного периода (cost). На основании этих экспериментов М. Познер ввел представление о пространственном внимании как о луче, меняющемся по ширине, перемещающемся в пространстве и “высвечивающем” стимулы в зрительном поле (метафора “прожектора”).

Е.Н. Соколов рассматривает “прожектор” внимания и саккадические движения глаз (“реакция прицеливания”) как системы ориентировочного рефлекса, имеющие общие механизмы [21]. Он выдвигает гипотезу, согласно которой “прожектор внимания” включается в результате резонанса на частоте гамма-колебаний в системе таламус – кора, избирательно усиливающий детекторы коры. В отличие от приведенных выше нейрофизиологических моделей Е.Н. Соколов включает в модель внимания гиппокамп, передающий сигналы “новизны” в ретикулярное ядро таламуса, запускающего механизмы непроизвольного внимания на новый стимул. По концепции Е.Н. Соколова, при произвольном внимании к значимому стимулу запуск саккад и перенос “прожектора внимания” происходят через систему глазодвигательных нейронов лобной коры, имеющих прямую проекцию в стволовый саккадический генератор.

В большом числе работ изучался характер движения фокуса внимания в зрительном пространстве и его переориентация к неожиданной цели в противоположном полуполе [41, 49, 87, 98 и др.]. Однако полученные данные

оказались достаточно противоречивы. Были высказаны различные предположения о характере перемещения “луча” внимания: 1 – движение с постоянным временем; 2 – движение с постоянной скоростью; 3 – движение по градиенту внимания в зрительном поле, пик которого соответствует позиции стимула. Во всех исследованиях было обнаружено, что препятствием на пути движения гипотетического луча внимания служит вертикальный меридиан: в случае появления целевого стимула в неожиданной позиции в противоположном к сигнальному стимулу полуполе величина латентного периода была существенно больше, чем при его появлении в том же полуполе на том же расстоянии. Источник “меридианного эффекта” вызывает большие споры. Его объясняют как спецификой строения зрительной системы (большим размером коркового представительства фовеальной части сетчатки, на которую проецируется зрительная область вертикального меридиана, по сравнению с периферией сетчатки) [39], так и задержкой в передаче информации по волокнам мозолистого тела из одного полушария мозга в другое при предъявлении сигнального и целевого стимулов в разных зрительных полуполях [59].

Для преодоления имеющихся противоречий Дж. Риззолатти выдвинул “премоторную” гипотезу внимания, связывающую ориентацию внимания в пространстве с процессами программирования саккадических движений глаз [87]. Согласно этой гипотезе, программирование саккады “встроено” в механизмы внимания – как открытое, так и скрытое внимание сопровождается центральным процессом программирования движения глаз к зрительной цели. Меридианный эффект объясняется тем, что перепрограммирование направления саккады требует больше времени, чем перепрограммирование ее амплитуды, так как в первом случае в реализации саккады задействованы различные группы окулярных мышц. Автор предполагает, что скрытая ориентация внимания также сопровождается процессом центрального программирования саккад, однако при этом имеет место их произвольное торможение. Существенными доказательствами в пользу премоторной гипотезы являются данные клиники, показавшие, что в случае надъядерного паралича, при котором нарушены вертикальные движения глаз, наблюдаются нарушения скрытого внимания только в вертикальном направлении без каких-либо изме-

нений в горизонтальном [83]. Таким образом, премоторная гипотеза рассматривает движение внимания как смену моторных программ.

В ряде психофизиологических работ были получены данные, позволившие высказать предположение о включении внимания непосредственно в процесс саккадического программирования, при этом начальной стадией программирования саккады является стадия “сброса” внимания с точки фиксации [28, 47]. Связь процессов пространственного внимания и саккадического программирования вызывает большие дискуссии. Несмотря на современные методы исследования локальной активации мозга, такие как позитронно-эмиссионная и функциональная магнитно-резонансная томография, отделить процессы внимания, активации и саккадической генерации очень сложно в связи с функциональным и анатомическим перекрытием структур мозга, контролирующих эти процессы [31].

По мнению М. Познера, доказательством независимости системы внимания и саккадической системы является то, что существуют свойства внимания, не связанные с саккадической системой, – включение внимания во многие когнитивные процессы, не требующие движения глаз, такие как зрительная память, комбинация мыслей, выбор информации для хранения, мониторинг поведения и др. [85]. В то же время существует много данных, позволяющих предполагать, что восприятие, запоминание и воспроизведение зрительных образов сопровождаются саккадическими движениями глаз [14, 15]. Клинические данные об отсутствии движения глаз в состоянии “абсанса” у больных с повреждениями левой фронтальной доли также подтверждают это предположение [2]. В настоящее время в психиатрии применяется психотерапевтический метод лечения нарушений психоэмоциональных состояний с помощью глазодвигательной методики ДПДГ (десенсибилизация и переработка движениями глаз), в которой делается попытка ускорить переработку “заблокированной” в памяти травмирующей информации за счет включения глазодвигательного компонента. Авторы опираются на представления о роли парадоксальной стадии сна у человека как психологической защиты, которая также сопровождается быстрыми движениями глаз [15].

Таким образом, в настоящее время представление о внимании как о когнитивной составляющей саккадических движений глаз является общепризнанным и исследование меха-

низмов саккад, которые находят отражение в вызванных и связанных с саккадами потенциалах ЭЭГ, может служить важным инструментом изучения природы внимания.

4. ПОТЕНЦИАЛЫ ЭЭГ, СВЯЗАННЫЕ С ПРОЦЕССАМИ ВНИМАНИЯ

Еще в 1979 г. Э.М. Рутман писала, что именно благодаря регистрации вызванных потенциалов за последние 5 лет произошел существенный сдвиг в представлениях о физиологических механизмах избирательного внимания и открылись небывалые возможности их исследования [17, с. 136]. Последние 30 лет продолжалось интенсивное изучение избирательного внимания с использованием метода вызванных потенциалов (ВП). Многочисленные нейрофизиологические исследования четко продемонстрировали отражение влияния избирательного внимания к значимым стимулам различной модальности в увеличении амплитуды и снижении латентности пиков компонентов вызванного ответа, особенно со средней (100–200 мс) и поздней (300 мс и выше) латентностью – *N1*, *P1*, *N2*, *P2* и *P3* [6, 13, 17, 40, 54, 57, 75, 80].

Полученные данные свидетельствуют о том, что механизмы избирательного внимания связаны с дополнительной активацией корковых проекционных зон уже на ранних этапах анализа значимого стимула, что отражается в увеличении амплитуды компонентов вызванного потенциала *N100* и *P100*. Это привело к выводу о том, что избирательное внимание приводит к облегчению обработки значимой информации и подавлению обработки незначимой информации (так называемый стимульный установочный эффект) [5, 10, 17].

Исследование пространственно-временных характеристик корковых негативных сдвигов, связанных с избирательным вниманием, позволило ряду авторов высказать гипотезу, что эти компоненты отражают локальную активацию коры при участии таламической системы, контролирующей сенсорный вход в кору значимых стимулов и тормозящей незначимую информацию [6, 17, 22, 74].

Особый интерес представляют исследования пространственного внимания при восприятии значимых и незначимых зрительных стимулов. При сопоставлении эффектов пространственного и непространственного внимания в одном и том же эксперименте показано более

раннее включение пространственного внимания (около 100 мс), чем непространственного (около 150 мс) [54, 74]. Эти данные подтверждают теорию А. Трейсмана и Дж. Гелада о роли пространственного внимания в объединении различных компонентов зрительного стимула в единый образ [97].

С.А. Хильярд с соавторами интерпретируют увеличение амплитуды компонентов *N100* и *P100* как коррелят подкоркового контролирующего механизма пространственного внимания, фильтрующего информацию до ее поступления в затылочную кору – установочный эффект внимания [56]. В более поздних работах Дж. Мангун с соавт. [75], основываясь на данных о существовании вентрального и дорзального путей переработки зрительной информации в коре [99], локализовали эффект пространственного внимания на уровень вторичных корковых зон. Они предположили, что усиление компонента *P1* в латеральной височно-затылочной коре отражает влияние пространственного внимания на корковые зоны вентрального пути, что усиливает качество распознавания стимулов в значимой позиции зрительного поля и/или тормозит эти процессы в незначимой. По их представлениям, компонент *N1* отражает селективные функции дорзального проекционного пути, определяющие расположение стимула в пространстве. Многие данные литературы свидетельствуют о том, что более ранняя активация ассоциативных зон коры является следствием включения нисходящего (top-down) механизма избирательного внимания [38, 79, 89].

Исследование влияния зрительных стимулов на параметры компонентов ВП показало сложную и неоднозначную топографию распределения их фокусов по коре в зависимости от расположения стимулов. Так, по данным Н.Ф. Суворова и О.П. Таирова компоненты *N100* и *P250–300* ВП на зрительные стимулы, расположенные в правом полушарии, доминировали в затылочных и лобных областях, а на стимулы в левом полушарии – в теменных [22]. Показано, что латентность пика *N100* была наименьшей в лобном отведении и наибольшей в теменно-затылочном. Как предполагают авторы, этот компонент в лобном отведении может отражать процессы запуска механизма сложной перцептивной обработки.

Т.С. Джантер с соавторами показали, что эффект внимания возрастал с увеличением пространственной разделенности значимого и незначимого стимулов [54]. При использова-

нии различной локализации стимулов на горизонтальной и вертикальной осях было установлено, что зона зрительного пространства, “охваченная” вниманием, распределяется вариабельно и уменьшается при сближении позиции стимулов и игнорирования одного из них. Аналогичные результаты были получены ранее Г.Р. Мэнгуном и С.А. Хильярдом, показавшими уменьшение амплитуды компонента *P1* пропорционально расстоянию между стимулами [74]. Эти данные подтверждают представления о внимании как о “прожекторе”, сканирующем окружающее пространство, которые были высказаны ранее на основании изучения величины латентного периода саккады [41, 82, 87, 98].

Большой вклад в исследование вызванных потенциалов принадлежит Р. Наатанену [13]. Исследуя ВП на последовательность слуховых стимулов в “odd-ball”-парадигме, он выделил два компонента – негативность рассогласования (НР) и “процессную негативность” (ПН). Негативность рассогласования длительно – около 250 мс возникала через 100 мс после предъявления редкого девиантного стимула и не зависела от влияния направленного внимания. Она имела два компонента: первый в контралатеральной височной области и второй – в лобной области, преимущественно правого полушария, независимо от стороны стимуляции. Р. Наатанен высказал гипотезу, что в условиях предъявления редкого стимула “следы” его афферентации в сенсорной памяти длительно не угасают и негативность рассогласования запускается нейронным процессом, отражающим автоматический механизм оценки сходства стимулов с “нервной моделью”, или произвольным вниманием. Процессная негативность длительно – до 500 мс возникала через 150 мс после предъявления значимого стимула в условиях произвольного внимания. Р. Наатанен предположил, что первичная селекция стимула происходит при формировании “следа внимания” – произвольно поддерживаемого воспроизведения физических характеристик значимого стимула, и процессная негативность отражает процесс сличения стимулов во время первичной селекции, что выражается в усилении нейронной активации, пока поток входящей информации остается в пределах “следа внимания”.

Особое внимание в электрофизиологических исследованиях было уделено позднему позитивному потенциалу с латентностью от 250 до 400 мс и выше (*P3* или *P300*), который

возникал только в ситуации усиления когнитивной нагрузки. В многочисленных исследованиях была показана корреляция параметров этого потенциала с различными когнитивными процессами: вниманием, ожиданием, опознанием, осознанием, оценкой значимости, памятью, принятием решения, вероятностным прогнозом, степенью рассогласования и т.д. [4–6, 13, 17, 32, 33, 55, 64, 76, 100].

Общепринятым в настоящее время является мнение, что потенциал *P300* в зависимости от условий эксперимента может иметь различную природу, тем более что латентность его пика в отдельных работах колеблется от 220–250 до 300–450 мс. Связь компонента *P300* с процессами детекции и осознания стимула подтверждается также данными функциональной магнитно-резонансной томографии и дипольного моделирования [55, 76].

Регистрация ВП различных корковых и подкорковых зон коры показала, что источниками потенциала *P300* является широкопространственная система мозга, связанная с ориентацией внимания, исходящая из таламуса, лимбических и паралимбических структур фронтально-париетально-цигулярной коры [55, 58, 76]. Эта активация связана с компонентом *P3a*, который имеет максимум амплитуды над лобной корой и, как предполагают, отражает активность сенсорного механизма детекции любых изменений стимула и рассматривается как коррелят автоматической ориентировочной реакции. Второй компонент *P300–P3b* наиболее выражен над теменной корой в интервале 300–600 мс после стимула и не зависит от физических особенностей стимула. Предполагают, что он отражает окончание раннего этапа сенсорной переработки и начало процесса направленного внимания, ведущего к осознанию стимула. Несмотря на большое число исследований, посвященных компоненту *P300*, полученные результаты достаточно противоречивы и свидетельствуют о его сложной и неоднозначной природе. Так, при использовании парадигмы “go-no-go” было показано, что при торможении ответа (“no-go”) наблюдается увеличение потенциала *P3a* над лобно-центральными районами [45, 66]. Авторы делают вывод, что этот потенциал отражает включение внимания в процессы принятия решения, разрешения конфликта, коррекции ошибок и торможения ответа (executive control). Компонент *P3b* как в “go”, так и в “no-go” условиях возникал над центрально-теменной корой; его амплитуда была обратно пропорци-

ональна трудности задачи (различение звуковых тонов), что связывают с усложнением процесса принятия решения.

В исследованиях нашей лаборатории с использованием сложных парадигм зрительной стимуляции, разработанных в психофизиологии для изучения взаимосвязи внимания и движения глаз (gap, overlap, cost-benefit и антисаккадическая), было показано отражение процессов избирательного внимания в компонентах ВП на зрительные стимулы [18, 20]. Усиление пространственного внимания в антисаккадической задаче отражалось в позитивном компоненте *P200* на включение фиксационного стимула, расположенного в центре зрительного поля (рис. 3, I). Этот потенциал имел два пика с латентностью 170–180 мс в лобно-центральных зонах и 200–210 мс – в теменно-затылочных. Ранний пик потенциала *P200* преимущественно локализовался в лобно-сагиттальной зоне коры *Fz*, в которую проецируются корковые поля, расположенные на медиальной поверхности лобных долей и в передней части поясной извилины, входящие в состав неспецифической фронто-медно-таламо-кортикальной системы, ответственной за процессы избирательного внимания [22, 32, 70, 92]. Поздний компонент потенциала *P200* преобладал в теменной зоне правого полушария, доминирующего в процессах пространственного внимания [2, 32, 77, 82].

В условиях вероятностного предъявления зрительных стимулов по схеме М. Познера “cost-benefit” показано усиление компонентов *P100* и *P300* ВП на включение значимого установочного стимула, расположенного в 5 град. над центральным фиксационным стимулом (рис. 3, II). У различных испытуемых пик потенциала *P100* локализовался в лобных или теменно-затылочных зонах. Динамическое картирование амплитуды потенциала *P100* показало, что при его развитии происходит переход позитивных фокусов из лобной коры в теменно-затылочную (или наоборот) с включением лобно- и центрально-сагиттальных зон коры. Подобная топография потенциала *P100* позволила нам предположить участие корковой фронто-париетальной системы пространственного внимания и фронто-медно-таламической регуляторной системы в переработке значимых стимулов. Потенциал *P300* в этих условиях возникал только на значимые стимулы и преимущественно локализовался в правой теменной зоне, что может отражать усиление про-

цессов пространственного внимания в значимых условиях парадигмы Познера.

5. ПОТЕНЦИАЛЫ МОЗГА, СВЯЗАННЫЕ С САККАДИЧЕСКИМИ ДВИЖЕНИЯМИ ГЛАЗ

Использование метода суммации ЭЭГ, триггером которой служит начало саккады (обратное усреднение), дает возможность выделить потенциалы ЭЭГ, связанные с программированием саккады, и оценить вклад внимания на всех этапах премоторной подготовки [4, 12, 18, 20, 42, 61, 62, 67, 96]. В большинстве работ перед саккадами, так же как и перед движениями руки, выделяют два ЭЭГ-компонента: медленную премоторную негативность (ПМН) и медленную премоторную позитивность (ПМП). Перед саккадами регистрируется также острый спайковый потенциал, пик которого совпадает с началом саккады. Он рассматривается некоторыми авторами как артефакт от движения глаз [96].

Медленная премоторная негативность, предшествующая двигательному ответу, несколько десятков лет остается предметом большого числа исследований [4, 18, 22, 26, 67, 68, 93 и др.]. Она наиболее выражена перед произвольными движениями и, в зависимости от условий эксперимента, возникает за 3с–600 мс до начала движения и состоит из двух функционально независимых волн: ранней, локализованной над лобной корой, и поздней – в центральной и теменной областях.

Согласно существующим представлениям медленная премоторная негативность обусловлена возрастанием уровня активности апикальных дендритов корковых нейронов в период ожидания стимула в результате активирующих влияний неспецифической фронто-медно-таламической системы. Предполагается, что эта система осуществляет сканирование и модификацию потока информации, поступающего по специфическим сенсорным путям из таламуса. Ее ведущими структурами являются фронто-медиальные и префронтальные области коры, регулирующие деятельность неспецифических образований мозга и активацию областей мозга, которые вовлечены в реализацию двигательных актов [4, 22, 26, 68 и др.].

В зависимости от экспериментальных условий выделяют несколько видов медленной негативности – условно-негативную волну, или CNV (cognitive negative variation), потенциал готовности, волну ожидания (Е-волна), медлен-

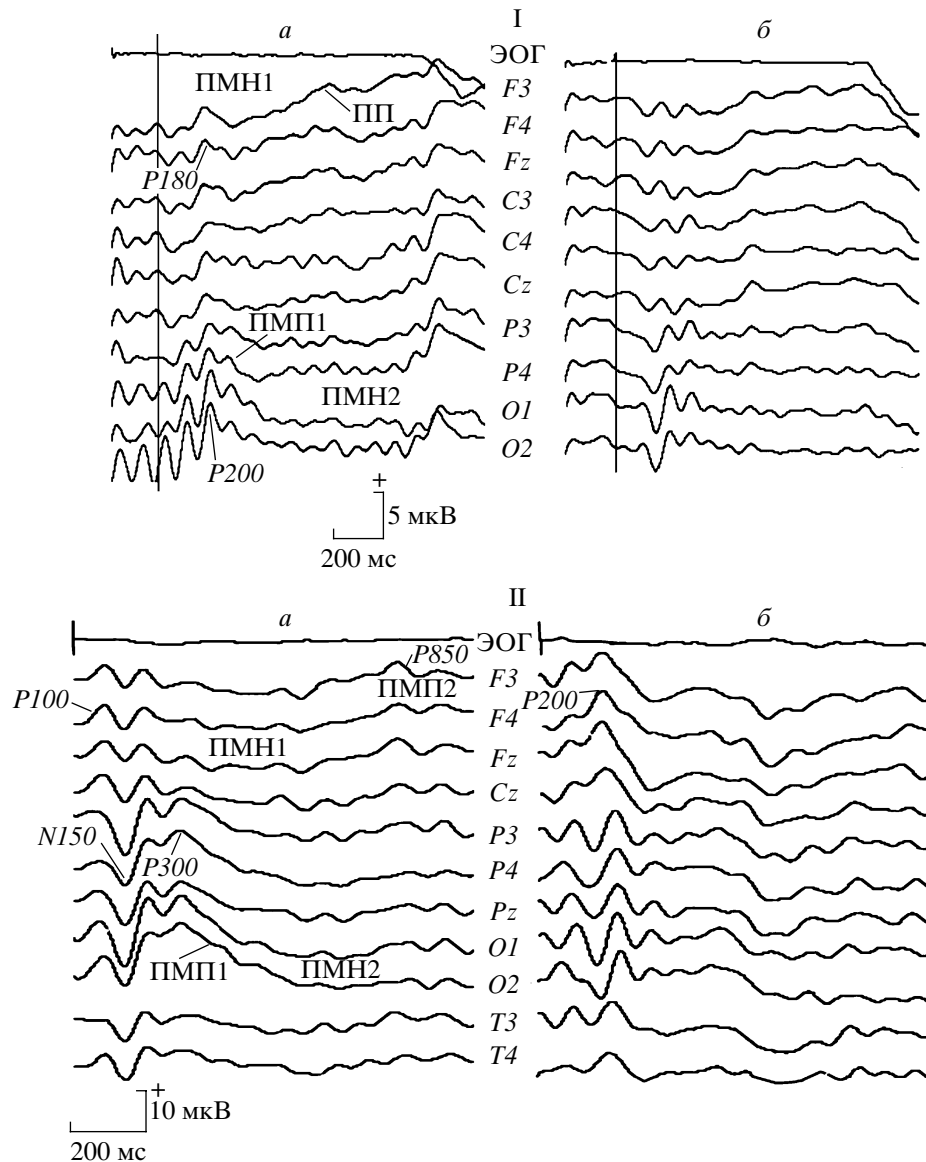


Рис. 3. Усредненные кривые пресаккадических потенциалов ЭЭГ в различных условиях зрительной стимуляции. I – усредненные по 12 испытуемым кривые ЭЭГ потенциалов перед антисаккадами (а) и саккадами (б) вправо. Число усреднений $n = 278$ (а) и 252 (б). Триггер усреднения – момент выключения центрального фиксационного стимула – обозначен вертикальной линией. II – усредненные по 10 испытуемым кривые ЭЭГ потенциалов перед саккадой вправо в значимых (а) и в нейтральных (б) условиях в схеме Познера “cost-benefit”. Триггер усреднения – момент включения установочного стимула, обозначен меткой на канале ЭОГ. Число усреднений $n = 252$. ПМН1 – ранняя волна премоторной негативности, ПМН2 – поздняя волна премоторной негативности, ПП – потенциал промежуточной позитивности, ПМП1 – волна ранней премоторной позитивности.

Fig 3. Grand-averaged presaccadic EEG potentials in different conditions of visual stimulation. I – Grand-averaged EEG potentials prior to antisaccade (*a*) and saccade (*б*) to the right for 12 subjects. Number of averaging *n* = 278 (*a*) and 252 (*б*). Trigger of averaging (the moment when the central fixation stimuli are switched off) is indicated by vertical line. II. Averaged EEG potential graphs prior to saccade to the right in experimental “cost-benefit” scheme of M. Posner for 10 subject in significant (*a*) and neutral (*б*) conditions. Number of averaging *n* = 252. Trigger of averaging is the moment of central (I) or set-stimuli (II) switch on and shown as vertical mark on the EOG channel. ПМН1 – the early wave of premotor negativity, ПМН2 – the late wave of premotor negativity, ПП – the potential of intermediate positivity, ППП1 – the wave of early premotor positivity.

ную премоторную негативность (ПМН), промежуточную волну IS (intermediate shift), NS'-волну (negative shift') [26, 67, 68, 93]. Функциональное значение ранней фазы премоторной негативности (ориентировочная или 0-волна CNV) с максимумом активности в лобных областях связывают с когнитивными процессами, регулирующими ранний этап подготовки движения, – вниманием, ожиданием, мотивацией, волей, принятием решения, вероятностным прогнозированием, извлечением моторных программ из памяти и т.д. [4, 37, 68, 69].

Поздние компоненты волны премоторной негативности (потенциал готовности и волна ожидания) опережают предъявление императивного стимула, на который испытуемый должен совершить движение. Предполагается, что они отражают активационные процессы, непосредственно связанные с моторной подготовкой [26, 93]. В то же время исследования саморегуляции ЭЭГ с помощью биологической обратной связи показали, что Е-волна отражает общие процессы преднастройки к поведенческому акту независимо от того, является ли он двигательным, эмоциональным или когнитивным [88].

Большое число работ было посвящено поиску источников медленной премоторной негативности. Перед движениями конечностей потенциал готовности имеет максимум над областью вертекса, в которую проецируется дополнительная моторная кора – SMA [26, 35, 67, 87]. При использовании новейших методов дипольного моделирования источников ЭЭГ-потенциалов было установлено, что потенциал готовности (ПГ) генерируется билатерально в задней стенке прецентральной извилины, а более поздние латеральные компоненты – билатерально на поверхности этой же извилины [29]. Авторы выявили несколько источников потенциала готовности, расположенных в латеральной лобной коре, дополнительном моторном поле и базальных ганглиях, активность которых может интерферировать, создавая сложное распределение потенциала готовности по коре. В экспериментах на животных и в клинических исследованиях было показано, что потенциал готовности возникает также в срединных и моторных ядрах таламуса, мозжечке и базальных ганглиях [4, 46]. Дефицит активирующих влияний стриопаллидарной системы на дополнительное моторное поле у больных паркинсонизмом с нарушениями двигательных реакций сопровождается ослабле-

нием ранней премоторной негативности [34, 46].

Перед саккадами медленная волна премоторной негативности наиболее сильно выражена при произвольных ритмических движениях глаз и по всем параметрам соответствует потенциалу готовности или условно-негативной волне CNV [4, 26, 42, 44, 67, 69, 91, 96]. При субдуральной записи ЭЭГ у пациентов, совершающих самопроизвольные саккады в обоих направлениях, была показана локализация волны медленной премоторной негативности в лобных зонах обоих полушарий, проекциях лобного глазодвигательного поля (FEF) и дополнительного глазодвигательного поля за 1.5 сек до начала саккады [91].

Исследования В. Клостермана с соавт. [67] показали что медленная премоторная негативность перед саккадами отражает неспецифическую активацию, связанную с программированием движения глаз и специфической подготовкой движения в лобной и теменной зрительно-моторных областях. По представлениям авторов, лобные и теменные глазодвигательные поля играют взаимодополняющую роль в этих процессах, но активность лобного глазодвигательного поля больше связана с произвольными саккадами, а теменной коры – с непроизвольными.

Исследование медленной премоторной негативности показало зависимость ее амплитуды и топографии от типа саккады (регулярные, опережающие, экспресс- и длиннотентные саккады, антисаккады) [12, 18, 20, 42–44]. В работах нашей лаборатории было показано усиление медленной премоторной негативности перед короткотентными экспресс-саккадами и произвольными антисаккадами, что, по-видимому, обусловлено активацией процессов пространственного внимания и произвольного контроля при подготовке саккады [18, 23]. Как перед зрительно-вызванными саккадами, так и перед антисаккадами были обнаружены два компонента медленной пресаккадической негативности – ПМН1 и ПМН2, аналоги О- и Е-компонентов волны CNV (рис. 3). Ранняя волна ПМН1 локализовалась в симметричных лобных и в лобно- и центрально-сагиттальных зонах, в которые проецируются главные корковые структуры саккадического планирования, – лобное (FEF) и дополнительное глазодвигательные поля (SEF) [48] и фронто-медио-таламическая система избирательного внимания [22, 92]. Использование метода динамического картирования амплитуды компо-

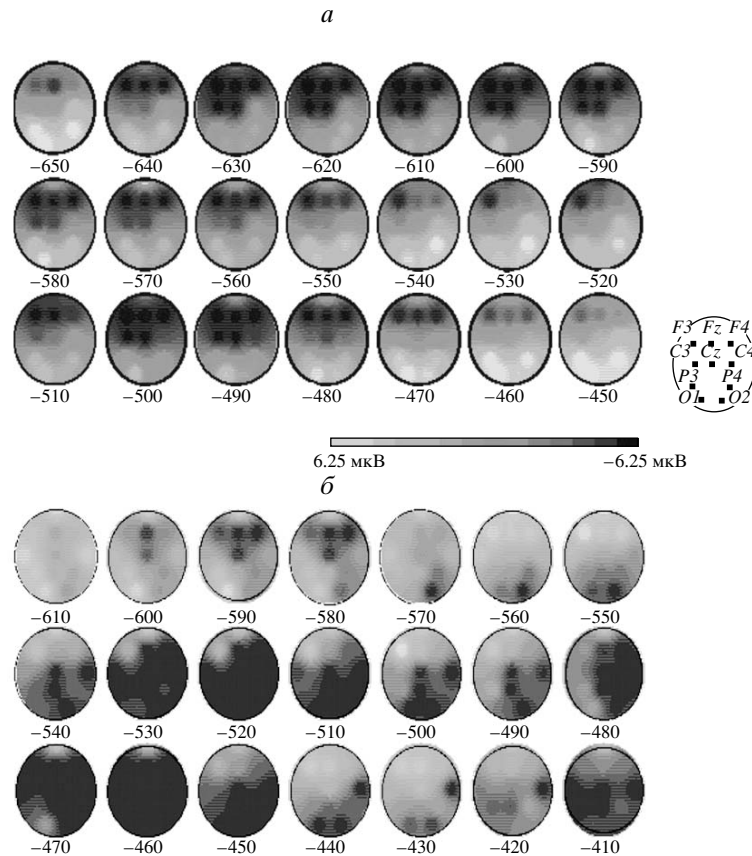


Рис. 4. Фрагменты картирования потенциала медленной премоторной негативности в различных условиях зрительной стимуляции. *а* – фрагмент картирования амплитуды потенциала медленной премоторной негативности (ПМН1) в интервале 650–450 мс до начала саккады влево у испытуемого П.Р. в экспериментальной схеме с последовательным предъявлением стимулов (“Step”); *б* – фрагмент картирования амплитуды потенциала ПМН1 перед саккадой вправо у испытуемой Т.Е. за 610–410 мс до начала саккады в схеме М. Познера “cost-benefit” в условиях направленного внимания. Фокусы темного цвета соответствуют медленной негативной волне. Шаг картирования 10 мс, число усреднений $n = 41$ (*а*) и 40 (*б*).

Fig. 4. Fragment of amplitude mapping for potential of slow premotor negativity (PMN1) in different conditions of visual stimulation. *a*) Fragment of amplitude mapping of slow premotor negativity potential at interval 650–450 ms prior to leftward saccade onset in participant P.R. in experimental scheme “Step”. *б*) Fragments of amplitude mapping of slow premotor negativity potential at interval 650–450 ms prior to rightward saccades after set-stimulus switching on in participant T.E. in the condition of direct attention in experimental “cost-benefit” scheme of M. Posner. Dark focuses correspond to slow negative wave PMN1, a mapping step 10 ms, number of averaging $n = 41$ (*a*) and 40 (*б*).

нента ПМН1 обнаружило его преобладание над лобно-центрными зонами левого полушария (рис. 4, *а*). Подобная топография ранней фазы премоторной негативности в передних отделах левого полушария была показана ранее также перед движениями руки [81, 90]. Можно полагать, что этот факт отражает более высокую степень активации левого полушария у правшей, а также преимущество левого полушария в процессах прогнозирования и моторного внимания, включающихся в организацию двигательного ответа [2, 81, 90]. Согласно представлениям М. Джиннерода, начальным

этапом двигательной подготовки является “моторный образ” [63], приуроченность которого к левому полушарию может быть обусловлена процессами вербального кодирования.

Поздний компонент пресаккадической негативности ПМН2 перед зрительно-вызванными саккадами доминировал в теменно-затылочных зонах коры с преобладанием в контралатеральном полушарии [18, 23]. Согласно современным нейрофизиологическим данным задняя теменная область является главным входом зрительной системы в верхнее двухолмие. В зонах теменной коры обезьян (7а и LIP)

обнаружены нейроны, которые имеют пресаккадическую активность, связанную с пространственным вниманием, хранением зрительной информации и трансформацией ретинотопических координат в моторные [48].

Перед антисаккадами, подготовка которых требует усиления пространственного внимания, поздняя волна медленной негативности преобладала в правом полушарии независимо от их направления [18]. Правополушарная локализация позднего компонента пресаккадической негативности перед антисаккадами может отражать контролируемую роль пространственного внимания в процессах выбора двигательного ответа [13, 25].

В условиях направленного внимания при предъявлении зрительных стимулов по схеме М. Познера “cost-benefit” также показано усиление медленной премоторной негативности по сравнению с нейтральными условиями [18]. Эта негативность наблюдалась в межстимульном интервале между выключением сигнального стимула, направляющего внимание в одно из зрительных полуполей, и включением целевого периферического стимула. В этих условиях не было обнаружено двух четко выраженных компонентов премоторной негативности. При ее развитии наблюдался переход негативных фокусов из лобных зон коры в теменно-височно-затылочные зоны обоих полушарий и центро- и теменно-сагиттальные зоны с дальнейшим возвращением в лобные зоны (рис. 4, б). В течение межстимульного интервала наблюдалось 2–3 подобных перехода негативных фокусов из передних отделов коры в задние, и наоборот. В значимых условиях, так же как в других экспериментальных схемах, фокусы ранней негативности доминировали в левом полушарии.

По-видимому, подобная локализация медленной пресаккадической негативности в условиях парадигмы Познера может отражать циркуляцию нервных импульсов по фронто-париетальным цепям пространственного внимания и саккадического контроля. Подобная негативная волна может служить коррелятом установочного или поддерживающего (sustained) внимания [32], связанного с хранением пространственной информации о локализации зрительной цели в рабочей памяти (“моторный образ”, или “след внимания” [13, 32, 63]. Связь лобных и теменных глазодвигательных полей с рабочей памятью хорошо известна из клиники, данных позитронно-эмиссионной и магнитно-резонансной томографии и показа-

на на обезьянах в исследованиях активности одиночных нейронов, демонстрирующих их тоническую активность в межстимульном интервале [48]. Очевидно, что в условиях направленного внимания поддержание внимания к пространственной позиции периферического стимула в период фиксации глаз обеспечивает более эффективную подготовку ответной реакции, включающую в себя активацию глазодвигательных структур и принятие решения. При этом наблюдается периодическое включение активности ведущих лобных и теменных зон коры как “источников” пространственного внимания и саккадического контроля.

Таким образом, накопленные данные позволяют рассматривать медленные потенциалы премоторной негативности как отражение процессов избирательного внимания, осуществляющего координацию и интеграцию различных структур мозга в единую динамическую функциональную систему, направленную систему, обеспечивающую перцептивную и моторную готовность.

Среди *позитивных потенциалов*, связанных с подготовкой двигательных актов, наиболее изученным является медленный потенциал премоторной позитивности, который возникает после медленной негативности за 100–250 мс до начала движения и доминирует в теменной или теменно-затылочной области [4, 18, 20, 23, 35, 53, 61, 62]. Х. Шибасаки описал премоторную позитивность в виде быстрого потенциала с пиком за 50 мс до начала движения – $P-50$ [93].

Вопрос о природе позитивных компонентов премоторных потенциалов, возникающих перед движениями глаз и руки, до настоящего времени вызывает оживленную дискуссию. В ряде работ медленные позитивные потенциалы в период двигательной преднастройки рассматривались авторами не как самостоятельные ЭЭГ-феномены, а как инверсия потенциала готовности [35, 95]. Подобная волна была обнаружена у испытуемых в раннем и пожилом возрасте и в отдельных случаях у больных шизофренией. Она была особенно четко выражена в лобных областях и, как предполагали авторы, могла быть результатом ослабления внимания в ходе эксперимента.

Существует точка зрения, что потенциал премоторной позитивности связан с процессами, включающими организацию, предварительное программирование и инициацию дви-

жения [4, 23, 61]. Л. Дике и Х. Корнхюбер [36] предполагают, что природа потенциала премоторной позитивности перед движением руки связана с коррекционными влияниями локальной петли обратной связи между моторной корой и мозжечком, приводящими к генерации командного сигнала инициации.

Противоположная точка зрения на природу потенциала премоторной позитивности предполагает, что он обусловлен процессами релаксации коры после активации, связанной с решением двигательной задачи [37]. Факты о его ипсилатеральном преобладании при движении одной рукой и об отсутствии этого потенциала при одновременном движении обеими руками позволили Х. Шибасаке с соавторами выдвинуть гипотезу о том, что этот потенциал отражает процессы торможения, обеспечивающие одностороннее подавление движения одной конечности при активации другой [93].

Предполагалось, что источником потенциала премоторной позитивности перед саккадами являются корковые отделы теменной области. По гипотезе Д. Куртсберга и Х.Г. Вогэна этот потенциал в теменных отделах отражает процессы, непосредственно связанные с инициацией саккады, а в затылочных отделах – с процессами внимания [69]. В более поздних работах были описаны потенциалы премоторной позитивности перед саккадами в лобной коре [18, 23, 30, 61, 86]. Б. Брук-Эдельберг и Г. Адлер выделили потенциал премоторной позитивности с максимальной выраженностью в лобно-сагиттальном отведении, который отличался крутизной нарастания и не зависел от направления саккады [30]. Исходя из корреляции временных параметров этого потенциала и разрядов нейронов лобного и дополнительного глазодвигательного полей обезьян, авторы предположили, что потенциал премоторной позитивности отражает сигналы инициации саккады, исходящие из лобных глазодвигательных полей.

Ф. Ягла с соавторами также выделили пре-саккадическую позитивность в лобной коре, но только при предъявлении зрительной информации с регулярными интервалами [61]. По предположению авторов, она отражает процессы зрительно-моторной интеграции. Перед саккадами на нерегулярные зрительные цели потенциал премоторной позитивности локализовался как в лобных, так и в теменных зонах мозга.

В работах нашей лаборатории использовался метод выборочного усреднения ЭЭГ в зависимости от величины латентного периода саккады, что позволило выделить дополнительные позитивные потенциалы в период фиксации глаз [18–20, 23]. На этапе перехода ранней волны премоторной негативности ПМН1 в позднюю ПМН2 в интервале 600–400 мс до начала саккады были выделены 1–2 быстрых позитивных потенциала альфа-диапазона – промежуточная позитивность (ПП), а непосредственно перед включением периферического стимула – опережающая позитивность (ОП) (рис. 5). При вероятностном предъявлении стимулов по схеме М. Познера “cost-benefit” в период фиксации глаз на центральный фиксационный стимул в значимых условиях выделялись поздние позитивные когнитивные потенциалы с латентностью пиков 650–950 мс от включения установочного стимула, непосредственно предшествующие включению сигнального стимула (*P850* – рис. 3, II, *a*).

Все эти быстрые позитивные потенциалы были сильнее выражены при обратном усреднении (от начала саккады или включения сигнального стимула в схеме М. Познера “cost-benefit”), перед коротколатентными саккадами и в группе испытуемых с быстрой реакцией. Фокусы этих потенциалов доминировали в лобных и лобно-сагиттальных, а также в центрально-сагиттальных зонах – предполагаемых проекциях лобного, дорзолатерального префронтального и дополнительного глазодвигательных полей, а также моторного поля поясной извилины – ведущих корковых зон моторного и саккадического планирования [48, 87]. Подобная топография позволяет предполагать связь данных потенциалов с двигательной подготовкой, включающей процессы моторного прогнозирования и принятия решения. Фокусы потенциалов промежуточной позитивности (ПП) и поздних когнитивных потенциалов (ПКП) преобладали в лобных зонах левого полушария, что соответствует представлениям о доминировании левого полушария в процессах моторного внимания, обеспечивающего опережающую активацию коры как преднастройки к восприятию сигнального стимула и подготовки к генерации саккады на целевой стимул [2, 81, 90]. Потенциал опережающей позитивности перед коротколатентными и экспресс-саккадами имел контралатеральную локализацию в префронтальной коре, что может отражать скрытую ориентацию внимания и процессы принятия решения, опережающие момент

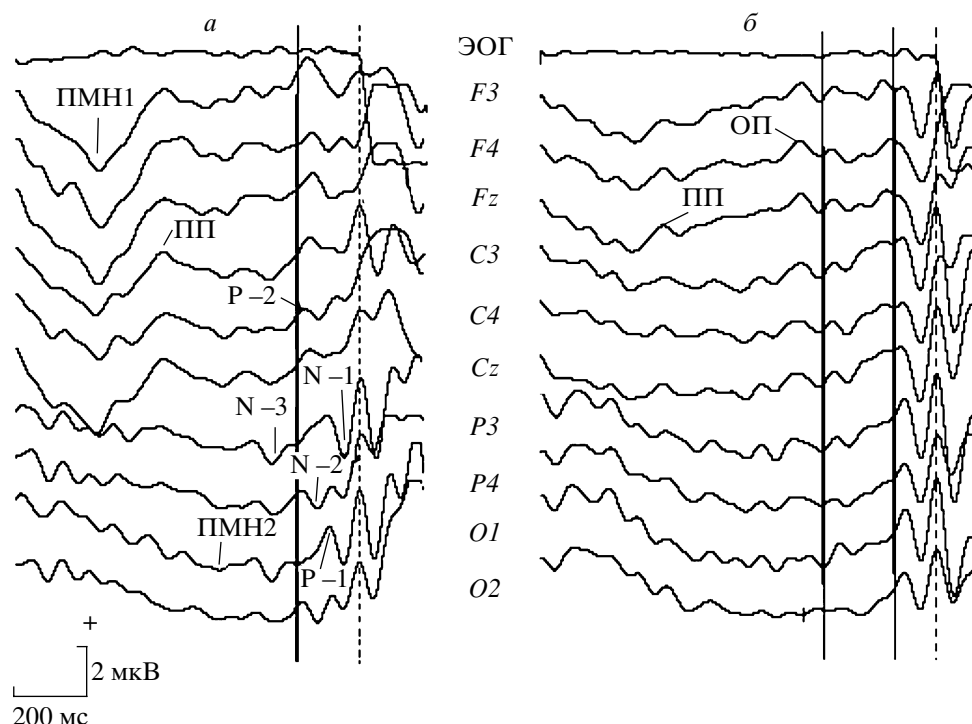


Рис. 5. Усредненные по всем испытуемым кривые ЭЭГ-потенциалов: перед саккадами вправо в экспериментальной схеме с последовательным предъявлением стимулов (“Step”) (а) и с межстимульной паузой (“Gap”) (б). Число усреднений $n = 418$ (а) и 398 (б). Триггер усреднения – начало движения глаз по электроокулограмме (ЭОГ) обозначен пунктирной вертикальной линией. Сплошные вертикальные линии – моменты выключения центрального фиксационного стимула и включения периферического. Обозначения как на рис. 3, ОП – опережающая позитивность.

Fig. 5. Grand averaged EEG potentials prior to rightward saccades in the experimental scheme “Step” (а) and “Gap” (б). Number of averaging $n = 418$ (а) and 398 (б). Trigger of averaging (the moment of saccade onset) is showing as dotted vertical line. Solid vertical lines correspond to the central fixation stimuli switching off and pereferral stimuli switching on. Designation as at fig. 3; ОП – potential of anticipant positivity.

включения периферического целевого стимула.

В исследованиях нашей лаборатории было показано влияние процессов внимания не только в период двигательной преднастройки при действии фиксационного стимула, но и на программирование саккады в интервале латентного периода, что нашло отражение в параметрах и топографии пресаккадических потенциалов ЭЭГ [12, 18, 20, 23].

При обратном усреднении от начала саккады в интервале латентного периода (150–250 мс перед началом саккады) был выделен комплекс быстрых негативных и позитивных колебаний – $N-1(50)$, $P-1(100)$, $N-2(150)$ и $P-2(200)$, длительность которых варьировала от 40 до 120 мс, а амплитуда – от 0.8 до 5 мВ (рис. 5). Выраженность и пространственно-временная динамика этих потенциалов зависела от влияния направленного внимания.

Процессы перцептивного внимания, связанного с восприятием целевого стимула, а также пространственного внимания, включающего в себя процессы двигательного прогнозирования, нашли отражение в выраженности и топографии “ранних” потенциалов латентного периода саккады – $N-2$ и $P-2$. Включение процессов внимания и неспецифической активации коры в генерацию саккады подтверждается усилением активации сагиттальных областей лобной и теменной коры при развитии “ранних” потенциалов и увеличении их амплитуды и преобладанием в правом полушарии перед антисаккадами.

Анализ собственных данных и данных литературы позволил нам предположить, что потенциалы $P-1$ и $N-1$, развивающиеся во второй половине латентного периода саккады (“поздние”), отражают командные процессы инициации саккады, включающие также процессы обратной афферентации и активного

торможения ипсилатеральных глазодвигательных структур коры как необходимые компоненты инициации саккады.

В условиях направленного внимания в парадигме М. Познера “cost-benefit”, а также предварительного “сброса” внимания в межстимульном интервале в “Gap”-парадигме было показано усиление и ускорение процессов генерации саккады на этапе запуска моторной команды, что проявлялось в увеличении амплитуды и уменьшении латентности пиков потенциалов $P-1$ и $N-1$. Топография этих потенциалов дает основание предполагать, что в таких условиях инициация саккады сопровождается активацией ведущих глазодвигательных зон лобной и префронтальной коры, фронто-париетальных сетей пространственного внимания, а также фронто-медιο-таламической модулирующей системы [4, 10, 22, 32, 70, 84].

Таким образом, было показано, что активная роль внимания в организации движений глаз проявляется как в период фиксации глаз при ожидании целевого стимула, что сопровождается предварительной активацией глазодвигательных зон коры, так и на стадии программирования саккады в латентном периоде. Пространственно-временная динамика выделенных потенциалов позволила авторам высказать предположение, что участие процессов пространственного внимания в контроле саккадических движений глаз осуществляется с помощью фронто-париетальных сетей коры, включающих фронто-медιο-таламическую и таламо-париетальную модулирующие системы. Сложные паттерны пресаккадических потенциалов на всех этапах подготовки саккады могут отражать включение процессов внимания в саккадический контроль с помощью как восходящего (bottom up), так и нисходящего (top-down) механизмов [38].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема внимания до настоящего времени остается одной из центральных в нейро- и психофизиологии. Согласно современным представлениям внимание интегрируется непосредственно в процессы обработки сенсорного сигнала, запускающего движение, и в моторный контроль, включающий выбор и запуск оптимальной моторной программы и анализа сигналов обратной связи при выполнении движений. При этом процессы внимания тесно взаимодействуют с механизмами памяти и активации мозговых структур. Существование различ-

ных концепций внимания во многом определяется многообразием форм поведения человека, в регуляции которых участвуют процессы внимания. В настоящее время большинство ученых признают существование различных форм внимания, зависящих от контекста поведения, при этом пространственное внимание рассматривается как разновидность каждого из отдельных видов внимания. Уникальную возможность исследования механизмов внимания может дать анализ саккадических движений глаз, которые согласно многочисленным нейрофизиологическим и клиническим исследованиям тесно связаны с процессами пространственного внимания. Исследования параметров и топографии пресаккадических потенциалов головного мозга показали включение различных видов внимания на всех этапах подготовки и программирования саккады. Представляется перспективным дальнейшее изучение механизмов взаимосвязи внимания и саккадических движений глаз, для чего необходимы разработка новых экспериментальных парадигм и использование таких современных методов анализа активации структур мозга, как функциональная магнитно-резонансная томография и дипольное моделирование источников вызванных потенциалов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-05-04-48259).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движения и физиологии активности. М.: “Медицина”, 1966. 349 с.
2. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональные асимметрии человека. М.: “Медицина”, 1988. 237 с.
3. Дормашев Ю.Б., Романов В.Я. Психология внимания. М.: “Триволло”, 1995. 352 с.
4. Иванова М.П. Корковые механизмы произвольных движений у человека. М.: “Наука”, 1991. 189 с.
5. Иваницкий А.М., Ильюченко И.Р., Иваницкий Г.А. Избирательное внимание и память – вызванные потенциалы при конкуренции зрительных и слуховых словесных сигналов. Журн. высш. нерв. деят. 2003. 53(5): 541–551.
6. Иваницкий А.М., Стрелец В.Б., Корсаков И.А. Информационные процессы мозга и психическая деятельность. М.: “Наука”, 1984. 189 с.
7. Корсокова Н.К., Московичюте Л.И. Подкорковые структуры мозга и психические процессы. М.: Из-во МГУ, 1985. 119 с.

8. Костандов Э.А. Функциональная асимметрия полушарий мозга и неосознанное восприятие. М.: "Наука", 1983. 171 с.
9. Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1973. 371 с.
10. Мачинская Р.И. Нейрофизиологические механизмы произвольного внимания (аналитический обзор). Журн. высш. нерв. деят. 2003. 53(2): 133–150.
11. Митькин А.А. Системная организация зрительных функций. М.: "Наука", 1988. 200 с.
12. Моисеева В.В., Славуцкая М.В., Шульговский В.В. Позитивные потенциалы головного мозга человека в латентном периоде саккады при стимуляции ведущего и неведущего глаза с "прекрытием". Физиология человека. 2005. 55(4): 505–513.
13. Наатанен Р. Внимание и функции мозга. М.: Изд-во МГУ, 1998. 559 с.
14. Норман Д., Старк Л. Движение глаз и зрительное восприятие. Восприятие. Механизмы и модели. М.: "Мир", 1974: 226–240.
15. Пушкарев А.Л., Доморацкий В.А., Гордеева Е.Г. Посттравматическое стрессовое расстройство. Диагностика и лечение. М.: Изд-во Ин-та психиатрии, 2000. 113 с.
16. Рубинштейн С.Л. Основы общей психологии. М.: "Просвещение", 1946. 644 с.
17. Рутман Э.М. Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. М.: "Наука", 1979. 211 с.
18. Славуцкая М.В. Кортиковые механизмы внимания и движений глаз у человека: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: Изд-во "Книжный дом Университета", 2006. 54 с.
19. Славуцкая М.В., Шульговский В.В. Позитивные потенциалы головного мозга человека в период фиксации глаз перед саккадами и анти-саккадами. Журн. высш. нерв. деят. 2004. 54(6): 601–611.
20. Славуцкая М.В., Шульговский В.В., Семина Т.К. Влияние направленного внимания на потенциалы головного мозга при вероятностном предъявлении зрительных стимулов. Журн. высш. нерв. деят. 2005. 55(6): 796–805.
21. Соколов Е.Н., Незлина Н.И., Полянский В.Б., Евтихин Д.В. Ориентировочный рефлекс: "реакция прицеливания" и "прожектор внимания". Журн. высш. нерв. деят. 2001. 51(4): 421–437.
22. Суворов Н.Ф., Таиров О.П. Психофизиологические механизмы направленного внимания. Л.: "Наука", 1985. 287 с.
23. Шульговский В.В., Славуцкая М.В., Ефимова Т.В. ЭЭГ-картирование биопотенциалов мозга, предшествующих саккадическим движениям глаз у человека. Физиол. журн. 1995. 81(4): 32–42.
24. Ярбус А.Л. Участие движения глаз в процессах зрения. М.: "Наука", 1965. 166 с.
25. Allport D.A. Attention and control. Have we been asking the wrong questions? A critical review of 25 years. Attention and Performance.: A Silver Jubilee. Eds Meyer D., Kornblum S. Hillsdale, New York. Macmillan. 1991. 14: 1–50.
26. Barret G., Shibasaki H., Neshige R. Cortical potentials preceding voluntary movement: evidence for three periods of preparations in man. EEG a. Clin. Neurophysiol. 1986. 63: 327–339.
27. Becker W. Saccadic eye movements as a control system. Neurobiology of Saccadic Eye Movements. Eds Wurtz R., Goldberg M. Elsevier Sci. Publ. BV (Biomedical Division). Amsterdam. 1989: 13–67.
28. Becker W., Hoehne O., Iwase K., Kornhuber H.H. Bereitschaftspotential, pramotirische Positivierung und andere Hirnpotential bei saccadischen Augenbewegungen. Vision Res. 1972. 12: 421–436.
29. Bocker K.B., Brunia C.H., Cluitmans P.J. A spatio-temporal dipole model of the readiness potential in humans. EEG. a. Clin. Neurophysiol. 1994. 91(4): 275–285.
30. Brooks-Eidelberg B.A., Adler G. A frontal cortical potential associated with saccades in human. Exp. Brain Res. 1992. 89: 441–446.
31. Corbetta M., Shulman G.L. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. Nat. Rev. Neurosci. 2002. 3: 201–215.
32. Coull J.T. Neural correlates of attention and arousal insights from elctrophysiology, functional neuroimaging and psychopharmacology. Progr. Neurobiol. 1998. 55: 343–361.
33. Czigler I., Szenthe A. Selection within fixation: Event-related potentials in a visual matching task. Int. J. Psychophysiol. 1988. 6(1): 39–49.
34. Cunnington R., Iansek R., Jonson K.L., Bradslow J.L. Movement-related potentials in Parkinsons disease motor imagery and movement preparation. Brain. 1997. 120: 1339–1353.
35. Deecke L., Becker W., Weinberg H., Sheid P., Kornhuber H. Human brain potentials preceding voluntary limb movements. EEG a. Clin. Neurophysiol. 1973. 34(1): 87–94.
36. Deecke L., Heise B., Kornhuber H.H., Lang M., Lang W. Brain potentials associated with voluntary manual tracking. Ann. N.Y. Acad. Sci. 1984. 374: 361–372.
37. Deecke L., Kornhuber H.H. Cerebral potentials and the initiation of voluntary movement. Attention, Voluntary Contraction and Event-Related Cerebral Potentials. Ed. Desmedt J.E. Basel: 1977. 132–150.
38. Desimone R., Duncan J. Neural mechanisms of selective visual attention. Ann. Rev. Neurosci. 1995. 18: 193–222.
39. Dowing C.J., Pinker S. The spatial structure of spatial attention. Attention and performance XI. Eds Posner M.I., Marin O.S.M. Hillsdale, N.J.: Lowrence Erlbaum Assoc. Inc. 1985: 171–187.
40. Eimer M. An ERP study on visual spatial priming with perepheral onsets. Psychophysiology. 1994. 31: 154–163.

41. Eriksen Sh., Merphy T.D. Movements of attentional focus across the visual field: a critical look at the evidence. *Percept. Psychophysics*. 1987. 42(3): 299–308.
42. Evdokimidis I., Liakopoulos D., Constantinidis T.S., Papageorgiou C. Cortical potentials with antisaccades. *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1996. 98: 377–384.
43. Everling S., Fischer B. The antisaccade, a review of basic research and clinical studies. *Neuropsychologia*. 1998. 36(9): 885–896.
44. Everling S., Korappmann P., Flohr H. Cortical potentials preceding pro- and antisaccades in man. *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1997. 102: 356–362.
45. Fallgatter A.J., Strik K. The NoGo anteriorization as a neurophysiological standard – index for cognitive response control. *Int. J. Psychophysiol.* 1999. 32(3): 233–238.
46. Fawcett A.P., Cunic D., Hamani C., Hodaie M., Lozano A.M., Chen R., Hutchison W.D. Saccade-related potentials recorded from human subthalamic nucleus. *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 2007. 118: 155–163.
47. Fischer B., Breitmeyer E. Mechanisms of visual attention revealed by saccadic eye movements. *Neuropsychologia*. 1987. 25: 73–78.
48. Gaymard B., Ploner C.J., Rivaud S., Vermersch A.I., Pierro-Deseilligny C. Cortical control of saccades. *Exp. Brain Res.* 1998. 123: 159–163.
49. Gawryszewski L., Riggio L., Rizzolatti J., Umiltà K. Movements of attention in the three spatial dimensions and the meaning of neutral cues. *Neuropsychologia*. 1987. 25(1): 19–27.
50. Gehring W.J., Knight R.T. Lateral prefrontal damage affects processing selection but not attention switching. *Cogn. Brain Res.* 2002. 13: 267–279.
51. Goldman-Rakic P.S. Topography of cognition: Parallel distributed networks in primate association cortex. *Ann. Rev. Neurosci.* 1988. 11: 137–156.
52. Goldman-Rakic P.S. Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behavior by representation memory. *Handbook of Physiology*. 1997. 1997. Bethesda; Maryland. Sect I. V. 5. P. 1. *Am. Physiol. Soc.*: 373–417.
53. Gomes C.M., Delinte A., Vaquero E., Cardoso M.J., Varquez M., Crommelinck M., Roucoux A. Current Source Density analyses of CNV during temporal GAP paradigm. *Brain Topogr.* 2001. 13(3): 149–159.
54. Gunter T.C., Wiers A.A., Jackson J.L., Mulder G. Visual spatial attention to stimuli presented on the vertical and horizontal meridian. *Psychophysiol.* 1994. 31: 140–153.
55. Halgren E., Marinkovic R., Chauvil P. Generators of the late cognitive potentials in auditory and visual oddball task. *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1998. 106(2): 156–164.
56. Hillyard S.A., Mangun G.R., Waldorff M.G., Luck S.J. Neural systems mediating selective attention. *The Cognitive Neuroscience*. Ed. Gazzaniga M.S. Cambridge, Mass.: MIT Press. 1995: 665–681.
57. Hillyard S.A., Vogel E.K., Look S.J. Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention (electrophysiological and neuroimaging evidence). *Philos. Trans. Roy Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 1998. 353: 1267–1270.
58. Horn H., Syed N., Lanfermann H., Maurer K., Dierks T. Cerebral networks linked to the event-related potential. *Eur. Arch. Psychol. and Clin. Neurosci.* 2003. 253: 154–159.
59. Hughes H.C., Zimba A.D. Natural boundaries for the spread of directed visual attention. *Neuropsychologia*. 1985. 25(1a): 18–25.
60. Iamaruoka T., Janaguida T., Miyauchi S. Attentional set for external information activated the right intraparietal area. *Cogn. Brain Res.* 2003. 16: 199–209.
61. Jagla F., Zikmund V., Kundrat J. Differences in saccadic eye movement-related potentials under regular and irregular intervals of visual stimulation. *Physiol. Res.* 1994. 43: 229–232.
62. Jagla F., Zikmund V., Mashonkina T.R., Yakimoff N.A. The accuracy of saccadic eye movements is associated with their horizontal and vertical direction. *Bratisl. Lek. Listy*. 1992. 93: 287–290.
63. Jeannerod M. The representation brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behav. and Brain Sci.* 1994. 17: 187–245.
64. Jeon J.W., Polich J. Meta-analysis of P300 and schizophrenia, practical implication. *Psychophysiology*. 2003. 40: 684–701.
65. Jonson-Berg H., Matthews P.M. Attention to movement modulates activity in sensori-motor areas, including primary motor cortex. *Exp. Brain Res.* 2002. 142: 13–24.
66. Kiefer M., Marzinzik F., Weisbrod M., Sherg M., Spitzer M. The time course of brain activation during response inhibition: evidence from event-related potentials in a go / no go task. *Cogn. Neurosci. Neuropsychol.* 1998. 9(4): 765–770.
67. Klostermann W., Kompf D., Heide W., Verleger R., Wauschkuhn B., Seyfert T. Presaccadic cortical negativity prior to self-placed saccades with and without visual guidance. *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1994. 9(3): 219–228.
68. Kukleta M., Lamarche M. The early component of the premovement readiness potential and its behavioral determinations. *Cogn. Brain Res.* 1998. 6: 273–278.
69. Kurtzberg D., Vaughan H.G. Topographic analysis of human cortical potentials preceding selfinitiated and visually triggered saccades. *Brain Res.* 1982. 243(1): 1–9.
70. Loberge D. Networks of attention. *The New Cognitive Neurosciences*. Ed. Gazzaniga M.S. Bradford Book Cambridge, Massachusetts, London. The MIT Press, 2000: 711–724.
71. Lamme V.A.F., Roelfsema P.R. The distinct modes of vision offered by feed forward and recurrent processing. *Trends Neurosci.* 2000. 23(11): 571–579.

72. Liotti M., Fox P.T., Laberg D. PET measurments of attention to closely spaced visual shapes. Soc. Neurosci. Abstr. 1994. 20: 354–362.
73. Luck S.J., Hillyard S.A. The operation of selective attention at multiple stages of processing: Evidence from human and monkey electrophysiology. The New Cognitive Neurosciences Ed. Gazzaniga M.S. Bradford Book Cambrdge, Massachusetts, London. The MIT Press, 2000: 687–700.
74. Mangun G.R., Hillyard S.A. Spatial gradient of visual attention: behavioral and electrophysiological evidence. EEG a. Clin. Neurophysiol. 1988. 70(5): 417–428.
75. Mangun G.R., Jha A.P., Hopfinger J.B., Handy T.C. The temporal dynamics and functional architecture of attentional processes in human extrastrate cortex. The New Cognitive Neurosciences. Ed. Gazzaniga M.S. Bradford Book Cambrdge, Massachusetts, London. The Mit Pess, 2000: 701–709.
76. Menon V., Ford J.M., Lim K.O., Glover G.H., Preferebaum A. Combined event-related fMRI and ERP evidence for temporal-parietal cortex activity during target detection. Neuroreport. 1997. 8: 3029–3037.
77. Mesulam M.M. A cortical network for directed attention and unilateral neglect. Ann. Neurol. 1981. 10: 309–325.
78. Milham P.M., Banich M.T., Barad V. Competition for priority in processing increases prefrontal cortex's involvement in top-down control: an event-related FMRI study of the stroop task. Cogn. Brain Res. 2003. 17: 212–222.
79. Miller E.K., Cohen J.D. An integrative theory of prefrontal cortex function. Annu. Rev. Neurosci. 2001. 24: 167–202.
80. Oaclay M.J., Eason R.G. Subcortical gating in the human visual system during 103 spatial selective attention. Int. J. Psychophysiol. 1990. 9(2): 105–120.
81. Omori M., Yamada H., Murata T., Sadato N., Tanaka M., Ishii J., Isaki K., Yonikura Y. Neuronal substrates participating in attentional set-shifting of rules for visually guided motor selection, a functional magnetic responce imaging investigation. Neurosci. Res. 1999. 33: 317–323.
82. Posner M. Orienting of attention. J. Exp. Psychol. 1980. 32: 3–21.
83. Posner M., Petersen S. The attention system of the human brain. Ann. Rev. Neurosci. 1989. 3: 25–36.
84. Posner M.J., Deheane S. Attentional networks. Trends Neurosci. 1994. 17: 75–79.
85. Posner M.J., DiGirolamo G.J. Attention in cognitive neuroscience: an overview. The New Cognitive Neurosciences. A Bradford Book. Ed. Gazzaniga M.S. Cambridge, Massachusetts, London: The MIT Press. 2000: 623–630.
86. Richards J.E. Cortical sources of event-related potentials in the prosaccadic and antisaccadic task. Psychophysiology. 2003. 6: 878–894.
87. Rizzolatti G., Riggio L., Dascola L., Umilta C. Reorientation attention across the horisontal and vertical meridian: evidence in favor of a premotor theory of attention. Neuropsychologia. 1987. 25: 31–40.
88. Rockstron B., Elbert Th., Lutzenberger W. Slow potentials of the brain and behavior, is there a non-motor CNV? Psychophysiol. 1989. 26(4A): 1–9.
89. Row J., Friston K., Frackowiak R., Passingham R. Attention to action: Specific modulation of cortico-cortical interaction in humans. Neuroimage. 2002. 17: 988–998.
90. Rushworth M.F.S., Nixon Ph.D., Renowden Sh., Wade D.F., Passingham R.E. The left parietal cortex and motor attention. Neuropsychologia. 1997. 35(9): 1261–1273.
91. Sakamoto A., Luders H., Burgess R. Intracranial recordings of movement – related potentials to volunary saccades. J. Clin. Neurophysiol. 1991. 8: 223–233.
92. Schlag-Rey M., Schlag J. The central thalamus. The Neurobiology of Saccadic Eye Movements. Eds Wurts R.H., Goldberg M.E. Amsterdam: Elsevier. 1989: 361–390.
93. Shibasaki H., Barret G., Halliday E., Halliday A. Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography. EEG a. Clin. Neurophysiol. 1980. 4(3): 213–226.
94. Tanaka Y., Shimojo S. Temporal and spatial characteristics of attention to facilitate manual and eye-movement responses. Perception. 2001. 30(3): 283–302.
95. Tarkka I.M., Hallett M. Cortical topography of premotor and motor potentials preceeding self-paced voluntary movement of dominant and non-dominant hands. EEG a. Clin. Neurophysiol. 1990. 75: 36–43.
96. Thickbroom G., Mastaglia F. Cerebral events preceeding self-placed and visually triggered saccades. A study of presaccadic potentials. EEG a. Clin. Neurophysiol. 1985. 62(3): 277–289.
97. Treisman A.M., Gelade G.A. A feature – integration theory of attention. Cogn. Psychol. 1980. 12: 97–136.
98. Tussinari G., Aglioti S., Chellazzi L., Marsi C., Berlucchi G. Distribution in the visual field of the costs of voluntary allocated of attention and the inhibitory after effects of covert orienting. Neuropsychologia. 1989. 25: 55–69.
99. Underlide L.G., Mishkin M. Two cortical visual system. The Analysis of Visual Behavior. Eds. Ingle D.J., Goodale M.A. Mansfeld, Cambridge M A: MIT Press. 1982: 549–486.
100. Vianin P., Posada A., Hagues E., Franck N., Parnas P., Jeannerod M. Reduced P300 amplitude in a visual recognition task in patients with schizophrenia. NeuroImage. 2002: 911–921.