

УДК 612.821

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РЕГУЛЯТОРНЫХ КОМПОНЕНТОВ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ У ВЗРОСЛЫХ И ДЕТЕЙ 7–8 ЛЕТ. АНАЛИЗ КОГЕРЕНТНОСТИ РИТМОВ ЭЭГ

© 2012 г. Р. И. Мачинская, А. В. Курганский

Институт возрастной физиологии Российской академии образования, Москва

Поступила в редакцию 30.08.2011 г.

У взрослых испытуемых ($n = 14$) и детей 7–8 лет ($n = 23$) анализировали показатели когерентности θ -, α - и β -ритмов ЭЭГ в процессе решения когнитивных задач, требующих участия рабочей памяти (РП). Использовалась парадигма попарного сравнения стимулов, последовательно предъявляемых в центральном поле зрения. Пары вербальных и пары зрительно-пространственных стимулов предъявлялись в псевдослучайном порядке, и каждой паре предшествовал предупреждающий зрительный сигнал (без указания на модальность). Анализировались отрезки ЭЭГ в состоянии спокойного бодрствования, перед появлением эталонного стимула (ситуация поддержания произвольного неспецифического внимания) и перед появлением тестового стимула (ситуация удержания информации в РП). В настоящем исследовании, направленном на анализ регуляторных компонентов РП, модальность стимулов не учитывалась. У взрослых испытуемых поддержание произвольного неспецифического внимания сопровождалось усилением функционального взаимодействия по θ -ритму между медиальными отделами лобной коры и височными зонами, а также усилением локального функционального взаимодействия по β -ритму в переднецентральных зонах мозга. У детей подобные изменения ЭЭГ в диапазоне θ -ритма не выявлены, а в диапазоне β -ритма – представлены в отдельных коротких связях. Процесс удержания информации в РП у взрослых сопровождался ростом когерентности α -колебаний в дистантных лобно-теменных связях преимущественно правого полушария, а у детей – ростом когерентности θ -колебаний в нижневисочных и теменных зонах коры. Полученные результаты рассматриваются как свидетельство относительной незрелости механизмов управляющего контроля в структуре РП у детей 7–8 лет.

Ключевые слова: управляющие функции, рабочая память, ЭЭГ, когерентность, младшие школьники.

Любое целенаправленное поведение предполагает кратковременное удержание важной для достижения цели информации, ее сопоставление с прошлым опытом и текущими событиями. Эти когнитивные процессы объединяются общим термином “рабочая память” (РП) [1, 2]. В реализации РП участвуют управляющие механизмы (*executive control*), задача которых состоит в обеспечении общих для разных видов информации регуляторных составляющих РП, таких как поддержание произвольного неспецифического внимания (*sustained attention*) и избирательное удержание активного состояния внутренних репрезентаций (*selective maintaining of inner representation*) [2, 3]. В структуре РП помимо регуляторных составляющих присутствуют и информационные компоненты, зависящие от качества (модальности) внутренних репрезентаций [4].

Показано, что в процессе индивидуального развития возрастает эффективность РП и увеличивается ее объем, что существенно сказывается на прогрессивном формировании всех познавательных функций [5–8]. Наиболее выраженное улуч-

шение показателей РП происходит в возрастном диапазоне с 5–6 до 9–10 лет [5, 8], но и в подростковом возрасте РП еще не достигает дефинитивного уровня [9]. Вопрос о мозговых механизмах, определяющих прогрессивные изменения РП, до сих пор остается открытым [7]. Так, в работах [10, 11] 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 и теменную кору, хотя степень их активации существенно ниже. В работе [12], напротив, обнаружены качественные возрастные различия: у детей 8–13 лет активируются преимущественно латеральные зоны префронтальной коры, тогда как у взрослых – дорзальные префронтальные и теменные зоны, и только у подростков 13–17 лет характер активности мозга при реализации РП приближается к “взрослому” типу. Последнее свидетельствует о роли созревания механизмов управляющего контроля и избирательного внимания в повышении эффективности РП с возрастом.

Сложность сопоставления функциональной организации РП у детей и взрослых во многом определяется ее многокомпонентной структурой и участием в ее реализации множества корковых и подкорковых образований мозга [13–15], которые длительно и в разные сроки созревают в онтогенезе [16, 17]. Показано, что одна и та же когнитивная операция у детей и взрослых может быть реализована разными мозговыми системами [16]. В связи с этим, выявление возрастных особенностей РП связано с решением другого важного вопроса: что именно в работе мозга сравнивать у детей и взрослых? Применительно к анализу РП, вероятно, целесообразно сравнивать мозговую организацию функционально однородных составляющих РП. В фМРТ-исследованиях (функциональная магнитно-резонансная томография) показано, что различные функциональные компоненты РП (длительное поддержание внимания, избирательный контроль, манипулирование специфической информацией) обеспечиваются специализированными объединениями нейронных ансамблей в различных зонах коры и глубинных структурах мозга [13, 14]. При этом одни и те же области мозга могут входить в состав различных функциональных объединений [15, 18, 19]. Подобные специализированные нейронные объединения получили название “нейрокогнитивные сети” (*neurocognitive networks*) [20]. Одним из условий функционирования нейрокогнитивной распределенной сети является согласованная во времени (синхронизированная) электрическая активность (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 [20]. В связи с этим, для исследования нейрокогнитивных сетей широко используется анализ когерентности ЭЭГ, позволяющей оценить степень линейной статистической связи двух сигналов в частотной области [21–24]. В частности, анализ когерентности ЭЭГ-сигналов в парах корковых зон позволяет оценить степень их функциональной связанности (*functional connectivity*), которая определяется как корреляция пространственно удаленных нейрофизиологических событий (обзор [25]), в данном случае – частотных составляющих ЭЭГ. Разные по частоте ритмы ЭЭГ по-разному и в разных зонах мозга синхронизируются при реализации отдельных компонентов когнитивной деятельности. Так, синхронизация ЭА в диапазоне θ -ритма увеличивается при выполнении заданий, требующих участия РП, и при длительном поддержании внимания [22, 26–29]. Рост синхронизации ЭА в диапазоне быстрых β - и γ -ритмов связывается с процессами локальной “настройки” мозга на обработку качественно специфичной информации при антиципаторном внимании [30]

и распознавании образов [4, 24]. Синхронизация α -ритма избирательно увеличивается между сенсорно-специфическими и ассоциативными зонами коры при ожидании значимых стимулов разной модальности [31], а также в период удержания информации в РП [4, 28]. Последнее свидетельствует о роли α -системы в нисходящей избирательной модуляции активности коры в отсутствии сенсорного притока.

Учитывая данные о связи различных ритмов мозга с определенными когнитивными процессами, мы предположили, что различные составляющие РП обеспечиваются модулирующими и сенсорно-специфическими структурами мозга, объединенными в функциональные подсистемы на основе синхронизации их ЭА в различных частотных диапазонах ЭЭГ. “Рабочее состояние” таких “временных коллективов” должно отражаться в специфичном по частоте и локализации усилении корково-коркового функционального взаимодействия. При этом мы ожидали, что функционально однородные объединения корковых зон, ответственные за различные компоненты РП, будут отличаться у детей 7–8 лет и взрослых. Для проверки этого предположения мы анализировали когерентность различных ритмических составляющих многоканальной ЭЭГ у детей 7–8 лет и взрослых при выполнении когнитивных заданий, включающих удержание в РП зрительно-пространственной и вербальной информации. Использование вербального и зрительно-пространственного стимульного материала позволяет исследовать мозговую организацию как модально-специфических (информационных), так и не зависящих от модальности (регуляторных) компонентов РП. В настоящей работе представлены результаты сравнительного анализа регуляторных компонентов РП у взрослых и детей.

МЕТОДИКА

В исследовании приняли участие 14 взрослых испытуемых (5 мужчин и 9 женщин; средний возраст 27.28 ± 2.09 лет) и 23 ребенка (12 мальчиков и 11 девочек) 7–8 лет (средний возраст 7.32 ± 0.73 лет). Все испытуемые дали информированное согласие на участие в исследовании, а для детей было получено также согласие родителей. Все испытуемые были правшами (по самоотчету) с нормальным или скорректированным до нормального зрением; не имели неврологических и/или психических заболеваний в анамнезе, а также отклонений функционального состояния мозга по данным предварительного анализа ЭЭГ. Все взрослые испытуемые имели высшее образование, все дети обучались в общеобразовательной школе и не испытывали трудностей при усвоении школьной программы.

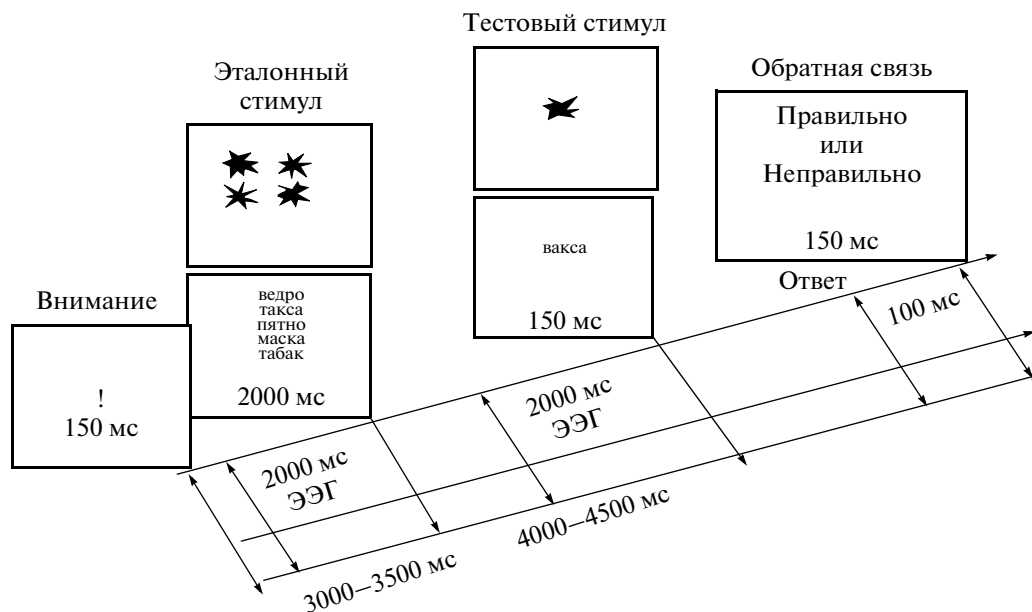


Рис. 1. Временная последовательность событий в одной пробе эксперимента.

Эксперимент был разработан и проведен при помощи программы EEGExProc (автор С.Д. Дьяченко). ЭЭГ регистрировали с помощью компьютерного электроэнцефалографа Neurotravel 24 D COM (ATESMEDICA, Россия). Стимулы предъявляли на 15-дюймовом электронно-лучевом дисплее (Samatron 55E), частота кадровой развертки которого составляла 75 Гц. Для регистрации двигательных ответов испытуемых использовали кнопки джойстика (Genius, Usb-07).

Во время исследования испытуемый находился в удобном кресле в затемненной камере на расстоянии 1 м от экрана дисплея. Испытуемым в центре экрана предъявлялись пары следующих один за другим вербальных или зрительно-пространственных стимулов. Размер вербальных стимулов составлял 2.4×6 угл. град. по горизонтали и вертикали, соответственно, а размер зрительно-пространственных — 5.7×5.1 угл. град. Всего в течение одного исследования предъявляли 20 пар вербальных и 20 пар зрительно-пространственных стимулов. В каждой паре эталонный (первый) стимул состоял из набора слов или невербализуемых фигур — звезд или пятен неправильной формы (для взрослых — 5 слов или 4 фигуры; для детей — 3 слова или 2 фигуры), а тестовый (второй) стимул представлял собой один элемент того же класса, который мог быть включен (в 10 парах из 20) или не включен в эталонный набор. Задача испытуемого состояла в определении присутствия/отсутствия тестового слова или фигуры в эталонном наборе и нажатии на соответствующую (одну из двух) кнопку ответного устройства. Временная последовательность событий в одной пробе

представлена на рис. 1. Пробы, содержащие вербальные и зрительно-пространственные задания, а также пробы, в которых тестовый стимул принадлежал или не принадлежал эталонному набору, чередовались в псевдослучайном порядке. Каждой пробе предшествовало появление на экране восклицательного знака, что служило сигналом к началу выполнения задания. После ответа испытуемый получал информацию о правильности решения — на экране появлялись слова «правильно» или «неправильно».

Непосредственно перед началом экспериментальной сессии испытуемому давали инструкцию, которая сопровождалась демонстрацией на экране примеров стимульного материала: «Перед Вами на экране будут последовательно появляться пары картинок. На первой картинке в каждой паре будут показаны либо несколько слов (пример), либо несколько фигурок (пример). Ваша задача — постараться запомнить показанное на экране, дождаться появления второй картинки, на которой будет либо одно слово (пример), либо одна фигурка (пример), определить, появлялось ли это слово или фигурка на первой картинке, и нажать на одну из двух кнопок (да/нет). Перед первой картинкой пары появится восклицательный знак, служащий сигналом к подготовке выполнения задания. После восклицательного знака, на экране появится черный квадратик, на котором Вам необходимо удерживать взор до появления картинке с заданием. О правильности Вашего ответа Вы сможете судить по тому, какое слово «Правильно» или «Неправильно» появится на экране вслед за нажатием

на кнопку. Вы сами должны “разрешить” компьютеру перейти к новому заданию, нажав кнопку”.

ЭЭГ регистрировали от 16 отведений: $O_{1/2}$; $P_{3/4}$; $C_{3/4}$; $T_{3/4}$; $T_{5/6}$; $F_{7/8}$; $F_{3/4}$; F_z ; C_z , с численно объединенным ушным индифферентным электродом. Регистрация производилась с частотой опроса 250 Гц и полосой пропускания усилителя 0.1–70 Гц.

Анализировались 2-секундные отрезки ЭЭГ в трех экспериментальных условиях: в состоянии покоя с закрытыми глазами (Bkg); в ситуации поддержания произвольного неспецифического внимания перед эталонным стимулом ($S1$); непосредственно во время удержания информации в РП перед вторым стимулом в паре ($S2$). Для анализа выбирались свободные от артефактов отрезки, из которых методом вычитания удалялась сетевая наводка (50 Гц) [32].

Для каждой индивидуальной 2-секундной реализации ЭЭГ строилась 16-канальная векторная авторегрессионная модель (ВАР-модель) 14 порядка. На основе найденных коэффициентов ВАР-модели вычислялись матрицы $S_{km}(f)$ индивидуальных комплекснозначных спектральных оценок (автоспектры и взаимные спектры), которые использовались для получения индивидуальных комплекснозначных функций когерентности:

$$C_{km}(f) = \frac{S_{km}(f)}{\sqrt{S_{kk}(f)S_{mm}(f)}} = |C_{km}(f)|e^{i(\varphi_m - \varphi_k)}.$$

Обычно для измерения силы функционального взаимодействия корковых зон используется квадрат модуля этой величины – когерентность (Cог). Известно [33], что на величину Cог существенное влияние оказывает объемное проведение (*volume conduction*) биотоков в ткани мозга, причем это влияние особенно заметно в парах близких отведений. Одним из способов исключить артефактное влияние объемного проведения на оценку силы функционального взаимодействия является использование квадрата мнимой части комплекснозначной функции когерентности [34]:

$$J_{km}(f) = |C_{km}(f)|^2 \sin^2(\varphi_m - \varphi_k).$$

Поскольку объемное проведение электрического тока в диапазоне электроэнцефалографических частот не приводит к набегу фазы, разность фаз сигналов, обусловленная объемным проведением, всегда будет равна нулю, и, следовательно, величина $J_{km}(f)$ также окажется нулевой. Следует отметить, что в отличие от Cог, величина мнимой части комплекснозначной функции когерентности (МКог) определяется не только долей общего сигнала в паре отведений, но и разностью фаз этого сигнала, регистрируемого в двух отведениях. Поэтому, изменение МКог может быть связано

как с увеличением/уменьшением доли общего сигнала, так и с изменением разности фаз.

Помимо минимизации артефактного влияния объемного проведения МКог обладает еще тем преимуществом, что на кривой $J_{km}(f)$ легче выявлять узкие пики (локальные максимумы) и, соответственно, более точно определять “рабочие ритмы”, т.е. те частоты, на которых наблюдается наиболее отчетливое взаимодействие между двумя источниками. Выявление “рабочих” ритмов является принципиальным моментом настоящего исследования, поскольку мы исходили из представления о том, что нейрокогнитивные сети или функциональные системы мозга, обеспечивающие отдельные когнитивные операции, складываются на основе взаимодействия нейронных ансамблей в различных областях коры посредством ритмической биоэлектрической активности, синхронизирующей их работу. Особенность рабочих ритмов состоит в том, что они топографически специфичны, варьируют от испытуемого к испытуемому и зависят от характера когнитивной деятельности. В связи с этим для определения индивидуальных частотных диапазонов рабочих ритмов в данном исследовании использовалась следующая процедура:

1) выявлялись статистически значимые пики (локальные максимумы) функций $J_{km}(f)$ для каждой пары отведений отдельно для каждого экспериментального условия (Bkg , $S1$, $S2$) и каждого испытуемого;

2) для каждого испытуемого в каждом из трех экспериментальных условий строилась гистограмма (по всем парам отведений) центральных частот найденных локальных максимумов (ширина бина гистограммы 0.5 Гц);

3) на основе анализа гистограмм выделялись индивидуальные частотные границы наиболее выраженных кластеров. Отметим, что наиболее отчетливые кластеры рабочих ритмов, выделенные описанным выше способом, хорошо соответствуют стандартно выделяемым θ , α , β_1 и β_2 -диапазонам ЭЭГ;

4) в найденных границах рабочих θ -, α - и β_1 -ритмов в каждой паре отведений определялись максимальные значения индивидуальных усредненных МКог отдельно для каждой экспериментальной ситуации.

Для анализа влияния экспериментальных условий, частотного диапазона ЭЭГ и возраста испытуемых на показатели функционального взаимодействия корковых зон (в данной работе – МКог) применялся дисперсионный анализ по схеме повторных измерений (*RM ANOVA*). При анализе внутрииндивидуальных (*within-subject*) эффектов учитывались отклонения от сферичности за счет применения поправок Гринхауса–Гейссера. При

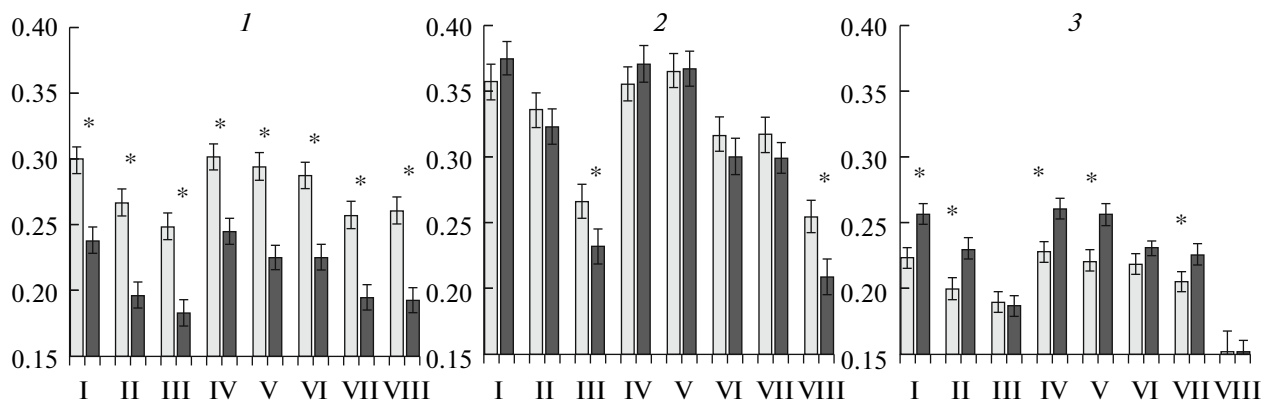


Рис. 2. Средние по диапазонам значения МКог в различных подмножествах пар отведений ЭЭГ для группы взрослых (черные столбики) и детей (серые столбики). 1 – θ -диапазон; 2 – α -диапазон; 3 – β -диапазон. Римскими цифрами обозначены подмножества пар отведений в соответствии с указанными в табл. 1. Вертикальные линии над каждым столбиком соответствуют стандартной ошибке средней величины МКог.

* – значимые ($p < 0.05$) попарные различия МКог.

проведении попарных сравнений главных эффектов использовалась коррекция по Бонферрони.

Для минимизации количества попарных сравнений мы проводили процедуру дисперсионного анализа отдельно для нескольких подмножеств отведений (см. табл. 1). Все возможные пары отведений (связи) были разделены на короткие каудальные, короткие фронтальные и дистантные, куда входили удаленные друг от друга фронтальные и каудальные отведения. Пары отведений в каждом из этих подмножеств, в свою очередь, были разделены на внутрислоушарные и кросслоушарные. Кроме этого анализировались показатели МКог в межполушарных парах отведений и в паре отведений Fz-Cz. Таким образом, всего было выделено 8 подмножеств пар отведений, которые далее по тексту обозначены римскими цифрами от I до VIII.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Задача первого этапа исследования, представленного в настоящей работе, состояла в сопоставлении функциональной организации регуляторных компонентов РП у взрослых и детей. При этом, основываясь на литературных данных (см. введение), мы полагали, что мозговые системы, обеспечивающие эти компоненты РП, сходны при выполнении вербальных и зрительно-пространственных заданий. Поэтому мы анализировали параметры когерентности ЭЭГ без учета модальности стимулов. Схема дисперсионного анализа максимальных значений МКог включала внутрииндивидуальные факторы *Условие* (3 уровня: *Vkg*, *S1*, *S2*) и *Диапазон* ЭЭГ (3 уровня: θ , α , β), а также межиндивидуальный фактор *Группа* (взрослые, дети 7–8 лет).

Поскольку основная задача работы состояла в выявлении различий в функциональной организа-

ции РП у детей и взрослых, мы анализировали только такие влияния экспериментальных факторов на МКог, которые различались в группах испытуемых. В табл. 1 представлены значимые и близкие к значимым (на уровне тенденции) влияния фактора *Группа* и его взаимодействия с межиндивидуальными факторами во всех подмножествах пар отведений.

Главный эффект фактора *Группа* наблюдался в парах отведений, расположенных над передними отделами коры. Во всех случаях МКог у детей была выше, чем у взрослых. Вместе с тем, возрастные различия МКог зависели от анализируемого ритма ЭЭГ: высоко значимые взаимодействия *Группа* \times *Диапазон* наблюдались во всех подмножествах пар отведений. Кроме того, в большинстве отведений были отмечены значимые и близкие к значимым (на уровне тенденции) взаимодействия *Группа* \times *Диапазон* \times *Условие* (см. табл. 1). В связи с зависимостью межгрупповых различий МКог от диапазона ЭЭГ представлялось целесообразным для всех выделенных подмножеств отведений проанализировать влияние факторов *Группа* и *Условие* отдельно в каждом из частотных диапазонов. При этом в схему ANOVA был добавлен еще один внутрииндивидуальный фактор – *Локализация*, количество уровней которого соответствовало числу пар отведений в данном подмножестве. Результаты, представленные в табл. 2 и на рис. 2, свидетельствуют о том, что отмеченное выше взаимодействие *Группа* \times *Диапазон* связано с разным влиянием возраста испытуемых на показатели когерентности θ -, α - и β -ритмов.

МКог в диапазоне θ -ритма (рис. 2, 1, табл. 2, θ -диапазон) у детей была выше, чем у взрослых. Дисперсионный анализ выявил высоко значимое влияние фактора *Группа* на показатели когерентности θ -колебаний для всех подмножеств пар от-

Таблица 1. Результаты RM ANOVA по схеме *Группа* × *Диапазон* × *Условие*

Эффекты	Пары отведений							Cz-Fz	
	Внутриполушарные			Кроссполушарные					Межполушарные
	I длинные (n = 18)	II короткие каудальные (n = 24)	III короткие фронтальные (n = 28)	IV длинные (n = 12)	V короткие каудальные (n = 18)	VI короткие фронтальные (n = 12)	VII (n = 7)		
<i>Группа</i>									
<i>Группа</i> × <i>Диапазон</i>	$F(1,4, 48.9) = 13.30$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 2.98$ $p = 0.93$	$F(1,35) = 29.90$ $p < 0.0001$	$F(1,4, 49.9) = 13.08$ $p < 0.0001$	$F(1,4, 48.8) = 15.47$ $p < 0.0001$	$F(1,4, 49.9) = 13.55$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 8.57$ $p = 0.006$	$F(1,35) = 14.07$ $p = 0.001$	$F(1,4, 48.5) = 7.91$ $p = 0.003$
<i>Группа</i> × <i>Диапазон</i> × <i>Условие</i>	$F(1,7, 58.5) = 3.66$ $p = 0.039$	$F(1,9, 67.2) = 3.94$ $p = 0.025$	$F(1,9, 67.4) = 2.4$ $p = 0.08$	$F(1,7, 60.0) = 2.87$ $p = 0.072$	$F(1,9, 67.9) = 4.46$ $p = 0.016$				

Примечание. Здесь и в табл. 2 в каждой ячейке таблицы указаны: значимость влияния соответствующего фактора (p) и значения критерия Фишера (F), в скобках приведены степени свободы с поправкой Гринхауса-Гейссера. Значимые влияния выделены жирным шрифтом.

Таблица 2. Результаты *RM ANOVA* по схеме *Группа* × *Условие* × *Локализация* для трех частотных диапазонов ЭЭГ

Эффекты	Пары отведений								Cz-Fz	
	Внутриполушарные				Кроссполушарные					
	I длинные (n = 18)	II короткие каудальные (n = 24)	III короткие фронтальные (n = 28)	IV длинные (n = 12)	V короткие каудальные (n = 18)	VI короткие фронтальные (n = 12)	VII (n = 7)	VIII		
θ-диапазон										
<i>Группа</i>	$F(1,35) = 81.79,$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 83.80,$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 99.42$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 70.0$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 100.99$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 80.08$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 121.74$ $p < 0.0001$	$F(1,35) = 44.89$ $p < 0.0001$		
<i>Группа</i> × <i>Условие</i>	$F(1.7, 58.2) = 8.01,$ $p = 0.002$	$F(1.7, 59.7) = 6.76,$ $p = 0.004$	$F(1.7, 61.2) = 5.88,$ $p = 0.006$	$F(1.7, 59.0) = 4.76,$ $p = 0.016$	$F(1.8, 62.3) = 10.60,$ $p < 0.0001$	$F(2,70) = 5.10,$ $p = 0.009$	$F(1.9, 64.8) = 10.0,$ $p < 0.0001$			
<i>Группа</i> × <i>Условие</i> × <i>Локализация</i>										
α-диапазон										
<i>Группа</i>			$F(1,35) = 6.49$ $p = 0.015$		$F(1.4, 47.1) = 2.65$ $p = 0.082$			$F(1,35) = 5.24$ $p = 0.028$		
<i>Группа</i> × <i>Условие</i>										
<i>Группа</i> × <i>Условие</i> × <i>Локализация</i>	$F(6.5, 226.1) = 11.137$ $p = 0.086$	$F(11.5, 400.1) = 2.61,$ $p = 0.003$	$F(12.1, 424.5) = 1.67,$ $p = 0.070$	$F(6.9, 242.2) = 1.75,$ $p = 0.090$						
β-диапазон										
<i>Группа</i>	$F(1, 35) = 16.23$ $p < 0.0001$	$F(1, 35) = 14.11$ $p = 0.001$		$F(1, 35) = 16.82$ $p < 0.0001$	$F(1, 35) = 19.73$ $p < 0.0001$	$F(1, 35) = 3.24$ $p = 0.08$	$F(1, 35) = 8.69$ $p = 0.006$			
<i>Группа</i> × <i>Условие</i>		$F(1.4, 48.7) = 3.68$ $p = 0.048$				$F(1.7, 57.9) = 3.68$ $p = 0.030$	$F(1.6, 56.7) = 5.99$ $p = 0.007$			
<i>Группа</i> × <i>Условие</i> × <i>Локализация</i>		$F(15.2, 531.9) = 3.68$ $p < 0.0001$	$F(17, 594.9) = 3.68$ $p = 0.020$	$F(8.5, 298.6) = 5.67$ $p < 0.0001$	$F(11.3, 394.1) = 8.54$ $p < 0.0001$					

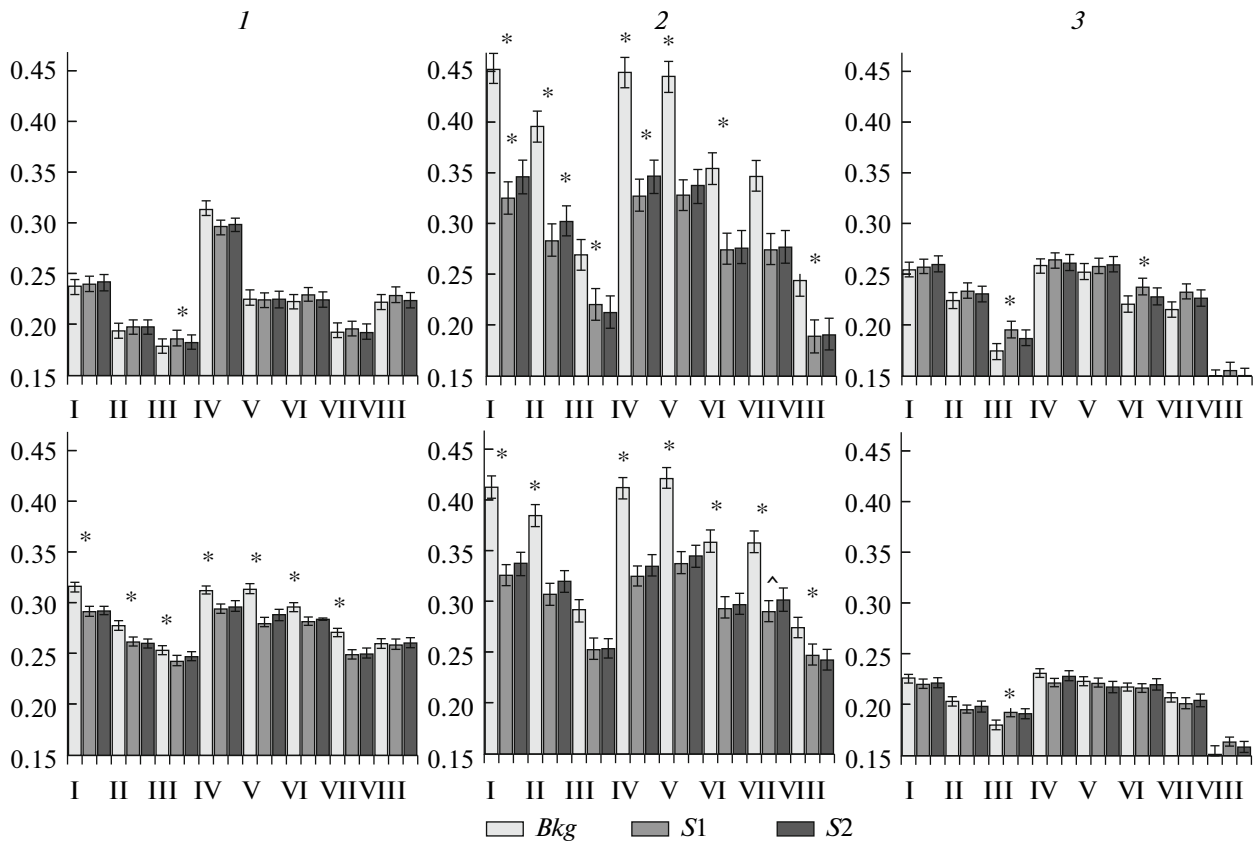


Рис. 3. Средние по диапазонам значения МКог в различных подмножествах пар отведений при разных экспериментальных условиях. *Bkg* – состояние спокойного бодрствования с закрытыми глазами, *S1* – произвольное поддержание внимания, *S2* – кратковременное удержание значимой информации. Верхний ряд – взрослые испытуемые, нижний ряд – дети 7–8 лет. 1 – θ -диапазон; 2 – α -диапазон; 3 – β -диапазон. Римскими цифрами обозначены подмножества пар отведений в соответствии с указанными в табл. 1. Вертикальные линии над каждым столбиком соответствуют стандартной ошибке средней величины МКог.

* – значимые ($p < 0.05$) попарные различия МКог.

^ – попарные различия на уровне тенденции ($p < 0.1$).

ведений. В диапазоне α -частот (рис. 2, 2, табл. 2, α -диапазон) межгрупповые различия МКог были не столь однозначны. Значимые различия в виде более высоких значений МКог у детей по сравнению с взрослыми выявлены только для коротких фронтальных связей. В диапазоне β -частот (рис. 2, 3, табл. 2, β -диапазон) в этих и других зонах мозга выявлены противоположные групповые различия показателей силы функционального взаимодействия: значения МКог у взрослых оказались выше, чем у детей, во всех продленных, межполушарных и коротких каудальных связях.

Таким образом, главный эффект фактора *Группа* – более высокие показатели корково-коркового функционального взаимодействия во фронтальных отделах мозга у детей, чем у взрослых – обусловлен прежде всего более высокими значениями когерентности θ -колебаний, что, в свою очередь, может быть связано с большей выраженностью колебаний θ -диапазона в ЭЭГ этих областей у детей по сравнению со взрослыми [35].

В большинстве подмножеств отведений и для всех анализируемых ЭЭГ-диапазонов влияние экспериментальных условий на показатели функционального взаимодействия корковых зон зависело от возраста испытуемых. Это отразилось в значимых взаимодействиях *Группа* \times *Условие* или *Группа* \times *Условие* \times *Локализация* (табл. 2). Только для пары отведений *Cz-Fz* подобные зависимости вообще не выявлены.

Рассмотрим, как экспериментальные условия (состояние спокойного бодрствования – *Bkg*, поддержание произвольного неспецифического внимания – *S1*, сохранение значимой информации в РП – *S2*) влияли на показатели МКог θ -, α - и β -ритмов у взрослых и детей. На рис. 3 представлены усредненные по частотным диапазонам значения МКог в трех экспериментальных ситуациях у взрослых (верхний ряд) и детей (нижний ряд) для всех подмножеств отведений.

У взрослых испытуемых фактор *Условие* влиял на показатели МКог в диапазоне θ -ритма для ко-

ротких фронтальных внутриполушарных пар отведений (III, $F(2, 44) = 3.958, p = 0.032$), при этом максимальная величина θ -когерентности отмечалась при поддержании произвольного неспецифического внимания, и в этой ситуации она была выше, чем в состоянии спокойного бодрствования (III, $S1 > Bkg, p = 0.043$). В диапазоне α -ритма зависимость МКОг от фактора *Условие* была обнаружена для всех подмножеств отведений ($4.889 < F(2, 44) < 18.348, 0.016 < p < 0.0001$). Парные сравнения выявили снижение величины α -когерентности в ситуации поддержания неспецифического внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования ($Bkg > S1, 0.05 < p < 0.001$). Наибольший интерес для анализа мозговой организации РП представляет выявленный у взрослых рост МКОг в диапазоне α -ритма в ситуации удержания значимой информации в РП по сравнению с ситуацией поддержания неспецифического внимания. Значимое усиление степени функционального взаимодействия по α -ритму было обнаружено для длинных внутриполушарных (I, $S2 > S1, p = 0.029$), коротких каудальных внутриполушарных (II, $S2 > S1, p = 0.010$) и длинных кроссполушарных (IV, $S2 > S1, p = 0.05$) связей. МКОг в диапазоне β -ритма зависела от экспериментальных условий только для коротких фронтальных связей, как внутриполушарных (III, $F(2, 44) = 9.955, p = 0.001$), так и кроссполушарных (VI, $F(2, 44) = 4.796, p = 0.017$). В этих подмножествах отведений максимальные значения β -когерентности наблюдались при поддержании произвольного неспецифического внимания, и были выше, чем в состоянии спокойного бодрствования (III, $S1 > Bkg, p = 0.005$, VII, $p = 0.036$).

У детей (рис. 3, нижний ряд) значения МКОг в диапазоне θ -ритма во всех подмножествах отведений (кроме $Fz-Cz$) зависели от фактора *Условие* ($3.697 < F(2, 44) < 24.074, 0.057 < p < 0.0001$). Во всех случаях величина МКОг была максимальной в состоянии спокойного бодрствования. В подмножествах пар отведений I, II, V, VII парные сравнения выявили более высокие показатели θ -когерентности в состоянии спокойного бодрствования как по сравнению с ситуацией поддержания произвольного неспецифического внимания ($Bkg > S1$, для этих подмножеств $p < 0.005$), так и по сравнению с ситуацией кратковременного удержания значимой информации ($Bkg > S2$, для этих подмножеств $p < 0.005$). В других подмножествах отведений значимых различий МКОг между условиями Bkg и $S2$ выявлено не было. При сравнении условий $S1$ и $S2$ более высокие значения θ -когерентности были обнаружены в процессе кратковременного сохранения информации об эталонном стимуле, причем рост МКОг наблюдался для коротких каудальных кроссполушарных связей (V, $S2 > S1$ на уровне тенденции, $p = 0.068$). Показатели МКОг в диапазоне α -ритма также значимо зави-

сели от экспериментальных условий для всех подмножеств пар отведений ($25.296 < F(2, 44) < 51.140, p < 0.0001$ для всех подмножеств). Максимальные значения были отмечены в состоянии спокойного бодрствования, при этом МКОг в этой экспериментальной ситуации была выше как по сравнению с ситуацией поддержания неспецифического внимания ($Bkg > S1, p < 0.0001$ для всех подмножеств), так и по сравнению с ситуацией кратковременного удержания значимой информации ($Bkg > S2, p < 0.0001$ для всех подмножеств). В каудальных отделах полушарий (подмножество отведений II) и в парах отведений, соединяющих одноименные зоны правого и левого полушарий (подмножество отведений VII), α -когерентность при кратковременном сохранении значимой информации была выше, чем в ситуации поддержания неспецифического внимания на уровне тенденции (II, $S2 > S1, p = 0.075$; VII, $S2 > S1, p = 0.078$). Величина МКОг в диапазоне β -ритма зависела от условий только для коротких фронтальных внутриполушарных связей (III, $F(2, 44) = 10.532, p < 0.0001$), при этом она была выше в ситуации поддержания произвольного неспецифического внимания, чем в состоянии спокойного бодрствования (III, $S1 > Bkg, p = 0.004$).

Для каждого из анализируемых ЭЭГ-диапазонов в группах взрослых и детей было проведено дополнительное парное сравнение МКОг в отдельных парах отведений ЭЭГ в разных экспериментальных условиях. При этом в анализ были включены только пары отведений, принадлежащие к тем подмножествам, для которых в соответствующем ЭЭГ-диапазоне были обнаружены значимые или близкие к значимым влияния фактора *Условие*. На рис. 4 представлена топография значимого роста показателей МКОг у взрослых испытуемых (I) и детей (II) в ситуации поддержания произвольного неспецифического внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования ($S1 > Bkg$) и при кратковременном хранении следа в РП по сравнению с ситуацией произвольного поддержания неспецифического внимания ($S2 > S1$).

Парные сравнения МКОг в отдельных отведениях показали, что у взрослых испытуемых (рис. 4, I) при мобилизации внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования усиливалось функциональное взаимодействие по θ -ритму в связях между лобной медиальной областью и передневисочными отделами обоих полушарий. В этой же экспериментальной ситуации усиление согласованной активности в β -диапазоне отмечалось преимущественно для близко расположенных областей в префронтальных, центральных и передневисочных отделах головного мозга. В диапазоне α -ритма значимого роста МКОг при поддержании внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования выявлено не было.

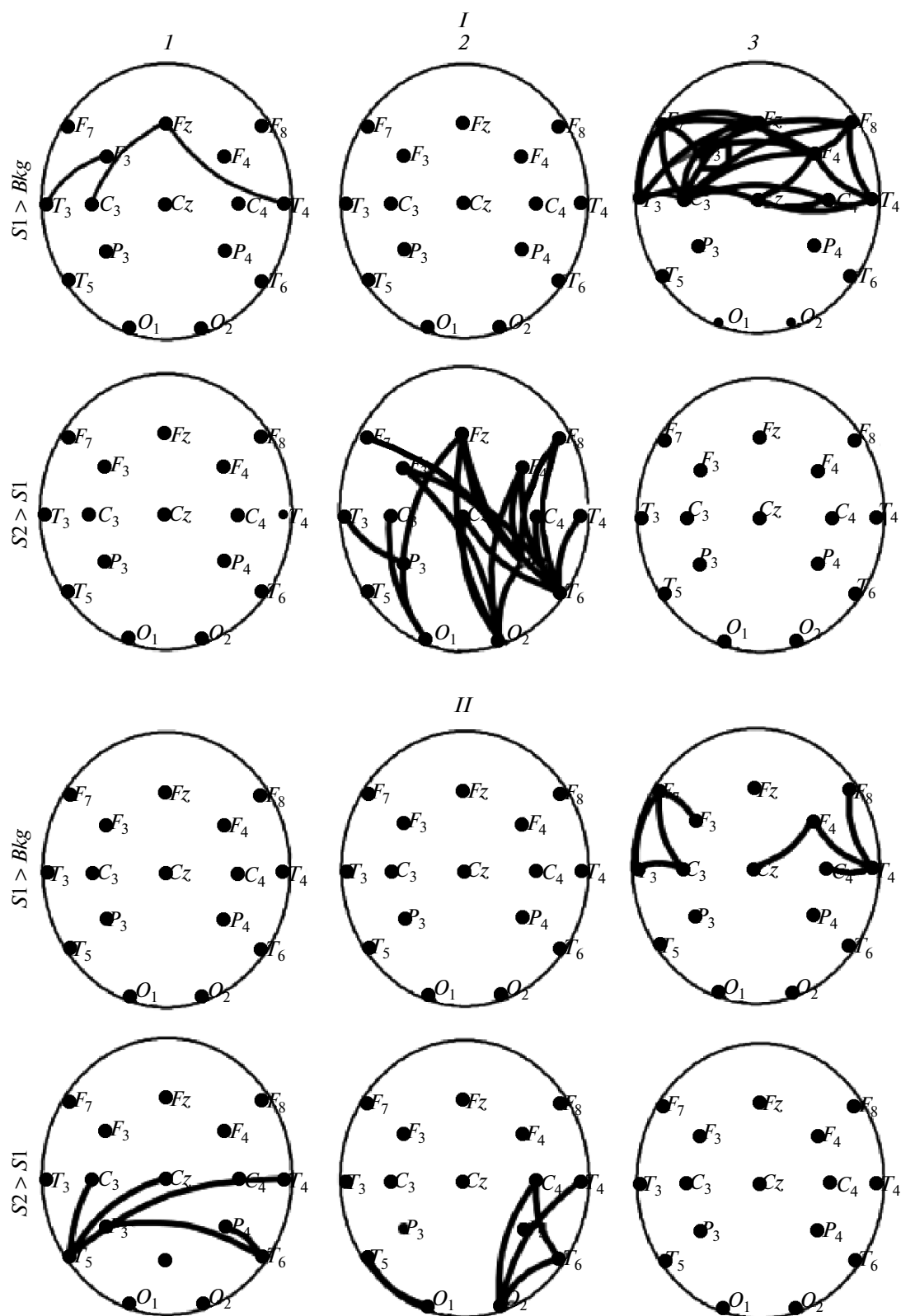


Рис. 4. Топография значимых различий параметров МКог в θ (1), α (2) и β (3) диапазонах ЭЭГ при попарном сравнении условий эксперимента у взрослых (I) и детей (II). *Bkg* – состояние спокойного бодрствования с закрытыми глазами, *S1* – поддержание произвольного неспецифического внимания, *S2* – кратковременное хранение следа в рабочей памяти. Линиями соединены пары отведений, для которых соответствующие попарные различия по *t*-критерию Стьюдента были значимы ($p < 0.05$).

Однако при кратковременном сохранении следа, по сравнению с состоянием мобилизационной готовности, наблюдалось значимое усиление функциональных связей по α -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 и лобно-нижневисочных связей отмечалось преимущественно в правом полушарии. Ни в θ , ни в β -диапазонах у взрослых испытуемых значимого роста МКог в ситуации кратковременного хранения следа по сравнению с поддержанием неспецифического внимания выявлено не было.

У детей (рис. 4, II) значимый рост МКог в ситуации произвольного поддержания внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования был обнаружен только для колебаний β -диапазона и только для близко расположенных отведений в лобно-центрально-височных отделах обоих полушарий. При кратковременном удержании значимой информации по сравнению с ситуацией мобилизационной готовности росла МКог в диапазоне α -ритма преимущественно для коротких каудальных пар отведений в правом полушарии. Особенность функциональной организации этой операции РП у детей состояла в усилении корково-коркового взаимодействия по θ -ритму, изменения касались преимущественно каудальных кросс-полушарных связей, а фокус взаимодействия находился в левой височной области.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У взрослых испытуемых в ситуации мобилизации внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования было выявлено значимое усиление функциональных связей по θ -ритму в лобно-височных отделах коры с фокусом в лобном отведении, расположенном по сагиттальной (средней) линии. Это наблюдение согласуется с данными работы [36] об увеличении выраженности θ -ритма в лобной области у взрослых испытуемых при росте нагрузки на внимание. Наличие источников генерации θ -ритма в цингулярной коре и миндалине [29, 37, 38] позволяет рассматривать отмеченный выше рост когерентности θ -ритма как результат вовлечения лобно-лимбических мотивационных структур в процесс поддержания произвольного неспецифического внимания. Прямым свидетельством в пользу этого предположения являются данные об усилении выраженности и степени синхронизации θ -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 [29]. С другой стороны, у взрослых испытуемых не было обнаружено выраженных изменений

в степени функционального взаимодействия фронтальных корковых зон по θ -ритму при удержании значимой информации по сравнению с ситуацией мобилизации внимания. Представляется вероятным, что наблюдаемый многими исследователями рост синхронизации θ -колебаний в передних отделах мозга вблизи средней линии (*mid-line theta*) при кратковременном удержании значимой информации [22, 24, 26, 38–41] обусловлен в значительной степени вовлечением лобно-лимбических механизмов поддержания произвольного внимания, а не собственно механизмов памяти. Вместе с тем, по данным ряда работ [26–28, 42], не фронтальный, а теменно-височный компонент θ -системы связан с механизмами кратковременного хранения следа в рабочей памяти. В работе [27] на основании анализа электрокортикограммы было показано, что непосредственно в период кратковременного удержания следа в РП растет степень синхронизации θ -колебаний в локальных нейронных сетях, расположенных в височных, теменных и затылочных зонах коры, а также в структурах гиппокампа. При этом в лобных структурах изменения θ -когерентности по времени не были связаны с периодом удержания значимой информации. Следовательно, есть основания полагать, что в реализации РП принимают участие, по крайней мере, две θ -системы. Одна θ -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 θ -система связана с активацией гиппокампальных структур и обеспечивает функциональную интеграцию корковых областей при кратковременном удержании значимой информации.

Возвращаясь к ситуации удержания неспецифического внимания, следует отметить, что у взрослых испытуемых помимо выраженного усиления фронтальных связей по θ -ритму в этих зонах мозга мы наблюдали усиление степени согласованности β -колебаний в близко расположенных отведениях. В работе [30] сообщается о росте синхронизации β -ритма в префронтальной и прецентральной коре обезьяны при ожидании зрительно-моторной задачи. Эти данные позволяют предположить, что локальная β -синхронизация в нашем исследовании отражает участие префронтальных зон коры в процессах подготовки к решению когнитивного задания.

В отличие от ситуации произвольного удержания неспецифического внимания, когда основные изменения касались связей по θ - и β -ритмам, при кратковременном хранении следа у взрослых испытуемых преобладал рост степени согласованности α -колебаний. В работах [26, 28, 41, 43–46] также сообщается о росте степени синхронизации α -ритма при удержании значимой информации в

РП. Однако, по вопросу о функциональной роли α -системы в обеспечении механизмов РП мнения исследователей существенно различны. Так, в работах W. Klimesch и его коллег указывается на роль α -системы в подавлении (*inhibition*) процессов обработки нерелевантной информации. В большинстве этих работ вывод об участии α -системы в тормозном контроле делается на основании увеличения мощности α -ритма в “нерелевантных” по отношению к когнитивной задаче областях. Однако, анализ фазовых характеристик α -колебаний в работах той же группы исследователей [46], напротив, указывает на рост доли α -колебаний, привязанных по фазе к стимулу (*phase-locking index*) при предъявлении сигналов, которые необходимо сохранить в РП. На основании этих данных авторы [46] пришли к выводу о роли интеграции ритмической электрической активности в диапазоне α -ритма в нисходящей (*top-down*) модуляции активности корковых зон при кратковременном хранении информации в РП. Представления об α -ритме как механизме торможения процессов обработки нерелевантной информации не согласуются с данными исследования [41]. В этой работе был продемонстрирован рост амплитуды α -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 α -ритма. Авторы работы [41] приходят к выводу о роли α -системы в поддержании (*maintaince*) активного состояния внутренних репрезентаций. В наших предыдущих исследованиях предстимульного модально-специфического внимания [31] мы также обнаружили рост степени синхронизации α -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 α -системы в селективной “настройке мозга” на восприятие и анализ релевантной информации в отсутствии сенсорного притока [47]. Результаты настоящего исследования, а именно усиление функциональных связей по α -ритму между фронтальными и каудальными зонами коры преимущественно правого полушария, позволили предположить, что α -система участвует в формировании лобно-теменной сети селективного эндогенного внимания [48, 49], которая в случае реализации РП избирательно поддерживает активное состояние внутренних репрезентаций. Данные исследований мозгового метаболизма (фМРТ) [13, 14, 50] 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 обнаружены возрастные особенности корково-коркового взаимодействия при решении когнитивных задач, требующих участия РП. В этой группе испытуемых мобилизация внимания не сопровождалась усилением функционального взаимодействия лобных корковых зон по θ -ритму, а усиление функционального взаимодействия по β -ритму наблюдалось в небольшом количестве локальных связей. Эти наблюдения согласуются с данными работы [51] об относительной слабости длительного удержания внимания на цели у детей 8 лет.

У детей, в отличие от взрослых, отсутствовало усиление функционального взаимодействия по α -ритму в дистантных лобно-теменных связях в ситуации кратковременного удержания информации по сравнению с ситуацией поддержания произвольного неспецифического внимания. О сходных возрастных особенностях мозговой организации РП у детей — появлении признаков активации лобно-теменной системы только в подростковом возрасте — сообщается в обзоре [9]. Данные исследований связанных с событием потенциалов [52] свидетельствуют о меньшей активации фронтальных и теменных структур у детей 7–8 лет по сравнению со взрослыми при сличении текущей информации с эталоном, хранящимся в РП. В работе [53] выявлена относительная незрелость корковых проводящих путей между дорзолатеральной префронтальной корой и заднеассоциативными зонами, что, по мнению авторов этой работы, является вероятной причиной позднего вовлечения лобно-теменной системы в процессы РП. Обнаруженные в настоящем исследовании особенности корково-коркового взаимодействия по α -ритму у детей могут свидетельствовать об относительной незрелости лобно-теменной системы селективного эндогенного внимания и связанной с этим слабости “управляющего” компонента РП. Вероятно, именно незрелостью “управляющих” механизмов в структуре РП можно объяснить меньший объем РП у детей по сравнению со взрослыми, а продолжительностью процессов созревания — длительное “приближение” показателей эффективности РП к дефинитивному типу в процессе онтогенеза (см. раздел “введение”).

Другой важной особенностью мозговой организации РП у детей 7–8 лет был рост степени функционального взаимодействия по θ -ритму в каудальных отделах коры в ситуации кратковременного хранения следа по сравнению с ситуацией поддержания произвольного неспецифического внимания. Фокус взаимодействия в этом случае находился в левой нижневисочной области. Активация нейронов в височных отделах мозга человека при увеличении нагрузки на рабочую память была показана в работе [54]. Усиление связей по θ -ритму с фокусами в височно-теменно-затылочных областях может, как указывалось выше, отра-

жать активацию гиппокампальной системы удержания следа, которая у детей испытывает большее напряжение, чем у взрослых. Возможно, у детей это обусловлено недостаточностью нисходящих управляющих влияний лобно-париетальной системы, которая у взрослых участвует в поддержании активного состояния внутренних репрезентаций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительное электрофизиологическое исследование мозговой организации регуляторных компонентов РП у взрослых и детей 7–8 лет позволило выявить существенные возрастные различия.

Было обнаружено, что у взрослых испытуемых поддержание произвольного неспецифического внимания по сравнению с состоянием спокойного бодрствования сопровождается усилением функционального взаимодействия по θ -ритму между медиальными отделами лобной коры и височными зонами, а также усилением функционального взаимодействия по β -ритму в локальных корково-корковых связях в передне-центральных зонах мозга.

В этой группе испытуемых основные изменения корково-коркового взаимодействия в процессе кратковременного удержания значимой информации по сравнению с поддержанием произвольного неспецифического внимания касались дистантных лобно-теменных связей преимущественно правого полушария и проявлялись в увеличении степени согласованности колебаний α -диапазона.

У детей 7–8 лет отсутствовало усиление функционального взаимодействия корковых зон по θ -ритму в лобных областях в ситуации поддержания произвольного неспецифического внимания, а также увеличение степени функционального взаимодействия по α -ритму в дистантных лобно-теменных связях при кратковременном удержании информации в РП. В отличие от взрослых, удержание значимой информации сопровождалось у детей усилением корково-коркового взаимодействия по θ -ритму в каудальных, преимущественно нижневисочных, отделах мозга. Эти особенности функциональной организации регуляторных компонентов РП у детей свидетельствуют об относительной незрелости механизмов управляющего контроля и большем напряжении корково-гиппокампальных систем, связанных с кратковременным хранением следов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.
2. Repovs G., Baddeley A. The multi-component model of working memory: explorations in experimental cognitive psychology // *Neuroscience*. 2006. V. 139. № 1. P. 5.
3. Kostopoulos P., Petrides M. Waiting to retrieve: possible implications for brain function // *Exp. Brain Res*. 2008. V. 188. № 1. P. 91.
4. Palva S., Kulashekhar S., Hämäläinen M., Palva J.M. Localization of cortical phase and amplitude dynamics during visual working memory encoding and retention // *J. Neurosci*. 2011. V. 31. № 13. P. 5013.
5. 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.
6. Diamond A. The early development of executive functions // *Lifespan Cognition, Mechanisms of Change* / Eds. E. Bialystok, F. Craik. Oxford University Press, 2006. P. 70.
7. Cowan N., Morey C.C., Aubuchon A. et al. Seven-year-olds allocate attention like adults unless working memory is overloaded // *Developmental Science*. 2010. V. 13. № 1. P. 120.
8. Alloway T.P., Alloway R. Investigating the predictive roles of working memory and IQ in academic attainment // *J. Exp. Child Psychology*. 2010. V. 106. № 1. P. 20.
9. Crone E.A., Ridderinkhof K.R. The developing brain: from theory to neuroimaging and Back. Review. // *Develop. Cogn. Neurosci*. 2011. V. 1. № 2. P. 101.
10. Nelson C.A., Monk C.S., Lin J. et al. Functional neuroanatomy of spatial working memory in children // *Developmental Psychology*. 2000. V. 36. № 1. P. 109.
11. Klingberg T. Development of a superior frontal-intraparietal network for Visuo-spatial Working Memory // *Neuropsychologia*. 2006. V. 44. № 11. P. 2171.
12. Scherf K.S., Sweeney J.A., Luna B. Brain basis of developmental change in Visuo-spatial working memory // *J. Cogn. Neurosci*. 2006. V. 18. № 7. P. 1045.
13. Gazzaley A., Rissman J., D'Esposito M. Functional connectivity during working memory maintenance // *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*. 2004. V. 4. № 4. P. 580.
14. 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.
15. Anderson E.J., Mannan S.K., Rees G. et al. Overlapping functional anatomy for working memory and visual search // *Exp. Brain Res*. 2010. V. 200. № 1. P. 91.
16. Развитие мозга и формирование когнитивной деятельности ребенка / Под ред. Д.А. Фарбер, М.М. Безруких. Москва; Воронеж: МПО "Мод-эк", 2009. 432 с.
17. Lebel C., Walker L., Leemans A. et al. Microstructural maturation of the human brain from childhood to adulthood // *NeuroImage*. 2008. V. 40. № 3. P. 1044.
18. Newman S.D., Just M.A., Carpenter P.A. The synchronization of the human cortical working memory network // *NeuroImage*. 2002. V. 15. № 4. P. 810.

19. Gazzaley A., Rissman J., Cooney J. et al. Functional interactions between prefrontal and visual association cortex contribute to top-down modulation of visual processing // *Cerebral Cortex*. 2007. V. 17. № 1. P. 125.
20. Bressler S., Tognoli E. Operational principles of neurocognitive networks // *Int. J. Psychophysiol.* 2006. V. 60. № 2. P. 139.
21. Труш В.Д., Кориневский А.В. ЭВМ в нейрофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1968. 175 с.
22. Sarnthein J., Petsche H., Rappelsberger P. et al. Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA, Neurobiology*. 1998. V. 95. № 12. P. 7092.
23. 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.
24. Wang X.-J. Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition // *Physiol. Rev.* 2010. V. 90. № 3. P. 1195.
25. Fingelkurts A., Fingelkurts A., Kahkonen S. Functional connectivity in the brain—is it an elusive concept? // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2005. V. 28. № 8. P. 827.
26. Klimesch W., Hanslmayr S., Sauseng P. et al. Oscillatory EEG correlates of episodic trace decay // *Cerebral Cortex*. 2006. V. 16. № 2. P. 280.
27. Raghavachari S., Lisman J.E., Tully M. et al. Theta oscillations in human cortex during a working-memory task: evidence for local generators // *J. Neurophysiol.* 2006. V. 95. № 3. P. 1630.
28. Sauseng P., Klimesch W., Heise K.F. et al. Brain oscillatory substrates of visual short-term memory capacity // *Current Biology*. 2009. V. 19. № 21. P. 1846.
29. Tsujimoto T., Sasaki K. Theta oscillations in primate prefrontal and anterior cingulate cortices in forewarned reaction time tasks // *J. Neurophysiol.* 2010. V. 103. № 2. P. 827.
30. Liang H., Bressler S.L., Ding M. et al. Synchronized activity in prefrontal cortex during anticipation of visuomotor processing // *Neuroreport*. 2002. V. 13. № 16. P. 2011.
31. 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.
32. Курганский А.В. Некоторые вопросы исследования кортико-кортикальных функциональных связей с помощью векторной авторегрессионной модели многоканальной ЭЭГ // *Журн. высш. нерв. деятельности*. 2010. Т. 60. № 6. С. 740.
33. Nunez P.L., Srinivasan R., Westdorp A.F. et al. EEG coherency I: statistics, reference electrode, volume conduction, laplacians, cortical imaging, and interpretation of multiple scales // *EEG and Clin. Neurophysiology*. 1997. V. 103. № 5. P. 516.
34. Nolte G., Bai O., Wheaton L. et al. Identifying true brain interaction from EEG data using the imaginary part of coherency // *Clin. Neurophysiol.* 2004. V. 115. № 10. P. 2292.
35. Соколова Л.С., Мачинская Р.И. Формирование функциональной организации коры больших полушарий в покое у детей младшего школьного возраста с различной степенью зрелости регуляторных систем мозга. Сообщение I. Анализ спектральных характеристик ЭЭГ в покое // *Физиология человека*. 2006. Т. 32. № 5. С. 5.
36. Sauseng P., Hoppe J., Klimesch W. et al. 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.
37. Kahana M. The cognitive correlates of human brain oscillations // *J. Neurosci.* 2006. V. 26. № 6. P. 1669.
38. Onton J., Delorme A., Makeig S. Frontal midline EEG dynamics during working memory // *NeuroImage*. 2005. V. 27. № 2. P. 341.
39. Gevins 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. № 4. P. 374.
40. Wu X., Chen X., Li Zh. et al. Binding of verbal and spatial information in human working memory involves large-scale neural synchronization at theta frequency // *NeuroImage*. 2007. V. 35. № 4. P. 1654.
41. Kawasaki M., Keiichi K., Yoko Y. Dynamic links between theta executive functions and alpha storage buffers in auditory and visual working memory // *Eur. J. Neurosci.* 2010. V. 31. № 9. P. 1683.
42. 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. № 2. P. 978.
43. 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 // *Cerebral Cortex*. 2002. V. 12. № 8. P. 877.
44. Jensen O., Mazaheri A. Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: gating by inhibition // *Front. Human Neurosci.* 2010. V. 4. November. Article 186. (www.frontiersin.org).
45. Molna M., Csuhaj R., Gaal Zs.A. et al. Spectral characteristics and linear–nonlinear synchronization changes of different EEG frequency bands during the CNV // *Psychophysiology*. 2008. V. 45. № 3. P. 412.
46. Freunberger R., Fellinger R., Sauseng P. et al. Dissociation between phase-locked and nonphase-locked alpha oscillations in a working memory task // *Human Brain Mapping*. 2009. V. 30. № 10. P. 3417.
47. Мачинская Р.И. Нейрофизиологические механизмы произвольного внимания (аналитический обзор) // *Журн. высш. нерв. деятельности*. 2003. Т. 53. № 2. С. 133.
48. Posner M.I., Petersen S.E. The attention system of the human brain // *Ann. Rev. Neurosci.* 1990. V. 13. P. 25.
49. Fassbender C., Simoes-Franklin C., Murphy K. et al. The role of a right fronto-parietal network in cognitive control – common activations for “Cues-to-attend” and response inhibition // *J. Psychophysiol.* 2006. V. 20. № 4. P. 286.
50. Ikka A., Curtis C.E. Common neural mechanisms supporting spatial working memory, attention and motor

- intention // *Neuropsychologia*. 2011. V. 49. № 6. P. 1428.
51. *Lorsbach Th., Reimer J.F.* Developmental differences in the use of task goals in a cued version of the stroop task // *Brit. J. Develop. Psychol.* 2011. V. 29. № 1. P. 138.
52. *Бетелева Т.Г., Сеницын С.В., Фарбер Д.А.* Возрастные особенности обработки зрительной информации в системе рабочей памяти // *Физиология человека*. 2009. Т. 35. № 6. С. 25.
53. *Olesen P.J., Nagy Z., Westerberg H., Klingberg T.* Combined analysis of DTI and fMRI data reveals a joint maturation of white and grey matter in a fronto-parietal network // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 2003. V. 18. № 1. P. 48.
54. *Axmacher N., Mormann F., Fernandez G. et al.* Sustained neural activity patterns during working memory in the human medial temporal lobe // *J. Neurosci.* 2007. V. 27. № 29. P. 7807.

A Comparative Electrophysiological Study of Regulatory Components of Working Memory in Adults and Children of 7–8 Years Old. An Analysis of Coherence of EEG Rhythms

R. I. Machinskaya, A. V. Kurgansky

Coherence at the frequency of theta, alpha, and beta EEG rhythms was analyzed in 14 adults and 23 children of 7–8 years old while they performed cognitive tasks requiring an involvement of working memory (WM). We used the pair matching paradigm in which subjects had to match a pair of stimuli shown in succession in the central visual field. The pairs of verbal and visuo-spatial stimuli were mixed together and presented in a pseudo random order. Each pair was preceded by a warning signal that did not specify a modality of upcoming stimuli. We analyzed EEG segments recorded (i) in the rest condition, (ii) prior to the first (etalon) stimulus (maintenance of nonspecific voluntary attention), and (iii) prior to the second (test) stimulus (retention of information in WM). In the present study we focused on the regulatory functional components of WM, and therefore, the stimulus modality has not been taken into account. In adults, maintaining nonspecific voluntary attention was accompanied by an increase of the strength of theta-related functional coupling between medial areas of the frontal cortex and temporal cortical zones and by a strengthening of local beta-related functional connectivity in the anterior areas of the central cortex. In children, no such increase was found for theta-rhythm; for beta-rhythm the increase was limited to several short-range functional links. In adults, the retention of information in WM was accompanied by the growth in alpha coherence in distant fronto-parietal links, predominantly in the right hemisphere, while in children information retention was accompanied by the growth of theta-coherence in the inferio-temporal and parietal cortical regions. The results of the study point to a relative immaturity of the mechanisms of executive control of WM in children of 7–8 years old.

Keywords: executive functions, working memory, EEG rhythms, coherence, junior schoolchildren.