

УДК 612.821;612.825-826

## КОНЦЕПЦИИ И ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ ВИЗУАЛЬНОГО ПРОСТРАНСТВЕННОГО ВНИМАНИЯ

© 2022 г. А. С. Гуляева<sup>а</sup>, \*, Е. Д. Каримова<sup>а</sup>, \*\*

<sup>а</sup>Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, 117485 Россия

\*e-mail: ag@commontech.ru

\*\*e-mail: e.d.karimova@gmail.com

Поступила в редакцию 05.04.2022 г.

После доработки 17.06.2022 г.

Принята к публикации 20.06.2022 г.

В представленном обзоре рассматриваются особенности нейрональных процессов разных типов внимания, их влияния на сенсорное восприятие. Также представлены основные подходы и методы изучения различных типов внимания. Обзор содержит анализ текущего свода знаний о теории трех сетей внимания Познера и Петерсона, работы Корбетты и Шульмана, премоторной теории внимания, частотной теории внимания и теории нормализации.

**Ключевые слова:** внимание, восприятие, метод Познера, теория нормализации, премоторная теория внимания, частотная теория внимания

**DOI:** 10.31857/S0301179822040038

### ВВЕДЕНИЕ

Внимание — один из ключевых механизмов взаимодействия организма с окружающей средой, оптимизирующий процессы зрительной обработки объектов окружающего мира и двигательных реакций при их изменении. Внимание интересовало ученых, мыслителей и философов всех времен. При этом понимание нейронных механизмов, лежащих в основе удержания и перемещения внимания, окончательно еще не сформировалось. На сегодняшний день существует несколько гипотез и теорий, основанных на эмпирических данных, полученных в результате развития инструментов нейронной визуализации. Так, учеными уже изучены отличия и сходства зрительной обработки сигналов при открытом (с сопровождением взгляда) и скрытом (без сопровождения взгляда) внимании, особенности нейрональной активности при эндогенном (произвольном) и экзогенном (непроизвольном) внимании. За несколько десятилетий были выработаны методики и концепции экспериментального дизайна и подачи стимульного материала для изучения особенностей различных типов внимания и зрительного восприятия. Также были предложены теории, интегрирующие накопленные знания о функционировании внимания и его влияния на процессы восприятия и двигательные реакции. В представленном обзоре рассматриваются особенности нейрональных процессов разных типов внимания (открытое/скрытое, экзогенное/эндогенное), а также тео-

рия трех сетей внимания Познера и Петерсона, работы Корбетты и Шульмана, премоторная теория внимания, теория нормализации и частотная теория внимания.

### ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ВНИМАНИЯ НА ВОСПРИЯТИЕ

На протяжении всей истории изучения внимания ученых интересовал вопрос о том, влияет ли внимание на качество воспринимаемой человеком информации и сенсорных стимулов, и как именно. Из собственного эмпирического опыта нам уже известны многие закономерности восприятия. Например, если мы договорились встретиться с другом, одетым в красную кепку на оживленной площади, то на определенное время наше внимание будут привлекать все красные объекты вокруг: от деталей одежды других людей до объектов в витринах магазинов. Требуется немало усилий для того, чтобы отыскать нашего друга в толпе. А если мы потеряли красного плюшевого медведя на полке со светлыми вещами, то поиск игрушки не представляет большой проблемы.

В 1980 г. Майкл Познер, в дальнейшем посвятивший свою научную деятельность изучению физиологическим основам внимания (см. раздел “Три сети внимания Познера и Петерсона”), ввел парадигму, которая сейчас применяется многими исследователями в данной области. Тогда он концентрировался на исследовании зрительного вос-

приятия “пустого поля”, то есть скрытого внимания (см. следующие разделы) [68]. Для этого он использовал видоизмененную парадигму Дж.А. Леонарда [54], который по сути является ее первым автором. Суть метода заключалась в следующем: участник эксперимента фиксировал взгляд в центре экрана, по обе стороны от которого располагались квадраты. Затем квадраты изменяли яркость, что указывало на локацию последующего целевого стимула. Задачей испытуемого было как можно быстрее отреагировать на появление целевого стимула с использованием “подсказки” — яркости квадрата. Как только менялась яркость, испытуемый переключал скрытое внимание на этот квадрат в ожидании стимула и готовясь к реакции на этот стимул. Такой метод позволял оценить время, требуемое на переключение пространственного зрительного внимания.

В дальнейшем парадигма, в которой исследователи используют ключи-подсказки, обозначающие участнику эксперимента локацию целевого стимула, стала чаще использоваться для изучения различных видов внимания. Дизайн исследований пространственного внимания содержал сравнительный аспект: поведенческие данные сравнивают с нейронной активностью при наличии подсказок о локации цели и активностью без подсказок. Представленную парадигму называют “методом Познера” и используют ее для изучения не только открытого/скрытого внимания, но и эндогенного (произвольного)/экзогенного (непроизвольного) (см. далее). В своей работе [68] Познер доказал, что наличие пространственного внимания повышает точность и скорость реакции на цель.

Последующие исследования, в которых использовались пятна Габора с различной контрастностью в стандартной парадигме Познера [19], показали, что пространственное внимание влияет на восприятие, повышает точность распознавания объектов и контрастную чувствительность. Исследователи, используя схожую парадигму, выявляли иные эффекты концентрации пространственного внимания на восприятие объектов. Среди них — более высокая частотная зрительная обработка стимула [95].

С развитием средств нейровизуализации стало возможным изучать восприятие с помощью методов анализа вызванных потенциалов ЭЭГ. Анализ компонент P1 и N1 вызванных электрических потенциалов продемонстрировал эффекты, аналогичные выявленным ранее: с повышением внимания амплитуда вызванных потенциалов значимо увеличивалась [78].

С развитием нейрофизиологических подходов появились исследования, результаты которых, связанные с влиянием различных форм внимания на восприятие, несколько противоречат друг

другу [31, 73, 84]. Перед учеными встал вопрос: действительно ли внимание является “помощником” в сенсорном восприятии и во всех ли случаях оно позволяет повысить точность восприятия и сократить время на выявление стимула.

Доказано, что внимание положительно влияет на поиск и зрительное восприятие объектов при наличии большого количества отвлекающих факторов в зрительном поле [31]. Понимание следующей локализации возникновения стимула действительно способствует более быстрой обработке в процессе его восприятия. При этом неясно, работает ли данный эффект при пустом зрительном поле. С помощью метода Познера было выявлено, что наличие подсказок позволяет немного сократить время реакции на целевой стимул. В то же время, при неправильных подсказках переориентирование внимания на целевой стимул с “неожиданной” стороны требует больше времени. Познер таким образом пришел к выводу о том, что цена отказа от концентрации внимания на какой-либо (в том числе некорректной для выявления целевого стимула) области выше, чем положительные эффекты от концентрирования внимания на определенной локации. Так, если концентрация внимания отсутствует, подсказки дают мало преимуществ, в то же время при ориентировании на определенной локации “цена” переключения внимания на подсказку является высокой.

## ТЕОРИЯ НОРМАЛИЗАЦИИ ВНИМАНИЯ

Наблюдая различные нелинейные эффекты внимания на зрительное восприятие, ученые выдвигали разные концептуальные теории зрительной обработки стимулов и роли сетей внимания в данных процессах. Так, с 2009 года среди исследователей закрепились обобщающая предыдущие наблюдения теория нормализации внимания, представленная авторами [74]. Теория нормализации представляет собой “наложение” и взаимовлияние нескольких нейронных “карт”, которые в совокупности образуют общую “карту” обработки поступающего стимула.

Вводными понятиями для введения в теорию являются следующие термины: стимулирующее поле, тормозное поле, поле внимания и стимулирующий импульс. Прежде всего, стоит напомнить о рецептивном поле, участке рецепторов на сетчатке, который возбуждается при воздействии на него определенных стимулов (чаще всего, нейроны в рецептивном поле обладают своими собственными “паттернами” реакции на конкретную точку пространства и внешнюю характеристику объекта). Стимулирующее поле в теории нормализации — теоретическое понятие, обозначающее набор пространственных позиций и внешних характеристик (например, ориентации)

объектов, которые вызывают реакцию возбуждения популяции нейронов. Стимулирующее поле как концепт является эквивалентным рецептивному полю, если отсутствуют процессы торможения и внимания.

Аналогично используется понятие “стимулирующий импульс” — ответ нейрона на стимул в условиях отсутствия торможения и внимания. Тормозное поле — теоретический концепт, включающий набор пространственных позиций и характеристик объекта, которые вызывают реакцию торможения в популяции нейронов. Тормозное поле обладает большим набором характеристик, чем стимулирующее. Согласно теории, эффект внимания представляет собой перемножение стимулирующего импульса всей популяции нейронов на “поле внимания”. Поле внимания таким образом тоже представляет собой набор пространственных и внешних характеристик стимульного объекта, но которые влияют как на возбуждающие, так и на тормозные реакции нейронных популяций, умножая ту и другую активность друг на друга.

Ключевая особенность модели нормализации внимания состоит в том, что “поле внимания” несет корректирующее воздействие на установленную карту тормозных и стимулирующих полей, перераспределяя тормозные и возбуждающие процессы в каждом рецептивном поле.

Рецептивное поле в зависимости от локации внимания перераспределяет активность нейронных популяций между возбуждением и торможением. Так, например, при двух стимулах с каждой стороны (предпочтительном и не предпочтительном), возбуждающая активность соответствует рецептивному полю предпочтительного стимула, однако, обе популяции, отвечающие за обработку двух стимулов, имеют тормозящую активность. Так, ответ нейронов, реагирующих одновременно на пару стимулов, меньше, чем предполагаемый ответ на предпочтительный стимул. Если внимание фокусируется на определенной точке пространства, стимулирующий импульс умножается. Торможение в непредпочтительной области оказывается менее эффективным, так как внимание сместило баланс возбуждения и торможения в сторону предпочтительного стимула.

Таким образом, теория нормализации внимания предлагает физиологическое объяснение изменений в зрительном восприятии объектов под воздействием внимания. На данный момент концепция носит скорее теоретический характер и требует дальнейших обосновывающих ее нейрофизиологических исследований.

## ОТКРЫТОЕ И СКРЫТОЕ ВНИМАНИЕ

Одним из первых вопросов о нейроанатомических основах внимания, которые стояли перед

учеными, было выявление физиологических различий работы мозга при открытом и скрытом внимании. Открытое внимание — концентрация на определенной точке в пространстве, сопровождаемая перемещением взгляда в данную точку и поворотом головы, скрытое — концентрация на точке пространства без поворота головы и перемещения взгляда в эту точку. Первым скрытое внимание и его эффекты описал в своей работе Гельмгольц [46]. Ученый продемонстрировал возможность сенсорного восприятия, в том числе возможность прочтения текста, при отсутствии непосредственного направления взгляда на объект, а через концентрацию внимания на объект в периферии зрительного поля.

Одним из значимых вопросов при анализе открытого и скрытого внимания среди физиологов было влияние каждого типа внимания на сенсорное восприятие. Довольно долго существовала гипотеза о том, что перемещение взгляда и попадание целевого стимула в центральную ямку сетчатки во всех случаях является необходимым для более эффективного сенсорного восприятия и наилучшей концентрации внимания. Так, было выявлено, что при открытом внимании (сопровождающимся перемещением взгляда) с учетом анатомического строения центральной ямки сетчатки глаза, зрительное восприятие обеспечивает более высокое воспринимаемое разрешение изображения. В то же время периферийное (скрытое) внимание, которое по умолчанию не способно аналогичным образом влиять на обработку зрительной информации, повышало успешность детекции целевого стимула [18]. В данном случае открытое внимание (если зрительный стимул был в поле центральной ямки) ухудшало результаты распознавания объектов. Таким образом, не всегда открытое внимание позволяет усилить или улучшить качество сенсорного восприятия.

Другой вопрос — как именно и в какой степени наличие и обработка открытого сенсорного стимула влияет на нейроанатомические процессы внимания: ответом на него стало одно из пионерских фМРТ исследований Корбетты и соавторов [23]. Шести участникам эксперимента предлагалась парадигма со зрительными стимулами, побуждающими переключать внимание на один из десяти квадратов, расположенных под визуальным углом 1, 3, 5, 7 и 10 градусов от центральной точки, с сопутствующим перемещением взгляда (открытое внимание) или с сохранением взгляда на центральной точке (скрытое внимание). Появление целевого стимула — звездочки в одном из квадратов — для локализации внимания имело предсказуемую для испытуемых последовательность и локацию. Стимульная парадигма состояла из трех блоков: перемещение внимания, перемещение взгляда и фиксация как контрольная проба. Для анализа мозговой активности исследу-

дователи применили метод функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ, 1.5 Тл). Корбетта с коллегами выявили анатомически пересекающиеся области мозга, задействованные при скрытом внимании и при перемещении взгляда (то есть открытом внимании), отвечающие за окулomotorные пресаккадические действия, то есть предполагаемые области фронтального глазодвигательного поля (англ. frontal eye fields, FEF), дополнительного глазодвигательного поля (англ. supplementary eye field, SEF) и некоторые области височной и затылочной коры. Представленные области активны как при произвольных скрытых перемещениях внимания, так и при открытых саккадических движениях.

Нервные клетки во фронтальном глазодвигательном поле, ответственные за перемещение скрытого внимания, “удерживают” информацию о локации, обозначенной подсказкой, во временном интервале до целевого стимула. Представленный феномен обнаружили Армстронг, Чанг и Мур [7] при регистрации ответов одиночных нейронов в данной области у двух обезьян, натренированных на запоминание локации подсказки места возможного изменения зрительного объекта при скрытом внимании (без саккад при постоянном взгляде в центре экрана). Запись активности нейронов во фронтальном глазодвигательном поле была осуществлена через имплантированные вольфрамовые микроэлектроды. Точную локацию электродов определяли с помощью микро-стимуляции (<50 мкА), которая регулировала саккады обезьян в исследуемом поле зрения. Авторами была проанализирована активность 106 нейронов во фронтальном глазодвигательном поле у обезьян (50 и 56 у каждой). Результат эксперимента продемонстрировал постоянную спайковую активность нейронов не только при предъявлении зрительной подсказки и целевого стимула, но и во временном промежутке ожидания целевого стимула. Более того, активность данных нейронов предсказывала правильное выполнение задания обезьяной: при неверном выполнении — пропуске изменений в целевом стимуле — активность в области фронтального глазодвигательного поля снижалась сразу после предъявления целевого стимула (как отвлекающего стимула). При верном выполнении задания активность нейронов, обрабатывающих необходимую локацию скрытого внимания, сохранялась.

Выявленные физиологические особенности и закономерности, в том числе об анатомическом пересечении активных нейронных сетей при открытом и скрытом внимании с учетом влияния этих типов внимания на восприятие, привели к формированию премоторной теории внимания.

## ПРЕМОТОРНАЯ ТЕОРИЯ ВНИМАНИЯ

На основе предыдущего и ряда сопутствующих [75] исследований возникла премоторная теория внимания, которая предполагает, что всплески нейронной активности в зрительной коре во время сенсорной обработки могут вызывать слабую активацию нейронных сетей, отвечающих за саккады. Теория предполагала, что в сетях внимания отсутствует функциональная специализация, разделяющая сенсорные и моторные функции. Пространственное внимание и саккады могут быть неразрывно связаны, так как всплески нейрональной активности при сенсорной обработке соответствуют подготовке к зрительным саккадам. На данный момент теория не получила широкого признания, так как существует множество исследований, опровергающих ее. С другой стороны, она представляет собой исторический интерес, так как предлагает тесную взаимосвязь двигательных и сенсорных процессов внимания.

В подтверждение премоторной теории внимания Мур [61] в своем исследовании продемонстрировал, что при стимуляции области фронтального глазодвигательного поля можно управлять последовательностью и направлением саккад. Но если простимулировать ту же область, но с мощностью, недостаточной для инициации саккад, можно вызвать активность, схожую со скрытым вниманием в той пространственной области, по направлению которой могли бы быть произведены саккады. Для этого авторы регистрировали и стимулировали клеточную активность во фронтальном глазодвигательном поле у обезьян непосредственно (<300 мс) перед предъявлением стимула. Задачей примата было выявление изменений в яркости целевого стимула. Одновременно с этим обезьяну отвлекал другой мигающий стимул. При микро-стимуляции нейронов в области фронтального глазодвигательного поля, недостаточной для вызова саккадического движения (<150 мкА, чаще 50 мкА), обезьяна могла точнее распознать изменения в яркости целевого стимула. Другой эксперимент [55] показал, что повышенная нейронная активность в зрительной сенсорной коре (область V4 у макаков), вызванная концентрацией внимания, приводит к активации нейронов фронтального глазодвигательного поля на частоте 3–4 Гц, а именно — к совершению микросаккад в область внимания. То есть скрытое внимание приводит к повышенной активации окулomotorных систем.

Значимые результаты были получены также при анализе активности структур фронтальной и теменной коры в процессе приоритизации какого-либо объекта для концентрации внимания [80]. При исследовании инвазивной записи спайковой активации одиночных нейронов алгоритмы машинного обучения обнаружили, что в теменных областях (латеральная внутритеменная

зона) нейрональная активность не зависит от вида стимула и количества объектов в зрительном поле. А фронтальные области имеют функциональные связи с окуломоторными областями, отвечающими за саккады. То есть приоритетность выбора объекта для внимания и соответствующая активация фронтальных долей зависит от активности окуломоторных зон, ответственных за фиксацию взгляда и саккады. Подобные исследования демонстрируют функциональную специализацию различных узлов сети внимания, что дает более корректные и детальные сведения о нейрофизиологических механизмах данного процесса, так как сеть внимания определяет не только сенсорное восприятие, но и двигательные операции.

Хотя теория премоторного внимания была популярна в научной среде в начале XXI века, она не получила научного подтверждения по ряду причин. Во-первых, область фронтального глазодвигательного поля подразделяется на несколько зон, каждая из которых специфична по своей функции. Например, в данной структуре обнаружено три вида областей с различными типами клеток: клетки, отвечающие за реализацию саккад, отвечающие за обработку зрительно-сенсорной информации, а также клетки, отвечающие и за саккады, и зрительно-сенсорную информацию. Спайковая активность, связанная с процессами концентрации внимания, была обнаружена только в тех областях, где клетки реагируют на зрительную информацию [36]. Было проведено инвазивное исследование спайковой клеточной активности и синхронизации активности в областях фронтального глазодвигательного поля и области V4 зрительной коры с регистрацией локальных потенциалов полей (LFP — local field potentials) макак при выполнении задачи в модели Познера со скрытым и открытым вниманием [39]. Результат показал, что только “зрительные”, отвечающие за обработку визуальной сенсорной информации, клетки области фронтального глазодвигательного поля повышают свою активность при вовлечении внимания. Более того, “зрительные” клетки фронтального глазодвигательного поля показали высокую синхронизацию в гамма-диапазоне с областью V4 зрительной коры при “включенном” внимании. Нейроны фронтального глазодвигательного поля, отвечающие за саккады, синхронно разряжаются в нижнем бета-диапазоне частот, сопровождая подавление внимания, при подготовке к саккаде.

Согласно обзору Смита и Шенка [86], доказано, что области, отвечающие за эндогенное пространственное внимание и подготовку к двигательной активности области, с анатомической и функциональной точки зрения различны. Они приводят работы Томпсона, а также Сато и Шалла [81, 90] в качестве аргумента к тому, что во фронтальном глазодвигательном поле были об-

наружены различные популяции нейронов, одни из которых вовлечены в процессы зрительной ориентации, другие — в процессы контроля саккад. Аналогичные результаты можно обнаружить в мета-исследовании Сиеслика [21], посвященном сравнению нейронной активации при саккадах и антисаккадах. Авторы установили области фронтального и дополнительного глазодвигательного поля, отвечающие за специфичные функции. В частности, латеральные части фронтального глазодвигательного поля и дополнительного глазодвигательного поля имеют функциональную связь с двигательной сетью и вовлечены в просаккады, а медиальная часть фронтального глазодвигательного поля и передняя поясная кора связаны с сетью когнитивного контроля и контролируют антисаккады. Соответственно, кроме функциональных различий, представленные задачи обрабатываются различными популяциями нейронов. Это позволяет отвергнуть премоторную теорию внимания, которая изначально строилась на гипотезе о совпадении представленных анатомических областей и их функциональном слиянии.

Скрытое внимание, согласно вышеуказанным исследованиям, с большой вероятностью не задействует пресаккадическую активность фронтального глазодвигательного поля для зрительного поиска и селекции. При этом часто окуломоторные системы, обеспечивающие подготовку к саккаде, и нейрофизиологические узлы скрытого внимания взаимодействуют между собой. Это явление на данный момент остаётся единственным подтверждённым из премоторной теории внимания механизмом взаимодействия узлов скрытого внимания и окуломоторных областей.

## ЧАСТОТНАЯ ТЕОРИЯ ВНИМАНИЯ

Хотя нейрофизиологические основы внимания активно изучались на протяжении последних нескольких десятилетий, остается нераскрытым механизм взаимосвязи сенсорных и моторных процессов во время удержания или перемещения пространственного внимания. Обнаружив ритмичную природу обработки и запечатления мозгом фрагментов образа окружающей среды, Фиебелькорн и Кастнер [34] предположили, что как повышенная чувствительность зрительного восприятия при скрытой концентрации внимания, так и подготовка к моторным перемещениям взгляда при открытом внимании тесно связаны с активностью в тета-диапазоне (3–8 Гц) в соответствующих узлах сети внимания. Основная гипотеза авторов состоит в том, что ритмические процессы в тета-диапазоне позволяют во временном разрезе избежать функциональных конфликтов между моторными (движение саккад) и сенсорными (усиление восприятия) процессами лобно-теменного узла сети внимания. Согласно их тео-

рии, ритмические процессы в тета-диапазоне позволяют перераспределить интенсивность функциональных связей между корковыми узлами.

Общая нейронная сеть внимания у приматов регулирует моторные и сенсорные аспекты отображения окружающего мира. Фиебелькорн и Кастнер утверждают, что зрительная сенсорная обработка объектов окружающего мира и модуляция соответствующих двигательных актов (например, саккад) происходит через временную организацию низкочастотных осцилляций в определенных узлах сети внимания. Это позволяет разделить реализацию моторных и сенсорных функций.

Так, даже во время длительного удержания внимания на определенной локации, чувствительность зрительного восприятия в данной локации непостоянна, то есть тоже ритмична. По мнению авторов [34], в среднем каждые 250 мс текущая локация внимания оценивается и проверяется на релевантность и важность в сравнении с другими пространственными областями.

Как утверждают авторы теории, тета-активность модулирует как усиленное сенсорное восприятие локации внимания, так и сниженное сенсорное восприятие, являющееся индикатором подготовки к переключению внимания на другую локацию. Таким образом, тета-осцилляции модулируют сразу два модуля пространственного внимания, связанных с лучшей или худшей детекцией целевого стимула, соответственно с удержанием или перемещением внимания.

Первый модуль связан с лучшей чувствительностью восприятия и характеризуется повышенной гамма-активностью в латеральной внутриременной области и бета-активностью во фронтальном глазодвигательном поле. В исследованиях с использованием МЭГ при участии 19 испытуемых [51] предполагается, что повышение гамма-активности в теменной области коры связано с повторяющейся модуляцией сенсорной обработки, а бета-активность во фронтальной коре — с подавлением обработки двигательных функций, включая движение глаз. Данный модуль ассоциируется с первым этапом переключения внимания — закреплением внимания на какой-либо пространственной области, что подразумевает усиленную сенсорную обработку данной области (гамма-активность в теменных зонах) и сниженную активность двигательных функций (бета-активность во фронтальной коре). Это подтверждается наблюдаемой гамма-частотной активностью в нейронах, обрабатывающих только зрительно-сенсорные ответы, в то время как бета-частотная активность наблюдается в нейронах фронтального глазодвигательного поля, модулирующих и зрительно-сенсорные ответы, и саккады.

Второй модуль внимания, связанный с худшей детекцией целевого стимула (сниженной чувствительностью восприятия), характеризуется повышенной альфа-частотой (8–14 Гц) в теменной области (в противоположность высокой гамма-частоте). Традиционно предполагалось [6, 37], что это связано с торможением сенсорной обработки. Но авторы частотной теории внимания предполагают, что альфа-активность демонстрирует потенциальное перемещение внимания, то есть предварительное предпочтение какой-либо другой области вне поля текущего внимания. Так, считается, что ритмическая модуляция внимания позволяет проводить более активное исследование окружающей среды, таким образом предоставляя возможность более легко “оторваться” от текущей локации внимания и переключиться на другую.

Аналогичные результаты другой коллектив авторов получил при инвазивной регистрации потенциалов локальных полей с помощью ЭКоГ во фронтальном глазодвигательном поле и латеральной внутриременной области у обезьян [36]. Активность в диапазоне тета-частот в представленных регионах предсказывала результаты (скорость детекции стимула) выполнения парадигмы Познера приматами. Подобные результаты были выявлены при записи ЭКоГ со схожим стимульным материалом у людей [44]. Как пишут авторы, это доказывает эволюционную роль и фундаментальное значение представленного механизма модуляции внимания, так как схожие процессы наблюдаются сразу у двух видов приматов.

Таким образом, в работах показывают, что за счет частотно-временной изоляции нейронной активности сенсорная обработка текущего поля внимания и процесс перемещения взгляда в поисках новой точки внимания функционально разделяются. Внутренние ритмы мозга в тета-диапазоне организуют два представленных выше различающихся между собой модуля внимания: удержания и перемещения.

Кроме ритмической активности как потенциального индикатора переключения внимания, другая группа исследователей анализировала тета-активность при открытом и скрытом переключении внимания в различных областях мозга [47]. Участникам эксперимента предлагался стимульный материал из двух фиксационных точек разного цвета (светлая и черная), окруженных “плавающими” вертикальными черно-белыми полосками. Задача испытуемых в первом эксперименте состояла в произвольном движении взгляда за меняющейся локацией черной точкой, во втором эксперименте — сразу за двумя фиксационными точками, меняющими положение на экране. Регистрация активности ЭЭГ сигнала и его частотно-временной анализ показали, что тета-ритм

модулирует саккады, которые происходят в периоды сниженного сенсорного восприятия точки и худшей ее детекции.

С точки зрения изучения нейронных осцилляций областей мозга, активно задействованных в сети внимания, большое значение отдается активности в гамма-частотном диапазоне. Например, при обработке зрительного стимула, повышение мощности гамма-частотных осцилляций нейронных популяций в зрительной коре связано с обработкой стимула, на котором сосредоточил внимание испытуемый [12, 38]. В свою очередь, преобладание альфа-частот в данной области часто связывают с торможением зрительной обработки и подготовкой к переключению внимания на другую пространственную зону зрительного поля [42, 49]. Часто для определения системы связей между различными узлами сети внимания исследователи смотрят на синхронизацию частоты осцилляций нейронных популяций интересующих областей. Высокий уровень синхронизации предположительно является индикатором передачи сигнала от одного нейронного узла сети внимания другому. Поэтому исследователи обращают внимание на гамма-активность не только области интереса сети внимания, но и на соседние или альтернативные узлы, предположительно задействованные в функции сохранения и/или переключения внимания. Аналогично — распространяющаяся активность нейронных популяций в альфа-диапазоне корковыми структурами может указывать на обработку “нерелевантного”, то есть конкурирующего за внимание, стимула. Однако альфа-активность может отражать не просто подавление зрительной обработки стимула, но и инициацию передачи информации по сети внимания или дальнейшей обработки стимула в более глубокие слои. Соответствующие исследования подтверждают неоднозначную интерпретацию высокой активности в альфа-диапазоне как с точки зрения поведенческих наблюдений, так и с точки зрения нейрофизиологических процессов [35, 59, 87]

Ритмичная повторяющаяся активация нейронных популяций во фронтальной и теменной коре также может наблюдаться при удержании высокой концентрации внимания в одной точке. Исследователи отмечали попеременную высокую активность в гамма- и альфа-частотном диапазоне обрабатывающих стимул нейронных популяций во время выполнения задачи на удержание внимания в определенном пространственном поле или на определенной точке. Фиебелькорн [36] предположил, что это может быть связано с постоянным поддержанием режима готовности системы к возможному переключению внимания.

Так, теперь этап прикрепления и удержания внимания может характеризоваться ритмической

активностью цепи внимания, схожей с активностью при ориентировании внимания, но имеющей более низкую мощность. Это говорит о потенциальной готовности цепи осуществить ориентирование на другую локацию. Считается, что подобную ритмическую активность корковых структур обеспечивает ритмическая модуляция подушки таламуса. С другой стороны, очевидно распределение активности различных узлов внимания при переориентации или в процессе удержания: фронтальные области могут усиливать сенсорную обработку стимула при удержании внимания, а области, задействованные в двигательной активности (например, фронтальное глазодвигательное поле при саккадах), могут быть более активными при “отвлечении” от этой локации или во время ориентирования.

### ПОДКОРКОВЫЕ СТРУКТУРЫ СЕТИ ВНИМАНИЯ

Другой качественный подход к исследованию механизмов внимания может идти от рассмотрения структур, участвующих в данном процессе. Помимо корковых структур, в процессах внимания активно участвуют и подкорковые структуры, среди которых — латеральное коленчатое тело, подушечное ядро таламуса, ретикулярное ядро таламуса, верхнее двухолмие пластинки четверохолмия.

Считалось, что ядра таламуса, в том числе латеральное коленчатое тело (ЛКТ), передающее сигнал с периферии (сетчатки) в кору, функционируют пассивно, то есть их деятельность не контролируется высшими отделами коры, в том числе сетями внимания. Однако исследования доказали обратное. Так, реакции латерального коленчатого тела являются активными при обработке зрительной зоны фокуса внимания, слабыми при обработке зоны вне фокуса внимания и активными на базовом уровне в процессе ожидания цели.

Активация нейронов в ретикулярном ядре таламуса, связанная с процессами внимания, начинается раньше, чем активация ЛКТ. То есть активность ретикулярного ядра напрямую влияет на активность латерального коленчатого тела. Это может происходить почти параллельно с активацией корковых структур, что позволяет ядрам таламуса выполнять модулирующую функцию “ворот” для обработки зрительной информации под влиянием фокуса внимания [60].

Кроме ретикулярного ядра и латерального коленчатого тела, в процессах внимания участвует также подушка (подушечное ядро) таламуса. В отличие от ЛКТ, которое выполняет функцию реле при передаче зрительного сигнала с периферии,

подушка таламуса напрямую взаимодействует с корой.

Подушка таламуса является одним из самых крупных ядер таламуса, а также ядром высшего порядка (так как подушка имеет связь напрямую с корковыми структурами). Так, общающиеся напрямую корковые структуры могут осуществлять взаимодействие через подушку таламуса, образуя кортико-таламо-кортикальную связь [83]. Было также выяснено, что подушка таламуса и верхнее двухолмие пластинки четверохолмия (стволовые структуры) обеспечивает переключение пространственного внимания на другую локацию. В частности, активность верхнего двухолмия непосредственно связана с отключением внимания от предыдущей локации [52], а подушка таламуса — с установкой внимания в новой локации [35].

При нарушениях работы подушки таламуса участники исследований имели более медленную реакцию при ориентировании в пространственных стимулах [35]. Соответственно, подушка таламуса является критическим узлом сети внимания. Это также подтверждается нейрофизиологическими исследованиями, демонстрирующими изменения в спайковой активности подушки таламуса, аналогичной корковой спайковой активности, в зависимости от различных модулей функционирования сети внимания. При этом остается неясным, какие специализированные операции и функции подушки таламуса могут передавать коре, то есть как именно подушка таламуса модулирует корковую активность.

Исследователи во главе с Саальман смогли выявить более детальную активность подушки таламуса и обнаружить синхронизацию спайковой активности между вентролатеральной структурой подушки таламуса и зрительной корой (областью V4) у обезьян, выполняющих видоизмененную фланговую задачу Эрексона [79]. Авторы интересовались клеточная активность вентральной (восходящей) сети внимания и роль подушки таламуса в формировании пространственного внимания. Результаты показали связанную с вниманием синхронную нейрональную активность в диапазоне альфа- и низких бета-частот (8–20 Гц) в подушке таламуса и участке зрительной коры. Согласно предположениям авторов, представленная синхронизация может быть индикатором оптимизации сообщения между корковыми структурами через подушку таламуса. Таким образом, данное ядро таламуса может играть контролируемую роль в коммуникации между корковыми узлами пространственного внимания.

На данный момент есть понимание, какие области подушки таламуса “сообщаются” с другими областями коры. Так, вентролатеральная зона подушки взаимодействует со зрительной корой, обрабатывающей сенсорную входящую информа-

цию. В то же время дорсомедиальная зона подушки таламуса контролирует активность фронтальной и теменной области сети внимания коры больших полушарий. В целом роль представленных зон подушки таламуса является единой — временной контроль и оптимизация корковых сетей внимания.

Таким образом, при рассмотрении структур мозга, участвующих в модуляции пространственного зрительного внимания, вне коры больших полушарий стоит выделить ретикулярное ядро, латеральное коленчатое тело и подушечное ядро таламуса. Представленные области мозга часто являются переключающими реле при передаче сигнала от коры к подкорковым структурам и обратно. При этом на внимание часто оказывают влияние не только пути передачи сигнала, но и медиаторные механизмы этой передачи.

## МЕДИАТОРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВНИМАНИЯ

В функционировании сетей зрительного внимания одной из главных моделирующих систем являются медиаторные системы. Включать их в существующие системы и теории о внимании считается не всегда целесообразным, так как биохимические методы исследований медиаторных механизмов часто проводятся на животных, что не позволяет корректно переносить полученные результаты на людей. Таким образом, большинство рассмотренных в данном разделе работ посвящено изучению влияния нейромедиаторов на процессы внимания грызунов и/или приматов.

Значимое влияние на эффективность процессов внимания оказывает *холинергическая система*. Еще в ранних исследованиях базальных поражений холинергической системы переднего мозга у обезьян, а также при введении в область базальных лобных долей скополамина, антагониста ацетилхолина, были выявлены нарушения ориентирования внимания [93].

Далее выяснилось, что представленные нарушения локализованы не столько в базальном переднем мозге, сколько в верхней теменной доле [26]. Исследователи вводили скополамин, алкалоид, вещество с антихолинергическим эффектом, в латеральную внутритеменную область обезьян. Инъекции скополамина оказали значимый эффект на способность приматов переориентировать внимание на целевой объект. При этом, если вводить скополамин системно, эффект на скрытое перемещение внимания будет меньше, чем при точечном введении вещества в теменную кору. Антихолинергические вещества не повлияли на процессы возбуждения, следовательно, на скорость реакции на появление целевого стимула. В данном случае, вероятно, можно предположить наличие двух биохимических систем, обес-

печивающих отдельные процессы внимания — пробуждения и ориентирования.

Другое раннее исследование Эверитта и Робинса [32] на крысах и приматах продемонстрировало значимое влияние холинергической системы на внимание, оперативную память и обучение. Особую роль в данном случае играет область базальных лобных долей. Исследования показывают, что нейротоксичные поражения в базальных лобных долях ухудшают внимание у грызунов и приматов [14, 32, 62, 76], а дегенерация данных областей при болезнях Альцгеймера и Паркинсона влияет на когнитивные функции, в том числе внимание. Дисфункция внимания в вышеперечисленных случаях, вероятно, связана с недостатком холинергических нейронов в базальных лобных долях [10, 40]. В одном из исследований [40] на крысах увеличение количества ацетилхолиновых рецепторов оптогенетическими методами в области базальной лобной доли привело к увеличению распознавания стимулов-подсказок и количества ложных срабатываний при их отсутствии. В свою очередь, подавление активности холинергических нейронов привело к увеличению пропусков длинных заметных подсказок, которые в обычной ситуации привлекали внимание грызунов. Таким образом, холинергическая система базальных лобных долей значительно влияет на процессы внимания и контроля избирательного поведения.

Однако на внимание влияют не только холинергические нейроны. В недавней работе [82] было выявлено влияние ГАМК-ергических нейронов, содержащих кальций-связывающий белок парвальбумин, в базальных лобных долях на состояние пробуждения или бдительности. Возбуждение с помощью оптогенетических методов подобных ГАМК-ергических нейронов способно не только пробудить человека из состояния сна, но и вызвать быстрые осцилляции в гамма-диапазоне, что влияет на внимание.

Довольно значимой нейромедиаторной системой для зрительного внимания является дофаминергическая система. Часто ассоциируемый с вознаграждением нейромедиатор дофамин влияет на процесс обучения, что приводит к автоматическому притяжению зрительного внимания в ту область, от которой была получена “награда”. Непроизвольное ориентирование внимания в ту область, которая ранее представляла ценность, то есть в которой было предъявлено вознаграждение, после демонстрации соответствующей подсказки, было выявлено даже в тех случаях, когда вознаграждения теперь не ожидалось. Это явление было продемонстрировано в работе Андерсона и соавторов в исследовании активации хвостатого ядра человека при предъявлении стимулов с вознаграждением и повторным предъявлением

таких же стимулов, но без вознаграждения [5]. В данном контексте недавняя работа Андерсона и соавторов была посвящена роли нейромедиатора дофамина в дорсальном полосатом теле человека в процессе сохранения внимания на зрительном объекте, подкрепляющемся вознаграждением [4]. Это дает понимание функционированию восходящей сети произвольного внимания при новом условии появления ценности зрительного объекта для участника эксперимента.

Дофаминергическая и норадреналиновая системы также играют важную роль в процессе удержания внимания. К подобным результатам пришли Маршалл и соавторы [58] в экспериментах над крысами, которым вводили вещество-агонист для дофаминового рецептора D3 SK609, которое также воздействует на транспортер норадреналина в процессе обратного захвата норадреналина. Таким образом, повышение уровня высвобождения и передачи дофамина и норадреналина в префронтальной коре крысы способствовало более устойчивому удержанию внимания грызунов, что позволяет использовать данный модулятор в фармакологии для лечения синдрома дефицита внимания и гиперактивности.

Таким образом, можно выделить фронтостриарную модель, при которой более высокая активация дофаминовых рецепторов D2 и более сильная передача сигнала в полосатом теле в сочетании с подавлением стимуляции дофаминовых рецепторов во фронтальных областях приводят к высокой когнитивной гибкости или улучшенному ориентированию внимания. Наоборот, наиболее оптимальный уровень стимуляции дофаминовых рецепторов в префронтальной коре одновременно со снижением высвобождения дофамина в полосатом теле приводит к стабилизации и повышенным результатам в удержании внимания [22].

Также стоит отметить, что генетически обусловленный базовый уровень выработки дофамина и половая принадлежность значимо влияют на процессы переориентирования внимания. Это было выявлено с помощью методов генотипирования и проведения когнитивных тестов с участием 102 человек [41]. Результат исследования говорит о том, что различный уровень дофамина в полосатом теле у мужчин и женщин по-разному влияет на скорость переключения зрительного внимания: более быстрое ориентирование внимания у женщин значимо связано с более низким уровнем дофамина в полосатом теле, в то время как у мужчин, наоборот, быстрое переключение внимания взаимосвязано с высоким уровнем дофамина в полосатом теле. Стоит отметить, что фактор половой принадлежности испытуемого должен учитываться при оценке его функционального состояния в целом, не только в исследо-

ваниях с использованием генетических методов [1, 2].

Таким образом, норадреналиновая, холинергическая и дофаминергическая системы играют часто модулирующую роль в обработке процессов внимания. С помощью оптогенетических и генетических методов на сегодняшний день стало возможным изучение влияния медиаторных механизмов на внимание у человека, что позволяет не только получать больше данных об их взаимосвязи, но и совершенствовать фармакологические методы лечения нарушений работы мозга, связанных с дисфункцией различных типов внимания.

### ЭКЗОГЕННОЕ И ЭНДОГЕННОЕ ВНИМАНИЕ

Другой подход к исследованию разных типов внимания был связан с возможностью сознательно контролировать данный процесс. Так, внимание может быть произвольным, то есть контролируемым и вызываемым волей человека. Часто такой тип внимания в литературе имеет наименование эндогенного или ориентированного на цель. Другой тип внимания может быть вызван внезапным появлением релевантного для человека стимула. Тогда внимание не контролируется человеком и является экзогенным или вызванным стимулом вниманием. Для изучения двух типов зрительного пространственного внимания исследователями часто применяется метод зрительного поиска.

Одной из первых классических работ по изучению пространственного внимания на основе зрительного поиска является исследование Трейсмана [92], которая ввела теорию интеграции признаков. Данная теория предполагает, что если целевой объект отличается от других по нескольким признакам, их сенсорная обработка происходит одновременно, но различными нейронными сетями. Поэтому поиск объекта по более, чем одному признаку, занимает больше времени и требует больших ресурсов на обработку. Внимание в данном случае интегрирует искомые признаки и связывает их в восприятии.

Исследование Трейсмана по пространственному поиску продемонстрировало особенности внимания, вызванного появлением стимула, и внимания, направленного на цель. Парадигма, разработанная авторами, теперь считается классической для изучения характеристик такого вида концентрации внимания.

Модель Трейсмана включает несколько конфигураций: “выпадающий” рор-уп поиск и последовательный поиск объекта. Участнику эксперимента предлагается найти целевой объект, отличающийся от других отвлекающих объектов. В случае “выпадающего” рор-уп поиска целевой

объект имеет одну уникальную характеристику, отличающую его от отвлекающих объектов, например, цвет. Часто при таком поиске реакция на целевой объект обладает высокой скоростью вне зависимости от количества расположенных рядом отвлекающих объектов. Такой результат объясняется авторами восходящей сетью внимания (bottom-up), вызванного появлением стимула.

При последовательном поиске множественные характеристики целевого объекта совпадают с характеристиками отвлекающих объектов, что делает быстрый поиск объекта затруднительным. Целевой объект отличается от отвлекающих объектов уникальным набором данных характеристик (например, целевой объект – зеленый треугольник, среди отвлекающих: треугольников других цветов и других фигур зеленого цвета). В таком случае, по мнению авторов, активируется нисходящее (top-down) внимание, направленное на цель.

Дальнейшие исследования экзогенного и эндогенного более детально раскрыли нейронные процессы, лежащие в основе обработки стимулов, и поведенческие характеристики как результат работы двух нейронных сетей внимания: нисходящей и восходящей. Следующие подразделы представленной работы посвящены подробному анализу работы о двух сетях внимания, предложенной Корбеттой и Шульманом [24].

### РАБОТЫ КОРБЕТТЫ И ШУЛЬМАНА

В 2002 году была опубликована работа Корбетты и Шульмана [24], которая легла в основу нового витка исследований, посвященных вниманию. Данная работа представляет собой интегрированный анализ исследований, иллюстрирующих предположение о двух нейронных системах, лежащих в основе функционирования зрительного внимания у человека. Одна из них, нисходящая, базируется в задних теменных отделах коры больших полушарий и ответственна за процесс когнитивной селекции сенсорной входящей информации и исходящих ответов. Вторая, восходящая, сосредоточенная в основном в правом полушарии, централизована в височно-теменной и центральной области лобной коры. Она задействована в процессе детекции значимых стимулов окружающей среды, которые не включены в текущее поле внимания. На данный момент обе сети внимания входят в концепцию системы трех сетей внимания Познера и Петерсона, описанной в следующем подразделе.

При анализе нисходящей сети внимания Корбетта и Шульман фокусируются на обзоре исследований, посвященных модуляции “настройки внимания” нейронального ответа на появление целевого стимула. Так, для определения сети,

производящей зрительный анализ, детекцию, а также ответ на целевой объект, необходимо создать соответствующие экспериментальные условия. В исследовании Кастнера с использованием фМРТ на 5 испытуемых предъявлялась задача на зрительный анализ и детекцию при скрытом внимании, целью которой являлся подсчет искомой картинки (четыре разные картинки появлялись в разных локациях экрана каждые 250 мс) [48]. В экспериментах Шульмана [85] использовалась парадигма подсказок о направлении движения хаотично расположенных на экране точек. Задача участника эксперимента — определить те точки, которые совершили движение, при этом анализировали BOLD-сигнал фМРТ у 19 испытуемых. Были выявлены следующие функциональные области: дорсальная теменная кора вдоль внутриременной борозды, расширяющаяся срединно назад на верхнюю теменную долю и спереди к постцентральной борозде, а также дорсальная фронтальная кора, расположенная на пересечении предцентральной и верхней лобной борозды (предположительная область фронтального глазодвигательного поля).

Таким образом, по мнению Корбетты и Шульмана [24], зоны в теменной и фронтальной коре больших полушарий могут отвечать за две основные функции: эндогенного скрытого ожидания появления стимула и подготовки к перемещению взгляда, движению руки и обработке стимула уже после того, как внимание переориентировалось на периферийную локацию.

Также авторы обращают внимание на специализацию областей нисходящего внимания в зависимости от типа задачи и признака для зрительного поиска. Так, при предъявлении ориентировочной подсказки возможной локацией целевой точки (стрелкой направо или налево), и дальнейшем появлении точек в различных зонах экрана испытуемый не может использовать локацию как точную подсказку для выполнения задания. При этом, согласно анализу данных фМРТ [85], активируются те же области: теменная, лобная и зрительная кора.

Активность, связанная с подготовкой к движениям и перемещению взгляда, была зарегистрирована в премоторной коре и фронтальном глазодвигательном поле [13, 94]. Корбетта и Шульман также упоминают премоторную теорию как вероятное подтверждение двойной функции корковых структур нисходящей сети внимания.

Восходящая сеть внимания, которую Корбетта и Шульман называют “вызванной стимулом”, способна быстрее переориентировать внимание на появившийся стимул (около 50 мс). Так, в одном из исследований [15] измеряли латентность нейронной активности во фронтальной (дорсолатеральная префронтальная кора и фронтальное

глазодвигательное поле) и теменной (латеральная внутриременная область) долях коры при выполнении задачи на “выпадающий” (pop-up) и последовательный поиск (парадигма Трейсман), то есть на экзогенное внимание, вызванное стимулом, и эндогенное внимание, направленное на поиск цели соответственно. Согласно результатам, области в теменной доле коры реагировали “быстрее”, чем фронтальные, во время задачи на внимание, вызванное стимулом. Области во фронтальной коре “раньше” (то есть их латентность была ниже, чем в теменных областях) реагировали при концентрации внимания, направленного на поиск цели, при более сложном эндогенном задании.

При функционировании вентральной сети внимания, как указывают Корбетта и Шульман, при появлении стимула наблюдается продолжительное торможение обрабатываемой локацией подсказки в узлах нисходящей сети внимания. Данный эффект имеет название “торможение возврата” — повторяющиеся периоды “подавления” активности в области сенсорной обработки стимула, находящегося в фокусе внимания [50].

Поведенческое выражение эффекта торможения возврата можно описать следующими наблюдениями: после получения пространственной “подсказки” можно наблюдать одномоментное улучшение поведенческих показателей (например, высокую скорость реакции) при появлении стимула в другом месте от подсказки. В среднем через 300 мс реакция на локацию подсказки становится хуже, чем на локацию вне подсказки. Подобный эффект авторы [50] связывают с ритмической обработкой зрительной области подсказки, которая сопровождается сменой усиления и угнетения (гамма- и альфа-частотными осцилляциями соответственно). Таким образом, сеть внимания для более эффективного использования своего ресурса попеременно “обрабатывает” сразу несколько пространственных локаций одновременно, сохраняя концентрацию на преобладающей зрительной зоне.

Торможение возврата — интересный феномен, отдельно заинтересовавший ученых, занимающихся вниманием. На сегодняшний день отсутствует консенсус относительно точных нейрофизиологических механизмов, лежащих в основе торможения возврата. Например, еще не ясно [96], какой механизм вызывает данный феномен: торможение возврата наступает на этапе концентрации внимания и восприятия определенной области или только во время реакции, к примеру, перед саккадой. Ранние работы [71] демонстрировали предварительную предсаккадическую активность при сниженной реакции человека на предыдущую локацию внимания. Следующие эксперименты, анализирующие перемещения взгляда с

помощью айтрекинга на 14 испытуемых, показали, что торможение возврата при движении глаз не влияет на восприятие объектов на периферии — восприятие изменения цвета объектов в этой области не “тормозилось”, но влияет на скорость и точность реакции. Также известно, что феномен торможения возврата наступает до моторной реакции, но после предотвращения саккад [70]. Результаты анализа вызванных потенциалов (ERP) P1 и N1 и моторного латерализованного потенциала готовности (LRP) ЭЭГ показали, что торможение возврата не ассоциировано с моторными движениями, но связано с повышенной латентностью подготовки к реакции (LRP) и сниженной амплитудой зрительной обработки локации (ERP).

Торможение возврата может быть связано в равной степени с моторными процессами и процессами внимания [91]. Авторы анализировали вызванные потенциалы с использованием метода решения обратной задачи ЭЭГ LORETA, зарегистрировав сигнал от 129 отведений у 20 испытуемых, разбив феномен обратного захвата на три стадии в зависимости от времени демонстрации подсказки: ранняя стадия (110–240 мс), средняя стадия (240–350 мс), поздняя стадия (350–650 мс). На средней стадии наблюдается активация в основном в лобной коре и теменной коре. На поздней стадии — в затылочно-теменной коре, но, в отличие от ранней стадии, области активации переместились в ипсилатеральное полушарие целевого местоположения. Эти результаты указывают на то, что феномен торможения возврата связан как с процессами внимания, так и с двигательными реакциями.

Феномен торможения возврата изучался также с точки зрения работы сетей внимания. Среди исследователей на данный момент нет единого мнения, какой именно узел сети внимания инициирует процесс подавления сенсорной обработки (что сопровождается высоким уровнем альфа-частотных осцилляций). Согласно нейрофизиологическим экспериментам как на приматах, так и на людях, теменная [17] и фронтальная кора [45, 89] могут контролировать альфа-активность при сенсорной обработке. Возможно, данная функция распределена между двумя узлами сети внимания в зависимости от условий задачи и от характеристик предъявляемого стимула. Так, затормаживание фронтальной коры наблюдалась при сенсорной обработке отвлекающих факторов, то есть инактивация фронтальных долей связана с отвлечением от целевой задачи.

Восходящая (вентральная) сеть внимания обрабатывает стимул, находящийся вне поля внимания, а также низкочастотный стимул, вне зависимости от их локации, сенсорной модальности или условий задачи. В большинстве исследований, направленных на выявление внимания, вы-

званного стимулом, демонстрируется активация височно-теменного соединения и вентральной лобной коры (включая нижнюю лобную извилину, центральную лобную извилину и префронтальную кору) в правом полушарии. Следующие исследования продемонстрировали, что активация вентральной сети внимания не зависит от специфики стимула или от типа поведенческой задачи. При предъявлении стимулов методом “oddball”, предполагающим реакцию участника эксперимента на девиантный, то есть отличающийся от ряда предъявляемых, стимул [30], было выявлено, что вентральная система активируется как при внезапном нерегулярном появлении зрительного стимула, так и при внезапном появлении слуховых или тактильных стимулов. В целом можно предположить генерализованный механизм реакции вентральной восходящей сети внимания на стимулы различной модальности, так как она в среднем в равной степени реагирует на различные внезапные стимулы.

Альтернативным интересным вопросом является взаимодействие исходных нейронных сетей внимания, предложенных Корбеттой и Шульман. Важным подходом при изучении нейрофизиологических сетей внимания является изучение коннективности, то есть связей нейронных популяций в различных областях коры мозга через выявление корреляций активности между областями. Одним из методов выявления коннективности является измерение синхронности потенциалов локальных полей (local field potentials, LFP) в разных областях. Потенциалы локального поля представляют собой суммарную активность синаптических и постсинаптических разрядов нейронных популяций определенной области. Синхронизацию между интересующими зонами интереса можно проанализировать, сравнив потенциалы локального поля в этих двух структурах. Бушман и Миллер [15] в своей работе продемонстрировали синхронизацию в гамма-диапазоне (33–55 Гц) между областями фронтального глазодвигательного поля и латеральной внутритеменной областью во время выполнения задания на внимание, вызванное стимулом. Синхронизация между этими областями наблюдалась также в бета-диапазоне (22–34 Гц) при выполнении задачи на внимание, ориентированном на цель. Пока представляется сложным дать более точную интерпретацию коннективности в различных частотных диапазонах, однако, существует предположение, что синхронизация в гамма-частотном диапазоне отражает прямое распространение сигнала, а в бета-частотном — распространение сигнала в обратном направлении [9].

Вентральная (восходящая) сеть внимания, по предположению Корбетты и Шульмана [24], является “автоматическим выключателем” системы нисходящей сети внимания. По их мнению, такое

взаимодействие вентральной и дорсальной сети обеспечивается за счет наличия связей между височно-теменным соединением и внутриременной борозды. Так, предположительно, участки внутриременной борозды могут передавать височно-теменному соединению информацию о поведенчески важных стимулах окружающей среды, обрабатываемых зрительной корой. Области вентральной лобной коры восходящей сети внимания могут участвовать в селекции и оценке новых сенсорных стимулов. Пока это предположение авторов остается открытым: эмпирические наблюдения взаимодействия нейронных сетей внимания привели к возникновению нескольких теорий комплексной работы системы концентрации внимания [57]. На данный момент выявлено, что вентральная сеть может деактивировать дорсальную при появлении нерелевантного, но внезапного стимула. Это подтверждает одно из исследований [53] с использованием парадигмы Познера и анализом вызванных потенциалов Р1 ЭЭГ (индекс активации дорсальной сети). В данном эксперименте при участии 36 испытуемых было показано снижение амплитуды ВП 128 канальной записи ЭЭГ при “неправильных” подсказках (и появлении целевого стимула с другой стороны экрана), а также при нейтральных подсказках. Так, деактивация и активация дорсальной сети зависит от того, насколько отвлекающий стимул похож на целевой [57]. Таким образом, вопрос о взаимодействии двух сетей внимания в различных условиях остается открытым.

### ТРИ СЕТИ ВНИМАНИЯ ПОЗНЕРА И ПЕТЕРСОНА

Значительное количество исследований за последние двадцать лет было посвящено изучению функционирования различных нейронных сетей процессов концентрации внимания, их систематизации, а также понятию коннективности [3]. Наибольшее влияние в научной среде получила модель, в настоящее время используемая для изучения разных аспектов внимания человека, — система трех сетей внимания, предложенная Познером и Петерсоном в 1990 году [69], совместно с дополнившей ее работой Корбетты и Шульмана [24].

В 1990 году Познер и Петерсен опубликовали ставшую фундаментальной работу о системе внимания в мозге человека [69]. Базовые предпосылки к данной работе состояли в следующих результатах предыдущих исследований:

— нейронная система внимания анатомически отличается от систем обработки информации и совершения определенных действий. Таким образом, система внимания должна изучаться как автономная самостоятельная система наряду с сенсорными и моторными системами;

— внимание обеспечивается активностью нейронов в различных структурах и анатомических областях мозга. Так, нельзя выделить одну структуру мозга, обеспечивающую сохранение и перемещение внимания, в то же время невозможно представить внимание как генерализованную функцию, обеспеченную всеми структурами мозга;

— области мозга, обеспечивающие функционирование внимания, отличаются между собой функционально.

Авторы выделили основные три сети, которые в функциональной совокупности обеспечивают концентрацию внимания на какой-либо пространственной области.

#### 1. Сеть пробуждения (англ. “alerting”)

Обретение и сохранение состояния предупреждения, включающего систему регуляции норадреналина и активации голубого пятна, а также лобную и теменную доли.

#### 2. Сеть ориентирования (англ. “orienting”)

Переориентация внимания на сенсорный стимул, которая вовлекает вентральную и дорсальную лобную и теменную доли, а также подкорковые структуры — верхнее двухолмие и подушку таламуса.

#### 3. Сеть исполнительного контроля (англ. “executing”)

Сеть исполнительного контроля регулирует волевой ответ на стимул. Активирует переднюю поясную кору, островковую долю и нижележащее полосатое тело.

Представленные сети внимания, по мнению Познера, позволяют контролировать положительные и отрицательные эмоции при предъявлении какого-либо стимула, проявлять осознанность и совершать волевые действия [67].

На данный момент известно, какие области мозга обеспечивают функционирование всех трех сетей внимания, какова биохимическая основа сетей, а также экспрессия каких генов отвечает за их особенности.

К 1985—1990 гг., когда появились более точные инструменты и оборудование для визуализации работы мозга, Познер выявил локализацию, составляющую основу трех систем внимания [69].

Сначала Познер проводил исследования по выявлению различных функций внимания, в том числе при чтении слов. Авторами было выяснено, что при продумывании простой ассоциации слова, в сравнении с прочтением слова вслух без смысловой нагрузки, усиливаются сигналы позитронно-эмиссионной томограммы (ПЭТ), локализованные в поясной извилине [65]. Один из соавторов Познера предложил убедиться в том, что активация поясной извилины вызвана именно концентрацией внимания на слове, то есть восприятием его смысла. Для этого исследователи

использовали тест Струпа, который включал семантический конфликт. Суть теста представляла собой наименования различных цветов (красный, синий, желтый, фиолетовый и др.), представленные другими цветами (слово “красный” написано синим, слово “желтый” написано зеленым). Задачей участника эксперимента было как можно быстрее указать на цвет, которым было написано представленное слово. Метод Струпа был опубликован в 1935 г. [88] и активно использовался и используется экспериментальными психологами в качестве измерения гибкости когнитивного контроля, а также при наблюдении возрастных изменений в мозге. Так, авторы во главе с Познером выяснили, что при наличии конфликта в стимульном представлении активируется дорсальная часть поясной извилины [16].

Далее, для разграничения индивидуальных особенностей функционирования мозга, а также для выявления персональных особенностей работы трех систем внимания Познером с соавторами была разработана парадигма ANT (the Attentional network test) [33]. Парадигма теста заключается в следующем: участника эксперимента просят обращать внимание на стрелку в центре ряда и как можно быстрее реагировать, нажимая на клавишу направления стрелки. Стимульный конфликт обеспечивается стрелками по обе стороны в одном ряду с целевой. При этом “отвлекающие” стрелки могут быть направлены в ту же сторону, что и целевая (конгруэнтный стимул) или в противоположную (не конгруэнтный стимул). Направляющие ориентирование внимания подсказки указывали на то, где или когда появится целевой стимул.

В то же время мета-исследования [56] продемонстрировали корректную оценку обработки конфликтного стимула, при этом слабую надежность для оценки оповещательной и ориентировочной сети внимания. Тест, по мнению авторов, все равно можно использовать для определения межиндивидуальных различий в функционировании сетей. Хотя требуются дополнительные исследования для проведения взаимосвязи индивидуальных различий с характеристиками нервной системы каждого испытуемого или иных персональных характеристик.

Через методы диффузно-тензорной визуализации было выяснено, что оценки при тестировании ANT значимо коррелируют с движением белого вещества в сетях, анатомически относящихся к трем представленным выше сетям внимания [63]. Были обнаружены структурно-функциональные корреляции между пробуждением внимания и движением белого вещества в передней части внутренней капсулы, ориентированием и активностью спленума мозолистого тела, а также

разрешением конфликтного стимула и лучевой короной.

Выявлено и точно ясно, что все три сети внимания, хотя структурно и анатомически находятся в различных областях мозга, тесно взаимосвязаны и коммуницируют между собой [67]. Три сети внимания являются общими для всех, но каждая из них имеет индивидуальные особенности для каждого человека. Данные особенности могут быть следствием как генетических различий, так и различий в полученном в течение жизни опыте.

Далее рассмотрим выявленные за последние десятилетия физиологические особенности представленных Познером и Петерсоном трех сетей внимания.

### *Сеть пробуждения*

Одним из основных узлов сети пробуждения, ответственной за получение и поддержание состояния бдительности и активного внимания, является голубое пятно в стволе мозга, сигналы от которого проецируются во фронтальные и затылочные области коры по путям распространения норадреналина. Первоначально Познер и Петерсон в первой работе, посвященной системам внимания, опирались на существовавшие тогда знания о роли стволовых структур мозга, включая роль ретикулярной формации, обеспечивающих масштабные возбуждающие процессы в коре, которые поддерживают состояние бдительности и внимания. Для того, чтобы изучать сеть пробуждения, авторы включали в экспериментальную часть предупреждающий сенсорный сигнал, оповещающий локацию целевого стимула. Данный сигнал изменял фазу бдительности, что демонстрировало изменения активности голубого пятна, источника секреции и распространения норадреналина [11].

Более детальное изучение норадренергической системы мозга и понимание того, как она влияет на поведенческие функции, на циркадные ритмы (участвует в регуляции бодрствования) и на выполнение различных задач приматами, позволило Познеру и Петерсону обнаружить локализацию сети пробуждения. Так, во время активного бдительного внимания наблюдалась наиболее высокая фазная и тоническая активность голубого пятна [8].

Для более детального изучения влияния норадренергической системы на процессы внимания ученые использовали описанный выше “метод Познера” с подсказками-ключами на людях, обезьянах и крысах. Однако, им важно было понимание того, как именно норадреналин и позднее выявленный ацетилхолин влияют на разные сети внимания отдельно. В используемой пара-

дигме таким образом было важно разделить сеть пробуждения, то есть информацию о времени появления целевого стимула, и сеть ориентирования, то есть информацию о локации появления целевого стимула. Для этого использовали разные виды подсказок: “где” будет целевой стимул и “когда” он появится [11]. Результаты продемонстрировали следующее: норадреналин значительно влияет на работу сети пробуждения, то есть приводит систему в “готовность” и “отвечает” на вопрос “когда реагировать”. Приматы и люди с более высокими показателями выброса норадреналина, быстрее реагировали на появление целевого стимула. Примечательно, что норадреналин не оказал влияние на сеть ориентирования внимания, то есть значимо не изменил реакцию на определение локации целевого стимула.

### *Сеть ориентирования*

Сеть ориентирования, направляющая открытое (с сопровождением взгляда и поворота головы) и скрытое (без перемещения направления взгляда и поворота головы) внимание, локализована в вентральной фронтальной коре, височно-теменном соединении, фронтальном глазодвигательном поле, внутритеменной борозде и верхней теменной доле.

Ориентирование скрытого внимания может быть осуществлено без движений взгляда. Более того, скрытое внимание может ориентироваться в направлении, противоположном саккадам [72]. Это опровергло гипотезу о том, что ориентирование внимания тесно связано с подготовкой саккад. Как уже было описано ранее в подразделе о премоторной теории внимания, области фронтальной коры, обеспечивающие процесс скрытого внимания и саккад, практически идентичны: различия представляют только три клеточные структуры во фронтальном глазодвигательном поле [86]. Как предположил Познер [66], само ориентирование внимания более связано с подготовкой к саккаде, чем сохранение и удержание внимания на какой-либо области. Существует альтернативное предположение [20] о том, что ориентирование внимания может формировать план траектории саккад.

### *Сеть исполнительного контроля*

Сеть исполнительного контроля, включенная в процесс детекции цели, а также выбора целевого объекта для осознанной обработки, имеет локализацию в передней поясной извилине, островковой доле и полосатом теле.

Обнаруженная Познером и Петерсоном [69] активность в медиальной лобной доле и передней поясной извилине при выполнении задач на внимание была более высокой при восприятии целе-

вого стимула, чем при восприятии нецелевого, при наличии конфликтующего стимула в сравнении с отсутствием конфликта, а также при ошибках в сравнении с правильным выполнением. Это свидетельствует об активном участии представленных областей коры в контролирующей нисходящей регуляции выполнения задания. Данное наблюдение подтверждают имеющиеся на данный момент теории о функционировании двух различных сетей исполнительного контроля.

Существует две разделенные сети исполнительного контроля. Об этом свидетельствуют исследования, направленные на выявление активности, относящейся к нисходящему контролю выполнения задач [25, 27, 64]. Одна из сетей активируется только в начале каждой задачи и приостанавливается к ее завершению (лобно-теменная контрольная система, *frontoparietal network*), другая имеет постоянную активность на протяжении всех задач, предположительно, обрабатывая и сохраняя заданные условия поставленной задачи (поясная оперкулярная сеть, *cingulo-opercular control network*).

Анализ анатомических областей, задействованных в основе выполнения задачи, дал понимание того, как функционирует поясная-оперкулярная сеть исполнительного контроля [29]. Исследовательский дизайн работы включал 10 задач (видоизмененная модель Познера с различными модальностями, в том числе слуховые, буквенные, символьные, цветовые подсказки, а также ответы вслух, двигательные ответы, а также намеренно ошибочная обратная связь в двух из десяти задач). Анализ BOLD-сигнала фМРТ 183 участников продемонстрировал постоянную активность с начала эксперимента и практически на протяжении выполнения всех задач в дорсальной передней поясной коре/медиальной верхней лобной коре, а также в переднем островке и префронтальной коре. Представленные зоны также активировались при “совершении ошибок”, что позволило авторам представить их как корневую систему, модулирующую условия задачи.

На основе вышеуказанного исследования авторами были выделены 39 зон интереса [28] для того, чтобы проанализировать наличие коннективности между выявленными областями мозга, отвечающими за выполнение задачи. Представленный анализ функциональных карт коннективности и корреляционных матриц, а также анализ графов позволил авторам выделить две исполнительные сети. Лобно-теменная сеть представляет собой взаимодействующие между собой участки латеральной лобной и теменной коры, активирующиеся при предъявлении стартовой подсказки на время выполнения каждой задачи, а также детектирующие ошибки. Дорсальная передняя поясная извилина/медиальная верхняя лобная кора,

передняя островковая/префронтальная кора составляют вторую сеть, которая сохраняет активность и контроль на протяжении выполнения всех 10 задач, предположительно модулируя общее целеполагание. Авторами не обнаружено значимой взаимосвязи между этими двумя сетями исполнительного контроля.

Таким образом, были сформулированы [27] две исполнительные сети внимания: лобно-теменная (frontoparietal control network) и поясно-оперкулярная сеть (cingulo-opercular network). Функциональные различия представленных сетей были также обнаружены в исследовании [64] у людей с очаговым повреждением в лобно-теменной и поясно-оперкулярной сетях внимания. Результат исследования показал, что при нарушениях в работе одного звена в каждой из сетей значимо влияет на работу всей сети. Более того, представленные сети являются автономными — повреждение в одной из сети не влияет на функциональность другой.

Дальнейшие исследования выявили важные функциональные особенности двух исполнительных сетей внимания. Одна из работ была проведена с использованием метода фМРТ и участием 18 испытуемых [25] во время выполнения когнитивных семантических, лексических и зрительных геометрических задач. Участникам эксперимента предлагалось отвечать на вопросы об объектах окружающего мира, например, при выводе изображения акулы ответить на вопрос “Живое ли это существо?”, при выводе слов, получится ли вставить пропущенные буквы и получить существующее слово или сравнить две фигуры. Результаты анализа сканов фМРТ продемонстрировали высокую коннективность узлов лобно-теменной и поясно-оперкулярной сетей внимания соответственно, а также значимую активацию лобно-теменной сети при выполнении каждой подзадачи.

Альтернативное исследование [43] было посвящено выявлению влияния работы представленных сетей на выполнение задач на оперативную память, теста Струпа и когнитивной задачи на составление по порядку букв и цифр среди пожилого населения (275 испытуемых старше 65 лет). В результате обнаружены значимые корреляции коннективности в лобно-теменной сети с эффективностью работы оперативной памяти, а активность в поясно-оперкулярной сети была взаимосвязана с результатами выполнения задач, требующих комплексную когнитивную нагрузку и сопоставление символьных обозначений.

Примечательно, что лобно-теменная исполнительная сеть отличается от сети ориентирования. Возможно, это имеет отношение к их первоначальному функциональному объединению в детском возрасте, о чем говорят результаты лонгитюдного исследования Ротбарта [77].

Изначально исследование проводилось для того, чтобы понять, в какой мере функционирование трех сетей внимания имеет генетические индивидуальные различия или приобретается в течение жизненного опыта. Было проведено лонгитюдное исследование того, как характеристики трех систем внимания у 7-месячных младенцев меняются и влияют на самоконтроль по мере взросления. С помощью фМРТ и видеоизмененной геймифицированной парадигмы Познера было выяснено, что те дети, которые через ориентирование внимания предупреждали появление целевого стимула, отличались большим самоконтролем среди сверстников, а также лучше контролировали эмоциональный дистресс при появлении возможного пугающего стимула [77].

Предупреждающая движения глаз активность, обнаруженная у детей 7-ми месяцев положительно коррелировала с оценками тестирования сети ориентирования по системе ANT тех же детей спустя 3 года. Это дало понимание того, что именно система ориентирования является основным регуляторным механизмом у детей в то время, пока не сформированы сеть пробуждения и исполнительная сеть. С возрастом у детей исполнительная сеть внимания берет на себя функцию управления и контроля эмоций и чувств [77].

Таким образом, исходя из выявленных авторами пересечений в активных областях коры при различных модуляциях внимания, дуальную систему внимания Корбетта и Шульман включили в сеть ориентирования Познера и Петерсона, подразделив ее на две подсети — нисходящую (внутриременная борозда, верхняя теменная доля и фронтальное глазодвигательное поле) и восходящую (вентральная лобная кора и височно-теменное соединение).

Так, система Познера и Петерсона о трех сетях внимания на данный момент включает следующие анатомические области:

- сеть пробуждения (голубое пятно, лобная и теменная кора правого полушария, норадренергическая система);
- сеть ориентирования (восходящая (височно-теменное соединение, вентральная лобная кора) и нисходящая (дорсальная теменная кора и фронтальное глазодвигательное поле) сети [24]);
- сеть исполнительного контроля (лобно-затылочная (дорсальная лобная кора, внутриременная борозда, внутриременная доля, прекунеус, медиальная поясная кора) и поясно-оперкулярная (передняя префронтальная кора, дорсальная передняя поясная кора и передний островок) сети).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Целью представленного обзора было рассмотрение существующих теорий и парадигм исследо-

вания внимания человека с позиции нейронауки. С развитием нейрофизиологических инструментальных методов с 1990-х годов начали появляться первые системообразующие работы, в которых наблюдается попытка привести выявленные экспериментально эмпирические данные к одной теории. Одна из таких теорий получила значимое распространение среди ученых — теория трех сетей внимания Познера и Петерсона [69]. На сегодняшний день данная теория “разрослась” и теперь представляет собой не только три нейронные сети внимания: сеть пробуждения, сеть ориентирования и сеть исполнительного контроля, но и их составляющие. Так, Корбетта и Шульман [24] предложили собственную парадигму, включенную в сети ориентирования внимания и представляющую собой: восходящую (или вызванную стимулом) и нисходящую (ориентированную на цель) сеть. В свою очередь, Дозенбах [27] предложил свою теорию с двумя отдельными, но взаимодействующими друг с другом сетями исполнительного контроля по Познеру: лобно-затылочную и поясно-оперкулярную сети, отвечающие за выполнение каждой подзадачи в отдельности и всего задания целиком соответственно. Таким образом, изначальная система трех сетей внимания по Познеру и Петерсону теперь дополнена теориями, разрабатывавшимися другими учеными — Корбеттой и Шульманом и Дозенбахом.

В данной работе были рассмотрены и другие теории, объясняющие функционирование внимания на уровне нейрофизиологии: премоторная теория внимания, теория нормализации внимания, частотная теория внимания. Все они направлены на попытку системно рассмотреть детали и функциональные особенности влияния разных типов внимания — открытого, скрытого, экзогенного и эндогенного — на сенсорное восприятие человека, а также продемонстрировать общие закономерности нейрофизиологических процессов, лежащих в основе данных систем.

Более того, в данном обзоре представлен небольшой анализ существующих исследований о подкорковых структурах, обеспечивающих функционирование внимания, и о медиаторных механизмах внимания. Данная область изучения на сегодняшний день является передовой и наиболее значимой, так как позволяет более точно оценить особенности работы различных узлов вышеупомянутых сетей внимания и принципы взаимодействия сетей внимания между собой, что приводит к единому сознательному процессу концентрации внимания человека.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лебедева Н.Н., Вехов А.В., Каримова Е.Д. Гендерные особенности реакций в различных функцио-

нальных состояниях при операторской деятельности // Биомедицинская радиоэлектроника. 2013. Т. 2. С. 28–35.

2. Лебедева Н.Н., Каримова Е.Д., Вехов А.В., Милованова Г.Б. Изменения сенсомоторных реакций у пациентов с различными аффективными расстройствами. 2018. Т. 9. С. 31–38.
3. Лебедева Н.Н., Майорова Л.А., Каримова Е.Д., Казмирова Е.А. Коннектомика: достижения и перспективы // Успехи физиологических наук. 2015. Т. 46. № 3. С. 17–45.
4. Anderson B.A., Kuwabara H., Wong D.F. The role of dopamine in value-based attentional orienting // Current Biology. 2016. V. 26. № 4. P. 550–555.
5. Anderson B.A., Laurent P.A., Yantis S. Value-driven attentional priority signals in human basal ganglia and visual cortex // Brain Research. 2014. V. 1587. P. 88–96.
6. Antonov P.A., Chakravarthi R., Andersen S.K. Too little, too late, and in the wrong place: Alpha band activity does not reflect an active mechanism of selective attention // NeuroImage. 2020. V. 219. P. 117006.
7. Armstrong K.M., Chang M.H., Moore T. Selection and Maintenance of Spatial Information by Frontal Eye Field Neurons // J. Neuroscience. 2009. V. 29. № 50. P. 15621–15629.
8. Aston-Jones G., Cohen J.D. An integrative theory of locus coeruleus-norepinephrine function: Adaptive Gain and Optimal Performance // Annual Review of Neuroscience. 2005. V. 28. № 1. P. 403–450.
9. Bastos A.M., Litvak V., Moran R. A DCM study of spectral asymmetries in feedforward and feedback connections between visual areas V1 and V4 in the monkey // NeuroImage. 2015. V. 108. P. 460–475.
10. Baxter M.G., Bucci D.J. Selective immunotoxic lesions of basal forebrain cholinergic neurons: Twenty years of research and new directions // Behavioral Neuroscience. 2013. V. 127. № 5. P. 611–618.
11. Beane M., Marrocco R.T. Norepinephrine and acetylcholine mediation of the components of reflexive attention: implications for attention deficit disorders // Progress in Neurobiology. 2004. V. 74. № 3. P. 167–181.
12. Bichot N.P., Rossi A.F., Desimone R. Parallel and Serial Neural Mechanisms for Visual Search in Macaque Area V4 // Science. 2005. V. 308. № 5721. P. 529–534.
13. Bruce C.J., Goldberg M.E. Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades // J. Neurophysiology. 1985. V. 53. № 3. P. 603–635.
14. Burk J., Sarter M. Dissociation between the attentional functions mediated via basal forebrain cholinergic and GABAergic neurons // Neuroscience. 2001. V. 105. № 4. P. 899–909.
15. Buschman T.J., Miller E.K. Top-Down Versus Bottom-Up Control of Attention in the Prefrontal and Posterior Parietal Cortices // Science. 2007. V. 315. № 5820. P. 1860–1862.
16. Bush G., Luu P., Posner M.I. Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex // Trends in Cognitive Sciences. 2000. V. 4. № 6. P. 215–222.
17. Capotosto P., Babiloni C., Romani G.L., Corbetta M. Frontoparietal Cortex Controls Spatial Attention through Modulation of Anticipatory Alpha Rhythms //

- Journal of Neuroscience. 2009. V. 29. № 18. P. 5863–5872.
18. Carrasco M. Visual attention: The past 25 years // Vision Research. 2011. V. 51. № 13. P. 1484–1525.
  19. Carrasco M., Ling S., Read S. Attention alters appearance // Nature Neuroscience. 2004. V. 7. № 3. P. 308–313.
  20. Casteau S., Smith D.T. Associations and Dissociations between Oculomotor Readiness and Covert Attention // Vision. 2019. V. 3. № 2. P. 17.
  21. Cieslik E.C., Seidler I., Laird A.R. Different involvement of subregions within dorsal premotor and medial frontal cortex for pro- and antisaccades // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. 2016. V. 68. P. 256–269.
  22. Cools R., D'Esposito M. Inverted-U-Shaped Dopamine Actions on Human Working Memory and Cognitive Control // Biological Psychiatry. 2011. V. 69. № 12. P. e113–e125.
  23. Corbetta M., Akbudak E., Conturo T.E. A Common Network of Functional Areas for Attention and Eye Movements // Neuron. 1998. V. 21. № 4. P. 761–773.
  24. Corbetta M., Shulman G.L. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain // Nature Reviews Neuroscience. 2002. V. 3. № 3. P. 201–215.
  25. Crittenden B.M., Mitchell D.J., Duncan J. Task Encoding across the Multiple Demand Cortex Is Consistent with a Frontoparietal and Cingulo-Opercular Dual Networks Distinction // The J. Neuroscience. 2016. V. 36. № 23. P. 6147–6155.
  26. Davidson M.C., Marrocco R.T. Local Infusion of Scopolamine Into Intraparietal Cortex Slows Covert Orienting in Rhesus Monkeys // J. Neurophysiology. 2000. V. 83. № 3. P. 1536–1549.
  27. Dosenbach N.U.F., Fair D.A., Cohen A.L. A dual-networks architecture of top-down control // Trends in Cognitive Sciences. 2008. V. 12. № 3. P. 99–105.
  28. Dosenbach N.U.F., Fair D.A., Miezin F.M. Distinct brain networks for adaptive and stable task control in humans // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2007. V. 104. № 26. P. 11073–11078.
  29. Dosenbach N.U.F., Visscher K.M., Palmer E.D. A Core System for the Implementation of Task Sets // Neuron. 2006. V. 50. № 5. P. 799–812.
  30. Downar J., Crawley A.P., Mikulis D.J., Davis K.D. The Effect of Task Relevance on the Cortical Response to Changes in Visual and Auditory Stimuli: An Event-Related fMRI Study // NeuroImage. 2001. V. 14. № 6. P. 1256–1267.
  31. Engel F.L. Visual conspicuity, directed attention and retinal locus // Vision Research. 1971. V. 11. № 6. P. 563–575.
  32. Everitt B.J., Robbins T.W. Central cholinergic systems and cognition // Annual Review of Psychology. 1997. V. 48. № 1. P. 649–684.
  33. Fan J., McCandliss B.D., Sommer T. Testing the Efficiency and Independence of Attentional Networks // J. Cognitive Neuroscience. 2002. V. 14. № 3. P. 340–347.
  34. Fiebelkorn I.C., Kastner S. A Rhythmic Theory of Attention // Trends in Cognitive Sciences. 2019. V. 23. № 2. P. 87–101.
  35. Fiebelkorn I.C., Kastner S. Functional Specialization in the Attention Network // Annual Review of Psychology. 2020. V. 71. № 1. P. 221–249.
  36. Fiebelkorn I.C., Pinsk M.A., Kastner S. A Dynamic Interplay within the Frontoparietal Network Underlies Rhythmic Spatial Attention // Neuron. 2018. V. 99. № 4. P. 842–853.e8.
  37. Foxe J.J., Simpson G.V., Ahlfors S.P. Parieto-occipital ~10 Hz activity reflects anticipatory state of visual attention mechanisms // NeuroReport. 1998. V. 9. № 17. P. 3929–3933.
  38. Fries P., Reynolds J.H., Rorie A.E., Desimone R. Modulation of Oscillatory Neuronal Synchronization by Selective Visual Attention // Science. 2001. V. 291. № 5508. P. 1560–1563.
  39. Gregoriou G.G., Gotts S.J., Desimone R. Cell-Type-Specific Synchronization of Neural Activity in FEF with V4 during Attention // Neuron. 2012. V. 73. № 3. P. 581–594.
  40. Gritton H.J., Howe W.M., Mallory C.S. Cortical cholinergic signaling controls the detection of cues // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2016. V. 113. № 8. P. E1089–E1097.
  41. Gurvich C., Rossell S.L. Dopamine and cognitive control: Sex-by-genotype interactions influence the capacity to switch attention // Behavioural Brain Research. 2015. V. 281. P. 96–101.
  42. Haegens S., Nacher V., Luna R.  $\alpha$ -Oscillations in the monkey sensorimotor network influence discrimination performance by rhythmical inhibition of neuronal spiking // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2011. V. 108. № 48. P. 19377–19382.
  43. Hausman H.K., Hardcastle C., Albizu A. Cingulo-occipital and frontoparietal control network connectivity and executive functioning in older adults // GeroScience. 2021. V. 44. P. 847–866.
  44. Helfrich R.F., Fiebelkorn I.C., Szczepanski S.M. Neural Mechanisms of Sustained Attention Are Rhythmic // Neuron. 2018. V. 99. № 4. P. 854–865.e5.
  45. Helfrich R.F., Huang M., Wilson G., Knight R.T. Prefrontal cortex modulates posterior alpha oscillations during top-down guided visual perception // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2017. V. 114. № 35. P. 9457–9462.
  46. Helmholtz H.L., Southall J.P. Treatise on Physiological Optics. 1962.
  47. Hogendoorn H. Voluntary Saccadic Eye Movements Ride the Attentional Rhythm // J. Cognitive Neuroscience. 2016. V. 28. № 10. P. 1625–1635.
  48. Kastner S., Pinsk M.A., De Weerd P. Increased Activity in Human Visual Cortex during Directed Attention in the Absence of Visual Stimulation // Neuron. 1999. V. 22. № 4. P. 751–761.
  49. Kelly S.P., Lalor E.C., Reilly R.B., Foxe J.J. Increases in Alpha Oscillatory Power Reflect an Active Retinotopic Mechanism for Distracter Suppression During Sustained Visuospatial Attention // J. Neurophysiology. 2006. V. 95. № 6. P. 3844–3851.
  50. Klein R.M. Inhibition of return // Trends in Cognitive Sciences. 2000. V. 4. № 4. P. 138–147.
  51. Koelewijn L., Rich A.N., Muthukumaraswamy S.D., Singh K.D. Spatial attention increases high-frequency

- gamma synchronisation in human medial visual cortex // *NeuroImage*. 2013. V. 79. P. 295–303.
52. *Krauzlis R.J., Lovejoy L.P., Zénon A.* Superior Colliculus and Visual Spatial Attention // *Annual Review of Neuroscience*. 2013. V. 36. № 1. P. 165–182.
53. *Lasaponara S., Chica A.B., Lecce F.* ERP evidence for selective drop in attentional costs in uncertain environments: Challenging a purely premotor account of covert orienting of attention // *Neuropsychologia*. 2011. V. 49. № 9. P. 2648–2657.
54. *Leonard J.A.* Partial advance information in a choice reaction task // *British Journal of Psychology*. 1958. V. 49. № 2. P. 89–96.
55. *Lowet E., Gomes B., Srinivasan K.* Enhanced Neural Processing by Covert Attention only during Microsaccades Directed toward the Attended Stimulus // *Neuron*. 2018. V. 99. № 1. P. 207–214.e3.
56. *MacLeod J.W., Lawrence M.A., McConnell M.M.* Appraising the ANT: Psychometric and theoretical considerations of the Attention Network Test. // *Neuropsychology*. 2010. V. 24. № 5. P. 637–651.
57. *Manini G., Botta F., Martín-Arévalo E.* Attentional Capture From Inside vs. Outside the Attentional Focus // *Frontiers in Psychology*. 2021. V. 12. P. 1–20.
58. *Marshall C.A., Brodnik Z.D., Mortensen O.V.* Selective activation of Dopamine D3 receptors and norepinephrine transporter blockade enhances sustained attention // *Neuropharmacology*. 2019. V. 148. P. 178–188.
59. *Mathewson K.E., Gratton G., Fabiani M.* To See or Not to See: Prestimulus Phase Predicts Visual Awareness // *J. Neuroscience*. 2009. V. 29. № 9. P. 2725–2732.
60. *McAlonan K., Cavanaugh J., Wurtz R.H.* Guarding the gateway to cortex with attention in visual thalamus // *Nature*. 2008. V. 456. № 7220. P. 391–394.
61. *Moore T., Fallah M.* Microstimulation of the Frontal Eye Field and Its Effects on Covert Spatial Attention // *J. Neurophysiology*. 2004. V. 91. № 1. P. 152–162.
62. *Muir J., Everitt B., Robbins T.* AMPA-induced excitotoxic lesions of the basal forebrain: a significant role for the cortical cholinergic system in attentional function // *The J. Neuroscience*. 1994. V. 14. № 4. P. 2313–2326.
63. *Niogi S., Mukherjee P., Ghajar J., McCandliss B.D.* Individual differences in distinct components of attention are linked to anatomical variations in distinct white matter tracts // *Frontiers in Neuroanatomy*. 2010. V. 4. P. 2.
64. *Nomura E.M., Gratton C., Visser R.M.* Double dissociation of two cognitive control networks in patients with focal brain lesions // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010. V. 107. № 26. P. 12017–12022.
65. *Petersen S.E., Fox P.T., Posner M.I.* Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing // *Nature*. 1988. V. 331. № 6157. P. 585–589.
66. *Petersen S.E., Posner M.I.* The Attention System of the Human Brain: 20 Years After // *Annual Review of Neuroscience*. 2012. V. 35. № 1. P. 73–89.
67. *Posner M.I.* Orienting of Attention: Then and Now // *Quarterly J. Experimental Psychology*. 2016. V. 69. № 10. P. 1864–1875.
68. *Posner M.I.* Orienting of Attention // *Quarterly J. Experimental Psychology*. 1980. V. 32. № 1. P. 3–25.
69. *Posner M.I., Petersen S.E.* The Attention System of the Human Brain // *Annual Review of Neuroscience*. 1990. V. 13. № 1. P. 25–42.
70. *Prime D.J., Ward L.M.* Inhibition of Return From Stimulus to Response // *Psychological Science*. 2004. V. 15. № 4. P. 272–276.
71. *Rafal R.D., Calabresi P.A., Brennan C.W., Sciolto T.K.* Saccade preparation inhibits reorienting to recently attended locations // *J. Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 1989. V. 15. № 4. P. 673–685.
72. *Reeves A., McLellan J.S.* The “anti-shift”: Shifting attention opposite to a saccade // *Vision Research*. 2020. V. 167. P. 31–38.
73. *Rensink R.A., O’Regan J.K., Clark J.J.* To See or not to See: The Need for Attention to Perceive Changes in Scenes // *Psychological Science*. 1997. V. 8. № 5. P. 368–373.
74. *Reynolds J.H., Heeger D.J.* The Normalization Model of Attention // *Neuron*. 2009. V. 61. № 2. P. 168–185.
75. *Rizzolatti G., Riggio L., Dascola I., Umiltà C.* Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: Evidence in favor of a premotor theory of attention // *Neuropsychologia*. 1987. V. 25. № 1. P. 31–40.
76. *Roberts A.C., Robbins T.W., Everitt B.J., Muir J.L.* A specific form of cognitive rigidity following excitotoxic lesions of the basal forebrain in marmosets // *Neuroscience*. 1992. V. 47. № 2. P. 251–264.
77. *Rothbart M.K., Sheese B.E., Rueda M.R., Posner M.I.* Developing Mechanisms of Self-Regulation in Early Life // *Emotion Review*. 2011. V. 3. № 2. P. 207–213.
78. *Russo F.Di.* Source Analysis of Event-related Cortical Activity during Visuo-spatial Attention // *Cerebral Cortex*. 2003. V. 13. № 5. P. 486–499.
79. *Saalmann Y.B., Pinsk M.A., Wang L.* The Pulvinar Regulates Information Transmission Between Cortical Areas Based on Attention Demands // *Science*. 2012. V. 337. № 6095. P. 753–756.
80. *Sapountzis P.* Neural signatures of attention insights from decoding population activity patterns // *Frontiers in Bioscience*. 2018. V. 23. № 1. P. 4588.
81. *Sato T.R., Schall J.D.* Effects of Stimulus-Response Compatibility on Neural Selection in Frontal Eye Field // *Neuron*. 2003. V. 38. № 4. P. 637–648.
82. *Schiffino F.L., McNally J.M., Brown R.E., Strecker R.E.* Basal forebrain parvalbumin neurons modulate vigilant attention // *bioRxiv*. 2021. P. 2021.04.19.440515.
83. *Sherman S.M., Guillery R.W.* The MIT Press. 2009. V. 8. P. 1055–1060
84. *Shiffrin R.M., McKay D.P., Shaffer W.O.* Attending to forty-nine spatial positions at once. // *J. Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 1976. V. 2. № 1. P. 14–22.
85. *Shulman G.L., Ollinger J.M., Akbudak E.* Areas Involved in Encoding and Applying Directional Expectations to Moving Objects // *The J. Neuroscience*. 1999. V. 19. № 21. P. 9480–9496.

86. *Smith D.T., Schenk T.* The Premotor theory of attention: Time to move on? // *Neuropsychologia*. 2012. V. 50. № 6. P. 1104–1114.
87. *Spaak E., Bonnefond M., Maier A.* Layer-Specific Entrainment of Gamma-Band Neural Activity by the Alpha Rhythm in Monkey Visual Cortex // *Current Biology*. 2012. V. 22. № 24. P. 2313–2318.
88. *Stroop J.R.* Studies of interference in serial verbal reactions // *J. Experimental Psychology*. 1935. V. 18. № 6. P. 643–662.
89. *Suzuki M., Gottlieb J.* Distinct neural mechanisms of distractor suppression in the frontal and parietal lobe // *Nature Neuroscience*. 2013. V. 16. № 1. P. 98–104.
90. *Thompson K.G.* Neuronal Basis of Covert Spatial Attention in the Frontal Eye Field // *J. Neuroscience*. 2005. V. 25. № 41. P. 9479–9487.
91. *Tian Y., Klein R.M., Satel J.* Electrophysiological Explorations of the Cause and Effect of Inhibition of Return in a Cue–Target Paradigm // *Brain Topography*. 2011. V. 24. № 2. P. 164–182.
92. *Treisman A.M., Gelade G.* A feature-integration theory of attention // *Cognitive Psychology*. 1980. V. 12. № 1. P. 97–136.
93. *Voytko M., Olton D., Richardson R.* Basal forebrain lesions in monkeys disrupt attention but not learning and memory [published erratum appears in *J Neurosci* 1995 Mar;15(3): following table of contents] // *The J. Neuroscience*. 1994. V. 14. № 1. P. 167–186.
94. *Wise S.P., Weinrich M., Mauritz K.-H.* Motor aspects of cue-related neuronal activity in premotor cortex of the rhesus monkey // *Brain Research*. 1983. V. 260. № 2. P. 301–305.
95. *Yeshurun Y., Carrasco M.* Attention improves or impairs visual performance by enhancing spatial resolution // *Nature*. 1998. V. 396. № 6706. P. 72–75.
96. *Zappasodi F., Croce P., Di Matteo R., Brunetti M.* Inhibition of return in time-lapse: Brain Rhythms during grip force control for spatial attention // *Neuropsychologia*. 2021. V. 163. P. 108068.

## Concepts and Approaches to the Study of Visual Spatial Attention

A. S. Gulyaeva<sup>1, \*</sup> and E. D. Karimova<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, RAS, Moscow, 117485 Russia*

\*e-mail: ag@commontech.ru

\*\*e-mail: e.d.karimova@gmail.com

**Abstract**—The presented review examines the features of neuronal processes of different types of attention, their influence on sensory perception. The main approaches and methods of studying different types of attention are also presented. The review contains an analysis of the current body of knowledge about the theory of three networks of attention by Posner and Peterson, the work by Corbetta and Shulman, premotor theory of attention, rhythmic theory of attention and normalization theory.

**Keywords:** attention, perception, Posner's method, normalization theory, premotor theory of attention, rhythmic theory of attention