

**Н. Н. Данилова, М. С. Лукьянчикова**

## **ОСЦИЛЛЯТОРНАЯ АКТИВНОСТЬ МОЗГА В РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ**

Методом микроструктурного анализа осцилляторной активности мозга, «связанной с событиями», исследован вклад гамма- и бета-ритмов в процессы рабочей памяти (РП), динамику сохранения следов памяти на интервале задержки и определение структур мозга, вовлекаемых в процессы РП. Исследование проведено на 8 субъектах, которые должны были удерживать в памяти в течение 5-секундного периода задержки четыре двузначных числа для последующего сравнения с двузначными числами: целевыми и нецелевыми стимулам — при выполнении двигательной реакции только на целевой стимул. Показано, что сохранение следов памяти на интервале задержки носит прерывистый характер, он представлен периодическими вспышками активности частотно-селективных гамма- и бета-генераторов, локализованных в префронтальной, ассоциативной, зрительной коре и мозжечке при ведущей роли префронтальной коры. Выявлена совместная активация локальных областей мозга, обеспечиваемая синхронизацией волновой активности частотно-селективных генераторов, работающих как на разных частотах, так и на общей частоте.

*Ключевые слова:* рабочая память, частотно-селективный генератор, эквивалентный диполь.

Под рабочей памятью (РП) понимают временную активацию следов памяти для ее оперативного использования в когнитивной деятельности и поведении. В концепции А. Бэдделли (Baddeley, 2000) РП выделяется в самостоятельную систему обработки информации, в которой следы кратковременной памяти функционируют совместно со следами памяти долговременной и взаимодействуют с другими психическими процессами. В составе РП могут преобладать реактивированные следы ранее приобретенной памяти, временно извлеченные из долговременного хранения, или следы недавно приобретенной памяти. Но во всех случаях факт взаимодействия следов «новой» и «старой» памяти присутствует. В зависимости от вида информации, с которой работа-

ет субъект, выделяют вербальную и невербальную память, пространственную и непространственную, вербальную и образную память. РП может быть разделена на два компонента: собственно память — удержание информации в активной форме в течение выполнения задания — и манипуляция со следами активированной памяти.

В настоящей работе исследуется связь осцилляторной активности мозга с тем компонентом РП, который обеспечивает сохранность следов недавно полученной информации и их доступность для оперативного использования. С этой целью проведен эксперимент с интервалом задержки, получивший широкое распространение при изучении процессов в РП у человека и животных. В таких опытах сенсорная информация, предъявленная для временного запоминания, активно сохраняется на интервале задержки для последующего ее сравнения с другими стимулами и выполнения двигательной реакции на те из них, которые частично или полностью совпадают с ранее предъявленными. Такой прием позволяет отделить период восприятия и опознания от периода сохранения информации во времени.

Большой вклад в изучение механизмов РП внесли современные технологии — позитронная эмиссионная томография (ПЭТ) и функциональная магнитно-резонансная томография (фМРТ), — неинвазивно отображающие фокусы активности мозга человека. Они позволяют связывать психические процессы со структурами мозга. Гемодинамический метод фМРТ подтвердил, что большое разнообразие когнитивных заданий может быть представлено в виде системы фокусов активации, распределенных по зонам мозга, каждая из которых специфически связана с ментальными функциями (Posner, 2004; Posner, Raichle, 1998). Положение о распределенном характере процессов памяти, т.е. о том, что память возникает при взаимодействии многих структур мозга, в значительной мере также обязано результатам, полученным именно этими методами. Однако существенным недостатком томографических методов исследования является их сравнительно низкое временное разрешение, что не позволяет исследовать динамику процессов внутри активированного локуса и взаимодействие между активированными зонами мозга.

Вместе с тем методами фМРТ и ПЭТ показано участие префронтальной коры в процессах РП, усиление ее активности во время сохранения информации на интервале задержки. Эти факты хорошо согласуются с результатами исследования нейронной активности обезьяны, в префронтальной коре которой выявлено существование «нейронов памяти», активирующихся на интерва-

ле задержки при запоминании как пространственного расположения целевых объектов, так и самих объектов (Голдман-Ракич, 1992; Goldman-Rakic, 1996). Авторы рассматривают префронтальную кору как зону актуализации следов памяти. Информация, хранящаяся в теменной и височной коре, при оперативном использовании поступает по дорзальному и вентральному каналам в префронтальную кору. Однако остается неясным, как в режиме РП выстраиваются отношения префронтальной коры с другими отделами мозга. Что представляет собой процесс реактивации следов памяти, требует ли он параллельной работы префронтальной коры с другими областями коры или ограничивается одной операцией считывания и перезаписи следов памяти? Достаточно ли для обеспечения РП взаимодействия префронтальной коры только с ассоциативными зонами коры, такими, как височная кора — «система Что», содержащая гностические нейроны, хранящие память о различных объектах, и теменная кора — «система Где», содержащая информацию о координатах этих объектов во внешнем пространстве? Вносят ли свой вклад в актуализацию следов памяти сенсорные области коры, в том числе зрительная кора? Решение этих проблем в значительной мере зависит от концептуальных представлений исследователей о том мозговом механизме, который обеспечивает взаимодействие пространственно удаленных друг от друга участков мозга и их интеграцию в системы.

В последнее десятилетие в когнитивной психофизиологии интенсивно развивается направление, ориентированное на изучение функций осцилляторной (волновой) электрической и магнитной активности мозга, которую рассматривают в качестве базисного механизма взаимодействия нейронных сетей, обеспечивающих реализацию сенсорных, когнитивных и исполнительных процессов (Данилова, 2006а, б; Данилова, Быкова, 2003а, б; Данилова и др., 2002; Basar, 1999; Basar et al., 2000; Buzsaki, 2006; Kazantsev et al., 2004). Существенное достоинство метода регистрации осцилляторной активности — высокое временное разрешение, позволяющее исследовать динамику процессов в мозге с шагом до миллисекунд. Однако метод ЭЭГ не лишен недостатков, к которым следует отнести необходимость располагать регистрирующие электроды на поверхности скальпа, что затрудняет разделение процессов, протекающих в коре и подкорке.

Нами разработан метод микроструктурного анализа осцилляторной активности мозга, претендующий на аналогию с томографическими методами, т.е. позволяющий получать карты активности мозга в трехмерном отображении при высоком временном

разрешении (Данилова, 2005а). В данном методе использован дипольный анализ — нахождение эквивалентных дипольных источников генерации электрических потенциалов как в коре, так и в подкорковых структурах мозга для любого фрагмента многоканальной записи ЭЭГ. Метод базируется на гипотезе о пейсмекерной природе осцилляторной активности мозга (Данилова, 2006а).

Нейронные исследования последних лет показывают, что помимо сетевого генератора ритмов электрической активности мозга, который представлен группой нейронов, временно формирующих ансамбль взаимосвязанных клеток с возбуждающими и тормозными обратными связями, существует генератор иного типа. Это особый тип нейронов, получивших название пейсмекеров, или водителей ритма, способных к генерации эндогенной ритмической активности и при отсутствии каких-либо связей с другими клетками (Греченко, 1999; Kazantsev et al., 2004; Pedroarena, Llinas, 1997). Характеристики осцилляций в составе усредненных вызванных потенциалов, так называемые «вызванные осцилляции» (Galambos, 1992) хорошо соответствуют свойствам пейсмекерных нейронов (Данилова, 2006а). Поэтому метод микроструктурного анализа ритмической электрической активности мозга ориентирован прежде всего на изучение осцилляторной структуры вызванных потенциалов (или потенциалов, связанных с событиями).

Данным методом выделен новый показатель ЭЭГ в виде частотно-селективных генераторов с узкой настройкой на свои частоты, локализация которых в структурах мозга представлена эквивалентными диполями. Доказан дискретный характер активности генераторов во времени и пространстве (Данилова, 2005б; Данилова и др., 2005; Danilova, 2006). Метод дает возможность получать карты пространственной локализации эквивалентных дипольных источников активированных частотно-селективных генераторов и исследовать их быстрые преобразования во времени. Точность координат при картировании активированных участков мозга повышается при проекции локализованных частотно-селективных генераторов на анатомические томограммы индивидуального мозга, получаемые методом структурной МРТ (Данилова и др., 2005).

В осцилляторной активности мозга наибольший интерес вызывает высокочастотная активность, именуемая гамма-ритмом, которая присутствует в ЭЭГ и вызванных потенциалах. Частотный диапазон гамма-осцилляций простирается от 30 до 200 Гц, а по некоторым данным, и до 600 Гц (Sannita, 2000).

Рост мощности и синхронизации гамма-ритма наблюдается при реализации различных психических функций. Его мощность растет в момент восприятия и опознания стимула, при возникновении иллюзий, формировании гештальта (Данилова, 2000; Данилова, Астафьев, 2000; Данилова, Ханкевич, 2001; Данилова и др., 2002; Лукьянчикова, 2007; Eckhorn et al., 1990; Singer, Gray, 1995; Tallon-Baudry et al., 1995). Усиление гамма-ритма происходит при работе не только с сенсорной, но и с семантической информацией (Lutzenberger, Pulvermuller, Birbaumer, 1994; Pulvermuller et al., 1995). Усиление гамма-осцилляций коррелирует и с выполнением двигательных реакций. Вспышки гамма-ритма регистрируются в моторной и премоторной коре, дополнительном моторном поле и в париетальной коре человека до начала движения, продолжают во время его исполнения и дополнительно возникают на прекращение движения. Устойчивое увеличение мощности осцилляций в частотной полосе гамма-ритма также обнаружено под отдельными электродами, регистрирующими ЭЭГ, при сохранении информации в РП (Tallon-Baudry, Kreiter, Bertrand, 1999).

Включенность гамма-ритма в самые разные сенсорные, когнитивные и исполнительные процессы, наличие его в мозге не только человека, но и животных, включая беспозвоночных, позволило Е. Башару (Basar, 1999; Basar et al., 2000) рассматривать гамма-ритм как систему универсальных строительных блоков для обеспечения интегративной деятельности мозга и психических функций.

**Цель работы** — исследование методом микроструктурного анализа «вызванной» осцилляторной активности вклада гамма- и бета-ритмов в процессы РП, прослеживание динамики сохранения следов памяти на интервале задержки, определение структур мозга, вовлекаемых в процессы РП с особым вниманием к взаимодействию префронтальной и зрительной коры.

Мы предположили, что при удержании в памяти зрительно предъявленной информации параллельно с префронтальной корой будут задействованы не только ассоциативные зоны коры, но и зрительная кора. Эта гипотеза опирается на результаты исследования нейронной активности коры обезьян, где было показано, что полноценное восприятие лиц обеспечивается параллельной активацией «гностических единиц» и нейронных детекторов (Rolls, 2000). Можно предположить, что в тех случаях, когда информация в памяти удерживается в форме зрительных образов, префронтальная кора в режиме РП будет взаимодействовать не только с ассоциативной, но и со зрительной корой.

## Методика

Исследование выполнено на 8 испытуемых в возрасте 20—23 лет. Структура опыта включала период задержки, часто используемый для изучения РП. Испытуемому на экране монитора предъявлялись стимулы трех типов. Стимул 1 (С1) содержал четыре пары двузначных чисел для запоминания. Время его экспозиции 1 с, за экспозицией чисел следовал интервал задержки, в течение которого числа нужно было сохранять в памяти для последующего сравнения со стимулами 2 или 3 (С2, С3), состоящими из одного двузначного числа. Только на С2 следовало реагировать движением (нажатием на кнопку), так как он всегда воспроизводил одно из двузначных чисел, содержащихся в С1. Числа С3 не совпадали с числами С1, и моторная реакция на них не требовалась. С2 и С3 чередовались в случайном порядке. Числа для запоминания никогда не повторялись. В каждом опыте предъявлялось 300 С1 и по 150 С2 и С3.

ЭЭГ регистрировалась с помощью компьютерной системы «Brainsys» фирмы НМФ «Статокин» (Россия). Использовалась 15-канальная запись ЭЭГ по международной системе 10—20% с отведениями в О2, О1, Р4, Р3, С4, С3, СZ, Т6, Т5, Т4, Т3, F4, F3, F8, F7. Референтом служил объединенный ушной электрод. Частота оцифровки ЭЭГ 400 Гц. Полоса пропускания 0.3—80 Гц. Применялся режекторный фильтр на частоте 50 Гц.

Для каждого типа стимулов вычислялся усредненный вызванный потенциал (ВП), который обрабатывался методом микроструктурного анализа, включающий узкополосную частотную фильтрацию ВП с шагом в 1 Гц в полосе бета- и гамма-ритмов. По программе Brainloc (модель одного подвижного диполя) для выделенных осцилляций рассчитывались координаты эквивалентных диполей. При частоте оцифровки ЭЭГ в 400 Гц определение наличия дипольного источника производилось каждые 2.5 мс. Рассчитанные по 15-канальной ЭЭГ координаты источников осцилляций проецировались на аксиальные срезы анатомического атласа мозга. По наличию эквивалентных диполей определяли активированные частотно-селективные генераторы и их локализацию в структурах мозга.

Уровень активности частотно-селективных генераторов оценивался числом его дипольных источников для выбранного кванта времени при коэффициенте дипольности (КД), равном 0.95. Для исследования динамики активности частотно-селективных генераторов строились частотно-временные гистограммы с делением временной шкалы на кванты в 100 мс на интервале восприятия и

запоминания чисел и на интервале задержки длительностью в 4 с. В данной статье будут представлены результаты анализа осцилляторной активности в составе усредненных ВП на С1 на частотах гамма- и бета-ритмов. В центре внимания будут высокочастотные осцилляции в двух частотных диапазонах гамма-ритма (30—45 и 55—75 Гц) и в диапазоне бета-ритма (14—29 Гц).

### **Анализ и обсуждение результатов**

Анализ локализации дипольных источников частотно-селективных гамма- и бета-генераторов выявил активацию префронтальной коры как во время предъявления чисел для запоминания, так и на интервале задержки. Помимо префронтальной коры в активность вовлечены ассоциативная кора (височная, теменная), сенсорная зрительная кора и мозжечок. Четыре выделенные структуры доминируют по активности как на стадии предъявления чисел, так и на интервале задержки. Только небольшое число диполей локализовано в области таламуса и гиппокампа.

По числу локализованных эквивалентных диполей гамма- и бета-генераторов средний уровень суммарной активности указанных структур мозга при восприятии в два раза выше, чем на интервале задержки. На интервале предъявления чисел для запоминания превалирует активность префронтальной коры. От общего числа локализованных диполей в четырех структурах мозга 32.9% представлено в префронтальной коре. Активность ассоциативной, затылочной коры и мозжечка, измеренная числом локализованных диполей и выраженная в процентах к их общей сумме, составляет соответственно 28.3, 20.5 и 18.2. На интервале задержки максимум активности перемещается от префронтальной к ассоциативной коре (34.1%) и мозжечку (29.2%). Префронтальная и зрительная кора также вовлечены в активность, но уровень ее ниже, он представлен меньшим числом локализованных дипольных источников (18.7 и 17.9% соответственно). Перемещение фокуса активности от префронтальной коры к ассоциативной на интервале задержки подкрепляет гипотезу об операции перезаписи информации из ассоциативных областей мозга, что делает ее важным звеном процесса удержания информации в памяти. Рост активности мозжечка по отношению к другим структурам мозга, появляющийся на интервале задержки, по-видимому, можно связать с формированием моторной готовности и умением предсказывать момент предъявления стимула, требующего поведенческой реакции, что обычно возникает в условиях многократного выполнения одного и того же задания с фиксированными временными интервалами (Данилова, Быкова, 2003а, б).

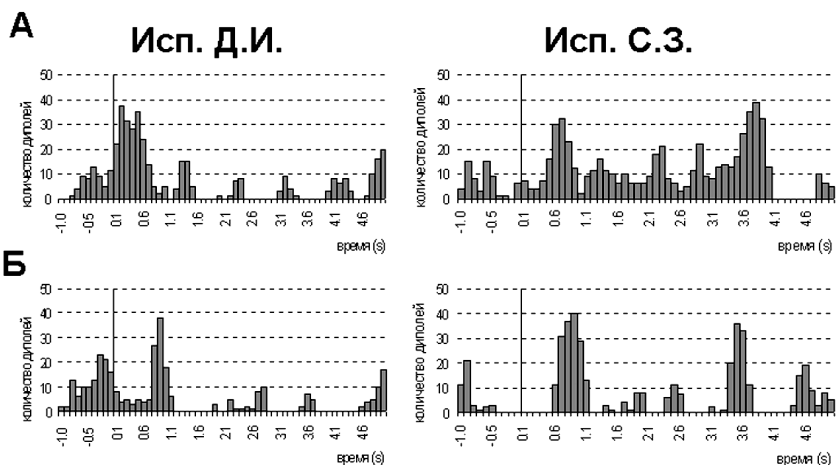


Рис. 1. Периодическое появление вспышек активности частотно-селективных генераторов во время интервала задержки (испытуемые Д.И. и С.З.): А — для групп генераторов с частотой бета-ритма (14—30 Гц); Б — гамма-ритма (30—45 и 55—75 Гц). По ординате — сумма дипольных источников всех активированных генераторов для каждого кванта времени в 100 мс. По абсциссе — время в квантах по 100 мс, 1 с *до* и 5 с *от* момента включения стимула в виде четырех двузначных чисел для запоминания. Время экспозиции чисел 1 с

Это позволяет предположить, что на интервале задержки активируются следы не только сенсорной, но и моторной памяти.

Совершенно новым результатом является прерывистый характер активации структур мозга на интервале задержки. Вспышки активности частотно-селективных генераторов, работающих на частотах гамма- и бета-ритмов, появляются периодически. На рис. 1 показаны гистограммы частотно-временного распределения эквивалентных диполей для гамма- и бета-генераторов, полученных для усредненного ВП на С1 — зрительное предъявление четырех пар двузначных чисел для запоминания. Гистограммы дают представление о динамике активности частотно-селективных генераторов в составе усредненной ЭЭГ длительностью 6 с, включая 1 с до стимула, во время его предъявления, равного 1 с, и на интервале задержки длительностью в 4 с. Шкала времени разделена на кванты. В каждом кванте, равном 100 мс, представлена сумма всех локализованных эквивалентных диполей, отображающих активность частотно-селективных генераторов в двух частотных диапазонах (гамма или бета) независимо от индивидуальной частоты их осцилляций и локализации в структурах мозга. Как



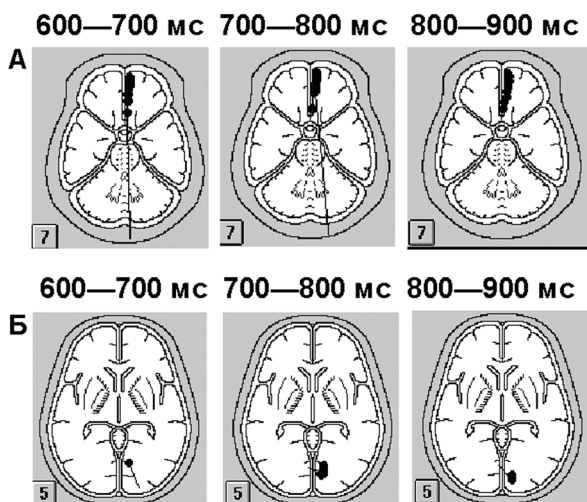


Рис. 2. Совместная активация частотно-селективных генераторов во время восприятия чисел (испытуемый С.З.): А — в префронтальной коре на частоте гамма-ритма (41—42 Гц) и Б — в зрительной коре на частоте бета-ритма (23—24 Гц). Здесь и на следующих рисунках: числа в мс обозначают интервалы времени, для которых получена локализация диполей на аксиальных срезах анатомического атласа мозга; цифры на срезах — их нумерация по глубине

показывает анализ локализации эквивалентных диполей, каждая вспышка активности отображает совместную активность не одной, а нескольких структур мозга.

Выявлена совместная активность префронтальной и зрительной коры, появляющаяся во время предъявления чисел для запоминания и повторяющаяся на интервале задержки. На рис. 2 показана их совместная активация во время восприятия четырех пар двузначных чисел на интервале 600—900 мс от начала их предъявления. В префронтальной коре генератор, активированный на частоте 42 Гц, привязан к ее медиальной области, в это же время эквивалентные дипольные источники генератора, работающего на частоте 24 Гц, локализованы в зрительной коре. Локализация параллельно активированных частотно-селективных гамма- и бета-генераторов в течение 300 мс устойчиво сохраняется.

Связь активации зрительной и префронтальной коры периодически воспроизводится и на интервале задержки, что подтверждается сходством локализации диполей генераторов на интервале

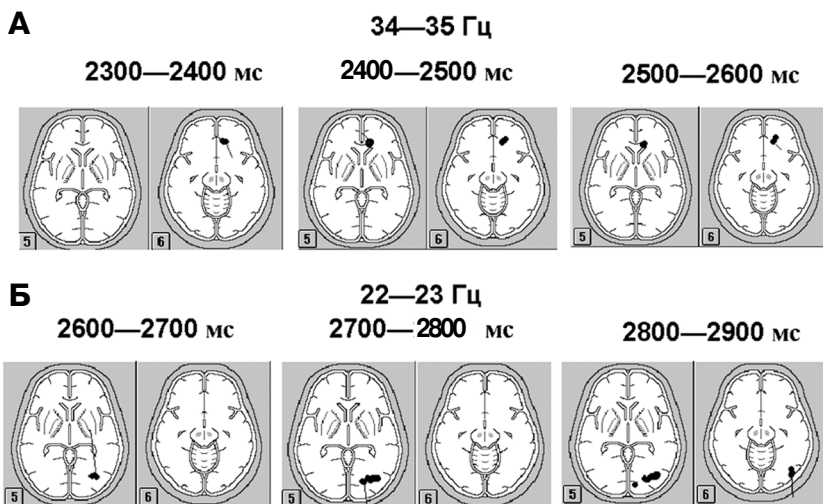


Рис. 3. Динамика взаимоотношений префронтальной коры со зрительной в течение двух вспышек активности на второй секунде интервала задержки (испытуемый С.З.): активация префронтальной коры опережает активность зрительной коры

задержки и во время восприятия чисел (рис. 3). На интервале 2600—2900 мс видна хорошо выраженная вспышка активности бета-генераторов (на частоте 22—23 Гц) в зрительной коре (рис. 3, Б). Ей предшествует активность частотно-селективных гамма-генераторов в префронтальной коре, осциллирующих с частотой 34—35 Гц на интервале 2300—2600 мс (рис. 3, А). Следующая вспышка совместной активности в зрительной и фронтальной коре возникает примерно через 1 с после предыдущей на интервале 3400—3700 мс (рис. 4). Она имеет сходную локализацию с предыдущей вспышкой. Однако при этом активность в зрительной коре опережает активность в префронтальной коре, затем обе структуры активируются совместно, а завершается вспышка только сохранением активности в префронтальной коре.

На рис. 5 представлена последняя вспышка активности частотно-селективных генераторов на интервале задержки, непосредственно перед подачей С2 или С3, с которыми информация, содержащаяся в памяти, должна быть сопоставлена. Видно, что активация представлена исключительно активностью одного частотно-селективного гамма-генератора с частотой осцилляций 42—43 Гц. Ее локализация устойчиво привязана к медиальной фрон-

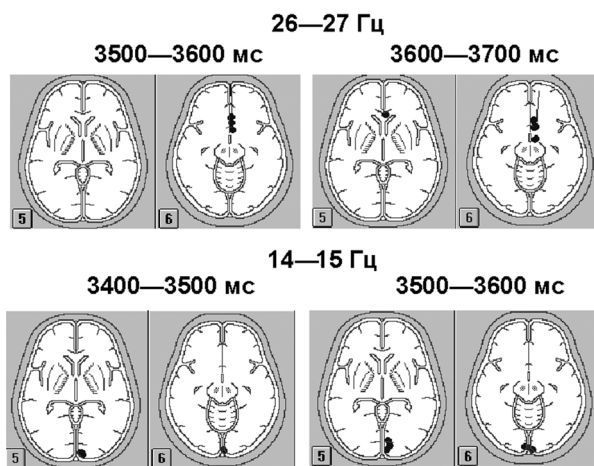


Рис. 4. Динамика взаимоотношений префронтальной коры со зрительной в течение двух вспышек активности на третьей секунде интервала задержки (испытуемый С.3.): активация зрительной коры предшествует периоду совместной активности зрительной и префронтальной коры

тальной коре на протяжении 500 мс на интервале 4300—4800 мс от момента включения С1. При этом активность в зрительной коре не наблюдается.

При поиске электроэнцефалографического отображения активированных следов памяти обычно указывают на осцилляции диапазона тета-ритма (4—7 Гц), усиление которых наблюдается при

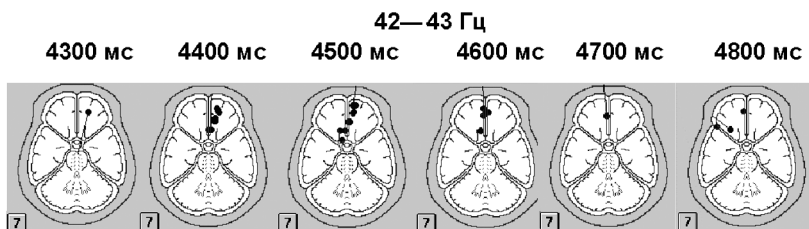


Рис. 5. Вспышка активности генераторов во фронтальных зонах мозга в конце периода задержки (на четвертой секунде), непосредственно перед подачей стимулов 2 или 3, с которыми информация, содержащаяся в памяти, должна быть сопоставлена. Активация представлена исключительно активностью одного частотно-селективного гамма-генератора с частотой осцилляций в 42—43 Гц. Испытуемый С.3.

работе с памятью. При этом многие исследователи указывают либо на отсутствие корреляции гамма-осцилляций с активацией следов памяти, либо на недостаточность данных о причастности гамма-осцилляций к процессам рабочей памяти (Jensen, Tesche, 2002; Sauseng et al., 2007). Наши результаты об активации частотно-селективных генераторов, работающих на частоте гамма- и бета-ритмов, на интервале задержки указывают на вовлеченность гамма- и бета-осцилляций в процессы РП, что подтверждает результаты, полученные методом вейвлет (wavelet), анализа (Tallon-Baudry, Kreiter, Bertrand, 1999). Традиционно увеличение гамма-ритма связывают с ростом внимания. Мы предлагаем другое объяснение. Усиление активности частотно-селективных гамма- и бета-генераторов — проявление локальной формы активации, которая может возникать в нейронных сетях, выполняющих самые разные функции. В наших опытах активация частотно-селективных гамма- и бета-генераторов на протяжении периода задержки имеет прямое отношение к процессам РП, а именно к ее компоненту, обеспечивающему удержание информации в активной форме. Таким образом, периодическое возникновение активности гамма- и бета-генераторов в нескольких структурах мозга, включая префронтальную и зрительную кору, отображает процесс активизации в памяти репрезентаций чисел.

Современные нейрофизиологические данные подчеркивают роль неспецифической, модулирующей системы мозга, играющей решающую роль в воспроизведении и фиксации следа памяти, и вводят понятие «состояние следа памяти» (Греченко, 1999). Энграмма может находиться как в активном, готовом к использованию, так и в неактивном состоянии, недоступном для реализации. Активированная энграмма имеет свой электрический эквивалент. Согласно нашим данным, таким эквивалентом может быть активированный частотно-селективный гамма- или бета-генератор, локализованный в нейронной сети, сохраняющей след памяти.

Очевидно, что работа с числами требует не только кратковременной, но и долговременной памяти. В процессе РП перевод энграмм долговременной памяти в активное состояние осуществляется через механизм активации частотно-селективных генераторов, что делает следы долговременной памяти доступными для использования в поведении и когнитивной деятельности. На интервале задержки частотно-селективные гамма- и бета-генераторы, управляемые сигналами из префронтальной коры, продлевают активность нейронных сетей ассоциативных зон коры, сохраняющих следы долговременной памяти, недавно активированные

сенсорной информации. Это способствует перезаписи информации из ассоциативной коры в префронтальную.

Полученные результаты также показывают, что в процесс сохранения чисел в РП вовлекается и зрительная кора. Это согласуется с субъективным отчетом испытуемых о том, что при запоминании чисел они используют и зрительную память. Способность управляющих сигналов фронтальной коры активировать нейроны модально-специфической зрительной коры недавно получила подтверждение в опытах на животных. Локальная микроstimуляция фронтального поля движения глаз обезьяны вызывает саккаду, которая совпадает с активацией определенной точки зрительного поля V4. При снижении интенсивности микроstimуляции саккада не возникает, но возбудимость нейронов поля V4, связанных со стимулируемой точкой фронтального поля движения глаз, растет. Это облегчение возникает в пределах 40 мс после микроstimуляции и улучшает различение нейронами стимулов, воздействующих на разные рецептивные поля (Armstrong, Moore, 2007).

Согласно нашим данным, взаимодействие префронтальной и зрительной коры носит двусторонний характер. Совместная активация префронтальной и зрительной коры может начинаться с активации как первой, так и второй структуры и обеспечивается генераторами, работающими на разных частотах. Ранее мы уже описали данный тип интеграции структур мозга в функциональные системы в опытах с выполнением сенсомоторной реакции на звуковые стимулы за счет механизма временной синхронизации активности групп разночастотных гамма-генераторов, создающих общий ритм чередования периодов активации и инактивации (Данилова, 2005б; Данилова, Быкова, 2003б). К выводам о существовании сходного механизма интеграции локальных нейронных сетей в систему за счет синхронизации осцилляций разной частоты приходят и другие исследователи (Sauseng et al., 2007, 2008). Авторы вводят понятие мгновенного фазового выравнивания осцилляций с разными частотами, рассматривая его в качестве механизма интеграции. Однако их заключение основано на вычислении фазовой синхронизации между тета- и гамма-осцилляциями, зарегистрированными для выбранных пар электродов. В нашем исследовании речь идет о синхронной активности частотно-селективных генераторов, выявляемых по многоканальной записи ЭЭГ.

Интеграция нейронных ансамблей в функциональные системы достигается не только за счет временной синхронизации активности разночастотных генераторов, но и за счет дистантной фазо-

во-частотной синхронизации генераторов, работающих на общей частоте (Данилова, 2007а, б).

Двусторонние связи между префронтальной корой и модально-специфической слуховой корой были обнаружены в опытах с регулярным предъявлением звукового стимула, когда субъект должен был отвечать двигательной реакцией на его выключение (Данилова, Быкова, 2003а; Данилова, Рогожин, 2007). В этих условиях формировалось ожидание, антиципация стимула, которая проявлялась в совместной активации префронтальной и слуховой коры перед включением целевого стимула. При этом фокусы активности, определяемые по локализации дипольных источников частотно-селективных гамма-генераторов, периодически перемещались из префронтальной коры в слуховую и обратно. Антиципация и РП имеют много общего. В обоих случаях формируются следы памяти, которые сохраняются в активном состоянии для оперативного применения. Эти результаты служат дополнительным доказательством участия модально-специфических отделов коры в процессах РП.

**Заключение.** Итак, на интервале задержки выявлена активность частотно-селективных гамма- и бета-генераторов, которые вовлечены в процесс удержания в кратковременной памяти двузначных чисел. Сохранение следов памяти носит прерывистый характер, и на интервале задержки он представлен периодическими вспышками активности частотно-селективных генераторов в префронтальной коре, ассоциативных зонах мозга, зрительной коре и мозжечке. При этом префронтальная кора взаимодействует не только с ассоциативными зонами коры, но и с модально-специфической зрительной корой. Характер этого взаимодействия обеспечивается двусторонними связями при ведущей роли префронтальной коры, оказывающей модулирующие влияния на зрительную кору. Эта ведущая роль проявляется в том, что активированные частотно-селективные генераторы префронтальной коры работают с частотой гамма-ритма, а генераторы зрительной коры — с более низкой частотой бета-ритма. Совместная активация двух структур мозга обеспечивается частотно-селективными генераторами, работающими как на разных частотах, так и на общей частоте. Следует отметить, что уже на интервале задержки при сохранении в кратковременной памяти информации о числах выявлен высокий уровень активности мозжечка. Можно предположить, что в режиме РП формируется не только сенсорная готовность в виде актуализации следов стимулов, но и моторная готовность к ожидаемым двигательным реакциям.

Представленная выше интегративная функция частотно-селективных генераторов может выполняться пейсмекерными нейронами — генераторами эндогенной активности, встроенными в локальные нейронные сети и обеспечивающими их взаимодействие как за счет частотно-фазовой синхронизации, так и за счет временного совмещения максимумов позитивных фаз осцилляций разной частоты.

Высокая корреляция синхронизации гамма-осцилляций в локальном участке мозга обезьяны с гемодинамическим сигналом фМРТ (Logothetis et al., 2001) подтверждает перспективность использования осцилляций мозга как средства отображения активности локальных нейронных сетей, вовлеченных в когнитивные операции, в том числе и в процессы РП. Исследование поведения частотно-селективных генераторов и их локализации в мозге — эффективный инструмент для изучения микроструктуры когнитивной деятельности человека.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Голдман-Ракич П.С.* Оперативная память и разум // В мире науки. 1992. № 11—12. С. 63—70.

*Греченко Т.Н.* Психофизиология. М., 1999.

*Данилова Н.Н.* Гамма-осцилляции в когнитивной деятельности человека // XXX Всероссийское совещание по проблемам высшей нервной деятельности, посвященное 150-летию со дня рождения И.П. Павлова. СПб., 2000. С. 63—66.

*Данилова Н.Н.* Микроструктурный анализ гамма-ритма как метод изучения когнитивных процессов // Проблемы нейрокибернетики: Материалы 14-й Международной конференции по нейрокибернетике / Под ред. Е.К. Айдаркина и др. Т. 1. Ростов н/Д, 2005а. С. 16—18.

*Данилова Н.Н.* Частотная специфичность осцилляторов гамма-ритма // Рос. психол. журн. 2005б. Т. 3. № 2. С. 35—60.

*Данилова Н.Н.* Временная и пространственная дискретность процессов мозговой активности в реализации когнитивных функций // Вторая Международная конференция по когнитивной науке (Санкт-Петербург, 9—13 июня 2006 г.): Тезисы докладов. Т. 1. СПб., 2006а. С. 256—257.

*Данилова Н.Н.* Роль высокочастотных ритмов электрической активности мозга в обеспечении психических процессов // Психология. 2006б. Т. 3. № 2. С. 62—72.

*Данилова Н.Н.* Гамма-ритм в измерении различий стимулов // Материалы IV Всероссийского съезда РПО. Т. I. Ростов н/Д, 2007а. С. 316—317.

*Данилова Н.Н.* Осцилляторная активность мозга и когнитивные процессы: Материалы конференции «Тенденции развития современной психологической науки» (Москва, 31 января — 1 февраля 2007 г.). Ч. II. М., 2007б. С. 329—331.

*Данилова Н.Н., Астафьев С.В.* Внимание человека как специфическая связь ритмов ЭЭГ с волновыми модуляторами сердечного ритма // Журн. ВнД. 2000. Т. 50. № 5. С. 791—804.

*Данилова Н.Н., Быкова Н.Б.* Осцилляторная активность мозга и информационные процессы // Психология: современные направления междисциплинарных исследований: Материалы научной конференции, посвященной памяти чл.-корр. РАН А.В. Брушлинского (Москва, 8 октября 2002 г.) / Под ред. А.Л. Журавлева, Н.В. Тарабриной. М., 2003а. С. 271—283.

*Данилова Н.Н., Быкова Н.Б.* Роль частотно-специфических кодов в процессах внимания // Доклады Второй Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А.Р. Лурия / Под ред. Т.В. Ахутиной, Ж.М. Глозман. М., 2003б. С. 290—295.

*Данилова Н.Н., Быкова Н.Б., Анисимов Н.В. и др.* Гамма-ритм электрической активности мозга человека в сенсорном кодировании // Биомед. радиоэлектроника. 2002. № 3. С. 34—42.

*Данилова Н.Н., Быкова Н.Б., Пирогов Ю.А., Соколов Е.Н.* Исследование частотной специфичности осцилляторов гамма-ритма методами дипольного анализа и анатомической магнитно-резонансной томографии // Биомед. технологии и радиоэлектроника. 2005. № 4—5. С. 89—97.

*Данилова Н.Н., Рогожин К.Л.* Высокочастотные ритмы электрической активности мозга в реализации ментальных процессов у человека // Управление и самоуправление в сложных системах: Доклады ежегодного Международного симпозиума (Москва, 8—9 октября 2005 г.). М., 2007. С. 138—143.

*Данилова Н.Н., Ханкевич А.А.* Гамма-ритм в условиях различения временных интервалов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 51—64.

*Лукьянчикова М.С.* Вызванные потенциалы и гамма-ритм как показатели произвольного зрительного внимания // Материалы IV Всероссийского съезда РПО. Т. II. Ростов н/Д, 2007. С. 258—259.

*Armstrong K.M., Moore T.* Rapid enhancement of visual cortical response discriminability by microstimulation of the frontal eye field // PNAS. 2007. Vol. 104. N 22. P. 9499—9505.

*Baddely A.* The episodic buffer: a new component of working memory? // Trends in Cognitive Sciences. 2000. November.

*Basar E.* Brain function and oscillations. II: Integrative brain function. Neurophysiology and cognitive processes. Berlin, 1999.

*Basar E., Basar-Eroglu C., Karakas S., Schurman M.* Brain oscillation in perception and memory // Int. J. Psychophysiol. 2000. Vol. 35. P. 95.

*Buzsaki G.* Rhythms of the brain. Oxford, UK, 2006.

*Danilova N.N.* Frequency-specific analysis of gamma oscillations // Int. J. Psychophysiol. 2006. Vol. 61. N 3. P. 308.

*Eckhorn R., Reitboeck H.J., Arndt M., Dickt P.* Feature linking via synchronization among distributed assemblies: Simulations of results from cat visual cortex // Neural Computation. 1990. Vol. 2. P. 293.

*Galambos R.* A comparison of certain gamma band (40-HZ) brain rhythms in cat and man // Induced Rhythms in the Brain / Ed. by E. Basar, T.H. Bullak. Boston, 1992. P. 201—206.

*Goldman-Rakic P.C.* Regional and cellular fractionation of working memory // PNAS. 1996. Vol. 26. N 93. P. 13473—13480.

*Jensen O., Tesche C.D.* Frontal theta activity in humans increases with memory load in working memory task // Eur. J. Neurosci. 2002. Vol. 15.



*Kazantsev V.B., Nekorkin V.I., Makarenko V.I., Llinas R.* Self-referential phase reset based on inferior olive oscillator dynamics // PNAS. 2004. Vol. 101. N 52. P. 18183—18188.

*Logothetis N.K., Pauls J., Augath M. et al.* Neurophysiological investigation of the basis the fMRI signal // Nature. 2001. Vol. 12 (Jul.). P. 150—157.

*Lutzenberger W., Pulvermuller F., Birbaumer N.* Words and pseudowords elicit distinct patterns of 30-Hz activity in humans // Neurosci. Lett. 1994. Vol. 176. P. 115.

*Pedroarena Ch., Llinas R.* Dendritic calcium conductances generate high-frequency oscillation in thalamocortical neurons // PNAS. 1997. Vol. 94. P. 724—728.

*Posner M.I.* Progress in attention research // Cognitive neuroscience of attention / Ed. by M. Posner. N.Y.; L., 2004. P. 3—9.

*Posner M.I., Raichle M.E.* Overview: The neuroimaging of human brain function // PNAS. 1998. Vol. 95. P. 763—764.

*Pulvermuller F., Preissl H., Lutzenberger W., Birbaumer N.* Spectral responses in the gamma-band: physiological signs of higher cognitive processes? // NeuroReport. 1995. Vol. 6.

*Rolls E.* Memory systems in the brain // Ann. Rev. Psychol. 2000. Vol. 51. P. 599—630.

*Sannita W.G.* Stimulus-specific oscillatory responses of the brain: a time/frequency-related coding process // Clin. Neurophysiol. 2000. Vol. 111. N 4. P. 565—583.

*Sauseng P., Klimesch W., Cruber W.R. et al.* Are event-related potential components generated by phaseresetting of brain oscillations? // Neurosci. 2007. Vol. 146. P. 1435—1444.

*Sauseng P., Klimesch W., Cruber W.R., Birbaumer N.* Cross-frequency phase synchronization: a brain mechanism of memory matching and attention // nEUROiMAGE. 2008. Vol. 40. P. 308—317.

*Singer W., Gray C.M.* Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis // Ann. Rev. Neurosci. 1995. Vol. 18. P. 555—586.

*Tallon-Baudry C., Bertrand O., Bouchet P., Pernier J.* Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans // Eur. J. Neurosci. 1995. Vol. 7. P. 1285—1291.

*Tallon-Baudry C., Kreiter A., Bertrand O.* Sustained and transient oscillatory responses in the gamma-band and beta-band in a visual short-term-memory task in humans // Visual Neurosci. 1999. Vol. 16. N 3. P. 449—459.

Поступила в редакцию  
17.06.08