

Московский городской
ПСИХОЛОГО-ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт психологии

СОВРЕМЕННАЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ

В двух томах

Том 1

Под редакцией
В. А. Барабанщикова



Издательство
«Институт психологии РАН»
Москва – 2011

УДК 159.9

ББК 88

С 56

Все права защищены. Любое использование материалов данной книги полностью или частично без разрешения правообладателя запрещается

Редакционная коллегия:

*Ю. И. Александров, В. М. Аллахвердов, В. А. Барабанщиков (отв. редактор),
М. М. Безруких, А. Н. Гусев, А. А. Демидов (отв. секретарь), А. А. Деркач,
П. Н. Ермаков, А. Л. Журавлев, А. В. Карпов, Л. С. Куравский, А. Б. Леонова,
В. И. Панов, В. В. Рубцов, Ю. Е. Шелепин*

С 56 Современная экспериментальная психология: В 2 т. / Под ред. В. А. Барабанщикова. – М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2011. – Т. 1. – 555 с. (Интеграция академической и университетской психологии)

ISBN 978-5-9270-0225-2

УДК 159.9

ББК 88

Коллективная монография, подготовленная ведущими отечественными специалистами, посвящена состоянию и тенденциям развития экспериментального метода в российской психологии. Рассматриваются вопросы истории, теории и методологии психологического эксперимента. Обсуждаются инструментарий, процедуры измерения и способы интерпретации полученных данных. Большое внимание уделено конкретным экспериментальным исследованиям различных аспектов психики и поведения человека. Книга состоит из двух томов. В первом томе проводится анализ теоретических и методологических (в широком значении) проблем экспериментальной психологии; обсуждаются конкретные исследования в области психофизиологии, поведения и научения. Во втором томе представлены исследования познавательной сферы, функциональных состояний человека, его деятельности и общения, структуры личности и ее взаимоотношений с миром. Монография ориентирована на психологов, педагогов, психофизиологов, специалистов в области инженерной психологии, психологии труда, математической психологии, социальной психологии, а также может быть интересна тем, кому не безразличны проблемы современной российской науки.

*Издание осуществлено при поддержке гранта Минобрнауки РФ
в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России»
на 2009–2013 гг. (госконтракт № 02.740.11.0420)*

© Московский городской психолого-педагогический университет, 2011
© Учреждение Российской академии наук Институт психологии РАН, 2011

ISBN 978-5-9270-0225-2

Содержание

Раздел I

ИСТОРИЯ, ТЕОРИЯ И МЕТОДОЛОГИЯ ЭКСПЕРИМЕНТА В ПСИХОЛОГИИ

Глава 1	Экспериментальный метод в российской психологии	13
	<i>В. А. Барabanщиков</i>	
Глава 2	К истокам экспериментальной психологии в Московском университете	31
	<i>А. Н. Ждан</i>	
Глава 3	Естественный формирующий эксперимент в социальной психологии: специфика, достоинства и ограничения	45
	<i>А. Л. Журавлев, Т. В. Дробышева</i>	
Глава 4	История и методы экспериментального изучения мышления животных	61
	<i>З. А. Зорина, А. А. Смирнова</i>	
Глава 5	Методологические аспекты экспериментального исследования процессов принятия решения	89
	<i>А. В. Карпов</i>	
Глава 6	В. М. Бехтерев – создатель первой экспериментальной психологической лаборатории	115
	<i>В. А. Кольцова</i>	
Глава 7	Методология теоретико-эмпирических исследований на современном этапе: гипотезы и экспериментирование	125
	<i>Т. В. Корнилова</i>	
Глава 8	Становление метода эксперимента в научной психологии	139
	<i>В. А. Мазилев</i>	
Глава 9	Психологическая и методологическая функции интерпретации	161
	<i>А. Н. Славская</i>	
Глава 10	Качественные стратегии и методы исследования в психологии	173
	<i>А. М. Улановский</i>	

Раздел II
ИНСТРУМЕНТЫ, ИЗМЕРЕНИЯ
И ПРОЦЕДУРЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Глава 11	Чувствительность айтрекеров и точность регистрации движений глаз	191
	<i>В. А. Барабанщиков, Г. Ю. Окутина, О. Л. Окутин</i>	
Глава 12	Факторные модели для исследования динамики психологических характеристик и оценка их адекватности наблюдениям	213
	<i>Л. С. Куравский, П. А. Мармалюк, А. С. Панфилова, Д. В. Ушаков</i>	
Глава 13	Об одном подходе к адаптивному тестированию	233
	<i>Л. С. Куравский, Г. А. Юрьев</i>	
Глава 14	Нормативные показатели семантических категорий	247
	<i>О. П. Марченко</i>	
Глава 15	Эмоциональный слух. Методы исследования и области применения	261
	<i>В. П. Морозов</i>	
Глава 16	Время реакции как метод изучения фундаментальных проблем психологии.	285
	<i>Т. А. Ратанова</i>	
Глава 17	Психологические экспериментальные схемы изучения мышления и интеллекта.	299
	<i>В. В. Селиванов</i>	
Глава 18	Теория и практика создания аппаратурных диагностико-коррекционных систем для экспериментальной психологии.	321
	<i>Ю. А. Цагарелли</i>	
Глава 19	Моделирование уверенности наблюдателя при решении задачи сенсорного различения.	337
	<i>В. М. Шендяпин, И. Г. Скотникова</i>	

Раздел III
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПСИХИКИ.
ПОВЕДЕНИЕ И НАУЧЕНИЕ

Глава 20	Исследования системной организации поведения по его двигательным показателям.	359
	<i>Б. Н. Безденежных</i>	

Глава 21	ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВРЕМЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПРОИЗВОЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ	383
	<i>М. М. Безруких, А. В. Курганский</i>	
Глава 22	СПЕКТРАЛЬНАЯ МОЩНОСТЬ ЭЭГ ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ ВЕРБАЛЬНЫХ ОПЕРАЦИЙ У БЛИЗНЕЦОВ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ МОТИВАЦИИ ДОСТИЖЕНИЯ	397
	<i>Е. В. Воробьева</i>	
Глава 23	ОСЦИЛЛЯТОРЫ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ОРГАНИЗМА	413
	<i>Т. Н. Греченко</i>	
Глава 24	ЧАСТОТНО-СЕЛЕКТИВНЫЕ ГЕНЕРАТОРЫ ОСЦИЛЛЯТОРНОЙ АКТИВНОСТИ МОЗГА И ИХ РОЛЬ В ПРОЦЕССАХ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ	429
	<i>Н. Н. Данилова, Е. А. Страбыкина</i>	
Глава 25	ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА У ИСПЫТУЕМЫХ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ КРЕАТИВНОСТИ В ПРОЦЕССЕ РЕШЕНИЯ ОБРАЗНЫХ ТВОРЧЕСКИХ ЗАДАЧ	449
	<i>Л. А. Дикая</i>	
Глава 26	МЕТОДЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ В ПАРАДИГМАХ АКТИВНОСТИ И РЕАКТИВНОСТИ	463
	<i>А. К. Крылов, Ю. И. Александров</i>	
Глава 27	МОЗГОВАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РЕГУЛЯТОРНЫХ И ИНФОРМАЦИОННЫХ КОМПОНЕНТОВ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ У ВЗРОСЛЫХ И ДЕТЕЙ 7–8 ЛЕТ	479
	<i>Р. И. Мачинская, Д. А. Фарбер</i>	
Глава 28	СПЕЦИФИКА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО МЕТОДА В ЗООПСИХОЛОГИИ НА ПРИМЕРЕ ИССЛЕДОВАНИЯ САМООТРАЖЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ НА ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЙ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ПСИХИКИ.	499
	<i>Г. Г. Филиппова, И. А. Хватов</i>	
Глава 29	ВЕКТОРНОЕ КОДИРОВАНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА В ЗРИТЕЛЬНЫХ СИСТЕМАХ ПОЗВОНОЧНЫХ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ	513
	<i>А. М. Черноризов, Е. Д. Шехтер</i>	
Глава 30	ГДЕ И КАК ВО ФРОНТАЛЬНОЙ КОРЕ ОСУЩЕСТВЛЯЕТСЯ ПРИНЯТИЕ РЕШЕНИЙ О ФОРМЕ ИЗОБРАЖЕНИЙ?	529
	<i>Ю. Е. Шелепин, В. А. Фокин, А. К. Хараузов, Н. Фореман, С. В. Пронин, О. А. Вахрамеева, В. Н. Чихман</i>	
	Об авторах	551

МОЗГОВАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РЕГУЛЯТОРНЫХ И ИНФОРМАЦИОННЫХ КОМПОНЕНТОВ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ У ВЗРОСЛЫХ И ДЕТЕЙ 7–8 ЛЕТ

Р. И. Мачинская, Д. А. Фарбер

Введение

Рабочая память – когнитивная операция, обеспечивающая временное хранение информации, необходимой для реализации целенаправленного поведения. Хранящиеся в рабочей памяти внутренние представления (репрезентации) могут быть следами только что воспринятой информации или извлекаться из долговременной памяти. В когнитивной психологии (Величковский, 2006; Baddeley, Hitch, 1974; Cowan, 1999; Repovs, Baddeley, 2006) рабочая память (РП) рассматривается как сложная многокомпонентная система. В реализации РП участвуют управляющие механизмы (executive control), задача которых состоит в поддержании произвольного неспецифического внимания (sustained attention), в избирательном удержании активного состояния внутренних репрезентаций (top-down selective maintaining of inner representation) и в избирательной активации внутренних репрезентаций при извлечении следов из памяти (active retrieval of mnemonic information). В структуре РП необходимо присутствуют как перечисленные выше регуляторные механизмы, так и информационные компоненты, такие как кодирование и запечатление стимулов, временное хранение следов и их сопоставление с текущей информацией.

В пользу многокомпонентной структуры РП свидетельствуют нейрофизиологические исследования (Фарбер и др., 2004; D'Esposito, 2007; Gazzaley et al., 2004; Klimesch et al., 2006; Raghavachari et al., 2006; Ruchkin et al., 2003; Sauseng et al., 2009). При выполнении когнитивных заданий, требующих удержания в памяти значимой информации, активируются распределенные нейронные сети, включающие сенсорноспецифические и ассоциативные (фронтальные и париетальные) области коры, а также глубинные структуры (лимбические, стриопаллидарные и таламические)

Показано, что в процессе индивидуального развития возрастает эффективность РП и увеличивается ее объем (Alloway, Alloway, 2008; Cowan et al., 2010; Diamond, 2006; Hitch et al., 1989). Наиболее выраженное улучшение показателей

РП происходит в возрастном диапазоне с 5–6 до 9–10 лет (Alloway, Alloway, 2008; Hitch et al., 1989). Вместе с тем вопрос о мозговых механизмах, определяющих эти прогрессивные изменения РП в онтогенезе, до сих пор остается открытым (Cowan et al., 2010). Учитывая многокомпонентную структуру РП, можно полагать, что в основе ее формирования в онтогенезе лежит морфофункциональное созревание различных структур мозга и связей между ними. Нейроморфологические и нейрофизиологические данные указывают на длительное созревание в онтогенезе лобных областей коры и их связей с другими отделами мозга (Развитие мозга..., 2009; Lebel et al., 2008). Согласно результатам наших предыдущих исследований (Мачинская, 2006; Семенова и др., 2007), в период от 7 до 10 лет происходят существенные прогрессивные изменения в организации избирательного предстимульного внимания, планирования и выработки стратегии деятельности, что указывает на совершенствование функциональных систем мозга, обеспечивающих управляющие функции. Можно предположить, что в увеличении эффективности РП с возрастом ведущая роль принадлежит формированию мозговых механизмов управляющего контроля. В нейровизуализационных исследованиях (Klingberg, 2006; Kwon et al., 2002; Nelson et al., 2000) было показано, что у детей 7–8 лет при выполнении заданий, требующих удержания информации в РП, активируются те же структуры мозга, что и у взрослых, включая префронтальную кору, однако степень их активации существенно ниже. Вместе с тем имеются данные о возможности совершенствования с возрастом и других компонентов функциональных систем РП, обеспечивающих обработку и хранение сенсорно-специфической информации (Бетелева и др., 2009; Cabeza et al., 2008; Kwon et al., 2002; Vilberg, Rugg, 2008).

С целью исследования нейрофизиологических механизмов прогрессивного развития РП в онтогенезе мы провели сопоставление мозговой организации ее регуляторных и информационных компонентов у взрослых и детей 7–8 лет при реализации следующих основных операций: запечатление значимой информации, кратковременное удержание значимой информации, сопоставление текущей информации со следами памяти.

1 Формирование следа и его сопоставление с текущей информацией

Для анализа операций, связанных с непосредственным манипулированием информацией (формирование следа и его сопоставление с предъявляемым объектом) наиболее адекватным было использование связанных с событием потенциалов (ССП) в парадигме попарного сравнения последовательно предъявляемых зрительных паттернов (одинаковые/разные).

Процедура и методы исследования

В исследовании участвовали 28 детей 7–8 лет (средний возраст $7,4 \pm 0,58$ лет) и 15 взрослых испытуемых (средний возраст $25 \pm 5,4$ лет).

Электрическую активность мозга регистрировали парасагиттально с областей проекций лобных (F3, F4, F7, F8), центральных (C3, C4), височных (T3, T4, T5, T6), теменных (P3, P4) и затылочных (O1, O2) корковых зон с числово объединенным ушным референтным электродом. Регистрация производилась с помощью электроэнцефалографа Neurotravel (Ates Medica, Россия) с частотой опроса 250 Гц и полусой пропускания усилителя 0,1–70 Гц.

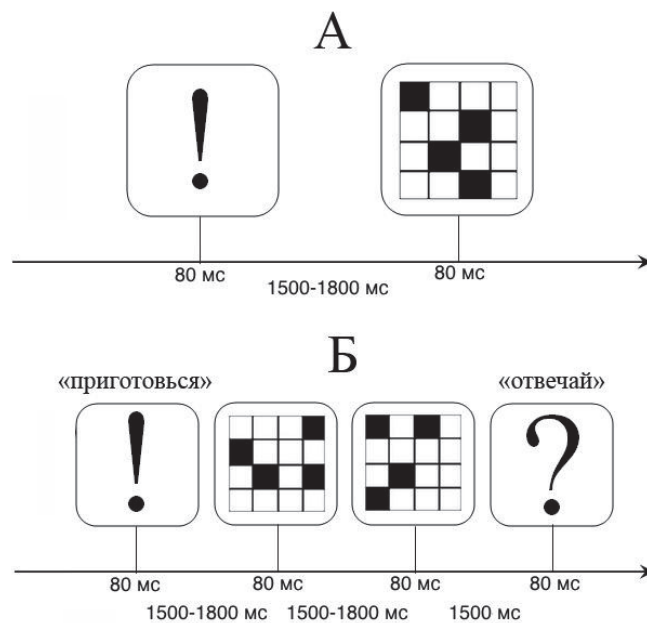


Рис. 1. Стимулы и временная последовательность событий в одной пробе эксперимента в серии спокойного наблюдения (А) и попарного сравнения (Б)

В качестве стимулов использовались зрительно-пространственные паттерны (решетки), которые предъявлялись в ситуации спокойного наблюдения (рисунок 1а) и попарного сравнения (рисунок 1б).

Для вычисления ССП использовались отрезки ЭЭГ, включающие 300 мс до и 1200 мс после предъявления нейтральных (ситуация спокойного наблюдения), эталонных (первые в паре) и тестовых (вторые в паре) стимулов. Для анализа ССП использовался метод главных компонент (Donchin, 1981). Во временных интервалах, соответствующих выделенным главным компонентам, определялась суммарная амплитуда ССП, которая использовалась в качестве зависимой переменной при дальнейшей статистической обработке данных с помощью дисперсионного анализа (RM ANOVA). Оценивалось влияние факторов *Стимул* (нейтральный, эталонный, тестовый), *Отведение* (7 уровней) и *Полушарие* (2 уровня). Для тех временных интервалов ССП, где были выявлены значимые влияния экспериментальных факторов и/или их взаимодействий, были проведены попарные сравнения суммарной амплитуды ССП с помощью непараметрического критерия Вилкоксона. Ниже представлены эффекты влияния внутрииндивидуальных факторов и результаты попарных сравнений с уровнем значимости $p < 0,05$.

Результаты исследования

Для выявления специфики вовлечения различных структур мозга в операцию формирования следа в кратковременной памяти сопоставлялись параметры ССП на эталонный (первый в паре) и нейтральный стимулы (рисунок 2).

У взрослых испытуемых (рисунок 2а), по результатам RM ANOVA, выявлено значимое влияние фактора *Стимул* и его взаимодействие с фактором *Отведение*

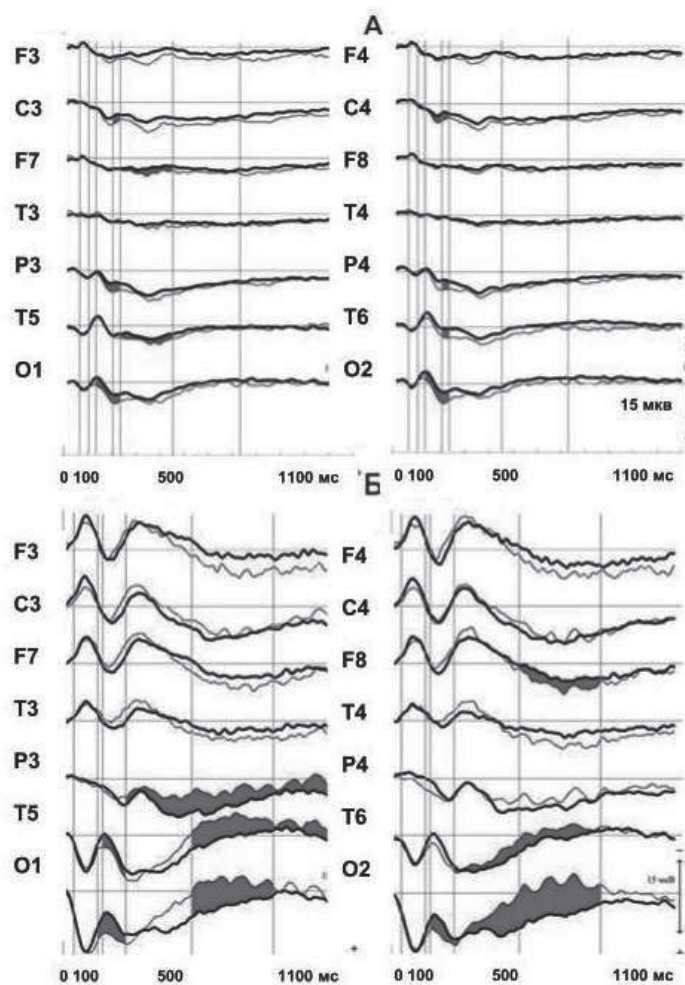


Рис. 2. ССП на эталонный (толстая линия) и нейтральный (жирная линия) стимулы у взрослых (а) и детей (б). Заштрихованы временные интервалы, для которых были выявлены значимые различия суммарной амплитуды ССП при предъявлении двух типов стимулов. Латинскими буквами обозначены области отведения ЭЭГ. Левая колонка – ССП в отведениях левого полушария, правая колонка – ССП в отведениях правого полушария

во временных интервалах 128–196 мс, 196–232 мс и 232–452 мс. Попарное сравнение параметров ССП в этих временных интервалах показало, что, по сравнению с ситуацией спокойного наблюдения, ситуация запечатления эталонного стимула характеризовалась увеличением амплитуды сенсорно специфических компонентов N_1 и P_2 в зрительных корковых зонах обоих полушарий. Амплитуда негативной волны $N_{300-400}$ значимо возрастала в нижнелобных и нижневисочных областях.

У детей 7–8 лет (рисунок 2б) при осуществлении этой операции, так же как и у взрослых, увеличивалась амплитуда сенсорно специфического компонента N_1 в зрительных корковых зонах, а в нижневисочной области значимые изменения отмечались только в левом полушарии (значимое взаимодействие *Стимул* × *Отведение* × *Полушарие*). Во фронтальных отделах мозга у детей, в отличие от взрослых, значимых различий ССП при формировании следа по сравнению со спокойным на-

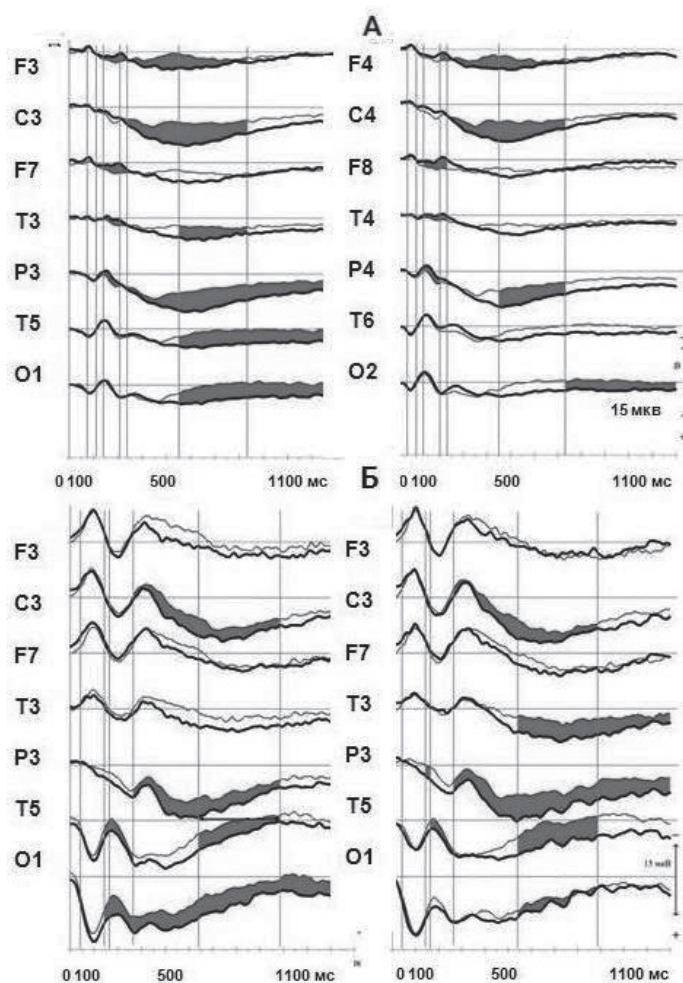


Рис. 3. ССП на эталонный (тонкая линия) и тестовый (жирная линия) стимулы у взрослых (а) и детей (б). Обозначения те же, как на рисунке 2

блюдением не выявлено. Существенная особенность мозговой организации этой когнитивной операции у детей заключалась в выраженной активации зрительных корковых зон на поздних этапах формирования следа. Это отразилось в значимом росте амплитуды медленного позитивного комплекса ССП во временном интервале 522–858 мс (значимое взаимодействие *Стимул* × *Отведение*).

Операция сличения текущей информации со следом в кратковременной памяти анализировалась на основе сопоставления ССП на тестовый и эталонный стимулы (рисунок 3).

Эта операция РП у взрослых (рисунок 3а) характеризовалась ранним вовлечением фронтальных отделов коры. Значимое влияние фактора *Стимул* и его взаимодействие с фактором *Отведение* отмечалось во временном интервале 128–232 мс, соответствующем компоненту N_1 , амплитуда которого в лобных отведениях значимо увеличивалась при предъявлении тестового стимула. Особенностью операции сличения предъявляемого объекта со следом, хранящимся в кратковременной памяти, было увеличение медленного позитивного комплекса ССП как в переднецентральной

ных, так и в каудальных областях коры. Значимый рост позитивности во фронтальных и теменных отведениях был отмечен во временном интервале 232–451 мс, тогда как в других корковых зонах – на более поздних этапах обработки информации (450–1000 мс). У детей 7–8 лет при анализе операции сличения тестового стимула со следом в кратковременной памяти выявлено значимое взаимодействие *Стимул* × *Отведение* в интервалах 130–154 мс и 154–246 мс. При попарных сравнениях обнаружены разнонаправленные изменения негативного и позитивного компонентов основного комплекса ССП в каудальных отделах: значимо снижалась амплитуда негативного компонента N_1 и значимо возрастала амплитуда следующего за ним позитивного компонента, переходящего в медленный позитивный комплекс. В отличие от взрослых, у детей не выявлены значимые различия между ССП на тестовый и эталонный стимулы во фронтальных отделах мозга.

Таким образом, результаты исследования ССП показали, что и у взрослых, и у детей степень и характер участия корковых зон в реализации исследованных операций РП различаются. Операциональные различия особенно отчетливо выявляются у взрослых и обнаруживаются как в зрительных каудальных, так и переднецентральных отделах коры. При формировании следа значимые изменения компонентов ССП, связанных с начальным этапом анализа и обработки сенсорно специфической информации, наблюдались только в зрительных зонах. Во фронтальных отделах коры значимые изменения амплитуды ССП на эталонный стимул были обнаружены в более позднем временном интервале: начиная с трехсотой миллисекунды увеличивалась амплитуда негативной волны $N_{300-400}$. Эта волна ССП связывается с занесением информации в память (Schendan, Maher, 2008). При сличении текущей информации со следами в кратковременной памяти у взрослых испытуемых наблюдалось вовлечение лобных отделов на начальных этапах обработки информации. Изменения активности префронтальных отделов коры на начальных этапах обработки информации обнаружены в ряде работ при опознании стимула на основе информации, извлекаемой из кратковременной или долговременной памяти (Фарбер, Петренко, 2009; Kveraga et al., 2007; Miller et al., 2008). Раннее вовлечение префронтальной коры расценивается как свидетельство ее участия в управляющих нисходящих влияниях, направленных на избирательную регуляцию информационных процессов. Важной особенностью операции сличения у взрослых испытуемых является увеличение медленного позитивного комплекса во всех регистрируемых зонах коры, которое по времени раньше развивается во фронтальной и теменной коре.

У детей 7–8 лет операциональные различия были обнаружены преимущественно в зрительных корковых зонах по начальным компонентам ССП, отражающим обработку сенсорно специфической информации и не были выявлены по более поздним фазам ответа. Медленный позитивный комплекс в каудальных отделах мозга однотипно увеличивался у детей как при формировании следа, так и при сопоставлении следа с текущей информацией. В большинстве электрофизиологических исследований РП медленный позитивный комплекс, преимущественно выраженный в теменных областях, связывается с процессами активации следов памяти (Bledowski et al., 2006; Vilberg, Rugg, 2008; Wagner, 2005). При сопоставлении данных ЭЭГ и фМРТ (Bledowski et al., 2006) была обнаружена неоднородность медленного позитивного комплекса. Во временном отрезке, соответствующем этому комплексу, выявлены две фазы активации коры: ранняя во временном интервале 250–450 мс и более поздняя во временном интервале 450–850 мс. По мнению авторов (там же) более ранний субкомпонент связан с идентификацией зритель-

ного объекта, а более поздний – с процессами извлечения информации из памяти. Предполагается, что преимущественная выраженность медленного позитивного комплекса ССП в теменной коре определяется ее анатомическими связями с различными модулирующими системами внимания, что обеспечивает интеграцию процессов активации, связанных с экзогенным зрительным вниманием, и управляющих влияний, необходимых для селекции целевой информации и извлечения следов памяти (Cabeza et al., 2008). Отсутствие у детей 7–8 лет характерного для взрослых дифференцированного вовлечения фронтальных областей коры в операции рабочей памяти указывает на определенную незрелость механизмов управляющего контроля в структуре рабочей памяти. Это может приводить к трудностям селекции, идентификации и удержания информации. Необходимый для реализации этих процессов активационный уровень, по-видимому, обеспечивается влияниями других модулирующих систем, в частности, системы экзогенного зрительного внимания. Можно полагать, что проявлением этой дополнительной активации является увеличение медленного позитивного комплекса в ответ на эталонный (запоминаемый) стимул. У детей 9–10 лет в той же экспериментальной ситуации (Фарбер, Бетелева, 2011) было обнаружено характерное для взрослых усиление медленного позитивного комплекса в различных зонах коры на этапе сличения текущей информации со следами памяти. Кроме того, в 9–10 лет наблюдались более выраженные, чем в 7–8 лет, операциональные различия реактивности сенсорно специфических компонентов ССП, что свидетельствует о более зрелой функциональной организации процессов обработки зрительной информации. Эти наблюдения говорят о значительном усилении роли системы управляющего контроля при реализации операций РП к 9–10 годам и согласуются с данными о росте эффективности РП и управляющих функций в целом на этом этапе онтогенеза.

Анализ ССП позволяет характеризовать специфику участия отдельных корковых зон на начальном и завершающем этапах реализации РП. Вместе с тем, чрезвычайно важным для понимания особенностей мозговой организации регуляторных и информационных составляющих этой когнитивной операции является анализ особенностей функционального взаимодействия корковых зон на этапе кратковременного сохранения следа.

2 Функциональное взаимодействие корковых зон в процессе удержания значимой информации в рабочей памяти

Для исследования процессов внутрикорового взаимодействия при удержании значимой информации в РП мы анализировали ритмическую электрическую активность (ЭА) мозга. Ритмическая ЭА играет важную роль в функциональной интеграции различных структур мозга в системы, обеспечивающие реализацию когнитивных операций – нейрокогнитивные сети (Bressler, Tognoli, 2006).

Одним из условий функционирования нейрокогнитивной распределенной сети является согласованная во времени (синхронизированная) ЭА ее отдельных элементов – координационная избирательность (coordinative selectivity); при этом одни и те же локальные нейронные ансамбли могут объединяться в различные распределенные нейронные сети на основе синхронизации их ЭА в разных частотных диапазонах. В связи с этим для исследования нейрокогнитивных распределенных сетей широко используется анализ функции когерентности (КОГ) ЭЭГ, позволя-

ющей оценить степень линейной статистической связи двух сигналов в частотной области (Труш, Кориневский, 1978; Hummel, Gerloff, 2005; Ruchkin et al., 2003; Sarnthein et al., 1998; и др.). Показано, что разные по частоте ритмы ЭЭГ функционально и топографически специфичны, т. е. по-разному и в разных зонах мозга синхронизируются при реализации отдельных компонентов когнитивной деятельности. Так, синхронизация ЭА в диапазоне тета-ритма увеличивается при выполнении заданий, требующих удержания информации в рабочей памяти, и при длительном поддержании внимания (Kahana, 2006; Klimesch, 2006; Raghavachari et al., 2006; Sarnthein, 1998; Sauseng et al., 2009; Tsujimoto, Sasaki, 2010). Рост синхронизации ЭА в диапазоне быстрых ритмов (бета и гамма) наблюдается при избирательном направленном внимании и необходимости оперирования со специфической информацией при распознавании образов (Liang et al., 2002; Sehatpour et al., 2008). Синхронизация ритмических составляющих альфа-диапазона в сенсорно-специфических и ассоциативных зонах коры избирательно увеличивается в ситуации предстимульного направленного внимания (Мачинская, 2006; Мачинская и др., 1992), что свидетельствует о роли этой осцилляторной системы в нисходящей избирательной модуляции активности коры в отсутствие сенсорного притока.

Данные о связи различных ритмов мозга с определенными когнитивными процессами позволили предположить, что регуляторные и информационные компоненты РП на этапе кратковременного хранения значимой информации обеспечиваются различными модулирующими и сенсорно-специфическими структурами мозга, объединенными в функциональные подсистемы на основе синхронизации их ЭА в различных частотных диапазонах ЭЭГ. Формирование таких нейронных объединений должно отражаться в частотно и топографически специфичном усилении функционального взаимодействия различных корковых зон. Для проверки этого предположения мы анализировали когерентность различных ритмических составляющих многоканальной ЭЭГ при выполнении когнитивных заданий, включающих удержание в РП зрительно-пространственной (невербализуемые формы) и вербальной (слова) информации при попарном последовательном предъявлении эталонных и тестовых стимулов.

Процедура и методы исследования

В исследовании приняли участие 14 взрослых испытуемых (5 мужчин и 9 женщин) в возрасте 22–30 лет (средний возраст $27,28 \pm 2,09$ лет) и 23 ребенка (12 мальчиков и 11 девочек) 7–8 лет (средний возраст $7,32 \pm 0,73$ лет). Для моделирования в эксперименте ситуации удержания значимой информации в РП памяти испытуемым предъявлялись в псевдослучайном порядке 20 пар вербальных и 20 пар пространственных стимулов. В каждой паре первый – эталонный – стимул состоял из набора слов или невербализуемых форм (для взрослых – 5 слов и 4 фигуры, для детей – 3 слова и 2 фигуры), а второй – тестовый – стимул представлял собой один элемент того же класса, который мог быть включен или не включен в эталонный набор. Задача испытуемого состояла в определении присутствия/отсутствия тестового слова или фигуры в эталонном наборе и нажатии на одну из двух кнопок ответного устройства. Временная последовательность событий в одной пробе представлена на рисунке 4.

ЭЭГ регистрировали от 16 отведений: O1/2; P3/4; C3/4; T3/4; T5/6; F7/8; F3/4; Fz; Cz, с численно объединенным ушным индифферентным электродом. Методика регистрации ЭЭГ и аппаратура описаны в первом разделе статьи. ЭЭГ регистриро-

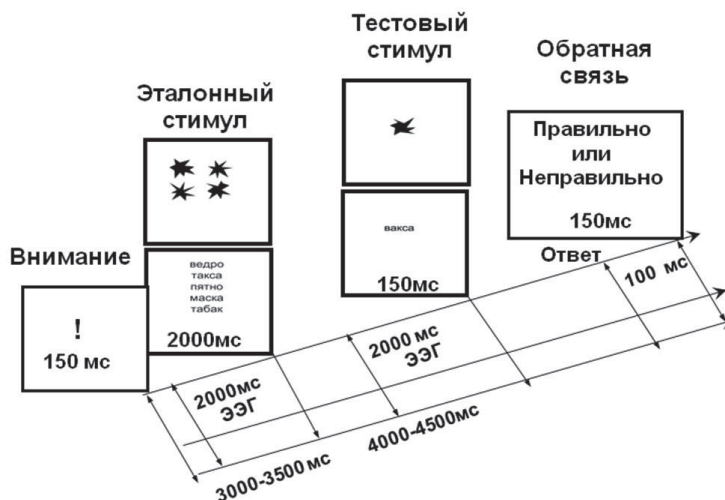


Рис. 4. Временная последовательность событий в одной пробе эксперимента

влась в состоянии покоя с закрытыми глазами (Вкг), в течение 2 с перед первым стимулом в паре после сигнала о начале пробы (S1), это экспериментальное условие соответствовало состоянию неспецифического поддержания внимания, и в течение 2 с перед вторым стимулом в паре (S2), непосредственно во время удержания информации в РП. Количественный анализ ЭЭГ включал следующие этапы: (1) для каждой двухсекундной безартефактной реализации ЭЭГ подбирались коэффициенты авторегрессионной модели 14 порядка, (2) на основании этих коэффициентов вычислялась комплекснозначная функция когерентности и ее мнимая часть (Курганский, 2010; Nolte et al., 2004) в диапазоне частот ЭЭГ от 1 до 40 Гц, (3) оценки мнимой части комплекснозначной когерентности усреднялись по двухсекундным реализациям в соответствии с экспериментальными условиями для каждого испытуемого. Использование мнимой части комплекснозначной когерентности позволяет избежать артефактного влияния эффекта объемного проведения мозговой ткани на оценки синхронизации биопотенциалов (Курганский, 2010; Nolte et al., 2004) и тем самым более точно оценить топографию корково-коркового функционального взаимодействия. В связи с тем, что в мнимой части когерентности не учитываются те кортикальные взаимодействия, которые связаны с одновременным (симультаным) приходом сигнала из глубоких структур мозга, эта мера подчеркивает вклад тех взаимодействий, которые связаны с передачей сигналов по кортикальным связям. Для анализа влияния экспериментальных условий, частотного диапазона ЭЭГ и возраста испытуемых на показатели функционального взаимодействия корковых зон применялся дисперсионный анализ (RM ANOVA). Зависимыми переменными служили максимумы мнимой части комплекснозначной когерентности в частотных интервалах, соответствующих тета (4–7 Гц), альфа (7,5–13,5 Гц) и бета1 (15–19 Гц) диапазонам ЭЭГ, эти интервалы выбирались в границах трех ЭЭГ-диапазонов индивидуально для каждого испытуемого. Для минимизации количества попарных сравнений мы проводили процедуру дисперсионного анализа отдельно для нескольких подмножеств отведений. Все возможные пары отведений были разделены на короткие задние (posterior), короткие передние (anterior) и диспантные, куда входили удаленные друг от друга передние и каудальные отведения.

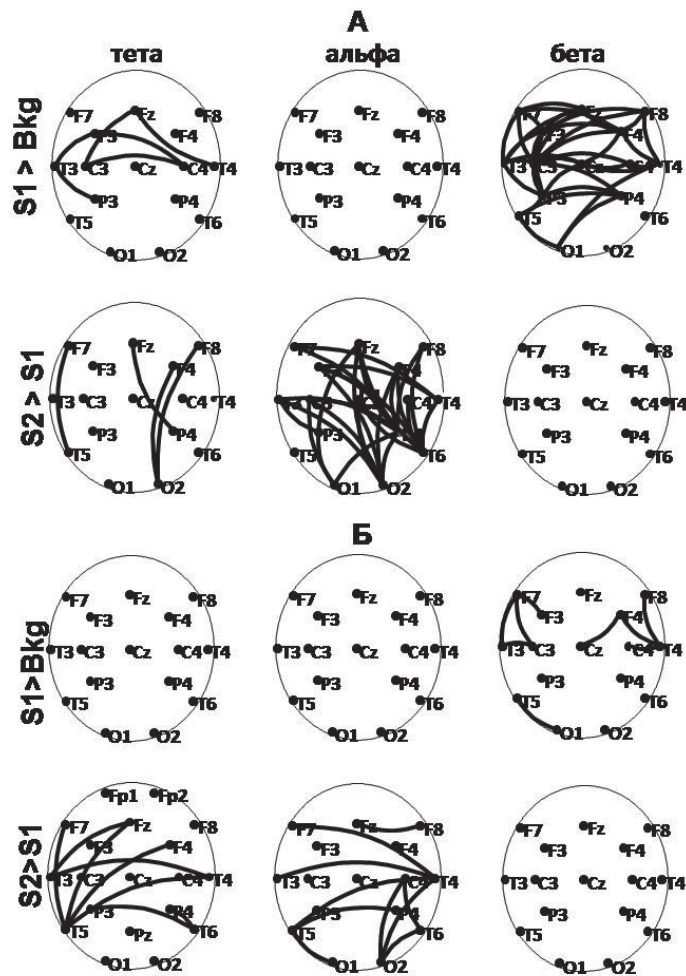


Рис. 5. Топография значимых различий параметров КОГ при попарном сравнении условий эксперимента у взрослых (а) и детей (б). Bkg – состояние спокойного бодрствования с закрытыми глазами; S1 – поддержание произвольного неспецифического внимания; S2 – кратковременное хранение следа в РП

Ниже представлены значимые эффекты влияния внутри- и межиндивидуальных факторов и результаты попарных сравнений (по Т-критерию Стьюдента) с уровнем значимости $p < 0,05$.

Результаты исследования

Для ответа на вопрос о том, каковы общие закономерности формирования корково-корковых связей при реализации вербальной и зрительно-пространственной РП, было проанализировано влияние Условий эксперимента без учета модальности стимулов (Bkg, S1, S2), Диапазона ЭЭГ (тета, альфа, бета), и Локализации пар отведений на показатели мнимой части комплекснозначной когерентности (КОГ). В схеме дисперсионного анализа учитывались также влияния возраста испытуемых – межиндивидуальный фактор *Группа* (взрослые, дети 7–8 лет).

Для всех подмножеств пар отведений было выявлено значимое взаимодействие факторов *Условие* × *Диапазон*, а для дистантных и каудальных связей – взаимодействие *Условие* × *Диапазон* × *Группа*. Кроме того, для связей в передних отделах коры значимым оказалось взаимодействие *Условие* × *Диапазон* × *Локализация* × *Группа*. Взаимодействие всех экспериментальных факторов, включая фактор *Группа*, позволило провести попарное сопоставление показателей КОГ тета-, альфа- и бета-колебаний в разных экспериментальных условиях отдельно для детей и взрослых.

На рисунке 5 представлена топография значимого роста показателей КОГ у взрослых испытуемых (5а) и детей (5б) в ситуации мобилизации неспецифического внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования ($S1 > Bkg$) и при кратковременном хранении следа в РП, по сравнению с ситуацией произвольного удержания неспецифического внимания ($S2 > S1$).

У взрослых испытуемых при мобилизации внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования усиливались функциональные связи по тета-ритму в переднецентральных и височных зонах коры с фокусом в медиальной лобной области. В этой же экспериментальной ситуации усиление согласованной активности в бета-диапазоне отмечалось преимущественно для близко расположенных областей в префронтальных, центральных и передневисочных отделах головного мозга. В диапазоне альфа-ритма значимого роста КОГ при поддержании внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования выявлено не было. Напротив, при кратковременном сохранении следа по сравнению с состоянием мобилизационной готовности наблюдалось значимое усиление функциональных связей по альфа-ритму. Фокусы взаимосвязанной активности отмечались в лобных отделах обоих полушарий, лобной медиальной области и в заднеассоциативных областях правого полушария. При этом усиление дистантных лобно-теменных связей отмечалось преимущественно в правом полушарии. Связи по тета-ритму усиливались между удаленными фронтальными и каудальными зонами внутри обоих полушарий. В бета диапазоне значимого роста КОГ в ситуации кратковременного хранения следа по сравнению с поддержанием неспецифического внимания выявлено не было.

У детей (рисунок 5б) значимый рост КОГ в ситуации произвольного поддержания внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования был обнаружен только для колебаний бета-диапазона и только для близко расположенных отведений в лобно-центрально-височных отделах обоих полушарий и каудальных отделах левого полушария. При кратковременном удержании значимой информации, по сравнению с ситуацией мобилизационной готовности, росла КОГ в диапазоне альфа-ритма преимущественно для кросс-полушарных пар отведений с фокусом в правой височной области. Кроме этого, усиливались локальные связи по альфа-ритму в лобной области правого полушария и в каудальных отделах того же полушария. Особенность функциональной организации этой операции РП у детей состояла в значительном усилении корково-коркового взаимодействия по тета-ритму, изменения также касались преимущественно кроссполушарных связей, а фокус взаимодействия находился в левой височной области.

Для исследования специфики мозговой организации вербальной и зрительно-пространственной рабочей памяти проводилось усреднение показателей когерентности ЭЭГ отдельно для проб, в которых предъявлялись слова ($S2_VERB$), и проб, в которых предъявлялись фигуры ($S2_VIS$), а в схеме дисперсионного анализа для фактора *Условие* были определены два уровня ($S2_VERB$, $S2_VIS$).

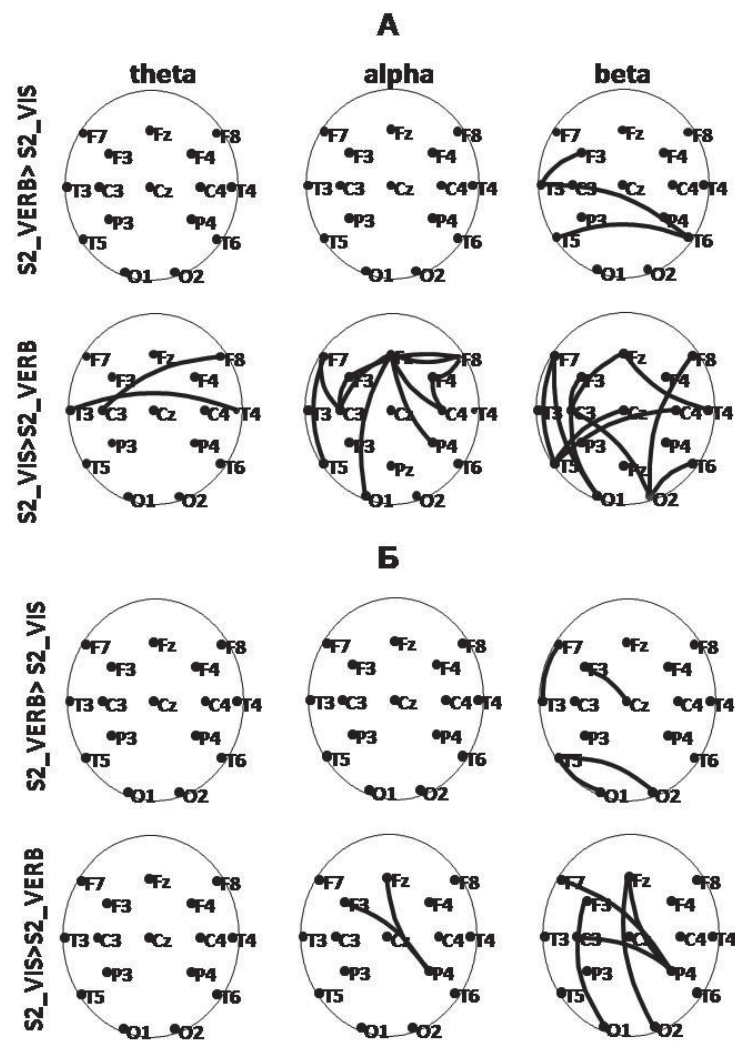


Рис. 6. Топография значимых различий параметров КОГ при попарном сравнении условий эксперимента у взрослых (а) и детей (б). S2_VERB – вербальная ПП; S2_VIS – зрительно-пространственная ПП

Было выявлено значимое взаимодействие факторов *Условие* × *Диапазон* × *Локализация* для коротких связей в каудальных отделах коры. Влияние возраста испытуемых проявилось в значимом взаимодействии *Условие* × *Диапазон* × *Группа* для коротких каудальных и передних связей.

Результаты попарных сравнений показателей КОГ при решении вербальных и зрительно-пространственных задач представлены на рисунке 6.

У взрослых испытуемых (рисунок 6а) выполнение вербальной задачи по сравнению с выполнением зрительно-пространственной задачи сопровождалось более высокими значениями КОГ бета-колебаний для отведений, расположенных над височными зонами обоих полушарий, а также для близко расположенных отведений в лобно-височной области левого полушария. Показатели КОГ в других анализи-

руемых диапазонах ЭЭГ при данном типе сравнений значимых различий не демонстрировали. Зрительно-пространственная задача по сравнению с вербальной характеризовалась большим напряжением функциональных связей по всем трем исследованным диапазонам ЭЭГ. Усиление КОГ между зонами коры, связанными с обработкой зрительной информации (затылочными и височно-теменно-затылочными), и переднеассоциативными областями было отмечено преимущественно для бета-ритма. В диапазоне тета-ритма более высокие значения показателей КОГ были выявлены для кроссполушарных лобно-височных связей, а в диапазоне альфа-ритма – преимущественно для дистантных связей с фокусами в лобных зонах. Подобные различия между зрительно-пространственной и вербальной задачами могли быть обусловлены большим напряжением регуляторных механизмов, как обеспечивающих поддержание внимания, так и избирательную модуляцию активности сенсорно-специфических зон коры. В пользу этого предположения говорит тот факт, что большинство взрослых испытуемых сообщали о большей субъективной трудности выполнения зрительно-пространственного задания.

У детей (рисунок 6б) при выполнении вербального задания по сравнению с выполнением зрительно-пространственного задания показатели КОГ бета-ритма были выше в коротких связях преимущественно в левом полушарии как в переднеассоциативных, так и в заднеассоциативных отделах. Обратное соотношение бета-КОГ, т. е. более высокие значения при решении зрительно-пространственной задачи, было выявлено для пар отведений с фокусов в теменной области правого полушария и в дистантных лобно-затылочных связях. В других исследованных диапазонах выраженных модально-специфических различий КОГ обнаружено не было за исключением более высоких значений альфа-КОГ между теменным отведением правого полушария и двумя лобными отведениями, левым и сагиттальным.

В целом результаты исследования пространственно-временной организации ритмической ЭА свидетельствуют о специфическом участии различных ритмогенных систем мозга в формировании нейронных сетей, обеспечивающих регуляторные и информационные компоненты РП в период кратковременного хранения следа.

Как у взрослых, так и у детей наиболее «чувствительным» к модальности запоминаемой информации оказался бета-ритм: топография функционального взаимодействия сенсорно-специфических и ассоциативных зон коры по этому ритму была различной при запоминании вербальных и зрительно-пространственных паттернов. Учитывая данные об усилении интеграции распределенных нейронных систем по бета-ритму при распознавании фрагментированных узнаваемых объектов и снижении связей при восприятии тех же «перемешанных» фрагментов (Sehatpou et al., 2008), можно предположить, что бета-система участвует в формировании внутренних репрезентаций качественно различной внешней информации.

Анализ усредненных по обеим модальностям показателей КОГ позволил выявить общие для вербальной и зрительно-пространственной памяти закономерности функционального взаимодействия корковых зон в период кратковременного хранения следа. У взрослых испытуемых не было обнаружено выраженных изменений в степени функционального взаимодействия фронтальных корковых зон по тета-ритму при удержании значимой информации по сравнению с ситуацией мобилизации внимания. С другой стороны, именно в ситуации внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования было выявлено значимое усиление функциональных связей по тета-ритму в лобно-височных отделах коры с фокусом в лобном отведении, расположенном по сагиттальной (средней) линии.

Это наблюдение согласуется с данными работы (Строганова, 1998) об усилении мощности тета-ритма в переднецентральных отделах коры у младенцев в ситуации контролируемого внимания, а также с данными работы (Sauseng et al., 2007) о росте амплитуды тета-ритма в лобной области у взрослых испытуемых при увеличении нагрузки на внимание. Сведения о наличии источников генерации тета-ритма в цингулярной коре и миндалине (Buzsaki, 2002; Kahana, 2006; Onton, 2005; Sauseng et al., 2007; Tsujimoto, Sasaki, 2010) позволяют рассматривать отмеченный выше рост когерентности тета-ритма как результат вовлечения лобно-лимбических мотивационных структур в процесс произвольного поддержания неспецифического внимания. Прямым свидетельством в пользу этого предположения являются данные об усилении выраженности и степени синхронизации тета-колебаний электрокортикограммы в префронтальной (поле 9 по Бродману) и передней цингулярной (поле 32 по Бродману) коре у обезьян при выполнении различных заданий, требующих длительного удержания внимания (Tsujimoto, Sasaki, 2010). Представляется вероятным, что наблюдаемый многими исследователями рост синхронизации тета-колебаний в передних отделах мозга вблизи средней линии (midline theta) при кратковременном удержании значимой информации (Gevins et al., 1997; Kawasaki et al., 2010; Klimesch et al., 2006; Onton et al., 2005; Sarnthein et al., 1998; Wang, 2010; Wu et al., 2007) обусловлен в значительной степени вовлечением лобно-лимбических механизмов поддержания произвольного внимания, а не собственно механизмов памяти.

Вместе с тем, по данным ряда работ (Jacobs et al., 2006; Klimesch et al., 2006; Raghavachari et al., 2006; Sauseng et al., 2009), не фронтальный, а теменно-височный компонент тета-системы связан с механизмами кратковременного хранения следа в рабочей памяти. В работе (Raghavachari et al., 2006) на основании анализа электрокортикограммы было показано, что непосредственно в период кратковременного удержания следа в РП растет степень синхронизации тета-колебаний в локальных нейронных сетях, расположенных в височных, теменных и затылочных зонах коры, а также в структурах гиппокампа. При этом в лобных структурах изменения тета-когерентности по времени не были связаны с периодом удержания значимой информации. По мнению авторов (Raghavachari et al., 2006), результаты их исследования свидетельствуют о роли височно-теменно-затылочно-гиппокампальной тета-системы в механизмах кратковременного удержания значимой информации. Следовательно, есть основания полагать, что в реализации РП принимают участие, по крайней мере, две тета-системы. Одна тета-система связана с активацией мотивационных лимбических структур (миндалины и цингулярной коры) и обеспечивает функциональную интеграцию этих структур с префронтальной корой при мобилизации неспецифического внимания; другая тета-система связана с активацией гиппокампальных структур и обеспечивает функциональную интеграцию корковых областей при кратковременном удержании значимой информации. В настоящем исследовании у взрослых испытуемых при кратковременном хранении следа в РП был отмечен рост функциональных связей по тета-ритму между фронтальными и каудальными отделами коры, подобные изменения тета-когерентности были выявлены и в других работах (Ruchkin, 2003; Sarnthein et al., 1998; Sauseng et al., 2007). Можно думать, что усиление дистантных корково-корковых связей по тета-ритму отражает взаимодействие двух тета-систем в процессе реализации РП.

Возвращаясь к ситуации удержания неспецифического внимания, следует отметить, что у взрослых испытуемых, помимо выраженного усиления фронталь-

ных связей по тета-ритму, в этих зонах мозга мы наблюдали усиление степени согласованности бета-колебаний в близко расположенных отведениях. В работе (Liang et al., 2002) сообщается о росте синхронизации бета-ритма в префронтальной и прецентральной коре обезьяны при ожидании зрительно-моторной задачи. Эти данные позволяют предположить, что локальная бета-синхронизация в нашем исследовании отражает участие префронтальных зон коры в процессах ожидания (anticipation) задания.

В отличие от ситуации произвольного удержания неспецифического внимания, когда основные изменения касались связей по тета- и бета-ритмам, при кратковременном хранении следа у взрослых испытуемых преобладал рост степени согласованности альфа-колебаний. В других работах также сообщается о росте степени синхронизации альфа-ритма при удержании значимой информации в РП (Freunberger et al., 2009; Jensen et al., 2002; Jensen, Mazaheri, 2010; Kawasaki et al., 2010; Klimesch et al., 2006; Molna et al., 2008; Sauseng et al., 2009). Однако, по вопросу о функциональной роли альфа-системы в обеспечении механизмов РП мнения исследователей существенно различны. Так, в работах W. Klimesch и его коллег указывается на роль альфа-системы в подавлении (inhibition) процессов обработки нерелевантной информации. В большинстве этих работ вывод об участии альфа-системы в тормозном контроле делается на основании увеличения мощности альфа-ритма в «нерелевантных» по отношению к когнитивной задаче областях. Однако анализ фазовых характеристик альфа-колебаний в работах той же группы исследователей (Freunberger et al., 2009), напротив, указывает на рост постоянства фазового сдвига (phase-locking index) колебаний этой частоты при предъявлении сигналов, которые необходимо сохранить в РП. На основании этих данных авторы (Freunberger et al., 2009) пришли к выводу о роли интеграции ритмической ЭА в диапазоне альфа-ритма в нисходящей (top-down) модуляции активности корковых зон при кратковременном хранении информации в РП. Представления об альфа-ритме как механизме торможения процессов обработки нерелевантной информации не согласуются с данными исследования (Kawasaki et al., 2010). В этой работе был продемонстрирован рост амплитуды альфа-колебаний в височных зонах коры при удержании в РП слуховой информации и в теменных зонах коры при удержании в РП зрительно-пространственной информации, а не наоборот, как следовало бы из «тормозящей» функции альфа-ритма. Авторы работы (Kawasaki et al., 2010) приходят к выводу о роли альфа-системы в поддержании (maintenance) активного состояния внутренних репрезентаций. В наших предыдущих исследованиях предстимульного модально-специфического внимания (Мачинская и др., 1992) мы также обнаружили рост степени синхронизации альфа-колебаний в релевантных перцептивной задаче областях – в центральных зонах коры при тактильном внимании и в височных зонах коры при слуховом внимании. По результатам этого исследования было высказано предположение о роли альфа-системы в селективной «настройке мозга» на восприятие и анализ релевантной информации в отсутствии сенсорного притока (Мачинская, 2003). Результаты настоящего исследования, а именно усиление функциональных связей по альфа-ритму между фронтальными и каудальными зонами коры, позволили предположить, что альфа-система участвует в формировании фронто-париетальной сети селективного эндогенного внимания (Fassbender et al., 2006; Posner, Petersen, 1990), которая в случае реализации РП избирательно поддерживает активное состояние внутренних репрезентаций. Данные исследований мозгового метаболизма (фМРТ) (Curtis, 2006; D'Esposito, 2007;

Gazzaley et al., 2004; Ikkai, Curtis, 2011) свидетельствуют об активации префронтальной и теменной коры, а также стриопалидарных и таламических структур при выполнении заданий, связанных с удержанием информации в РП.

У детей 7–8 лет также обнаружены связанные с условиями эксперимента частотно и топографически специфичные изменения функциональных корковых связей, при этом они отличаются от выявленных у взрослых испытуемых. Полученные данные свидетельствуют о менее выраженном вовлечении лобных областей коры в обеспечение длительного неспецифического внимания у детей по сравнению со взрослыми, что проявляется в отсутствии усиления связей по тета-ритму и существенно менее выраженном усилении связей по бета-ритму в этих зонах мозга. Обнаруженные нами особенности мозговой организации мотивационных компонентов произвольного внимания у детей согласуются с поведенческими данными (Lorsbach, Reimer, 2011) о менее эффективном выполнении рандомизированного теста Струппа детьми 8 лет по сравнению со взрослыми при увеличении интервала между стимулом-подсказкой и тестовым стимулом, что трактуется авторами как относительная слабость длительного удержания внимания на цели у детей. Важная особенность мозговой организации РП у детей 7–8 лет, выявленная нами при анализе корково-коркового взаимодействия, состоит в менее выраженном вовлечении лобных зон, и напротив, более выраженном вовлечении височных зон в процесс кратковременного хранения следа. Активация нейронов в медиальных височных отделах мозга человека при увеличении нагрузки на рабочую память была показана в работе (Axmacher et al., 2007). Рост связей по тета-ритму с фокусами в височных и височно-теменно-затылочных областях может, как указывалось выше, отражать активацию гиппокампальной системы удержания следа, которая испытывает большее напряжение у детей, чем у взрослых. Можно предположить, что последнее связано с недостаточностью нисходящих управляющих влияний лобно-париетальной системы, которая у взрослых испытуемых участвует в поддержании активного состояния внутренних репрезентаций.

Заключение

Выявлена специфика вовлечения модулирующих и сенсорно-специфических структур мозга в реализацию различных операций РП, что проявилось как в особенностях вызванной ЭА проекционных и ассоциативных корковых зон, так и в характере их функционального взаимодействия. Анализ ССП у взрослых испытуемых показал, что *операция формирования следа* сопровождается преимущественной активацией модально специфических зрительных зон. На этом этапе обработки информации не было обнаружено усиления активации фронтальных областей коры. Такой характер изменений вызванной ЭА свидетельствует о том, что операция запечатления следа не требует усиления нисходящих избирательных управляющих влияний, осуществляемых при участии префронтальной коры. Регуляторные управляющие влияния лобных структур отчетливо проявляются на этапе *удержания следа в кратковременной памяти*. При осуществлении этой операции в вызванной ЭА лобных и теменных областей коры отмечается увеличение амплитуды поздних фаз ответа и усиливается функциональное взаимодействие этих зон с сенсорно-специфическими зрительными областями на основе их синхронизации по альфа-ритму. Последнее свидетельствует о вовлечении фронто-париетальной системы внимания в избирательную активацию внутренних репрезентаций.

Одним из важных условий удержания значимой информации является обеспечение длительного неспецифического внимания, что связано с вовлечением лобно-лимбических модулирующих систем и проявляется в усилении функционального взаимодействия между лобными и височными областями коры по тета-ритму. Активация процессов манипулирования качественно специфичной информацией в отсутствие сенсорного притока проявляется в усилении корково-корковых связей по бета-ритму преимущественно между модально специфическими и ассоциативными зонами коры. Операция *сопоставления текущей информации со следом в кратковременной памяти* характеризуется активацией фронтальных зон коры уже на этапе сенсорного различения и идентификации целевого стимула. Активация лобной коры предшествует усилению активности модально специфических зрительных корковых зон, что свидетельствует о роли нисходящих управляющих влияний в избирательной регуляции информационных процессов при осуществлении этой операции.

Основная особенность мозговой организации РП у детей 7–8 лет состоит в менее выраженном вовлечении лобной коры в реализацию операции кратковременного хранения следа и его сопоставления с текущей информацией. Относительная незрелость системы управляющего контроля является вероятной причиной трудностей удержания качественно специфичной информации. Полученные данные позволяют предположить, что в обеспечении этого процесса у детей в большей степени участвуют гиппокампальные системы хранения следов, а необходимый для реализации этой когнитивной операции активационный уровень может создаваться влияниями других модулирующих систем, в частности, системы экзогенного внимания. Функциональная незрелость структур лобной коры проявляется также в отсутствии свойственного взрослым раннего вовлечения этих корковых зон в реализацию операции сличения текущей информации со следом в кратковременной памяти. Недостаточность избирательных регуляторных влияний лобной коры может являться важным фактором, определяющим относительно более низкие показатели РП у детей 7–8 лет по сравнению со взрослыми.

Литература

- Бетелева Т.Г., Синицын С.В., Фарбер Д.А. Возрастные особенности обработки зрительной информации в системе рабочей памяти // Физиология человека. 2009. Т. 35. №6. С. 25–36.
- Величковский Б.М. Функциональная структура памяти // Когнитивная наука: Основы психологии познания. В 2 т. Т. 1. М.: Издательский центр «Академия», 2006. Гл. 5. С. 348–447.
- Курганский А.В. Некоторые вопросы исследования кортико-кортикальных функциональных связей с помощью векторной авторегрессионной модели многоканальной ЭЭГ // Журнал высшей нервной деятельности. 2010. Т. 60. №6. С. 740–751.
- Мачинская Р.И. Нейрофизиологические механизмы произвольного внимания. (Аналитический обзор) // Журнал высшей нервной деятельности. 2003. Т. 53. №2. С. 133–151.
- Мачинская Р.И. Функциональное созревание мозга и формирование нейрофизиологических механизмов избирательного произвольного внимания у детей младшего школьного возраста // Физиология человека. 2006. Т. 32. №1. С. 26–36.
- Мачинская Р.И., Мачинский Н.О., Дерюгина Е.И. Функциональная организация правого и левого полушарий мозга человека при направленном внимании // Физиология человека. 1992. Т. 18. №6. С. 77–85.

- Развитие мозга и формирование когнитивной деятельности ребенка / Под ред. Д. А. Фарбер, М. М. Безруких. М.–Воронеж: МПО «Модэк», 2009.
- Семенова О. А., Кошельков Д. А., Мачинская Р. И. Возрастные изменения произвольной регуляции деятельности в старшем дошкольном и младшем школьном возрасте // Культурно-историческая психология. 2007. № 4. С. 39–49.
- Строганова Т. А., Орехова Е. В., Посикера И. Н. Тета-ритм ЭЭГ младенцев и развитие механизмов произвольного контроля внимания на втором полугодии первого года жизни // Журнал высшей нервной деятельности. 1998. Т. 48. № 6. С. 945–952.
- Труш В. Д., Кориневский А. В. ЭВМ в нейрофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1968.
- Фарбер Д. А., Бетелева Т. Г. Формирование мозговой организации рабочей памяти в младшем школьном возрасте // Физиология человека. 2011. Т. 37. № 1. С. 5–17.
- Фарбер Д. А., Бетелева Т. Г., Игнатъева И. С. Функциональная организация мозга в процессе реализации рабочей памяти // Физиология человека. 2004. Т. 30. № 2. С. 5–12.
- Фарбер Д. А., Петренко Н. Е. Особенности опознания фрагментарных изображений в 7–8 летнем возрасте. Анализ ССП // Физиология человека. 2009. Т. 35. № 3. С. 5–12.
- Alloway T. P., Alloway R. Working memory: Is it the new IQ? Available from Nature Proceedings. 2008. <http://hdl.handle.net/10101/npre.2008.2343.1>.
- Axmacher N., Mormann F., Fernandez G., Cohen M., Elger Ch. E., Fell J. Sustained Neural Activity Patterns during Working Memory in the Human Medial Temporal Lobe // J. Neurosci. 2007. V. 27. № 29. P. 7807–7816.
- Baddeley A. D., Hitch G. Working Memory // The Psychology of Learning and Motivation: Advances in Research and Theory / Ed. G. H. Bower. V. 8. N. Y.: Academic Press, 1974. P. 47–89.
- Bledowski Ch., Cohen-Kadosh K., Wibrat M., Rahm B., Bittner Rt. A., Hoehstetter K., Scherg M., Maurer K., Goebel R., Linden D. E. J. Mental Chronometry of Working Memory Retrieval: A Combined Functional Magnetic Resonance Imaging and Event-Related Potentials Approach // Neurosci. 2006. V. 26. № 3. P. 821–829.
- Bressler S., Tognoli E. Operational Principles of Neurocognitive Networks // International Journal of Psychophysiology. 2006. V. 60. P. 139–148.
- Buzsaki G. Theta Oscillations in the Hippocampus // Neuron. 2002. V. 33. № 1. P. 1–20.
- Cabeza R., Ciaramelli E., Olson I. R., Moscovitch M. The Parietal Cortex and Episodic Memory: an Attentional Account // Nature reviews / Neuroscience. 2008. V. 9. № 8. P. 613–625.
- Cowan N. An Embedded-processes Model of Working Memory // Models of Working Memory: Mechanisms of Active Maintenance and Executive control / Eds P. Shah, A. Miyake. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999. P. 62–101.
- Cowan N., Morey C. C., AuBuchou A., Zwilling Ch. E., Gilchrist A. L. Seven-Year-Olds Allocate Attention like Adults unless Working Memory is Overloaded // Development Science. 2010. V. 13. № 1. P. 120–133.
- Curtis C. E. Prefrontal and Parietal Contributions to Spatial Working Memory // Neuroscience. 2006. V. 139. P. 173–180.
- D'Esposito M. From Cognitive to Neural Models of Working Memory // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2007. V. 362. № 1481. P. 761–772.
- Diamond A. The Early Development of Executive Functions // Lifespan Cognition, Mechanisms of Change / Eds E. Bialystok, F. Craik. Oxford University Press, 2006. P. 70–95.
- Donchin E. Surprise! ... Surprise? // Psychophysiology. 1981. V. 18. № 5. P. 493–513.
- Fassbender C., Simoes-Franklin C., Murphy K., Hester R., Meaney J., Robertson I. H., Garavan H. The Role of a Right Fronto-parietal network in Cognitive Control – Common Activations for

- “Cues-to-attend” and Response inhibition // *Journal of Psychophysiology*. 2006. V. 20. № 4. P. 286–296.
- Freunberger R., Fellinger R., Sauseng P., Gruber W., Klimesch W.* Dissociation Between Phase-Locked and Nonphase-Locked Alpha Oscillations in a Working Memory Task // *Human Brain Mapping*. 2009. V. 30. P. 3417–3425.
- Gazzaley A., Rissman J., D’Esposito M.* Functional Connectivity during Working Memory Maintenance // *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*. 2004. V. 4. № 4. P. 580–599.
- Gevens A., Smith M. E., McEvoy L., YuHigh D.* High-resolution EEG Mapping of Cortical Activation Related to Working Memory: Effects of Task Difficulty, Type of Processing, and Practice // *Cerebral Cortex*. 1997. V. 7. P. 374–385.
- Hitch G. I., Woodin M. E., Baker S.* Visual and Phonological Components of Working Memory in children // *Memory and Cognition*. 1989. V. 17. № 2. P. 175–185.
- Hummel F., Gerloff H.* Larger Interregional Synchrony is associated with Greater Behavioral Success in a Complex Sensory Integration Task in Human // *Cerebral Cortex*. 2005. V. 15. № 5. P. 670–678.
- Ikkai A., Curtis C. E.* Common Neural Mechanisms Supporting Spatial Working Memory, Attention and Motor Intention // *Neuropsychologia*. 2011 (in press).
- Jacobs J., Hwang G., Curran T., Kahana M. J.* EEG Oscillations and Recognition Memory: Theta Correlates of Memory Retrieval and Decision Making // *NeuroImage*. 2006. V. 32. P. 978–987.
- Jensen O., Gelfand J., Kounios J., Lisman J. E.* Oscillations in the Alpha band (9–12 Hz) Increase with Memory Load during Retention in a Short-term Memory Task // *Cereb. Cortex*. 2002. V. 12. P. 877–882.
- Jensen O., Mazaheri A.* Shaping Functional Architecture by Oscillatory Alpha Activity: Gating by Inhibition // *Frontiers in Human Neuroscience*. November, 2010. V. 4. Article 186. <http://www.frontiersin.org>.
- Kahana M.* The Cognitive Correlates of Human Brain Oscillations // *The Journal of Neuroscience*. 2006. V. 26. № 6. P. 1669–1672.
- Kawasaki M., Keiichi K., Yoko Y.* Dynamic Links between Theta Executive functions and Alpha Storage Buffers in Auditory and Visual Working Memory // *European Journal of Neuroscience*. 2010. V. 31. P. 1683–1689.
- Klimesch W., Hanslmayr S., Sauseng P., Gruber W., Brozinsky C. J., Kroll N. E. A., Yonelinas A. P., Doppelmayr M.* Oscillatory EEG Correlates of Episodic Trace Decay // *Cerebral Cortex February*. 2006. V. 16. P. 280–290.
- Klingberg T.* Development of a Superior Frontal-intraparietal Network for Visuo-spatial Working Memory // *Neuropsychologia*. 2006. V. 44. № 11. P. 2171–2177.
- Kveraga K., Ghuman A. S., Bar M.* Top-down Predictions in Cognitive Brain // *Brain and Cognition*. 2007. V. 65. P. 145–168.
- Kwon H., Reiss A. L., Menon V.* Neural Basis of Protracted Developmental Changes in Visuo-spatial Working Memory // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. V. 99. № 20. P. 13336–13341.
- Lebel C., Walker L., Leemans A., Phillips L., Beaulieu C.* Microstructural Maturation of the Human Brain from Childhood to Adulthood // *NeuroImage*. 2008. V. 40. № 3. P. 1044–1055.
- Liang H., Bressler S. L., Ding M., Truccolo W. A., Nakamura R.* Synchronized Activity in Prefrontal Cortex during Anticipation of Visuomotor Processing // *Neuroreport*. 2002. V. 13. № 16. P. 2011–2016.
- Lorsbach Th., Reimer J. F.* Developmental Differences in the use of Task Goals in a Cued Version of the Stroop task // *British Journal of Developmental Psychology*. 2011. V. 29. P. 138–147.

- Miller B. T., Deouell L. Y., Dam C., Knight R. T., D'Esposito M. Spatio-temporal Dynamics of Neural Mechanisms underlying Component Operations in Working Memory // *Brain Res.* 2008. V. 1206. P. 61–75.
- Molna M., Csuhaj R., Gaal Zs. A., Czigler B., Ulbert I., Boha R., Kondakor I. Spectral Characteristics and Linear–nonlinear Synchronization Changes of Different EEG Frequency Bands during the CNV // *Psychophysiology.* 2008. V. 45. P. 412–419.
- Nelson C. A., Monk C. S., Lin J., Carver L. C., Thomas K. M., Truwit C. Functional Neuroanatomy of Spatial Working Memory in Children // *Developmental Psychology.* 2000. V. 36. №1. P. 109–116.
- Nolte G., Bai O., Wheaton L., Mari Z., Vorbach Sh., Hallett M. Identifying True Brain Interaction from EEG Data Using the Imaginary Part of Coherency // *Clinical Neurophysiology.* 2004. V. 115. №10. P. 2292–2307.
- Onton J., Delorme A., Makeig S. Frontal Midline EEG Dynamics During Working memory // *NeuroImage.* 2005. V. 27. P. 341–356.
- Posner M. I., Petersen S. E. The Attention System of the Human Brain // *Annu Rev Neurosci.* 1990. V. 13. P. 25–42.
- Raghavachari S., Lisman J. E., Tully M., Madsen J. R., Bromfield E. B., Kahana M. J. Theta Oscillations in Human Cortex During a Working-Memory Task: Evidence for Local Generators // *J. Neurophysiol.* 2006. V. 95. P. 1630–1638.
- Repovs G., Baddeley A. The Multi-component Model of Working Memory: Explorations in Experimental cognitive Psychology // *Neuroscience.* 2006. V. 139. P. 5–21.
- Ruchkin D. S., Grafman J., Cameron K., Berndt R. S. Working Memory Retention Systems: a State of Activated Long-term memory // *Behav. Brain Sci.* 2003. V. 26. №6. P. 709–728.
- Sarnthein J., Petsche H., Rappelsberger P., Shaw G. L., von Stein A. Synchronization between Prefrontal and Posterior Association Cortex during Human Working Memory // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA, Neurobiology.* 1998. V. 95. P. 7092–7096.
- Sauseng P., Hoppe J., Klimesch W., Gerloff C., Hummel F. C. Dissociation of Sustained Attention from Central Executive Functions: Local Activity and Interregional Connectivity in the Theta range // *Eur. J. Neurosci.* 2007. V. 25. №2. P. 587–593.
- Sauseng P., Klimesch W., Heise K. F., Gruber W. R., Holz E., Karim A. A., Glennon M., Gerloff Ch., Birbaumer N., Hummel F. C. Brain Oscillatory Substrates of Visual Short-Term Memory Capacity // *Current Biology.* 2009. V. 19. P. 1–7.
- Schendan H. E., Maher S. M. Object Knowledge during Entry Level Categorization is Activated and Modified by Implicit Memory after 200 ms // *Neuroimage.* 2008. V. 44. P. 1423–1438.
- Sehatpour P., Molholm S., Schwartz Th. H., Mahoney J. R., Mehta A. D., Javitt D. C., Stanton P. K., Foxe J. J. A Human Intracranial Study of Long-Range Oscillatory Coherence across a Frontal–occipital–hippocampal Brain Network during Visual Object Processing // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008. V. 105. №11. P. 4399–4404.
- Tsujimoto T., Sasaki K. Theta Oscillations in Primate Prefrontal and Anterior Cingulate Cortices in Forewarned Reaction Time Tasks // *J. Neurophysiol.* 2010. V. 103. P. 827–843.
- Vilberg K. L., Rugg M. D. Memory Retrieval and the Parietal Cortex: A Review of Evidence from a Dual-process Perspective // *Neuropsychologia.* 2008. V. 46. №7. P. 1787–1799.
- Wagner A., Shannon B., Kahn I., Buckner R. Parietal Lobe Contributions to Episodic Memory // *Trends. Cogn. Sci.* 2005. V. 9. №9. P. 445–453.
- Wang X.-J. Neurophysiological and Computational Principles of Cortical Rhythms in Cognition // *Physiol Rev.* 2010. V. 90. №3. P. 1195–1268.
- Wu X., Chen X., Li Zh., Han Sh., Zhang D. Binding of Verbal and Spatial Information in Human Working Memory Involves Large-Scale Neural Synchronization at Theta Frequency // *NeuroImage.* 2007. V. 35. P. 1654–1662.