

УДК 612.821.2

Обзор посвящен анализу причин влияния фоновой активности головного мозга на успешность когнитивной деятельности. Показано, что активность, зарегистрированная в состоянии спокойного бодрствования, отражает уровень возбудимости нервной системы, возможности церебральных структур к интеграции в нервные сети, а также потенциально может участвовать в перенастройке корковых полей к последующей деятельности.

Ключевые слова: фоновая активность мозга; ЭЭГ; дефолтная система; когнитивная деятельность.

The review focuses on the analysis of the causes of the influence of the background brain activity on the cognitive performance. It is shown that spontaneous brain activity reflects the level of nervous system excitability, the possibility of cerebral structures to integrate into networks, and that potentially it can provide cortical fields "precondition" to following cognitive activity.

Keywords: background brain activity; EEG; default mode network; cognitive performance.

Е. П. Станкова

ФГБУН Институт эволюционной физиологии и биохимии им И. М. Сеченова РАН

E-mail: stankova-katia@yandex.ru

Роль фоновой активности мозга в обеспечении когнитивной деятельности

Обзорная статья

Е. P. Stankova

Sechenov institute of evolutionary physiology and biochemistry

The Role of Background Brain Activity in Providing Cognitive Performance

Review article

Изучение физиологических основ психической деятельности человека является одной из важнейших проблем когнитивной нейробиологии. Несмотря на то что большинство работ в этой области посвящены анализу изменений активности мозга, связанных с выполнением какой-либо задачи, интерес к изучению фоновой биоэлектрической активности мозга в последние годы неуклонно растет [1]. Этому в значительной степени способствовали работы М. Райхла [2], которой в начале XX века описал дефолтную систему мозга (default mode network). Дефолтная система представляет собой совокупность взаимодействующих церебральных структур, активность которых в состоянии спокойного бодрствования существенно выше, чем при выполнении какой-либо деятельности. Райхл также отметил, что во время работы в так называемом фоновом режиме мозг потребляет примерно в 20 раз больше энергии, чем необходимо для осознанной реакции на любой внешний стимул. Это позволяет предположить, что состояние спокойного бодрствования не является пассивным, в это время активированы определенные структуры и, вероятно, происходит обработка информации, не

связанная с выполнением конкретной задачи. Если фоновое состояние мозга действительно не является пассивным, то оно должно находить определенное отражение в последующей деятельности. Такая связь с результатами когнитивной деятельности показана во многих работах [3–7], однако ее причины до сих пор окончательно неясны. Настоящий обзор посвящен возможным объяснениям этого феномена.

Восприятие сенсорных стимулов является необходимым аспектом многих видов когнитивной деятельности. Известно, что качество восприятия зависит не только от физических параметров стимула, но и от уровня возбудимости сенсорно-специфичных зон мозга, например зрительной коры, если речь идет о восприятии зрительных сигналов. Вероятно, фоновая активность мозга отражает исходный уровень возбудимости нервной системы и таким образом связана с эффективностью последующей когнитивной деятельности.

Одним из наиболее доступных способов изучения фоновой активности мозга является регистрация электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Показано, что уровень возбудимости церебральных

структур находит отражение в частоте ЭЭГ колебаний, при этом увеличение частоты осцилляций от дельта- к бета-диапазону соответствует увеличению уровня возбудимости [8]. В данной статье мы не останавливаемся на кратковременных (десятки мс) изменениях возбудимости коры, связанных с фазой альфа-осцилляций, речь пойдет о более долговременных (секунды и минуты) изменениях, отражающих общую энергетику мозгового обеспечения деятельности. Зависимость выраженности основных частотных диапазонов ЭЭГ от уровня возбудимости нервной ткани подтверждается данными о том, что колебания разной частоты могут генерироваться одними и теми же структурами мозга. В частности, активность в альфа- и тета-диапазонах частот возникает в одних и тех же ядрах таламуса и зависит лишь от уровня активирующих и тормозных нейромедиаторов [9, 10]. Повышение концентрации глутамата в этих ядрах влечет за собой появление альфа-ритма ЭЭГ и соответствует повышению и уровня активации (arousal). Снижение глутаматергической и повышение ГАМК-ергической таламической активации, напротив, приводит к генерации активности в тета-диапазоне частот. Появление на фоновой ЭЭГ низкочастотных колебаний, например волн тета-диапазона, наряду со снижением мощности высокочастотной ЭЭГ-активности, происходит при различных патологических состояниях, сопровождающихся нарушениями когнитивной сферы [11, 12]. Особенно часто этот феномен отмечается у больных синдромом дефицита внимания [13–15]. У здоровых взрослых повышение мощности тета-диапазона может происходить либо при снижении уровня бодрствования, на фоне развившегося утомления [8], или при стрессе [16, 37], однако в любом случае сопровождается снижением эффективности выполнения когнитивных тестов. Наши исследования, проведенные на здоровых молодых взрослых, также показали, что исходно высокая спектральная мощность волн тета-диапазона в нижнелобном, центральном и средневисочном отведениях левого полушария сопровождалась увеличением числа ошибок при выполнении коректурной пробы Бурдона [18].

Снижение мощности альфа-активности в пользу бета-диапазона (десинхронизация ЭЭГ) сопровождается повышением эффективности выполнения заданий, связанных с восприятием [19]. При этом снижение мощности альфа-диапазона улучшает восприятие, но не точность дискриминации стимулов [20]. Наши исследования, в которых уча-

ствовали более 80 добровольцев, также показали, что время простой сенсомоторной реакции правой рукой было меньше у испытуемых, у которых был выше индекс бета-1 диапазона в лобном, нижнелобном и височном отведениях левого полушария. Однако индекс активности бета1-диапазона не отражался ни на времени реакции выбора, ни на точности различения стимулов в этом задании. Поэтому следует учесть, что исходно высокая степень возбудимости, которая проявляется в снижении амплитуды и увеличении частоты фоновой ЭЭГ, должна по-разному отражаться на успешности выполнения разных когнитивных тестов. Мы считаем, что исходно высокая возбудимость нервной системы способствует решению задач, связанных с восприятием, а также тестов, в которых требуется высокая скорость реакции и принятия решения. Однако задачи, в которых большее значение имеет точность обработки информации и креативность, лучше выполняют испытуемые с хорошо выраженным альфа-ритмом на фоновой электроэнцефалограмме [4, 21–23]. Поэтому правильнее говорить не об оптимальном уровне возбудимости коры как таковом, а об оптимальном уровне возбудимости применительно к конкретной когнитивной деятельности.

Отражение исходного уровня возбудимости нервной системы, вероятно, не единственная причина, по которой фоновая активность мозга связана с эффективностью познавательной деятельности. Для восприятия информации и реализации других когнитивных функций необходим также оптимальный уровень системного взаимодействия церебральных структур [24]. В этом отношении фоновая активность мозга показывает потенциальные возможности корковых полей к самоорганизации и интеграции в целостную систему. Самоорганизация проявляется в виде временного функционального объединения структур мозга в нервные сети. Помимо упомянутой выше дефолтной системы мозга, существует другие «сети покоя» (intrinsic connectivity network) [25]. В некоторых из них активность снижается во время выполнения тестов (task-negative networks), а в других, наоборот, активность повышается (task-positive networks). Показано, что модуляция активности сетей покоя, в частности дорзальной и вентральной «сетей внимания» (dorsal & ventral attention network), сети управляющего контроля (executive-control network), сети выявления значимости (salience network), связана с обеспечением когнитивных процессов [26–29].

Таким образом, фоновая активность головного мозга отражает исходное состояние нервных сетей, обеспечивающих познавательные процессы. Именно поэтому можно говорить о важной роли фоновой активности в обеспечении функционального взаимодействия корковых полей при выполнении различных видов деятельности.

Многие интересные данные об организации сетей покоя получены с помощью методов нейровизуализации, однако в основе временного функционального объединения структур мозга лежат электрические процессы [30], поэтому метод электроэнцефалографии по сей день не теряет своей актуальности. По ЭЭГ можно количественно оценить взаимосвязь активности двух различных областей коры. Чаще всего для этого используются корреляционный и когерентный методы анализа сигнала. Показано, что пространственно-временная организация фоновой ЭЭГ существенно изменяется в ходе онтогенеза и коррелирует с изменениями в когнитивной сфере [31, 32]. Интересно, что различные нервные сети осциллируют на разной частоте или комбинации частот [33] и эти частотные характеристики зависят в том числе от пространственной удаленности ее компонентов [34]. Есть данные о том, что синхронизация работы нервных центров в составе дефолтной системы осуществляется на частоте альфа-ритма [35]. При нарушении функционирования дефолтной системы, например при депрессии, синхронизация происходит на более низких частотах в тета- и даже в дельта-диапазоне [36]. Другие авторы считают, что высокочастотный альфа-диапазон функционально связан с низкочастотной бета-активностью и отражает работу нервной сети, которая включает в себя таламус, островок и поясную извилину и обеспечивает готовность к деятельности (tonic attention) [26]. Так или иначе диапазон частот, в котором проводится анализ когерентности, должен быть выбран с учетом конкретной тестовой деятельности и тех нервных сетей, которые потенциально участвуют в ее реализации.

Помимо анализа когерентности и кросскорреляции, существуют подходы, позволяющие получить еще более интегральные характеристики взаимодействия мозговых структур. В своей работе [18] мы использовали «метод объемов» [37], с помощью которого можно оценить степень пространственно-временной синхронизации электрической активности одного отведения с совокупностью остальных, а также уровень синхронизации активности нескольких отведений в исследуемой зоне

мозга. Использование данного подхода может дать интересные результаты, которые нельзя получить при оценке когерентности или кросскорреляции. Например, этим методом на выборке здоровых молодых взрослых мы показали, что исходная степень синхронизации ЭЭГ сигналов, записанных от всех изученных нами 16 отведений, положительно коррелирует с объемом кратковременной памяти испытуемых [18]. Эти данные хорошо согласуются с представлениями о том, что как при сохранении информации в памяти [38, 39], так и при воспроизведении образов [40] необходима синхронизация работы гиппокампа одновременно со множеством структур мозга. При этом степень синхронизации нервных центров коррелирует с правильностью воспроизведения информации. Вероятно, исходно высокий уровень согласованности работы различных корковых полей в покое позволяет облегчить синхронизацию нервных центров в ходе запоминания и воспроизведения информации. Исходная степень согласованности работы различных структур мозга в некоторой степени может отражать потенциальные возможности работы аппарата памяти.

Изложенные выше данные касались отражения определенных характеристик работы мозга в его фоновой активности. Закономерным является вопрос: могут ли в состоянии спокойного бодрствования происходить процессы, которые модулируют уровень возбудимости корковых полей и работу сетей покоя? Показано, что дефолтная система обеспечивает эмоциональный фон деятельности, участвует в формировании мыслей, соотносённых с субъектом (self-referential thoughts), а также взаимодействует с системой воспоминаний [41]. Мотивация и эмоции, в свою очередь, тесно связаны с функцией внимания, которая оказывает влияние на возбудимость сенсорно-специфических зон мозга [42]. Кроме того, такие неосознаваемые процессы формируют контекст взаимодействия организма с окружающей средой. Мозг постоянно прогнозирует возможные изменения окружающей обстановки для того, чтобы быть максимально подготовленным к выполнению актуальной для данных условий задачи. Напрашивается вопрос: лимитировано ли внимание только возможностями сознательного восприятия новых стимулов или внимание также имеет подсознательный компонент, который ориентирован на предсказание закономерностей окружающей среды, и именно на основе такого прогнозирования мы выстраиваем свое поведение? Если допустить, что это действительно так, получается, что дефолтная

система играет важную роль в процессах восприятия и внимания, обеспечивая преднастройку мозга к восприятию информации. И в этом отношении через регуляцию внимания активность дефолтной системы находит отражение практически во всех видах когнитивной деятельности.

Заключение

Исследования, проведенные в последние годы, показали, что состояние спокойного бодрствования не является пассивным. В это время продолжает происходить обработка информации и прогноз изменений окружающей обстановки. Весьма вероятно, что эти процессы участвуют в регуляции внимания и таким образом осуществляют перенастройку мозга во многих видах когнитивной деятельности. Приведенные выше данные указывают на то, что особенности фоновой активности мозга, которые в том числе проявляются в виде определенных характеристик электроэнцефалограммы, необходимо учитывать при интерпретации результатов психофизиологических исследований.

Ссылки

1. Papo D. Why should cognitive neuroscientists study the brain's resting state? // *Front. Hum. Neurosci.* 2013. Vol. 7, № 45. P. 1–4.
2. A default mode of brain function / M. E. Raichle, A. M. MacLeod, A. Z. Snyder [et al.] // *PNAS USA.* 2001. Vol. 98, № 2. P. 676–682.
3. Полунина А. Г. Показатели ЭЭГ при оценке когнитивных способностей // *Журнал неврологии и психиатрии.* 2012. № 7. С. 62–70.
4. Станкова Е. П., Мышкин И. Ю. О связи индивидуальных характеристик ЭЭГ с уровнем интеллекта // *Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология.* 2016. № 4. С. 83–88.
5. Individual variability in functional connectivity predicts performance of a perceptual task / A. Baldassarre, C. M. Lewis, G. Committeri [et al.] // *PNAS USA.* 2012. Vol. 109, № 9. P. 3516–3521.
6. Predicting future learning from baseline network architecture / M. G. Mattar, N. F. Wymbs, A. S. Bock [et al.] // *Neuroimage.* 2018. Vol. 172. P. 107–117.
7. Parks E. L., Madden D. J. Brain Connectivity and Visual Attention // *Brain Connect.* 2013. Vol. 3, № 1. P. 317–338.
8. Павлова Л. П. Доминанты деятельного мозга человека. Системный психофизиологический подход к анализу ЭЭГ. СПб.: Информ-Навигатор, 2017. 432 с.
9. Кропотов Ю. Д. Количественная ЭЭГ, когнитивные вызванные потенциалы мозга человека и нейротерапия: пер. с англ. / под ред. В. А. Пономарева. Донецк: Издатель Заславский А. Ю., 2010. 512 с.
10. Александров М. В., Чухловин А. А., Павловская М. Е. Альфа-тета континуум: нейрофизиологические механизмы генерации // *Медицинский алфавит.* 2017. Т. 1, № 14. С. 46–50.
11. EEG correlates in the spectrum of cognitive decline / K. Van der Hiele [et al.] // *Clin. Neurophysiol.* 2007. Vol. 118, № 9. P. 1931–1939.
12. Resting EEG in psychosis and at-risk populations – A possible endophenotype? / S. Ranlund, J. Nottage, M. Shaikh [et al.] // *Schizophrenia Research.* 2014. Vol. 153, № 1. P. 96–102.
13. Resting EEG theta activity predicts cognitive performance in attention-deficit hyperactivity disorder / D. F. Hermens, E. X. Soei., S. D. Clarke [et al.] // *Pediatr. Neurol.* 2005. Vol. 32, № 4. P. 248–256.
14. Loo S.K., Makeig S. Clinical Utility of EEG in Attention-Deficit/Hyperactivity Disorder: A Research Update // *Neurotherapeutics.* 2012. Vol. 9, № 3. P. 569–587.
15. Lenartowicz A., Loo S. K. Use of EEG to Diagnose ADHD // *Curr Psychiatry Rep.* 2014. Vol. 16, № 11. P. 498.
16. EEG theta/beta ratio as a potential biomarker for attentional control and resilience against deleterious effects of stress on attention / P. Putman, B. Verkuil, A. E. Garcia [et al.] // *Cogn Affect Behav Neurosci.* 2014. Vol. 14, № 2. P. 782–791.
17. Пашков А. А., Дахтин И. С., Харисова Н. С. Электроэнцефалографические биомаркеры экспериментально индуцированного стресса // *Вестник Южно-уральского государственного университета. Серия: психология.* 2017. Т. 10, № 4. С. 68–82.
18. Станкова Е. П. Отражение индивидуальных особенностей пространственно-временной организации электроэнцефалограммы в успешности когнитивной деятельности: дис. ... канд. биол. наук. Ярославль, 2017. 259 с.
19. Chaumon M., Crouzet S. M., Busch N. A. Spontaneous Neural Oscillations Bias Perception by Modulating Baseline Excitability / L. Iemi [et al.] // *J. Neurosci.* 2017. Vol. 37, № 4. P. 807–819.
20. Prestimulus EEG Power Predicts Conscious Awareness But Not Objective Visual Performance / C. S. Y. Benwell, C. F. Tagliabue, D. Veniero [et al.] // *ENEURO.* Vol. 6, № 4. P. 1–17.

21. Базанова О. М. Современная интерпретация альфа-активности электроэнцефалограммы // *Успехи физиологических наук*. 2009. Т. 40, № 3. С. 32–53.
22. Влияние эмоционального интеллекта и биоэлектрической активности головного мозга на эффективность работы операторов / П. А. Кудрин, Е. В. Лифанова, М. Ю. Будников [и др.] // *International Scientific and Practical Conference World Science*. 2017. Т. 6, № 4. С. 17–20.
23. Эйсмонт Е. В., Кайда А. И., Бакунова А. В. Взаимосвязь ЭЭГ-показателей и уровня развития произвольного внимания у детей 5–9 лет // *Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского «Биология, химия»*. 2015. Т. 1, № 4. С. 89–99.
24. Бехтерева Н. П. *Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека*. Л.: Медицина, 1971. 120 с.
25. Возможности современных методов нейровизуализации в изучении спонтанной активности головного мозга в состоянии покоя / М. А. Пирадов, Н. А. Супонева, Ю. А. Селиверстов [и др.] // *Неврологический журнал*. 2016. № 1. С. 4–12.
26. Intrinsic Connectivity Networks, α Oscillations, and Tonic Alertness: A Simultaneous Electroencephalography/Functional Magnetic Resonance Imaging Study / S. Sadaghiani, R. Scheeringa, K. Lehongre [et al.] // *J. Neurosci*. 2010. Vol. 30. № 30. P. 10243–10250.
27. Sadaghiani S., Hesselmann G., Friston K.J., Kleinschmidt A. The relation of ongoing brain activity, evoked neural responses, and cognition // *Front. Syst. Neurosci*. 2010. Vol. 4, A. 20. P. 1–14.
28. α -band phase synchrony is related to activity in the fronto-parietal adaptive control network / S. Sadaghiani, R. Scheeringa, K. Lehongre [et al.] // *J. Neurosci*. 2012. Vol. 32, № 41. P. 14305–14310.
29. Menon V., Schatzberg A. F. Dissociable Intrinsic Connectivity Networks for Salience Processing and Executive Control // *J. Neurosci*. 2007. Vol. 2, № 9. P. 2349–2356.
30. Ливанов М. Н. *Пространственная организация процессов головного мозга*. М.: Наука, 1972. 181 с.
31. Развитие и формирование познавательной деятельности ребенка / под ред. Д. А. Фарбер, М. М. Безруких. М.: Изд-во Моск. психолого-социального ин-та, 2009. 432 с.
32. Changes of Functional and Directed Resting-State Connectivity Are Associated with Neuronal Oscillations, ApoE Genotype and Amyloid Deposition in Mild Cognitive Impairment / L. Michels, M. Muthuraman, A. R. Anwar [et al.] // *Front Aging Neurosci*. 2017. Vol. 9, A. 314. P. 1–16.
33. Electrophysiological signatures of resting state networks in the human brain / D. Mantini, M. G. Perrucci, C. Del Gratta [et al.] // *PNAS USA*. 2007. Vol. 104, № 32. P. 13170–13175.
34. Von Stein A., Sarnthein J. Different frequencies for different scales of cortical integration: from local gamma to long range alpha theta synchronization // *Int. J. Psychophysiol*. 2000. Vol. 38, № 3. P. 301–313.
35. Knyazev G.G., Slobodskoj-Plusnin J.Y., Bocharov A.V., Pylkova L.V. The default mode network and EEG alpha oscillations: an independent component analysis // *Brain Res*. 2011. Vol. 1402. P. 67–79.
36. Vulnerability to Depression and Oscillatory Resting-State Networks / G. G. Knyazev, A. N. Savostyanov, A. V. Bocharov [et al.] // *Zh Vyssh Nerv Deiat Im I P Pavlova*. 2015. Vol. 65, № 3. P. 344–351.
37. Барвинок А. И., Рожков В. П. Особенности межцентральной координации корковых электрических процессов при умственной деятельности // *Физиология человека*. 1992. Т. 18, № 3. С. 5–16.
38. Tanimizu T., Kono K., Kida S. Brain networks activated to form object recognition memory // *Brain Research Bulletin*. 2017. doi: 10.1016/j.brainresbull
39. Functional Connectivity of Multiple Brain Regions Required for the Consolidation of Social Recognition Memory / T. Tanimizu, J. W. Kenney, E. Okano [et al.] // *Journal of Neuroscience*. 2017. Vol. № 15. P. 4103–4116.
40. From Hippocampus to Whole-Brain: The Role of Integrative Processing in Episodic Memory Retrieval / B. R. Geib, M. L. Stanley, N. A. Dennis [et al.] // *Hum Brain Mapping*. 2017. Vol. 38, № 4. P. 2242–2259.
41. Raichle M. E. The brain's default mode network // *Annu. Rev. Neurosci*. 2015. Vol. 38. P. 1433–447.
42. Petersen S. E., Posner M. I. The Attention System of the Human Brain: 20 Years After // *Annu Rev Neurosci*. 2012. Vol. 35, № 1. P. 73–89.