

УДК 612.82/.83; 591.1:591.481

Е.К. АЙДАРКИН, В.В. ХРЕНКОВА, Е.Л. ШУЛЬГА, Н.К. ТУМАСОВА, В.В. ЗОЛОТУХИН,
М.А. ПАВЛОВСКАЯ, Д.Н. ЩЕРБИНА, Е.В. КИРИЛЛОВА

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ МЕХАНИЗМОВ НЕПРОИЗВОЛЬНОГО И ПРОИЗВОЛЬНОГО ВНИМАНИЯ

Проведено исследование особенностей межцентральных отношений (лобно-затылочная и межполушарная асимметрия) активации механизмов непроизвольного и произвольного внимания по параметрам ЭЭГ, связанных с событием потенциалов, вызванных потенциалов, фокальной и импульсной активности у представителей хладнокровных (лягушка), хищных (кошка) и приматов (человек).

Получены новые сведения о специализации симметричных распознающих систем и роли лобно-затылочной асимметрии в обеспечении произвольного и непроизвольного внимания.

Ключевые слова: филогенез, механизмы, произвольное и непроизвольное внимание, функциональная асимметрия, вызванные потенциалы, фокальные потенциалы, импульсная активность.

E.K. AIDARKIN, V.V. KHRENKOVA, E.L. SHULGA, N.K. TUMASOVA, V.V. ZOLOTUKHIN, M.A.
PAVLOVSKAYA, D.N. SCHERBINA, E.V. KIRILLOVA

PHYLOGENETIC ASPECTS OF INVOLUNTARY AND VOLUNTARY ATTENTION MECHANISM FORMATION

Study of the specific features of the intercentral relationships (fronto-occipital and hemispheric asymmetry) in the activation of involuntary and voluntary attention mechanisms by the EEG parameters, event-related potentials, evoked potentials and focal and impulse activity of poikilotherm animals (frog), carnivores (cat) and primates (human) has been carried out.

New data on the specialization of symmetric recognition systems and the role of the fronto-occipital asymmetry in the providing of voluntary and involuntary attention have been obtained

Key words: phylogenesis, mechanisms, arbitrary and involuntary attention, functional asymmetry, evoked potentials, focal potentials, spiking activity.

Введение

Детализация активационных процессов, направленная на тонкий анализ поступающей информации, определяется межполушарным взаимодействием, которое, благодаря механизму доминирования, обеспечивает набор функциональных дихотомий [1, 2, 4, 5, 7], в частности, дихотомии видов внимания.

Многими исследователями приводятся доказательства специализации полушарий у человека – правого в обеспечении непроизвольного внимания, левого – произвольного [1, 2, 4]. У многих позвоночных (рептилий, птиц, млекопитающих) селективное внимание является функцией левого полушария, распределенного – правого [13, 15]. Такая специализация полушарий в органи-

зации различных видов внимания обеспечивает эволюционные преимущества в эффективности и скорости адаптивных реакций [8, 10, 14, 16, 18, 19].

Наряду с межполушарными механизмами организации процессов внимания у человека и приматов выявлены лобно-центральные взаимоотношения, которые обеспечиваются взаимодействием двух основных систем внимания [17]. Передняя система внимания, расположенная в медиальной фронтальной области, ответственна за формирование внимания к действию (целеполагание) и участвует в семантических операциях, приводящих к выбору правильного решения, в то время как задняя, пространственно-зрительная система внимания, реализует более простые задания, связанные с контролем восприятия зрительной информации или ее мысленного представления.

Несмотря на многочисленные исследования центральных механизмов внимания, многие их аспекты остаются неизвестными и в исследованиях на человеке практически недоступными, кроме этого, в современной литературе практически отсутствуют сведения об эволюции механизмов внимания и связи их с развитием межполушарных и лобно-центральных отношений.

В связи с этим электрофизиологические исследования механизмов внимания на животных являются актуальными и обусловлены необходимостью изучения структурных, нейронных и медиаторных механизмов разнообразных форм внимания и наиболее объективных его показателей [9, 12].

Целью настоящей работы было исследование особенностей межполушарных и лобно-затылочных отношений у животных разного филогенетического уровня и человека, обеспечивающих механизмы произвольного и непроизвольного внимания.

Материал и методы

Исследования проводились в соответствии с биоэтическими нормами (Положение комитета по биоэтике Южного федерального университета от 17.06.2011) на взрослых самцах озерной лягушки *Rana ridibunda*, обездвиженных d-тубокурарином, на бодрствующих кошках и на людях (студенты и сотрудники ЮФУ).

У лягушек регистрировали импульсную активность и фокальные потенциалы (ФП) от нейронов симметричных областей крыши среднего мозга (КСМ) посредством стеклянных микроэлектродов, заполненных 2,5 М раствором КСl (диаметр кончика 1 мкм, сопротивление 5–10 МОм), с помощью системы MAP32 (Plexon Inc., США). Оцифрованные ФП экспортировались в среду Microsoft Excel, статобработка осуществлялась средствами Statistica 6.1.

У кошек и испытуемых регистрировали ЭЭГ в 21 стандартном отведении (система 10–20) с шагом дискретизации 4 мс и частотой пропуска 0,5–70,0 Гц при помощи компьютерного энцефалографа-анализатора «Энцефалан–131–03» (НПКФ «Медиком – ЛТД», г. Таганрог). Индифферентный электрод располагался на лбу. Оцифрованная ЭЭГ экспортировалась в MATLAB, где получали суммарные связанные с событием потенциалы – ССП (эпоха анализа

1000 мс – 100 мс до и 900 мс – после стимула) и изопотенциальные карты ССП с шагом 12 мс, а также проводилась их дальнейшая математическая и статистическая обработка.

Лягушкам бинокулярно предъявляли диффузные засветы (длительность 25 мс) и оформленные стимулы (квадраты размером 12 угл. град) равной интенсивности белого, красного, желтого, зеленого и синего цвета с межстимульными интервалами (МСИ) 2, 4, 8, 16 с. В каждой серии применялось от 10 до 20 стимулов [11].

У кошек раздражителем служили светодиодные вспышки красного цвета интенсивностью 9 кд и длительностью 4 мс, которые подавались с межстимульными интервалами 1, 2, 4, 8 и 16 с. В каждой серии опытов применялось от 30 до 60 стимулов. Интервал между сериями составлял 30–40 с. В опытах с выработкой оборонительного условного рефлекса на световой стимул в качестве подкрепления использовалось электрокожное раздражение верхней передней кромки уха животного, наносимое в сочетании со световым раздражением [6].

Испытуемым предъявляли вспышки от стандартной красной светодиодной матрицы яркостью свечения 9 Кд и длительностью 1 мс. Для слуховой стимуляции использовались щелчки длительностью 1 мс и интенсивностью 100 дБ. В качестве мономодальной аудио- и видеостимуляции использовались одиночные (v) и сдвоенные (vv) вспышки, а также одиночные (a) и сдвоенные (aa) щелчки. Сдвоенные стимулы представляли собой последовательную подачу двух одиночных стимулов с интервалом 50 мс для зрительных и 30 мс для слуховых раздражений. Бимодальная стимуляция (av) обеспечивалась за счет одновременной подачи зрительных и слуховых стимулов [6].

Результаты исследования

Исследование механизмов внимания у лягушки Rana ridibunda

Наиболее информативным методом при исследовании межцентральных отношений является метод регистрации фокальных потенциалов. У каждого животного ФП регистрировали в симметричных областях трех функциональных слоев КСМ: проекционных (поверхностные ядерные и волокнистые), сенсорных (сред-

ние) и интегративных (глубоких). При анализе структурно-временных параметров ФП на предъявление диффузных и оформленных зрительных стимулов, предъявляемых с различными межстимульными интервалами было показано, что на первое предъявление каждого из стимулов возникала генерализованная реакция, более выраженная в ведущей зрительной доле, на вторую и последующие стимуляции генерализованная реакция сменялась локальной, которая, вероятно, отражает определенный уровень селективного внимания к стимулу. На повторяющиеся предъявления стимулов наблюдалось циклическое (после 3–5-го предъявления) восстановление ориентировочной реакции, более выраженное в доминирующей ЗД (рис. 1).

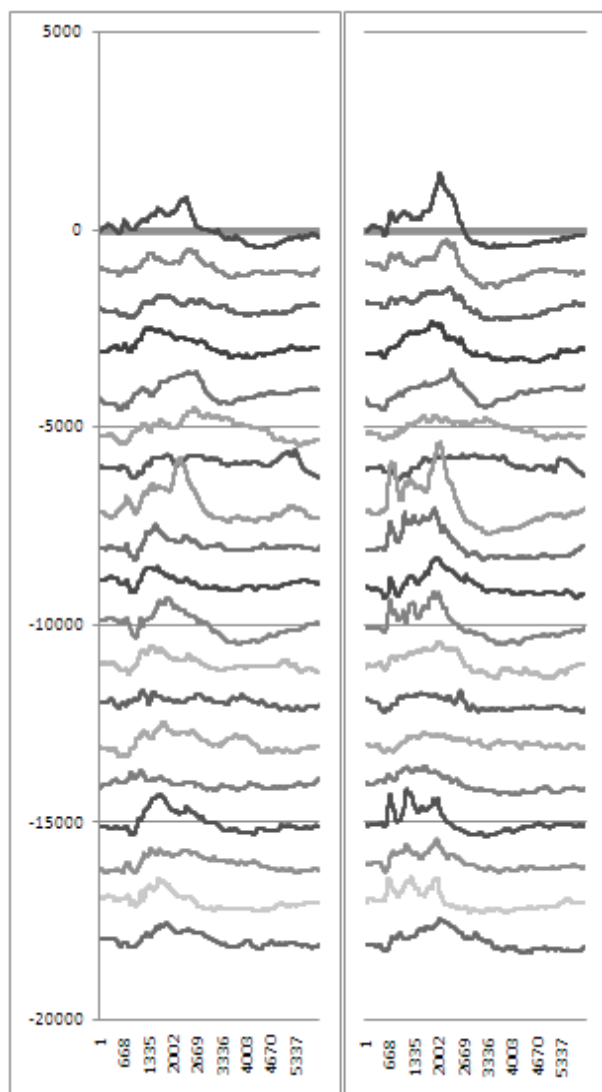


Рис. 1. Динамика ФП на 20 предъявлений белого квадрата яркостью 64 кд/м² с интервалом 10 с

Соотношение уровня локальной и общей активации зависели от этапа переработки информации – в проекционных слоях, в ответах преобладала генерализованная реакция, в сенсорных и интегративных – локальная активация; длительности межстимульного интервала (МСИ) – при коротких МСИ (2, 4 с) преобладала локаль-

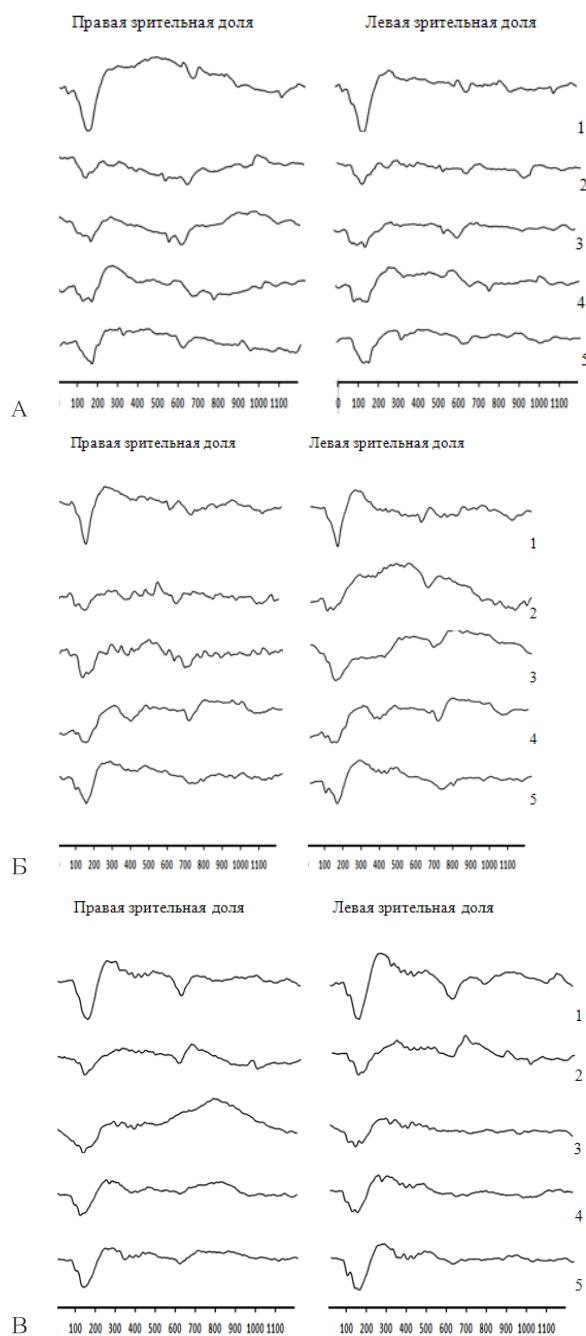


Рис. 2. Фокальные потенциалы поверхностных (А), средних (Б) и глубоких (В) слоев КСМ на стимуляцию диффузным засветом зеленого цвета длительностью 25 мс. Обозначения: Шкала престоимого участка (1200 мс) 1 – первое предъявление, 2 – МСИ 2 с, 3 – МСИ 4 с, 4 – МСИ 8 с, 5 – МСИ 16 с

ная реакция, при удлинении МСИ (до 16 с) вновь значительной составляющей ответа являлась ориентировочная реакция. Такая закономерность динамики вызванного ответа в зависимости от МСИ была отмечена во всех слоях КСМ.

Анализ импульсной активности отдельных нейронов показал, что около 70 % нейронов исследуемых областей КСМ реагировали на стимулы белого цвета, 57 % нейронов на цветные стимулы. Соотношение цветочувствительных и нецветочувствительных нейронов в симметричных областях КСМ приведены в таблице.

Соотношение цветочувствительных и нецветочувствительных нейронов в симметричных областях КСМ при предъявлении монохроматических стимулов ($n_1 = 105$, $n_2 = 105$)

Тип реакции	Монохроматические стимулы							
	красный		желтый		зеленый		синий	
	ПД	ЛД	ПД	ЛД	ПД	ЛД	ПД	ЛД
В	52,2*±12	22,0±11	56,1±12	40,5±13	43,9±12	35,7±13	55,0±12	43,9±13
Т	15,3*±8	12,2±9	17,1*±9	4,8±6	24,4*±10	9,6±8	15,0*±8	4,9±6
Н	32,5*±11	65,8±13	26,8*±10	54,7±13	31,7*±11	54,7±13	30,0*±11	51,2±13

Примечание: ПД – правая зрительная доля, ЛД – левая зрительная доля.

В – возбуждение, Т – торможение, Н – нет реакции.

100 % – количество нейронов, зарегистрированных в каждой зрительной доле.

* – различия значимы при $p < 0,05$.

Все цветочувствительные нейроны были разделены на 3 группы: 1) реагирующие на 3–4 стимула – поливалентные нейроны (48,7 %); 2) реагирующие на 2 стимула – бивалентные (28,3 %); 3) избирательно реагирующие на один из стимулов – моновалентные всего (23 %). Поли- и бивалентные нейроны также реагировали на стимулы белого цвета. Большинство поливалентных нейронов реагировали однотипно (или возбуждались, или тормозились) на появление и исчезновение всех стимулов. Несмотря на однотипность реакций поливалентных нейронов, выявлена их функциональная пластичность: в ответах на каждый из предъявляемых стимулов наблюдались структурно-временные особенности, которые проявлялись в различиях длительности ЛП, длительности, интенсивности и паттерна реакции, энергетического уровня спайков.

Моновалентные нейроны, обладающие детекторными свойствами, реагировали избирательно на белые, красные, желтые, зеленые и синие стимулы. Количество таких нейронов в каждой группе составило около 5 % от всех реагирующих. Вероятно, эти нейроны инициируют процессы восприятия и распознавания зрительных образов и вместе с поливалентными нейронами, обладающими функциональной пластичностью, образуют функциональную систему, обеспечивающую динамичность функциональ-

ной межполушарной асимметрии и различные виды внимания (селективное и ориентировочную реакцию).

Таким образом, результаты проведенного исследования позволяют предположить, что на уровне хладнокровных животных (лягушка) ориентировочная реакция и избирательное внимание обеспечиваются полифункциональными объединениями нейронов (ансамбли), локализованными в симметричных областях КСМ. Соотношение различных уровней внимания зависит от характеристик применяемого стимула, длительности межстимульных интервалов, этапа переработки информации и связано с механизмами межполушарного взаимодействия. В связи с тем что регистрация фокальной и импульсной активности проводилась в ростральных отделах КСМ, где амплитуда ФП была максимальной, можно предположить, что данная структура реализует функции «передней» системы внимания.

Исследование особенностей межполушарного взаимодействия при активации механизмов произвольного внимания у кошки по показателям ССП

В условиях пассивного восприятия зрительных стимулов длительность зрительных ССП составляет 270–290 мс, их компоненты N1, P2

и N2 с латентными периодами 80–90 мс, 140–150 мс, 250–260 мс, соответственно, вероятно, отражают процессы непроизвольного внимания [1, 6].

С помощью изопотенциальных карт ССП выявлена зависимость проявляемости и локализации фокуса максимальной выраженности (ФМВ) исследуемых компонентов от МСИ и модальности стимулов (рис. 3, 4).

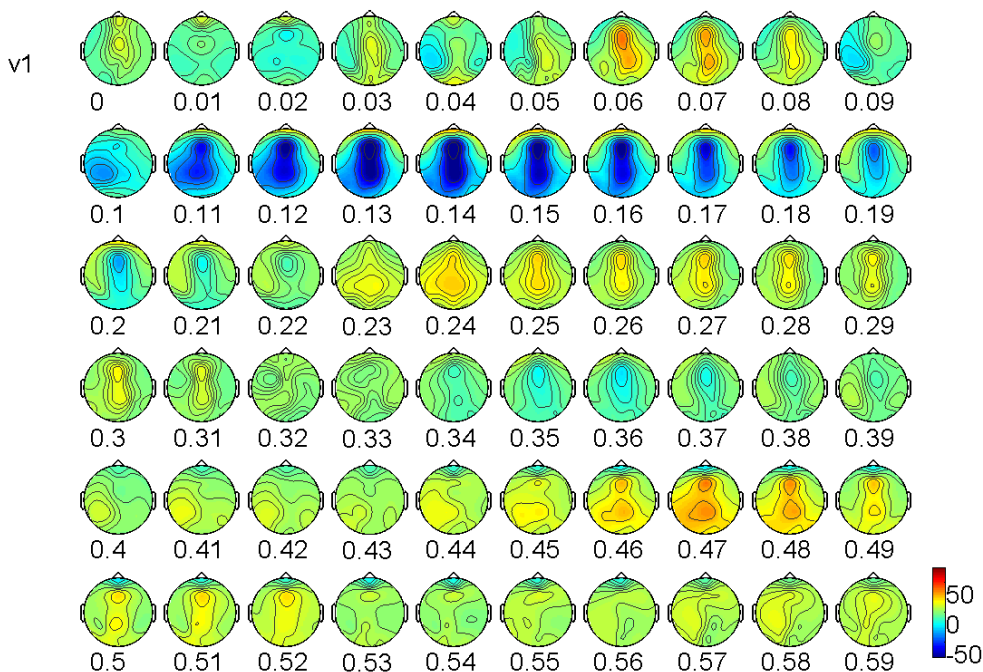


Рис. 3. Изопотенциальные карты ССП в условиях зрительной стимуляции и ее пассивном восприятии (при МСИ 1с). Светлым цветом отражена позитивность, темным – негативность. Шаг картирования –10 мс. То же – для рис. 4–7

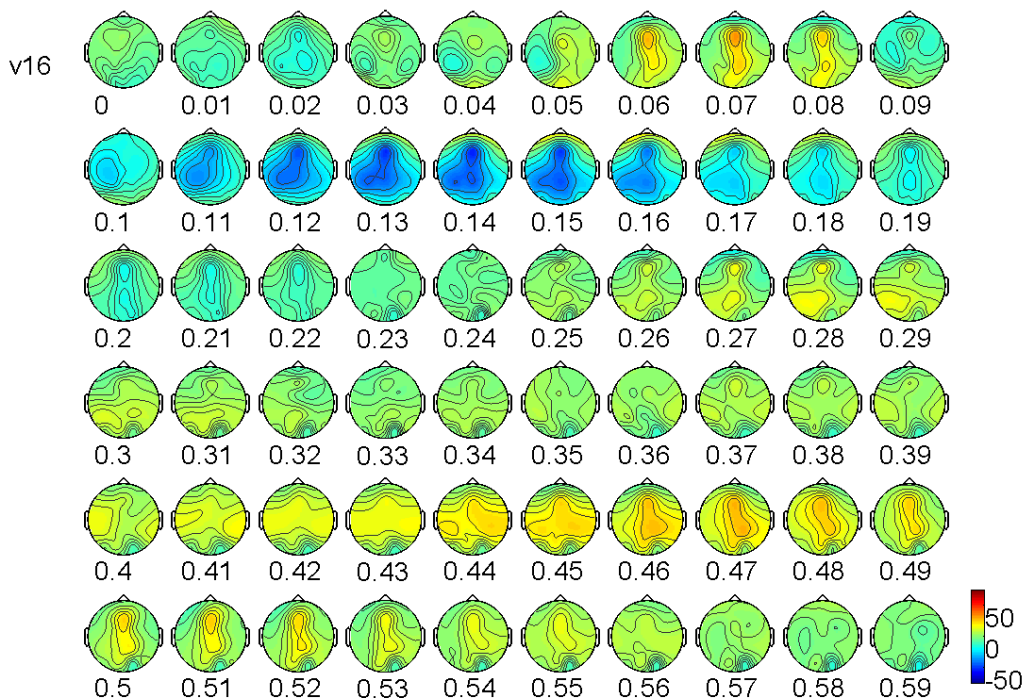


Рис. 4. Изопотенциальные карты ССП в условиях зрительной стимуляции и ее пассивном восприятии (МСИ 16 с)

При МСИ 1 и 16 с негативное колебание (N1), отражающее стадию ожидания, формируется в передних отделах коры в течение первых 50 мс, при остальных МСИ – в течение 60–80 мс. По мере увеличения МСИ ФМВ N1 постепенно распространяется в париетальную и зрительную кору с некоторым сдвигом в правое полушарие. С 90 мс в теменной области левого полушария формируется ФМВ позитивного компонента (P2) ССП, который перемещается в правое полушарие и в симметричные зрительные области. Затем распространяется во фронтальную кору, в результате чего образуется два ФМВ – париетальный и лобный, сливающиеся в один (130–170 мс). К 200 мс позитивность ослабевает и дробится на 2 слабо выраженных фокуса (лобный и теменной), затем остается только один – лобный. С латентным периодом 230–240 мс в париетальной коре формируется негативная волна (N2), которая смещается из париетальных отделов в лобные.

Таким образом, для зрительной системы в условиях пассивного восприятия зрительной стимуляции, подаваемой в режиме МСИ 1–16 с, чаще возникало асинхронное развитие ФМВ в лобных и теменных отведениях с ярко выражен-

ным доминированием лобного ФМВ, как для негативных, так и для позитивных колебаний. В то же время значительное усиление основных компонентов ССП при росте МСИ от 1 до 16 с свидетельствует об активации механизмов непроизвольного внимания.

В условиях выработки условного рефлекса (УР) выявлены существенные различия структурно-временных и пространственных характеристик ССП, которые связаны с увеличением их длительности, с расщеплением компонентов N1 и N2 и возникновением и локализацией ФМВ. На рис. 5–7 приведены изопотенциальные карты ССП, отражающие динамику компонентов ССП в течение выработки УР.

Негативные волны (N1a, N1 и N1b) появлялись во фронтальной коре левого полушария и развивались в течение 90 мс. Позитивный компонент (P2) появлялся в левом полушарии в теменно-фронтальной коре, был более продолжительным и длился от 90 мс до 200 мс. ФМВ P2 постепенно смещался в правое полушарие и занимал симметрично зрительные области обоих полушарий, образуя 2 ФМВ – париетальный и лобный. К 220 мс компонент P2 локализуется во фронтальной коре с ФМВ левом полушарии.

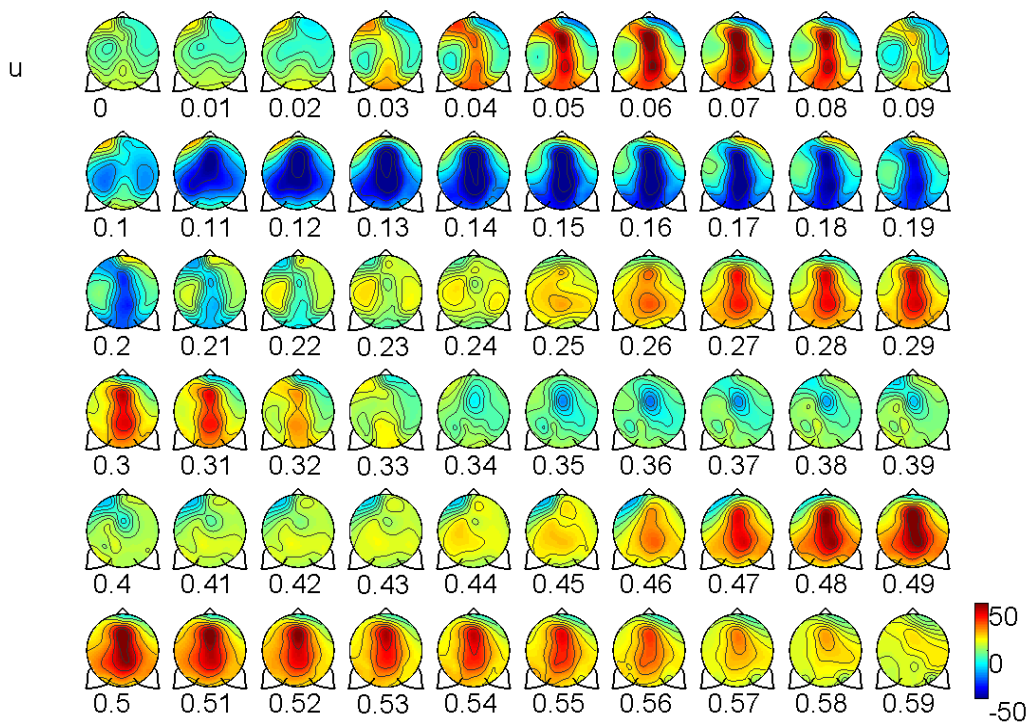


Рис. 5. Изопотенциальные карты ССП до выработки УР

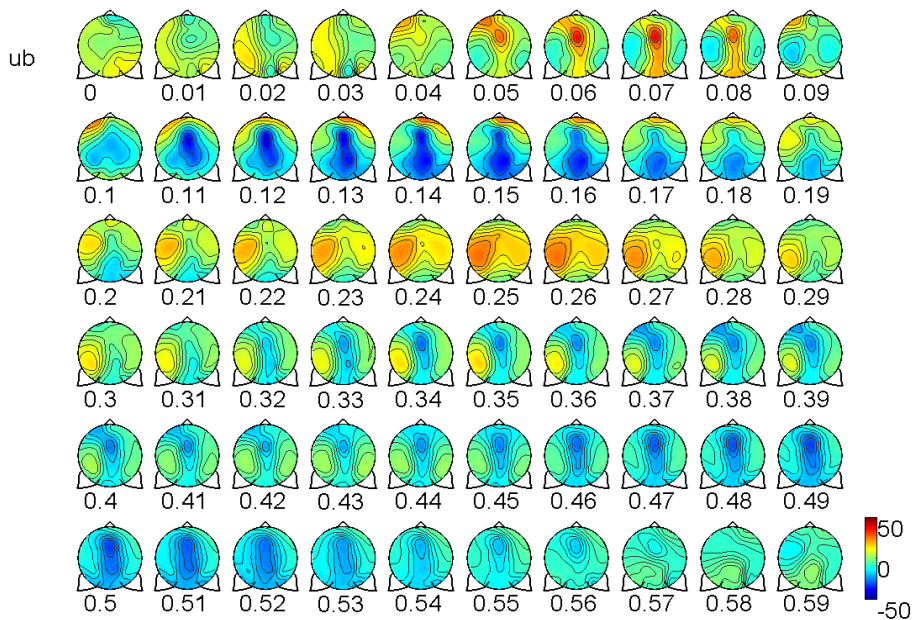


Рис. 6. Изопотенциальные карты ССП в процессе выработки УР

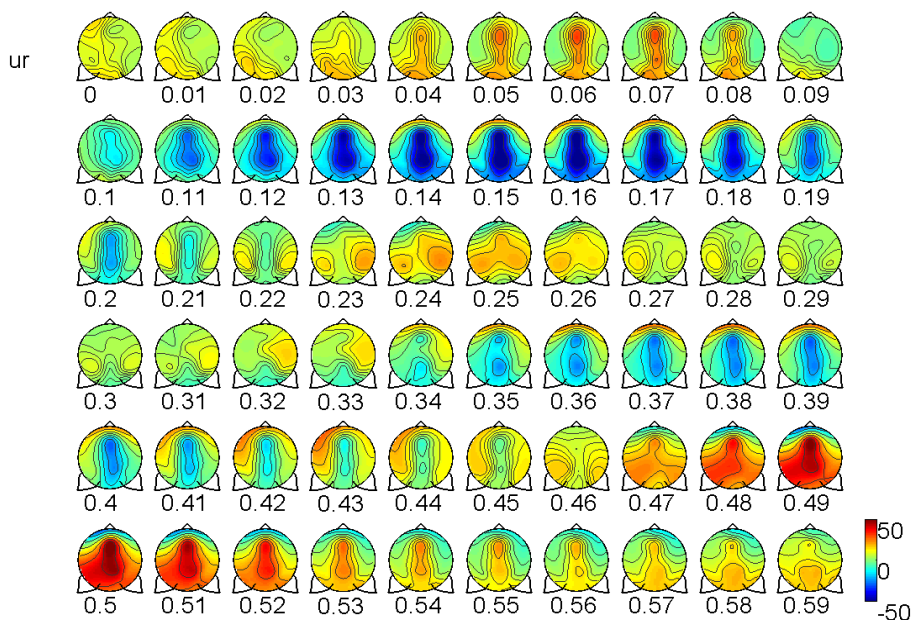


Рис. 7. Изопотенциальные карты ССП после выработки УР

Развитие компонента N2 происходило от 210 мс до 330 мс при левостороннем доминировании негативности в теменной, височной и соматосенсорной областях и локализации ФМВ во фронтальных отделах. Компонент P3 регистрировался в течение 310–470 мс, во фронтальной коре в области сагиттального шва в париетально-фронтальном направлении с ФМВ в левом полушарии. Наиболее выражен компонент P3 был после выработки УР.

Проверенное исследование позволяет предположить, что процесс пассивного восприятия зрительного стимула и динамика выработки на него УР обеспечивается взаимодействием двух механизмов, связанных с межполушарной и лобно-затылочной асимметрией, которые динамично сменяют друг друга в процессе выполнения используемых тестовых процедур. При предъявлении зрительного индифферентного стимула включается в процесс его восприя-

тия в основном ресурсная база правого полушария (центры зрительного восприятия доминируют в основном в левом полушарии), но при выработке условного рефлекса происходит активация ресурсов произвольного внимания, локализованных в левом полушарии. Это находит свое отражение в изменении амплитудных характеристик компонентов N1, P2, N2 и P3 и их динамики в обоих полушариях. Выявленную динамику возбуждительно-тормозных процессов (компоненты P2, N2, P3 (P3а и P3б) при пассивном восприятии можно рассматривать как активацию таламо-фронтальной системы на фоне торможения таламо-париетальной с последовательной сменой доминирования систем, что позволяет сделать вывод о последовательной регуляции со стороны фронтальной и париетальной систем внимания продолжительности и направленности развития процессов возбуждения и торможения, обеспечивающих характер корковых межцентральных отношений в условиях произвольного внимания.

В условиях зрительного восприятия показана одновременная активация двух систем внимания. Было выявлено, что в процессе выработки условного рефлекса наблюдается формирование ФМВ левополушарных негативности и позитивности (компоненты N2 и P3). Очевидно, одновременность активации двух систем внимания при пассивном восприятии является необходимым условием для сокращения времени подготовки ответной реакции у хищных, а формирование левополушарной негативности и позитивности в процессе выработки УР обусловлено активацией механизмов произвольного внимания.

Исследование особенностей межполушарного взаимодействия при активации механизмов произвольного внимания у человека по параметрам ССП

Изучали динамику формирования ФМВ ССП в зависимости от сложности экспериментальной парадигмы: пассивное восприятие стимулов, простая и сложная сенсомоторная реакция (СМР) в условиях равновероятного чередования моно- (v, vv или a, aa) или разномодальных (a, v) стимулов.

При пассивном восприятии зрительного и слухового стимулов CNV (волна ожидания), передний фронт N1, P2 представляли собой сагиттальные ФМВ, расположенные в теменно-центральных, лобных и лобно-центральных от-

ведениях, соответственно. При пассивном восприятии зрительного стимула задний фронт N1 расщеплялся на два симметричных латерализованных негативных ФМВ, смещающихся из лобной коры в затылочную, в которой в начале доминировал левополушарный ФМВ, а затем правополушарный (рис. 8).

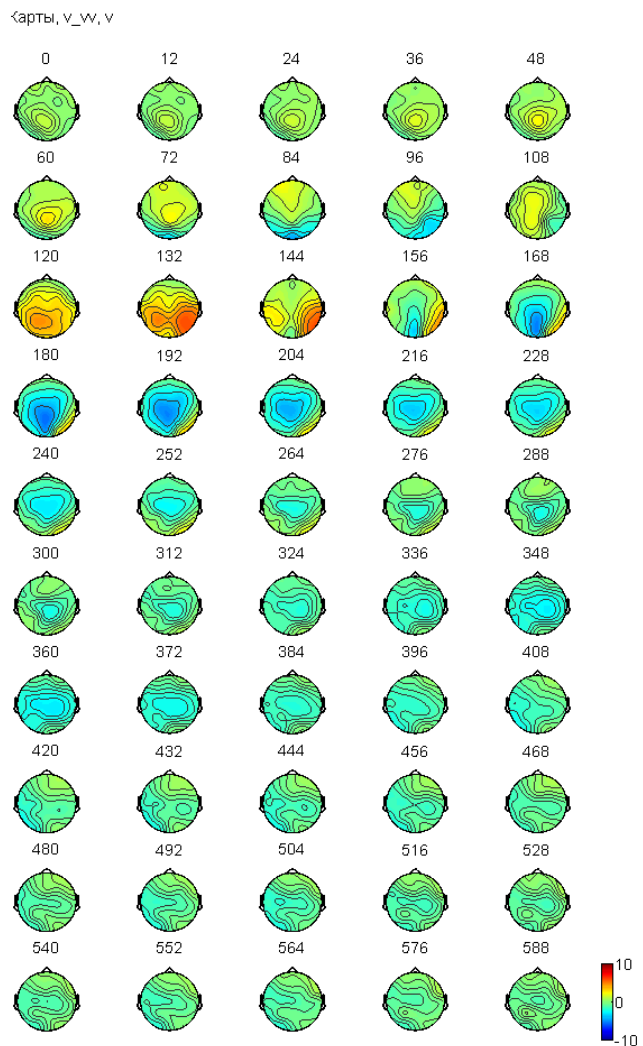


Рис. 8. Изопотенциальные карты основных компонентов ССП при пассивном зрительном восприятии. Темным цветом показан максимум негативности, светлым – позитивности. Цифры над картой указывают на время ее возникновения от момента подачи стимула, мс. То же – для рис. 9 и 10

При пассивном восприятии слухового стимула расщепление и миграция негативного ФМВ, соответствующего заднему фронту N1, происходило в лобных отведениях, сформировавшиеся симметричные ФМВ мигрировали в височные области с доминированием правополушарного ФМВ (рис. 9).

Карты, а_aa, а

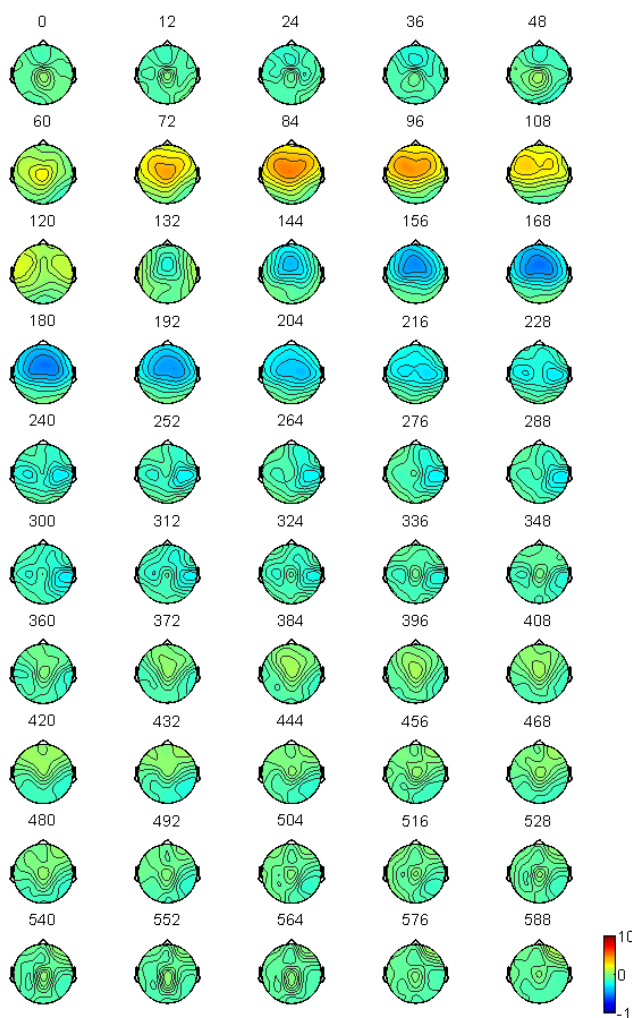


Рис. 9. Изопотенциальные карты основных компонентов ССП при пассивном слуховом восприятии

В условиях реализации простых и сложных СМР наряду с сохранением динамики возникновения, миграции и исчезновения ФМВ, соответствующих развитию различных компонентов ССП при пассивном восприятии стимулов, выявлены следующие особенности: а) при зрительной простой СМР – усиление выраженности CNV, негативный ФМВ которой локализовался сагиттально в центрально-теменной области, существенно выросла амплитуда компонентов N1, P1, P2, доминирование левополушарного позитивного ФМВ (компонент P3б), появление N4 при всех экспериментальных парадигмах; б) при слуховой простой СМР – появление CNV и усиление компонентов ССП; в) при зрительной сложной СМР – появление при чередовании различных одномодальных стимулов (се-

рия v_vv) на 220–240-й мс компонента N2, который имел три негативных ФМВ: лобный сагиттальный, право- и левополушарный затылочные, среди которых доминировал правополушарный, развитие длительной волны P3б после компонента N2; г) при слуховой сложной СМР (серия а_aa) – расщепление заднего фронта компонента N1, доминирование левополушарного негативного ФМВ, мигрировавшего из лобной в височную область, появление на 200-й мс компонента N2 с негативным сагиттально-лобным ФМВ, появление компонента N4 (рис. 10).

Карты, а_aас, а

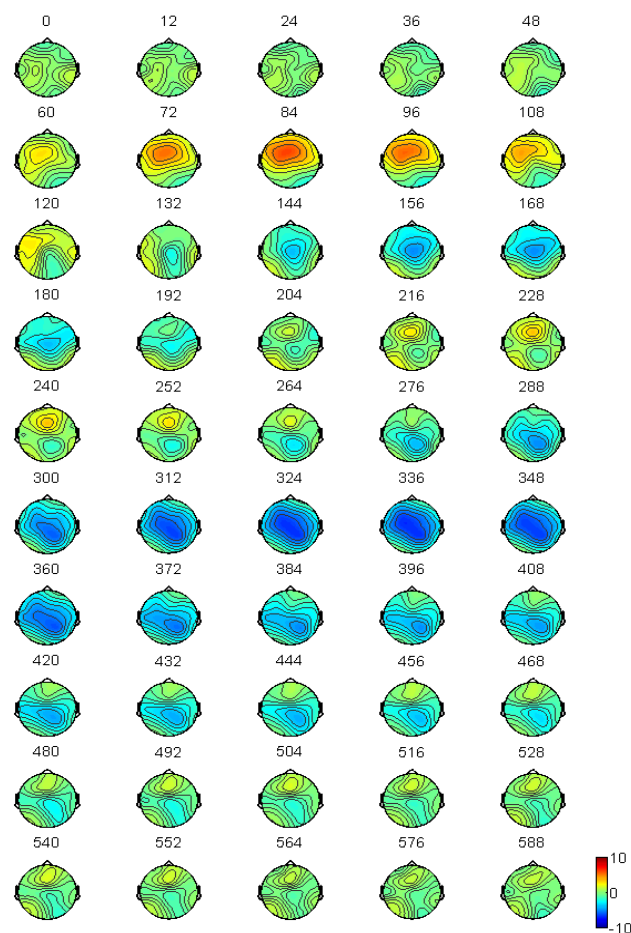


Рис. 10. Динамика изопотенциальных карт основных компонентов ССП на слуховой стимул в условиях ССМР

Исходя из полученных результатов следует, что независимо от сложности экспериментальной парадигмы, в коре больших полушарий формируются два типа ФМВ компонентов ССП – сагиттальные, расположенные по сагиттальному шву, и латерализованные – расположены

латерально и, как правило, имеющие зеркальный фокус в противоположной гемисфере. Сагиттальные ФМВ, вероятно, в большей степени отражают особенности лобно-затылочной асимметрии (передняя и задняя системы внимания), а латеральные ФМВ – межполушарной, последовательная смена которых в процессе реализации тестовых процедур формирует интегральный механизм, связанный с реализацией сенсомоторной интеграции.

Реализация двигательной реакции при действии различных пусковых стимулов (зрительных, слуховых) с различным уровнем сложности (пассивное восприятие, простая и сложная СМР) демонстрирует параллельную динамику лобно-затылочной и межполушарной асимметрии, взаимодействие механизмов которых обеспечивает необходимый уровень реализации МСИ. Лобно-затылочная интеграция обеспечивается последовательной активацией и торможением передней и задней систем внимания. Ожидание стимула характеризуется активацией задней системы внимания (подготовка сенсорного анализа), которая сменяется возбуждением передней системы внимания после воздействия пускового стимула (этап восприятия). Этап принятия сенсорного решения характеризуется включением механизма межполушарного взаимодействия на уровне анализаторных структур, которому предшествует этап дополнительной активации правого полушария при слуховой стимуляции и левого – при зрительной, а также при слуховой стимуляции при сложной СМР. Окончательное завершение сенсорного принятия решения происходит в правом полушарии, как при слуховой, так и при зрительной стимуляции. При сложных СМР, связанных с формированием компонента N2, наблюдается дублирование процессов, обусловленных развитием компонента N1 (повторное принятие сенсорного решения). На этапе подготовки и реализации двигательной реакции развивается эндогенный компонент P3, сагиттальный позитивный ФМВ которого обеспечивает торможение задней системы внимания. При сложных МСИ подключается межполушарный механизм, который выражается в более существенном вытормаживании левого полушария (леволатеральный теменной ФМВ), а для слухового – правого (праволатеральный теменной ФМВ). На этапе оценки эффективности

реакции (компонент N4), активируется передняя система внимания.

Таким образом, активация механизмов произвольного внимания, связанного с анализом пусковых стимулов в условиях МСИ, обеспечивается межполушарным и лобно-затылочным взаимодействием, связанным с последовательным доминированием на первом этапе передней системы внимания, затем активацией левой лобно-височной (при слуховой стимуляции) или правой теменно-височно-затылочной коры (при зрительной стимуляции) и в завершении – задней системы внимания.

Заключение

Проведено исследование особенностей межцентральных отношений (межполушарная и лобно-затылочная асимметрия) при активации механизмов непроизвольного и произвольного внимания по параметрам ЭЭГ, связанных с событием потенциалов, вызванных потенциалов, фокальной и импульсной активности у представителей хладнокровных (лягушка), хищных (кошка) и приматов (человек).

Получены новые сведения о том, что на этапе хладнокровных выявлена некоторая специализация полушарий среднего мозга в обеспечении общего (ориентировочной реакции) и избирательного внимания, которые обеспечиваются полифункциональными объединениями нейронов (ансамблями), локализованными в ростральных симметричных областях КСМ, которые могут выполнять «функцию» передней системы внимания у земноводных. Межполушарное соотношение уровня различных видов внимания зависит от характеристик применяемого стимула, длительности межстимульных интервалов и этапа переработки информации: в поверхностных проекционных слоях КСМ в ответах нейронов преобладает ориентировочная реакция, в средних и глубоких слоях, в которых определяется значимость объекта, – локальная активация, отражающая уровень селективного внимания.

У хищных при пассивом восприятии зрительного стимула и выработке условного рефлекса показана четкая специализация полушарий в обеспечении двух видов внимания: правого – непроизвольного, левого – произвольного

го и наличие двух систем внимания – фронтальной (передней) и париетальной (задней). Одновременность активации париетальной и фронтальной систем внимания, вероятно, обеспечивает сокращение времени подготовки ответной реакции у хищных.

У человека также реализация непроизвольного внимания связана со структурами правого полушария, произвольного – со структурами левого. Однако при усложнении экспериментальной парадигмы реализация произвольного внимания обеспечивается подключением механизмов дополнительной активации обеих полушарий и последовательной активацией фронтально и париетальной систем внимания.

Таким образом, можно предположить, что эволюция механизмов внимания связана с формированием «передней» и «задней» систем внимания, которые у земноводных (лягушка) совмещены и локализованы в КСМ; у хищников (кошка) они разделены и локализируются в лобно-центральных и теменных областях коры, активируясь одновременно при реализации МСИ; и, наконец, у приматов (человек) они также разделены и локализируются в лобных и теменных областях, активируясь последовательно при реализации МСИ. В целом реализация МСИ обеспечивается взаимодействием межполушарных и лобно-затылочных механизмов (асимметрий), которые динамично сменяют друг друга в процессе выполнения используемых тестовых процедур.

Литература

1. Айдаркин Е.К. Вариативность компонентов вызванных потенциалов и способы их идентификации // Изв. Вузов. Сев.-Кавк. Регион. Естеств. науки. Приложение. 2003. № 5. С. 50–59.
2. Айдаркин Е.К. Исследование особенностей взаимодействия зрительной и слуховой систем в условиях сенсомоторной интеграции // Проблемы нейрокибернетики. Т. I. Ростов н/Д., 2005. С. 125–128.
3. Айдаркин Е.К. Исследование ритмических составляющих связанных с событием потенциалов в условиях сенсомоторной интеграции // Валеология. 2008. № 4. С. 3–14.
4. Айдаркин Е.К. Нейрофизиологические механизмы непроизвольного внимания // Проблемы нейрокибернетики. Т. I. Ростов н/Д., 2005. С. 128–131.
5. Айдаркин Е.К. Нейрофизиологические механизмы непроизвольного внимания в условиях сен-

сомоторной интеграции // Валеология. 2006. № 2. С. 39–51.

6. Айдаркин Е.К., Шульга Е.Л., Щербина Д.Н., Тумасова Н.К. Сравнительная характеристика влияния МСИ на конфигурацию ССП животных и человека // Валеология. 2011. №3. С. 122–129.

7. Богомолова И.В., Фарбер Д.А. Электрофизиологический анализ зрительной перцептивной памяти. Сообщение 1. Влияние величины интервала между сличаемыми буквами на параметры ССП // Физиол. человека. 1995. Т. 21. № 4. С. 13–22.

8. Мацелена О.Б. Динамика выработки дифференцировочного торможения и взаимодействие активационных и тормозных процессов при реализации парадигмы одд-болл у кроликов // Междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2008». Секция «Биология»: тез. докл. М., 2008. С. 170–171.

9. Мацелена О.Б. Кортикальная гамма-активность и слуховые связанные с событием потенциалы при целенаправленном поведении кроликов в условиях вероятностного предъявления стимулов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 2011. 26 с.

10. Мацелена О.Б., Чернышев Б.В., Семикопная И.И., Тимофеева Н.О. Кортикальная гамма-активность и позитивные, связанные с событием потенциалы при выполнении кроликом задачи на внимание // Материалы V Междунар. конф. по когнитивной науке // Калининград, 2012. С. 526–528.

11. Хренкова В.В., Золотухин В.В., Золотухин П.В. Особенности вызванной активности симметричных областей крыши среднего мозга лягушки *Rana ridibunda* на предъявление стимулов различного цвета // Функциональная межполушарная асимметрия и пластичность мозга. М., 2012. С. 198–201.

12. Чернышев Б.В., Безсонова В.Е., Чернышева Е.Г., Осокина Е.С., Трунова М.С., Зинченко В.П. Проявления индивидуальных особенностей темперамента в параметрах поведенческих реакций и когнитивных вызванных потенциалов в ситуации внимания // Психол. журн. Международного университета природы, общества и человека «Дубна». 2011. № 3 ISSN 2076–7099. Электронный ресурс. URL: www.psyanima.ru.

13. Braun C.M.J. The evolution of hemispheric specialisation of antagonistic systems of management of the body's energy sources // Laterality. 2007. № 12. P. 397–427.

14. Fabre-Thorpe M., Fagot J., Lorincz E., [et al.]. Laterality in cats: paw preference and performance in a visuomotor activity // Cortex. 1993. № 29. P. 15–24.

15. *McGilchrist Iain*. MA (Oxon), BM, FRCPsych
Reciprocal organization of the cerebral hemispheres // *Dialogues Clin Neurosci*. 2010. V.X., № 12. P. 317–334.

16. *McGrew W.C., Marchant L.F.* Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees // *Primates*. 1999. № 40. P. 509–514.

17. *Posner M.I.* Attention: the mechanisms of consciousness. *Proc Natl Acad Sci U S A*. Aug 2; 91 (16). 1994. P. 7398–7403.

18. *Rogers L.J., Zucca P., Vallortigara G.* Advantages of having a lateralized brain // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2004. № 271, P. 6. P. 420–422.

19. *Rogers L.J.* Cognitive and social advantages of having a lateralized brain // *Malashichev Y.B., Deckel A.W., eds. Behavioral and Morphological Asymmetries in Vertebrates*, Austin, TX: Landes Bioscience. 2006. P. 129–139.

Южный федеральный университет