



УДК 612.822.3

<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-1-23-40>

Гипотетический нейронный механизм слепоты невнимания

И. Г. Силькис^{✉1}

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, 117485, г. Москва, ул. Бутлерова, д. 5А

Сведения об авторе

Изабелла Гершовна Силькис, SPIN-код: 7279-2039, Scopus AuthorID: 7004815840, ResearcherID: AAB-9949-2021, ORCID: 0000-0002-7622-2684, e-mail: isa-silkis@mail.ru

Для цитирования: Силькис, И. Г. (2022) Гипотетический нейронный механизм слепоты невнимания. *Интегративная физиология*, т. 3, № 1, с. 23–40. <https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-1-23-40>

Получена 17 января 2022; прошла рецензирование 19 марта 2022; принята 20 марта 2022.

Права: © И. Г. Силькис (2022). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Одним из подходов к изучению сознания является исследование особенностей слепоты невнимания. Поскольку этот эффект возникает в отсутствие произвольного внимания, изучение механизмов последнего представляет значительный интерес. Нами предположено, что включение произвольного внимания в обработку сенсорной информации требует активации префронтальной коры и гиппокампа, а также выделения дофамина во входной структуре базальных ганглиев — стриатуме. Это способствует растормаживанию нейронов таламуса, а также субталамического и педункулопонтитного ядер, находящихся под тормозным влиянием со стороны базальных ганглиев. Если нейроны вентрального стриатума, на которых конвергируют входы из префронтальной и ретроспленальной областей коры, а также гиппокампа, активируются достаточно сильно, дофаминзависимая реорганизация активности в цепях «кора — базальные ганглии — таламус — кора» способствует формированию нейронных отображений сенсорных стимулов в соответствующих областях коры. Кроме того, облегчаются условия для циркуляции возбуждения в топографически организованных таламо-кортикальных цепях, в цепях, связывающих первичные и высшие области коры через таламические ядра высокого порядка, а также в цепях, связывающих кору и таламус с гиппокампом, мозжечком, субталамическим и педункулопонтитным ядрами. Принято считать, что повторное возбуждение высших областей коры лежит в основе осознанного восприятия. Тогда время, необходимое для осознания сенсорного стимула, должно зависеть от времени циркуляции активности в указанных цепях. Из предлагаемого механизма следует, что вызванное дефицитом дофамина усиление ингибирования таламуса, а также ослабление его возбуждения со стороны коры, мозжечка, субталамического и педункулопонтитного ядер должно приводить к увеличению интервала между двумя стимулами, необходимого для осознания второго. Это следствие согласуется с известными результатами исследований слепоты невнимания, показавшими, что этот интервал действительно увеличивается при болезни Паркинсона, а также при повреждении мозжечка или педункулопонтитного ядра.

Ключевые слова: произвольное внимание, синаптическая пластичность, дофамин, неокортекс, таламус, базальные ганглии, гиппокамп, мозжечок

A hypothetical neural mechanism for inattentional blindness

I. G. Silkis^{✉1}

¹ Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, 5A Butlerova Str., Moscow 117485, Russia

Author

Isabella G. Silkis, SPIN: 7279-2039, Scopus AuthorID: 7004815840, ResearcherID: AAB-9949-2021, ORCID: 0000-0002-7622-2684, e-mail: isa-silkis@mail.ru

For citation: Silkis, I. G. (2022) A hypothetical neural mechanism for inattentional blindness. *Integrative Physiology*, vol. 3, no. 1, pp. 23–40. <https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2022-3-1-23-40>

Received 17 January 2022; reviewed 19 March 2022; accepted 20 March 2022.

Copyright: © I. G. Silkis (2022). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. One of the approaches to neuroscientific investigation of consciousness is the study of inattentional blindness. Since this effect is the result of the absence of voluntary attention, it is highly interesting to study the latter. We proposed that the involvement of voluntary attention into the processing of sensory information requires the activation of prefrontal cortex and hippocampus, as well as a release of dopamine in the input structure of the basal ganglia, the striatum. This promotes disinhibition of neurons in the thalamus, subthalamic and pedunclopontine nuclei experiencing inhibitory influence of the basal ganglia. If neurons of the ventral striatum (where, the inputs converge from the hippocampus and the prefrontal and retrosplenial cortical areas) are activated strongly enough, the dopamine-dependent activity reorganization in the cortico-basal ganglia-thalamo-cortical loops facilitates the generation of neuronal representations of sensory stimuli in the corresponding neocortical areas. In addition, it creates the conditions for the circulation of excitation in the topographically organized thalamo-cortical loops, the loops connecting primary and higher cortical areas through high order thalamic nuclei, and loops connecting the neocortex and thalamus with the hippocampus, cerebellum, subthalamic and pedunclopontine nuclei. It is generally accepted that conscious perception is facilitated by re-excitation of higher cortical areas. If so, the time required for the conscious perception of a sensory stimulus should depend on the time of activity circulates in the loops mentioned earlier. It follows from the proposed mechanism that dopamine deficiency increases inhibition of the thalamus and decreases its excitation by the neocortex, cerebellum, subthalamic and pedunclopontine nuclei. This should lead to an increase in the interval between the two stimuli required to become aware of the second one. This consequence is in line with the well-known results of studies of inattentional blindness. They showed a similar increase in this interval in Parkinson's disease and due to the damage of the cerebellum or pedunclopontine nucleus.

Keywords: voluntary attention, synaptic plasticity, dopamine, neocortex, thalamus, basal ganglia, hippocampus, cerebellum

Введение

К настоящему времени накоплен ряд данных, указывающих на участие внимания в обработке и осознании сенсорной информации. Обычно внимание и осознание тесно связаны. Так, известен эффект, называемый слепотой невнимания, когда неожиданные, но явно видимые сенсорные стимулы не осознаются, если внимание сосредоточено на других стимулах (Pugnaghi et al. 2020). Слепота невнимания проявляется и в невозможности детектировать второй из двух последовательно предъявленных целевых стимулов, если отставление второго стимула от первого составляет 200–400 мс (Kranzloch et al. 2005). Исследование механизмов слепоты невнимания является одним из подходов к пониманию механизмов осознанного восприятия (Hutchinson 2019). Согласно одной из точек зрения, внимание и осознание базируются

на сходных механизмах, согласно другой — на различных. Внимание разделяют на произвольное, запускаемое стимулом, и произвольное, которое направляется на пространственное расположение или свойство стимула, облегчая его обработку (Kanai et al. 2006). Реакции на осознанные и неосознанные стимулы также различаются. Так, произвольное внимание сокращало время реакции и повышало точность распознавания стимулов только тогда, когда они воспринимались сознательно (Hsu et al. 2011). Непроизвольное внимание сокращало время реакции на стимулы только тогда, когда они сознательно не воспринимались (Hsu et al. 2011). (Вероятно, большинство таких реакций совершается автоматически.)

Наиболее часто обработку сенсорной информации, направленность внимания на стимул и его осознание рассматривают как отдельные процессы. При этом подразумевают, что фор-

мирование нейронных отображений разных свойств стимула и их объединение происходит в первичных и высших сенсорных областях, тогда как в осознании участвуют высшие фронтальные, височные и теменные области коры, образующие глобальное рабочее пространство (Baars 2005). С точки зрения предложенного нами механизма внимания оно является не отдельным эффектом, а составной частью обработки сенсорной информации и базируется на процессах, происходящих в тех же нейронных сетях, что и обработка (Силькис 2007; 2015; Silkis 2007).

Возможные механизмы включения произвольного и непроизвольного внимания в обработку зрительных и слуховых стимулов изложены в наших предшествующих работах (Силькис 2007; 2015; Silkis 2007). В них был проведен анализ пластических перестроек межнейронных взаимодействий в замкнутых нейронных цепях, включающих новую кору, базальные ганглии (БГ) и таламус (цепях К—БГ—Т—К). Эффективность этих взаимодействий критически зависит от концентрации дофамина, которая увеличивается в присутствии внимания. От характера реорганизации активности в указанных цепях зависят реакции нейронов новой коры на сенсорные стимулы. С учетом современных экспериментальных данных цепь К—БГ—Т—К можно рассматривать как составную часть коннектома, состоящего из топографически связанных областей новой коры, таламуса, БГ, гиппокампа, мозжечка и ряда подкорковых ядер, которые функционируют взаимозависимо (Силькис 2021a; 2021b; 2021c; 2022). В таких коннектомах осуществляется обработка разномодальной сенсорной информации.

Задачей настоящей работы являлся анализ возможных нейронных механизмов включения внимания в обработку сенсорной информации в коннектомах, а также особенностей функционирования коннектомов в отсутствие внимания, что приводит к слепоте невнимания. Решение этой задачи базируется на сопоставлении дофамин-зависимых пластических перестроек нейронных взаимодействий в коннектомах в присутствии и в отсутствие внимания.

Известные экспериментальные данные о вовлеченности разных структур в процессы внимания

Известно, что в переключении произвольного внимания к значимому стимулу участвует верхне-теменная извилина, благодаря чему осуществляется нисходящее влияние внимания

на извлечение информации из памяти (Ciamelli et al. 2008). В этом процессе участвуют гиппокамп, префронтальная кора (ПфК), ретроспленниальная кора (РСК), теменная и ринальная области коры (Zorzo et al. 2021). С помощью функциональной магнитно-резонансной томографии показано, что активность лобно-теменных областей коры увеличивается при выполнении задач на сознательное восприятие, внимание, рабочую память и при извлечении информации из памяти (Naghavi, Nyberg 2005). Из этих данных следует, что одни и те же области коры участвуют в реализации разных задач. Обнаружено, что внимание модулирует активность как в сенсорных и фронтальных областях коры и в таламусе, так и в БГ (Huettel et al. 2001). Гиппокамп вносит существенный вклад в процессы внимания и восприятия (Ekstrom, Yonelinas 2020). При этом активность в гиппокампе специфически связана с управляемым памятью пространственным вниманием (Summerfield et al. 2006). В этих случаях в гиппокампе наблюдали значительное увеличение активности, которое было сильно связано с увеличением активности в зрительных областях коры (Günseli, Aly 2020).

В выполнение задач на переключение внимания, требующих взаимодействия гиппокампа с ПфК, критически вовлечено таламическое ядро реуниенс (РЕ), реципрочно связанное с обеими структурами (Cassel et al. 2021; Linley et al. 2016). Ключевую роль в управляемых памятью процессах внимания могут играть также передние ядра таламуса, к которым относят медиодорзальное (МД) ядро, а иногда и латеродорзальное (ЛД) ядро (Leszczyński, Staudigl 2016). При этом эффективный вклад внимания в отображение информации в памяти требует взаимодействия между связанным с памятью гиппокампом и связанной с вниманием лобно-теменной нейронной сетью (Leszczyński, Staudigl 2016). Примечательно, что уровень сознания наиболее сильно коррелировал с активностью нейронов глубоких слоев лобно-теменной коры и нейронов таламуса и зависел от таламо-кортикальных и кортико-кортикальных взаимодействий (Redinbaugh et al. 2020). Как известно, нейроны глубоких слоев коры проецируются не только в таламус, но и во входную структуру БГ — стриатум (Parent, Hazrati 1995; Sherman 2017). Вследствие этого БГ также должны участвовать в осознанном восприятии. Мозжечок может участвовать в сдвиге внимания благодаря своим связям через таламус с дорзальной ПфК (Chang et al. 2015). Исследования на приматах и грызунах показали, что повреж-

дение ПФК нарушает выполнение задач, требующих переключения осознанного внимания (Birrell, Brown 2000), а таламус способствует контролирующему действию внимания (Halassa, Kastner 2017).

Показано, что субталамическое ядро (СТЯ) является одной из составляющих подкорковой сети, участвующей в пространственном внимании (Vočková et al. 2011; Schmalbach et al. 2014). Это ядро получает иннервацию из разных областей коры и переносит активность из коры в подкорковые структуры (Nishioka et al. 2020). СТЯ является одной из ключевых структур, влияющих на функционирование БГ. С БГ и СТЯ связано и педункулопонтинное ядро (ППЯ), которое взаимодействует с мозжечком и к нему поступают первичные сенсорные входы разных модальностей (Gut, Winn 2016; Mori et al. 2016). Это ядро является ключевым регулятором активности таламуса, а через него активности коры (Gut, Winn 2016; Vitale et al. 2019). ППЯ через проекции в ядро РЕ может влиять и на активность гиппокампа (McKenna, Vertes 2004). Многочисленные афферентные и эфферентные связи ППЯ с другими структурами позволяют ему участвовать в различных процессах, включая внимание (Gut, Winn 2016). В частности, оно может участвовать в сдвиге внимания через свои связи с дорзолатеральной ПФК (Chang et al. 2015). Кроме того, ППЯ может участвовать в процессах внимания вследствие прямых проекций в холинергическую систему переднего мозга (Inglis et al. 2001), которая способствует активации коры и гиппокампа (Schliebs, Arendt 2011).

Несмотря на приведенные выше данные, при исследовании механизмов внимания и сознания преимущественно анализируют роль таламо-кортикальных взаимодействий, а вкладу в активность таламуса и коры таких подкорковых структур, как БГ, гиппокамп, мозжечок, СТЯ и ППЯ, уделяют значительно меньшее внимание.

Гипотетический механизм включения внимания в обработку сенсорной информации в коннектоме

Основные взаимодействия между разными структурами в коннектомах, участвующих в обработке разномодальной информации, схематически представлены на рис. Анализ возможных механизмов взаимозависимого функционирования нейронов в коннектоме, включающем топографически связанные области неокортекса, гиппокампа, БГ, таламуса, мозжечка и связанные с ними различные под-

корковые ядра, проведен нами ранее (Силькис 2021a; 2021b; 2021c; 2022).

Существенное влияние на функционирование коннектома оказывает дофамин, который выделяется в стриатуме и коре при включении внимания в обработку сенсорной информации (Силькис 2007; 2015, Silkis 2007). При произвольном внимании дофамин выделяется в ответ на появление сенсорных стимулов. Возникновению ответов дофаминергических клеток на зрительные стимулы может способствовать растормаживание нейронов верхнего двухолмия (ВД) через прямой путь в БГ (Silkis 2007). (На рисунке этот путь не показан с целью упрощения). Нейроны ВД и реципрокно связанные с ними нейроны ППЯ возбуждают друг друга, а нейроны ППЯ возбуждают дофаминергические клетки (рис.). Поскольку нейроны ВД получают иннервацию также из слухового поля А1 и реагируют на звук (Hirsch et al. 1985), звуковые тоны через ВД также могут приводить к разрядам дофаминергических клеток (Силькис 2015).

При произвольном внимании дофамин может выделяться вследствие активации нейронов ПФК, которые возбуждают дофаминергические клетки как непосредственно, так и через СТЯ (рис.). Кроме того, при произвольном внимании нейроны ПФК по нисходящим кортико-кортикальным аксонам возбуждают нейроны тех областей коры, где обрабатываются свойства сенсорного стимула, на который направлено внимание. Нейроны указанных областей активируются сильнее остальных, поскольку к ним через таламус поступает еще и восходящее возбуждение от сенсорного стимула, обладающего таким свойством.

Нами впервые было указано на то, что дофамин разнонаправленно влияет на эффективность сильных и слабых кортико-стриатных входов (Silkis 2001). Это приводит к дофамин-зависимой реорганизации эффективности межнейронных связей в цепях К—БГ—Т—К. В результате этого выходные ядра БГ оказывают соответственно растормаживающее и ингибирующее действие на первоначально сильно и слабо возбужденные сенсорным стимулом нейроны таламуса и топографически связанные с ними нейроны коры (Силькис 2007; Silkis 2007). Поскольку корковые нейроны, реагирующие на стимул (или свойство стимула), на который было направлено внимание, первоначально активируются наиболее сильно, выделение дофамина в стриатуме и циркуляция активности в цепях К—БГ—Т—К способствуют усилению реакций именно этих нейронов, тогда как ответы корковых нейронов, чувствительных

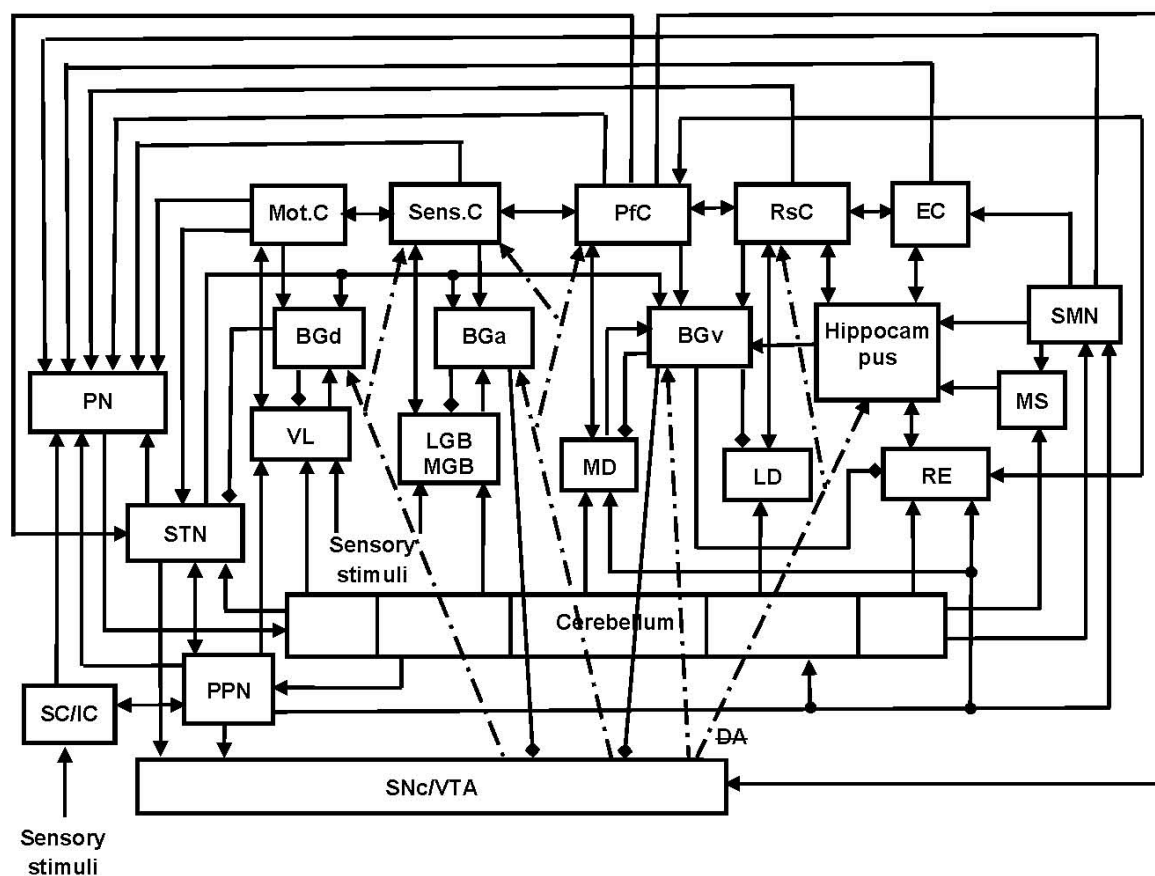


Рис. Топографическая организация нейронных цепей в глобальном коннектоме, состоящем из коннектомов, которые участвуют в обработке моторной, сенсорной и лимбической информации.

Каждый коннектом включает область неокортекса, связанное с ней ядро таламуса, а также соответствующие участки мозжечка, базальных ганглиев, субталамического и педункулопонтинного ядер и ядер моста. Во все коннектомы поступает дофамин. Mot.C и Sens.C — моторная и сенсорные области коры соответственно; PFC, RsC, EC — префронтальная, ретроспленальная кора, энторинальная области коры соответственно; BGd, BGa and BGv — дорзальная, ассоциативная и вентральная части базальных ганглиев соответственно; STN — субталамическое ядро; PPN — педункулопонтинное ядро; SNc — компактная часть черного вещества; VTA — вентральное поле покрышки; VL, MD, LD — вентролатеральное, медиодорзальное, латеродорзальное таламическое ядро соответственно; RE — таламическое ядро реуниенс; LGB и MGB — наружное и внутреннее коленчатое тело соответственно; SC и IC — верхнее и нижнее двухолмие соответственно. PN — ядра моста; MS — медиальная перегородка; SMN — супрамамиллярное ядро; DA — дофамин.

Линии, заканчивающиеся стрелками и ромбами, — возбуждающие и тормозные связи соответственно.

Штрих-пунктирные линии со стрелками — дофаминергические входы

Fig. Topographic organization of neural loops in the global connectome. It consists of connectomes involved in the processing of motor, sensory and limbic information. Each connectome includes a neocortical area, connected with it thalamic nucleus, as well as the corresponding regions of the cerebellum, basal ganglia, subthalamic and pedunculopontine nuclei, and pontine nucleus. Mot.C and Sens.C—motor and sensory cortical areas, respectively; PFC, RsC, EC—prefrontal, retrosplenial, and entorhinal cortical areas, respectively; BGd, BGa and BGv—dorsal, associative and ventral parts of the basal ganglia, respectively; STN and PPN—subthalamic and pedunculopontine nuclei, respectively; SNc—substantia nigra pars compacta; VTA—ventral tegmental area; VL, MD, LD—ventrolateral, mediodorsal and laterodorsal thalamic nuclei, respectively; RE—thalamic reuniens nucleus; LGB and MGB—lateral and medial geniculate body, respectively; SC and IC—superior and inferior colliculus, respectively; PN—pontine nuclei; MS—medial septum; SMN—supramammillary nucleus; DA—dopamine. Lines ending with arrows and rhombuses represent excitatory and inhibitory inputs, respectively. Dash-dotted lines with arrows are dopaminergic inputs

к другим стимулам (или к другим свойствам стимула), подавляются. Из этого механизма следует, что внимание может модулировать только те компоненты ответов корковых нейронов на сенсорные стимулы, чьи латентные периоды (ЛП) превышают ЛП реакций дофаминергических клеток на эти стимулы (80–100 мс).

На функционирование нейронной сети, участвующей в процессах внимания, должно влиять и модулирующее действие дофамина на моносинаптические таламо-кортикальные входы (Силькис 2015). То, что на этих входах может индуцироваться длительная потенция и длительная депрессия, было впервые продемонстрировано в наших экспериментах для входов в зрительную и слуховую области коры из наружного и внутреннего коленчатого тел соответственно (Вебер и др. 1988; Силькис 1995). Характер влияния каждого из нейромодуляторов на эффективность синаптической передачи зависит от типа активируемых им постсинаптических рецепторов (Силькис 2002). Согласно правилам модуляции для пирамидных нейронов гиппокампа и коры, воздействие дофамина на рецепторы D1 должно способствовать индукции длительной потенции эффективности возбуждающих входов к этим нейронам (Силькис 2002). Поэтому выделение дофамина в сенсорной и префронтальной областях коры за счет активации рецепторов D1 может способствовать усилению таламо-кортикального и кортико-кортикального возбуждения, что приведет к увеличению активности нейронов коры. Из механизма функционирования нейронных цепей К—БГ—Т—К следует, что это увеличение должно способствовать улучшению условий для включения произвольного внимания в обработку сенсорной информации. В пользу такой возможности могут свидетельствовать данные об усилении внимания к мишени при введении в ПФК агониста рецепторов D1 (Chudasama, Robbins 2004).

Необходимо учитывать не только процессы, протекающие в цепях К—БГ—Т—К, включающих сенсорные области коры и ПФК, но и процессы, протекающие в цепях К—БГ—Т—К, включающих теменную и цингулярную области, которые играют существенную роль в процессах внимания. Кроме того, в нейронную сеть должны быть включены связанные с гиппокампом, ПФК и РсК таламические ядра РЕ, МД и ЛД, которые проецируются в вентральный стриатум — прилежащее ядро — и являются звеньями лимбических цепей К—БГ—Т—К, а также цепи гиппокамп—БГ—Т—гиппокамп (рис.). Аксонные окончания гиппокампальных нейронов конвергируют на шипи-

ковых клетках прилежащего ядра с аксонными окончаниями нейронов ПФК (Finch 1996) (рис.). Эффективность входа из ПФК в прилежащее ядро мала, и сигналы из ПФК могут приводить к разрядам шипиковых клеток только в присутствии сигналов из гиппокампа (O'Donnel, Grace 1995). Благодаря этому гиппокамп через БГ способствует циркуляции активности в лимбических цепях К—БГ—Т—К и обеспечивает влияние ПФК на активность клеток-мишеней БГ, включая таламус, СТЯ и ППЯ (Силькис 2014). Участвуя в функционировании лимбических цепей, гиппокамп может вносить существенный вклад в процессы произвольного внимания, управляемого памятью.

При проведении анализа возможных механизмов взаимозависимого функционирования нейронов в коннектоме было отмечено, что кора и гиппокамп могут влиять на функционирование мозжечка через таламус и ядра моста (ЯМ), а также через БГ (Силькис 2021a; 2021b; 2021c; 2022). В свою очередь, мозжечок может влиять на процессы внимания, так как воздействует на активность разных полей неокортекса и БГ через таламические ядра. На функционирование гиппокампа мозжечок может влиять через таламическое ядро РЕ, а также через РсК и ПФК (рис.). Кроме того, нейроны глубоких ядер мозжечка возбуждают медиальную перегородку и супрамамиллярное ядро, которые проецируются в гиппокамп и могут облегчать формирование нейронных отображений ассоциаций «объект — место» в разных полях гиппокампа (Силькис 2021c). Эти отображения сохраняются в памяти и, по-видимому, извлекаются оттуда при необходимости обратить произвольное внимание на этот объект (или его свойства), расположенный в определенном локусе пространства. Поскольку гиппокамп и ПФК получают возбуждение от таламических ядер РЕ и МД, активируемых сенсорными стимулами через ВД, а мозжечок получает возбуждение от ВД через ЯМ (рис.), при поступлении сенсорного стимула нейроны гиппокампа и ПФК получают дополнительное возбуждение. Разряды имеющихся в гиппокампе «клеток новизны» и «клеток места», способствуя выделению дофамина, могут облегчить привлечение произвольного и непроизвольного внимания к новым стимулам и к стимулам, расположенным в определенных локусах пространства.

Показано, что в тех случаях, когда внимание управлялось памятью, в ПФК и гиппокампе активность увеличивалась и усиливалась ее связь с активностью в зрительных областях коры (Günseli, Aly 2020). С учетом предлагаемо-

го механизма произвольного внимания активность в зрительных областях коры могла увеличиваться вследствие возрастания нисходящего возбуждения со стороны ПФК. В результате наблюдалось и усиление связей между префронтальной и зрительной областями коры. Следует различать процессы внимания, направленного к стимулу, вызванному из памяти, и внимания к стимулу, который подкрепляется при обучении. В первом случае должна увеличиться активность в гиппокампе и коре. Во втором случае при подкреплении должно увеличиться выделение дофамина в стриатуме, что приведет к реорганизации активности в БГ и связанных с ними структурах. С помощью функциональной магнитно-резонансной томографии показано, что контекстная память и обучение с подкреплением способствуют направленности внимания при визуальном поиске. При этом оказалось, что по мере предъявления проб активность в гиппокампе, а не в стриатуме позволяет предсказать улучшение внимания с помощью контекстной памяти, тогда как активность в стриатуме, а не в гиппокампе позволяет предсказать улучшение внимания вследствие подкрепления ассоциации «стимул — реакция» (Goldfarb et al. 2016). Эти данные указывают на различный вклад стриатума и гиппокампа в функционирование коннектома при выполнении задач, требующих разных видов внимания.

Необходимо учитывать и то обстоятельство, что дофамин-зависимые перестройки в БГ вносят определенный вклад в оculoмоторную активность. Согласно предложенному нами механизму обработки зрительной информации (Силькис 2006), выделение дофамина и растормаживание через БГ нейронов ВД, проецирующихся в глазодвигательные структуры, может способствовать фокусированию глаз на стимул, к которому привлечено внимание, что дополнительно усилит реакции нейронов таламуса и коры.

Значительный вклад в процесс внимания может вносить ретикулярное ядро таламуса (Pazo et al. 2013). Это ядро (на рисунке не представлено с целью упрощения) получает тормозную иннервацию из выходных ядер БГ. Поскольку ГАМКергические нейроны ретикулярного ядра таламуса иннервируют другие таламические ядра, проецирующиеся в кору, при определенных условиях может происходить растормаживание этих ядер, что приведет к усилению таламокортикального возбуждения. Хотя ПФК не имеет прямых проекций в ретикулярное ядро, она может влиять на него через БГ. Полагают, что

эта цепь позволяет улучшить обработку сигналов той модальности, на которую направлено произвольное внимание, и подавить обработку сигналов той модальности, которую нужно игнорировать (Nakajima et al. 2019).

Нами было выдвинуто предположение, что в силу сходства функциональной организации разных коннектомов механизмы обработки стимулов определенной модальности в каждом из них должны быть однотипными (Силькис 2022). Можно предположить, что и включение произвольного внимания в обработку стимулов определенной сенсорной модальности, и их осознание также базируются на сходных механизмах для всех коннектомов.

Особенности функционирования коннектома в отсутствие внимания, приводящего к отсутствию осознанного восприятия

Характер функционирования коннектома в присутствии произвольного внимания и в его отсутствие должен различаться, поскольку, как отмечено ранее, при произвольном внимании активность ПФК и гиппокампа относительно выше, а концентрация дофамина в стриатуме относительно ниже. В отсутствие произвольного внимания высшие фронтальные области коры слабее активируют нижележащие области коры, а восходящее кортико-кортикальное возбуждение не может эффективно переносить специфическую информацию из сенсорных областей коры в высшие вследствие ослабления сигналов по мере их продвижения и увеличения дивергентности. Обычно достаточно сильное входоспецифичное возбуждение может передаваться из низших сенсорных областей коры в более высокие через таламические ядра высокого порядка по трансталамическим путям (Sherman 2017). Однако в отсутствие внимания такому распространению должно препятствовать торможение таламуса со стороны выходных ядер БГ. Усиление этого торможения связано как со слабым возбуждением шипиковых клеток прилежащего ядра нейронами ПФК, РСК и гиппокампа, так и с низкой концентрацией дофамина в стриатуме. В отсутствие внимания дофаминергические клетки разряжаются реже вследствие их слабого возбуждения со стороны ПФК, СТЯ и ППЯ.

В отсутствие произвольного внимания нейроны СТЯ и ППЯ менее активны из-за торможения со стороны выходных ядер БГ. Кроме того, нейроны СТЯ получают более слабое возбуждение со стороны коры, а нейроны ППЯ

получают более слабое возбуждение со стороны СТЯ. В результате слабого возбуждения ЯМ со стороны коры нейроны глубоких ядер мозжечка также менее активны и потому слабее возбуждают нейроны СТЯ и ППЯ. Кроме того, нейроны глубоких ядер мозжечка слабее возбуждают таламус, включая ядро РЕ, а также медиальную перегородку и супрамамиллярное ядро. Это должно привести к снижению активности гиппокампа. Таким образом, в отсутствие произвольного внимания происходит как усиление ингибирования таламуса, так и ослабление возбуждающих взаимодействий между разными частями коннектома. В результате ухудшаются условия для циркуляции возбуждения в коннектомах и затрудняется возвращение возбуждения в кору.

Понимание возможного характера изменений функционирования коннектома в отсутствие произвольного внимания представляется важным в связи с распространенной точкой зрения, что возвращение сигнала в кору по таламо-кортикальным цепям является необходимым условием сознательного восприятия (Edelman et al. 2011). Полагают, что осознание информации человеком базируется на каскаде возвратных циклов, в каждом из которых воспринимается и оценивается текущая ситуация (Madl et al. 2011). Предполагается, что в результате циклической активности в каждой области коры формируется выходной паттерн нейронной активности, тождественный специфическому паттерну входного возбуждения (Сергин 2020). Автор указанной работы выдвинул гипотезу, что этот процесс, названный аутоотождествлением, лежит в основе сенсорного осознания и порождения мысли. Отмечено, что хотя в силу анатомии таламо-кортикальных связей когнитивный цикл является возвратным по природе, однако он реализуется при участии не только фронтальных областей коры, но также стриатума и мозжечка (Madl et al. 2011). В работе (Сергин 2020) указано на то, что в процессе аутоотождествления может участвовать нейронная цепь К—БГ—Т—К. Из функциональной организации коннектомов, включающих цепи К—БГ—Т—К, цепь гиппокамп—БГ—Т—гиппокамп, а также влияющие на их функционирование мозжечок и некоторые подкорковые ядра, непосредственно следует, что различные подкорковые структуры должны существенно влиять на время возвращения сигналов в кору и гиппокамп через таламус (рис.).

Временные параметры осознанного восприятия

Имеются различные экспериментальные данные о времени, необходимом для осознания стимула. Только при осознанном восприятии стимулов наблюдали негативные потенциалы с ЛП 170 мс и 260–300 мс, тогда как при слепоте невнимания эти компоненты ответов отсутствовали (Shafto, Pitts 2015). С осознанием сильно связан компонент ответа Р300 во фронтально-центрально-теменных областях коры, а также ответы с ЛП более 600 мс (Rutiku et al. 2015). Судя по результатам работы (Koivisto et al. 2017), связанный со стимулом потенциал с ЛП 200–300 мс чувствителен к осознанию только факта наличия стимула, тогда как его осознанная идентификация коррелирует с более поздней активностью. При оптимальных условиях осознанное распознавание эпизода происходит через 200–280 мс после предъявления стимула (Madl et al. 2011). Из обзора результатов современных исследований следует, что нейронным коррелятом зрительного осознания можно считать ответы нейронов коры с ЛП свыше 300 мс (Hutchinson 2019). По-видимому, такое время необходимо не только для возвращения сигнала в кору, но и для сопоставления нейронного отображения стимула в коре с извлеченным из памяти отображением аналогичного стимула.

Регистрация активности в прилежащем ядре при выполнении задачи на слепоту невнимания показала, что ответы на первый стимул с ЛП 80–140 мс позволяют определить, будет ли осознан второй стимул (Slagter et al. 2017). На осознанное восприятие второго стимула указывало наличие в прилежащем ядре активности с ЛП 200–400 мс (Slagter et al. 2017). Эти данные свидетельствуют в пользу участия лимбической части БГ в осознанном восприятии и указывают на необходимость окончания обработки первого стимула для осознания второго.

Следствия предлагаемого механизма включения произвольного внимания в обработку сенсорной информации и их сопоставление с результатами экспериментальных исследований слепоты невнимания

Если возвращение сигналов в кору является необходимым условием осознанного восприятия стимула, естественно предположить, что не будут осознаваться те стимулы, обработка информации о которых происходит в течение

времени, которое меньше, чем цикл циркуляции активности в коннектоме. Из предлагаемого механизма функционирования коннектома следует, что время возвращения активности в кору должно зависеть от эффективности возбуждения таламуса со стороны коры, мозжечка, ППЯ и СТЯ, а также от степени его ингибирования со стороны выходных ядер БГ. Время циркуляции возбуждения должно возрасти при увеличении тормозного воздействия на таламус и уменьшении его возбуждения. Тормозное действие на таламус со стороны БГ должно усилиться при снижении концентрации дофамина в стриатуме. При этом усилится также ингибирование СТЯ, ППЯ со стороны БГ и снизится возбуждение мозжечка со стороны СТЯ и ППЯ. В результате увеличится интервал между двумя стимулами, при котором проявляется слепота невнимания. К такому же эффекту должно привести повреждение СТЯ, ППЯ или мозжечка.

На зависимость параметров слепоты невнимания от дофамина указывают данные о том, что частота спонтанных морганий, которая коррелирует с концентрацией дофамина, позволяет предсказать выраженность слепоты невнимания (Colzato et al. 2008). Показано, что у пациентов с болезнью Паркинсона, которая характеризуется дефицитом дофамина в стриатуме, нарушаются те виды обучения, которые требуют внимания (Marinelli et al. 2017). У пациентов с болезнью Паркинсона ухудшается распознавание второй цели по сравнению со здоровыми испытуемыми, т. е. слепота невнимания усиливается (Slagter 2016). У пациентов, у которых в отсутствие лечения была сильно выражена слепота невнимания, использование L-DOPA значительно снижало ее проявления (Slagter et al. 2016). Обучение пациентов с болезнью Паркинсона улучшало и стимуляция СТЯ (Marinelli et al. 2017). Базовые процессы внимания у пациентов с болезнью Паркинсона улучшала и низкочастотная стимуляция ППЯ (Fischer et al. 2015), тогда как повреждение ППЯ приводило к глобальному дефициту внимания (Inglis et al. 2001; Kozak et al. 2005). У пациентов с поражением мозжечка наблюдали более длительный период и более сильную выраженность слепоты невнимания по сравнению со здоровыми испытуемыми (Jiang et al. 2013; Schweizer et al. 2007).

Таким образом, следствия предлагаемого механизма функционирования коннектома в отсутствие произвольного внимания согласуются с известными из литературы результатами экспериментальных исследований слепоты невнимания.

Исследование слепоты невнимания как один из подходов к изучению механизмов сознания

Как отмечено во введении, исследование особенностей слепоты невнимания является одним из подходов к изучению нейробиологических механизмов сознания в условиях, когда оно варьирует. Существующие экспериментальные данные подтвердили фундаментальный вклад внимания в осознанное восприятие (Asplund et al. 2014). При исследовании слепоты невнимания было показано, что осознание возникает на центральных этапах обработки информации по принципу «всё или ничего». Временная задержка между двумя стимулами влияла на вероятность сознательного восприятия испытуемыми второго стимула, но не влияла на точность его представления (Asplund et al. 2014). Результаты указанной работы свидетельствуют о влиянии внимания на вероятность того, что воспринимаемый стимул достигнет сознания. В ряде случаев мог быть распознан весь объект, но не некоторые его свойства. Полагают, что отсутствие эффективного распознавания какого-либо свойства стимула (например, размера или ориентации) связано со слепотой невнимания к этому свойству (Raidvee et al. 2021). Примечательно, что человек не может полностью оценить воспринятый контент без того, чтобы внимание не было явно обращено на каждую модальность (Connell, Lynott 2016).

Некоторые особенности слепоты невнимания могут быть объяснены с помощью предлагаемого механизма включения произвольного внимания в обработку сенсорной информации. Реакция осознания по принципу «всё или ничего», по-видимому, определяется тем, что произвольное внимание связано с ПФК и гиппокампом, где формируются обобщенное представление о стимуле и его пространственном расположении. Однако если требуется осознать, обладает ли стимул определенным свойством, необходимо, чтобы в обработку включилось произвольное внимание, направленное на восприятие именно этого свойства. Для выполнения данного условия ПФК должна дополнительно нисходящим образом активировать ту область сенсорной коры, в которой происходит обработка этого свойства стимула. При этом должна произойти существенная реорганизация активности в той цепи коннектома, которая включает эту область коры и связанные с ней подкорковые структуры.

Следует отметить, что в задаче настоящей работы не входил анализ участия разных областей ПФК в процессах внимания и осознания. Полагают, что дорзолатеральная ПФК сильнее взаимосвязана с областями мозга, участвующими в процессах внимания и когнитивной деятельности, тогда как вентральная ПФК связана с регионами мозга, отвечающими за эмоции. В дальнейшей работе предполагается провести такой анализ с учетом того, что каждая часть медиальной ПФК (агранулярная, передняя цингулярная, прелимбическая, информалимбическая) имеет уникальные афферентные проекции (Hoover, Vertes 2007). Будут также учтены особенности связей различных областей ПФК с разными таламическими ядрами, миндалиной, участками дорзального и вентрального стриатума, а также поля СА1 гиппокампа и субiculum (Kim, Spruston 2012; Saalman 2014; Wang, Barbas 2018; Wang, Pickel 2002). Участие миндалины представляет значительный интерес в связи с увеличением эффективности обработки эмоционально значимых стимулов за счет усиления функционирования систем внимания, опосредованных различными нейронными механизмами в миндалине и взаимосвязанных областях префронтальной коры (Pourtois et al. 2013).

Заключение

Несмотря на наличие связи между вниманием и сознанием, теоретический анализ их механизмов ранее развивался по отдельности для каждого эффекта. В работе (Raffone et al. 2014) предпринята попытка связать теорию сознания, базирующуюся на глобальном рабочем пространстве, с синтезом теорий зрительного внимания. Была разработана объединенная теория внимания и сознания, базирующаяся на едином нейрокогнитивном подходе к явлениям, связанным со зрительным поиском, слепотой невнимания и консолидацией рабочей памяти (Raffone et al. 2014). Эта теория предполагает наличие многих стадий обработки информации от ранних отображений зрительного стимула к отображениям более высокого порядка в глобальном рабочем пространстве, а также вклад внимания в доступ к сознанию. Однако в этой теории зрительное рабочее пространство ограничено только кортико-кортикальными взаимодействиями и взаимодействиями коры с подушкой таламуса, тогда как участие других подкорковых структур не учитывали.

Из предлагаемого нами механизма включения произвольного внимания в обработку инфор-

мации следует, что обработка, внимание и осознание базируются на процессах в одних и тех же нейронных сетях — коннектомах. Включенные в коннектом подкорковые структуры вносят существенный вклад в формирование и осознание нейронных отображений сенсорных стимулов в новой коре и связанном с ней гиппокампе, которые являются частями глобального рабочего пространства. Известно, что новая кора и гиппокамп имеют иерархическую организацию. Поэтому по мере продвижения сигналов из низших сенсорных областей коры в высшие в каждой области формируются нейронные отображения стимулов более высокого порядка (Силькис 2006; 2007; 2015). По мере продвижения стимулов по трисинаптическому пути через гиппокамп в его полях формируются усложняющиеся нейронные отображения ассоциаций «объект — место» более высокого порядка (Силькис 2011). По-видимому, совокупность нейронов поля СА1 гиппокампа и пирамидных нейронов высших областей коры, на которых базируются отображения высшего порядка, является источником нисходящего возбуждения, определяющего выбор коннектома, в котором реализуется включение произвольного внимания в обработку и осознание сенсорного стимула данной модальности (либо свойства этого стимула). В настоящей работе выдвинуто предположение, что в силу сходства функциональной организации различных коннектомов сходные механизмы лежат в основе включения внимания в обработку и осознание информации определенной модальности. Одновременная обработка и осознание разномодальной сенсорной информации, а также выбор необходимой реакции происходят, по-видимому, во всеобъемлющем коннектоме, состоящем из совокупности сходным образом функционирующих коннектомов (Силькис 2022) (рис.). Не исключено, что всеобъемлющий коннектом может выполнять функции когнитивного, который, согласно выдвинутой в работе (Анохин 2021) гипотезе, представляет собой глобальную нейронную сеть, обеспечивающую познавательные способности мозга. Предполагается, что эта сеть состоит из нейронных групп со специфическими когнитивными свойствами (Анохин 2021). В нашей модели специфика отдельных нейронных групп — коннектомов определяется их функциональной организацией, которая несколько различается для структур, участвующих в обработке разномодальных сенсорных стимулов (тактильных, зрительных, слуховых, обонятельных).

В настоящее время широко обсуждается вопрос о том, происходит ли зрительное осознание на ранних или на поздних стадиях обработки информации в неокортексе (см. обзор: Hutchinson 2019). Сопоставление известных экспериментальных данных с результатами анализа особенностей включения произвольного и непроизвольного внимания в обработку информации в коннектомах, смогут, по-видимому, способствовать пониманию того, какие уровни обработки могут достигнуть сознания.

Список сокращений

БГ — базальные ганглии; ВД — верхнее двухолмие; ВКТ — внутреннее коленчатое тело; ВЛ — вентролатеральное таламическое ядро; ВПП — вентральное поле покрышки; ГЯМ — глубокие ядра мозжечка; ДА — дофамин; К—БГ—Т—К — нейронная цепь «кора — базальные ганглии — таламус — кора»; ЛД — латеродорзальное ядро таламуса; МД — медиодорзальное ядро таламуса; МП — медиальная перегородка; НД — нижнее двухолмие; НКТ — наружное коленчатое тело; ППЯ — педункулопонтинное ядро; ПФК — префронтальная кора; РЕ — таламическое ядро реуниенс; РСК — ретроспленальная кора; СМЯ — супрамамиллярное ядро; СТЯ — субталамическое ядро; ЧВк — компакт-

ная часть черного вещества; ЭК — энторинальная кора; ЯМ — ядра моста.

List of abbreviations

BG—basal ganglia; C-BG-T-C—cortico-basal ganglia-thalamocortical neuronal loop; DA—dopamine; EC—entorhinal cortex; IC—inferior colliculus; LD—laterodorsal thalamic nucleus; LGB—lateral geniculate body; MD—mediodorsal thalamic nucleus; MGB—medial geniculate body; MS—medial septum; Pfc—prefrontal cortical area; PN—pontine nuclei; PPN—pedunculopontine nucleus; RE—thalamic reuniens nucleus; RsC—retrosplenial cortical area; SC—superior colliculus; SMN—supramammillary nucleus; SNc—substantia nigra pars compacta; STN—subthalamic nucleus; VL—ventrolateral thalamic nucleus; VTA—ventral tegmental area.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The author declares that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Литература

- Анохин, К. В. (2021) Когнитом: в поисках фундаментальной нейронаучной теории сознания. *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 71, № 1, с. 39–71. <https://doi.org/10.31857/S0044467721010032>
- Вебер, Н. В., Рапопорт, С. Ш., Силькис, И. Г. и др. (1988) Длительные посттетанические изменения импульсных реакций нейронов зрительной коры кошек. *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 38, № 5, с. 963–965. PMID: [3223081](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/3223081/)
- Сергин, В. Я. (2020) Автоотождествление и сенсорно-моторное повторение как физиологические механизмы сознания. *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 70, № 5, с. 696–720. <https://doi.org/10.31857/S004446772005010X>
- Силькис, И. Г. (1995) Длительные изменения эффективности возбуждательной синаптической передачи в таламо-кортикальных сетях, вызванные микростимуляцией неокортекса. *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 45, № 2, с. 321–334. PMID: [7597829](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7597829/)
- Силькис, И. Г. (2002) Унифицированный постсинаптический механизм влияния различных нейромодуляторов на модификацию возбуждательных и тормозных входов к нейронам гиппокампа (Гипотеза). *Успехи физиологических наук*, т. 33, № 1, с. 40–57. PMID: [11881334](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11881334/)
- Силькис, И. Г. (2006) Вклад синаптической пластичности в базальных ганглиях в обработку зрительной информации (гипотетический механизм). *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 56, № 6, с. 742–756.
- Силькис, И. Г. (2007) Роль дофамин-зависимых перестроек активности в цепях кора — базальные ганглии — таламус — кора в зрительном внимании (гипотетический механизм). *Успехи физиологических наук*, т. 38, № 4, с. 21–38. PMID: [18064906](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18064906/)
- Силькис, И. Г. (2011) Преимущества иерархического обобщения и хранения отображений ассоциаций «объект — место» в полях гиппокампа (гипотеза). *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 61, № 1, с. 5–23.
- Силькис, И. Г. (2014) Механизмы взаимозависимого влияния префронтальной коры, гиппокампа и миндалина на функционирование базальных ганглиев и выбор поведения. *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 64, № 1, с. 82–100. <https://doi.org/10.7868/S0044467714010110>

- Силькис, И. Г. (2015) О роли базальных ганглиев в обработке сложных звуковых стимулов и слуховом внимании. *Успехи физиологических наук*, т. 46, № 3, с. 76–92.
- Силькис, И. Г. (2021a) Влияние дофамина на взаимозависимое функционирование мозжечка, базальных ганглиев и новой коры (гипотетический механизм). *Успехи физиологических наук*, т. 52, № 1, с. 49–63. <https://doi.org/10.31857/S0301179821010094>
- Силькис, И. Г. (2021b) Возможные механизмы взаимозависимого участия базальных ганглиев и мозжечка в функционировании двигательных и сенсорных систем. *Интегративная физиология*, т. 2, № 2, с. 135–146. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-2-135-146>
- Силькис, И. Г. (2021c) Участие ядер гипоталамуса в формировании ассоциаций «объект — место» на нейронах поля СА2 гиппокампа (гипотетический механизм). *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 71, № 2, с. 147–163. <https://doi.org/10.31857/S0044467721020106>
- Силькис, И. Г. (2022) Механизмы функционирования коннектома, включающего неокортекс, гиппокамп, базальные ганглии, мозжечок и таламус. *Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова*, т. 72, № 1, с. 36–54. <https://doi.org/10.31857/S0044467722010105>
- Asplund, C. L., Fougny, D., Zughni, S. et al. (2014) The attentional blink reveals the probabilistic nature of discrete conscious perception. *Psychological Science*, vol. 25, no. 3, pp. 824–831. <https://doi.org/10.1177/0956797613513810>
- Baars, B. J. (2005) Global workspace theory of consciousness: toward a cognitive neuroscience of human experience. *Progress in Brain Research*, vol. 150, pp. 45–53. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(05\)50004-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)50004-9)
- Birrell, J. M., Brown, V. J. (2000) Medial frontal cortex mediates perceptual attentional set shifting in the rat. *Journal of Neuroscience*, vol. 20, no. 11, pp. 4320–4324. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-11-04320.2000>
- Bočková, M., Chládek, J., Jurák, P. et al. (2011) Involvement of the subthalamic nucleus and globus pallidus internus in attention. *Journal of Neural Transmission*, vol. 118, no. 8, pp. 1235–1245. <https://doi.org/10.1007/s00702-010-0575-4>
- Cassel, J. C., Ferraris, M., Quilichini, P. et al. (2021) The reuniens and rhomboid nuclei of the thalamus: A crossroads for cognition-relevant information processing? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 126, pp. 338–360. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.03.023>
- Chang, D. I., Lissek, S., Ernst, T. M. et al. (2015) Cerebellar contribution to context processing in extinction learning and recall. *Cerebellum*, vol. 14, no. 6, pp. 670–676. <https://doi.org/10.1007/s12311-015-0670-z>
- Chudasama, Y., Robbins, T. W. (2004) Dopaminergic modulation of visual attention and working memory in the rodent prefrontal cortex. *Neuropsychopharmacology*, vol. 29, no. 9, pp. 1628–1636. <https://doi.org/10.1038/sj.npp.1300490>
- Ciaramelli, E., Grady, C. L., Moscovitch, M. (2008) Top-down and bottom-up attention to memory: a hypothesis (AtoM) on the role of the posterior parietal cortex in memory retrieval. *Neuropsychologia*, vol. 46, no. 7, pp. 1828–1851. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.03.022>
- Colzato, L. S., Slagter, H. A., Spapé, M. M. et al. (2008) Blinks of the eye predict blinks of the mind. *Neuropsychologia*, vol. 46, no. 13, pp. 3179–3183. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.006>
- Connell, L., Lynott, D. (2016) Do we know what we're simulating? Information loss on transferring unconscious perceptual simulation to conscious imagery. *The Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, vol. 42, no. 8, pp. 1218–1232. <https://doi.org/10.1037/xlm0000245>
- Edelman, G. M., Gally, J. A., Baars, B. J. (2011) Biology of consciousness. *Frontiers in Psychology*, vol. 25, no. 2, article 4. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00004>
- Ekstrom, A. D., Yonelinas, A. P. (2020) Precision, binding, and the hippocampus: Precisely what are we talking about? *Neuropsychologia*, vol. 138, article 107341. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107341>
- Finch, D. M. (1996) Neurophysiology of converging synaptic inputs from the rat prefrontal cortex, amygdala, midline thalamus, and hippocampal formation onto single neurons of the caudate/putamen and nucleus accumbens. *Hippocampus*, vol. 6, no. 5, pp. 495–512. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-1063\(1996\)6:5<495::AID-HIPO3>3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-1063(1996)6:5<495::AID-HIPO3>3.0.CO;2-I)
- Fischer, J., Schwiecker, K., Bittner, V. et al. (2015) Modulation of attentional processing by deep brain stimulation of the pedunculopontine nucleus region in patients with parkinsonian disorders. *Neuropsychology*, vol. 29, no. 4, pp. 632–637. <https://doi.org/10.1037/neu0000179>
- Goldfarb, E. V., Chun, M. M., Phelps, E. A. (2016) Memory-guided attention: Independent contributions of the hippocampus and striatum. *Neuron*, vol. 89, no. 2, pp. 317–324. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.12.014>
- Günsele, E., Aly, M. (2020) Preparation for upcoming attentional states in the hippocampus and medial prefrontal cortex. *Elife*, vol. 9, article e53191. <https://doi.org/10.7554/eLife.53191>
- Gut, N. K., Winn, P. (2016) The pedunculopontine tegmental nucleus—A functional hypothesis from the comparative literature. *Movement Disorders*, vol. 31, no. 5, pp. 615–624. <https://doi.org/10.1002/mds.26556>
- Halassa, M. M., Kastner, S. (2017) Thalamic functions in distributed cognitive control. *Nature Neuroscience*, vol. 20, no. 12, pp. 1669–1679. <https://doi.org/10.1038/s41593-017-0020-1>
- Hutchinson, B. T. (2019) Toward a theory of consciousness: A review of the neural correlates of inattentional blindness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 104, pp. 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.06.003>
- Hirsch, J. A., Chan, J. C., Yin, T. C. (1985) Responses of neurons in the cat's superior colliculus to acoustic stimuli. I. Monaural and binaural response properties. *Journal of Neurophysiology*, vol. 53, no. 3, pp. 726–745. <https://doi.org/10.1152/jn.1985.53.3.726>

- Hoover, W. B., Vertes, R. P. (2007) Anatomical analysis of afferent projections to the medial prefrontal cortex in the rat. *Brain Structure and Function*, vol. 212, no. 2, pp. 149–179. <https://doi.org/10.1007/s00429-007-0150-4>
- Hsu, S. M., George, N., Wyart, V. et al. (2011) Voluntary and involuntary spatial attentions interact differently with awareness. *Neuropsychologia*, vol. 49, no. 9, pp. 2465–2474. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.04.024>
- Huettel, S. A., Güzeldere, G., McCarthy, G. (2001) Dissociating the neural mechanisms of visual attention in change detection using functional MRI. *Journal of Cognitive Neuroscience*, vol. 13, no. 7, pp. 1006–1018. <https://doi.org/10.1162/089892901753165908>
- Inglis, W. L., Olmstead, M. C., Robbins, T. W. (2001) Selective deficits in attentional performance on the 5-choice serial reaction time task following pedunclopontine tegmental nucleus lesions. *Behavioral Brain Research*, vol. 123, no. 2, pp. 117–131. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(01\)00181-4](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(01)00181-4)
- Jiang, Y., Tian, Y., Wang, K. (2013) The change of attentional blink and repetition blindness after cerebellar lesions. *Journal of Clinical Neuroscience*, vol. 20, no. 12, pp. 1742–1746. <https://doi.org/10.1016/j.jocn.2013.01.022>
- Kanai, R., Tsuchiya, N., Verstraten, F. A. (2006) The scope and limits of top-down attention in unconscious visual processing. *Current Biology*, vol. 16, no. 23, pp. 2332–2336. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.001>
- Kim, Y., Spruston, N. (2012) Target-specific output patterns are predicted by the distribution of regular-spiking and bursting pyramidal neurons in the subiculum. *Hippocampus*, vol. 22, no. 4, pp. 693–706. <https://doi.org/10.1002/hipo.20931>
- Koivisto, M., Grassini, S., Salminen-Vaparanta, N., Revonsuo A. (2017) Different electrophysiological correlates of visual awareness for detection and identification. *Journal of Cognitive Neuroscience*, vol. 29, no. 9, pp. 1621–1631. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01149
- Kozak, R., Bowmar, E. M., Latimer, M. P. et al. (2005) Excitotoxic lesions of the pedunclopontine tegmental nucleus in rats impair performance on a test of sustained attention. *Experimental Brain Research*, vol. 162, no. 2, pp. 257–264. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-2143-3>
- Kranczioch, C., Debener, S., Schwarzbach, J. et al. (2005) Neural correlates of conscious perception in the attentional blink. *NeuroImage*, vol. 24, no. 3, pp. 704–714. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.09.024>
- Leszczyński, M., Staudigl, T. (2016) Memory-guided attention in the anterior thalamus. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 66, pp. 163–165. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.04.015>
- Linley, S. B., Gallo, M. M., Vertes, R. P. (2016) Lesions of the ventral midline thalamus produce deficits in reversal learning and attention on an odor texture set shifting task. *Brain Research*, vol. 1649, pt. A, pp. 110–122. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2016.08.022>
- Madl, T., Baars, B. J., Franklin, S. (2011) The timing of the cognitive cycle. *PLoS One*, vol. 6, no. 4, article e14803. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014803>
- Marinelli, L., Quartarone, A., Hallett, M. et al. (2017) The many facets of motor learning and their relevance for Parkinson's disease. *Clinical Neurophysiology*, vol. 128, no. 7, pp. 1127–1141. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.03.042>
- McKenna, J. T., Vertes, R. P. (2004) Afferent projections to nucleus reuniens of the thalamus. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 480, no. 2, pp. 115–142. <https://doi.org/10.1002/cne.20342>
- Mori, F., Okada, K. I., Nomura, T. et al. (2016) The pedunclopontine tegmental nucleus as a motor and cognitive interface between the cerebellum and basal ganglia. *Frontiers in Neuroanatomy*, vol. 10, article 109. <https://doi.org/10.3389/fnana.2016.00109>
- Naghavi, H. R., Nyberg, L. (2005) Common fronto-parietal activity in attention, memory, and consciousness: Shared demands on integration? *Consciousness and Cognition*, vol. 14, no. 2, pp. 390–425. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2004.10.003>
- Nakajima, M., Schmitt, L. I., Halassa, M. M. (2019) Prefrontal cortex regulates sensory filtering through a basal ganglia-to-thalamus pathway. *Neuron*, vol. 103, no. 3, pp. 445–458. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.05.026>
- Nishioka, T., Hamaguchi, K., Yawata, S. et al. (2020) Chemogenetic suppression of the subthalamic nucleus induces attentional deficits and impulsive action in a five-choice serial reaction time task in mice. *Frontiers in System Neuroscience*, vol. 14, article 38. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.05.026>
- O'Donnell, P., Grace, A. A. (1995) Synaptic interactions among excitatory afferents to nucleus accumbens neurons: Hippocampal gating of prefrontal cortical input. *Journal of Neuroscience*, vol. 15, no. 5, pp. 3622–3639. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.15-05-03622.1995>
- Parent, A.; Hazrati, L. N. (1995) Functional anatomy of the basal ganglia. I. The cortico-basal ganglia-thalamo-cortical loop. *Brain Research Review*, vol. 20, no. 1, pp. 91–127. [https://doi.org/10.1016/0165-0173\(94\)00007-c](https://doi.org/10.1016/0165-0173(94)00007-c)
- Pazo, J. H., Barceló, A. C., Bellantonio, E. et al. (2013) Electrophysiologic study of globus pallidus projections to the thalamic reticular nucleus. *Brain Research Bulletin*, vol. 94, pp. 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2013.02.009>
- Pourtois, G., Schettino, A., Vuilleumier, P. (2013) Brain mechanisms for emotional influences on perception and attention: What is magic and what is not. *Biological Psychology*, vol. 92, no. 3, pp. 492–512. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2012.02.007>

- Pugnaghi, G., Memmert, D., Kreitz, C. (2020) Loads of unconscious processing: The role of perceptual load in processing unattended stimuli during inattention blindness. *Attention, Perception, & Psychophysics*, vol. 82, no. 5, pp. 2641–2651. <https://doi.org/10.3758/s13414-020-01982-8>
- Raffone, A., Srinivasan, N., van Leeuwen, C. (2014) The interplay of attention and consciousness in visual search, attentional blink and working memory consolidation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science*, vol. 369, no. 1641, article 20130215. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0215>
- Raidvee, A., Toom, M., Allik, J. (2021) A method for detection of inattention feature blindness. *Attention, Perception, & Psychophysics*, vol. 83, no. 3, pp. 1282–1289. <https://doi.org/10.3758/s13414-020-02234-5>
- Redinbaugh, M. J., Phillips, J. M., Kambi, N. A. et al. (2020) Thalamus modulates consciousness via layer-specific control of cortex. *Neuron*, vol. 106, no. 1, pp. 66–75. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.01.005>
- Rutiku, R., Martin, M., Bachmann, T. et al. (2015) Does the p300 reflect conscious perception or its consequences? *Neuroscience*, vol. 298, pp. 180–189. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.04.029>
- Saalman, Y. B. (2014) Intralaminar and medial thalamic influence on cortical synchrony, information transmission and cognition. *Frontiers in System Neuroscience*, vol. 8, article 83. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00083>
- Schliebs, R., Arendt, T. (2011) The cholinergic system in aging and neuronal degeneration. *Behavioral Brain Research*, vol. 221, no. 2, pp. 555–563. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.11.058>
- Schmalbach, B., Günther, V., Raethjen, J. et al. (2014) The subthalamic nucleus influences visuospatial attention in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, vol. 26, no. 3, pp. 543–550. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00502
- Schweizer, T. A., Alexander, M. P., Cusimano, M. et al. (2007) Fast and efficient visuotemporal attention requires the cerebellum. *Neuropsychologia*, vol. 45, no. 13, pp. 3068–3074. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.05.018>
- Shafto, J. P., Pitts, M. A. (2015) Neural signatures of conscious face perception in an inattention blindness paradigm. *Journal of Neuroscience*, vol. 35, no. 31, pp. 10940–10948. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0145-15.2015>
- Sherman, S. M. (2017) Functioning of Circuits Connecting Thalamus and Cortex. *Comprehensive Physiology*, vol. 7, no. 2, pp. 713–739. <https://doi.org/10.1002/cphy.c160032>
- Silkis, I. (2001) The cortico-basal ganglia-thalamocortical circuit with synaptic plasticity. II. Mechanism of synergistic modulation of thalamic activity via the direct and indirect pathways through the basal ganglia. *Biosystems*, vol. 59, no. 1, pp. 7–14. [https://doi.org/10.1016/s0303-2647\(00\)00135-0](https://doi.org/10.1016/s0303-2647(00)00135-0)
- Silkis, I. (2007) A hypothetical role of cortico-basal ganglia-thalamocortical loops in visual processing. *Biosystems*, vol. 89, no. 1–3, pp. 227–235. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2006.04.020>
- Slagter, H. A., Mazaheri, A., Reteig, L. C. et al. (2017) Contributions of the ventral striatum to conscious perception: An intracranial EEG study of the attentional blink. *Journal of Neuroscience*, vol. 37, no. 5, pp. 1081–1089. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2282-16.2016>
- Slagter, H. A., van Wouwe, N. C., Kanoff, K. et al. (2016) Dopamine and temporal attention: An attentional blink study in Parkinson's disease patients on and off medication. *Neuropsychologia*, vol. 91, pp. 407–414. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.09.006>
- Summerfield, J. J., Lepsien, J., Gitelman, D. R. et al. (2006) Orienting attention based on long-term memory experience. *Neuron*, vol. 49, no. 6, pp. 905–916. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.01.021>
- Vitale, F., Capozzo, A., Mazzone, P. et al. (2019) Neurophysiology of the pedunculopontine tegmental nucleus. *Neurobiology of Disease*, vol. 128, pp. 19–30. <https://doi.org/10.1016/j.nbd.2018.03.004>
- Wang, J., Barbas, H. (2018) Specificity of primate amygdalar pathways to hippocampus. *Journal of Neuroscience*, vol. 38, no. 47, pp. 10019–10041. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1267-18.2018>
- Wang, H., Pickel, V. M. (2002) Dopamine D2 receptors are present in prefrontal cortical afferents and their targets in patches of the rat caudate-putamen nucleus. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 442, no. 4, pp. 392–404. <https://doi.org/10.1002/cne.10086>
- Zorzo, C., Arias, J. L., Méndez, M. (2021) Hippocampus and cortex are involved in the retrieval of a spatial memory under full and partial cue availability. *Behavioral Brain Research*, vol. 405, pp. 113204. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2021.113204>

References

- Anokhin, K. V. (2021) Kognitom: v poiskakh fundamental'noj nejronauchnoj teorii soznaniya [Cognitome: In search of fundamental neuroscience theory of consciousness]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova*, vol. 71, no. 1, pp. 39–71. <https://doi.org/10.31857/S004446721010032> (In Russian)
- Asplund, C. L., Fougny, D., Zughni, S. et al. (2014) The attentional blink reveals the probabilistic nature of discrete conscious perception. *Psychological Science*, vol. 25, no. 3, pp. 824–831. <https://doi.org/10.1177/0956797613513810> (In English)
- Baars, B. J. (2005) Global workspace theory of consciousness: toward a cognitive neuroscience of human experience. *Progress in Brain Research*, vol. 150, pp. 45–53. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(05\)50004-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)50004-9) (In English)
- Birrell, J. M., Brown, V. J. (2000) Medial frontal cortex mediates perceptual attentional set shifting in the rat. *Journal of Neuroscience*, vol. 20, no. 11, pp. 4320–4324. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-11-04320.2000> (In English)

- Bočková, M., Chládek, J., Jurák, P. et al. (2011) Involvement of the subthalamic nucleus and globus pallidus internus in attention. *Journal of Neural Transmission*, vol. 118, no. 8, pp. 1235–1245. <https://doi.org/10.1007/s00702-010-0575-4> (In English)
- Cassel, J. C., Ferraris, M., Quilichini, P. et al. (2021) The reuniens and rhomboid nuclei of the thalamus: A crossroads for cognition-relevant information processing? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 126, pp. 338–360. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.03.023> (In English)
- Chang, D. I., Lissek, S., Ernst, T. M. et al. (2015) Cerebellar contribution to context processing in extinction learning and recall. *Cerebellum*, vol. 14, no. 6, pp. 670–676. <https://doi.org/10.1007/s12311-015-0670-z> (In English)
- Chudasama, Y., Robbins, T. W. (2004) Dopaminergic modulation of visual attention and working memory in the rodent prefrontal cortex. *Neuropsychopharmacology*, vol. 29, no. 9, pp. 1628–1636. <https://doi.org/10.1038/sj.npp.1300490> (In English)
- Ciaramelli, E., Grady, C. L., Moscovitch, M. (2008) Top-down and bottom-up attention to memory: a hypothesis (AtoM) on the role of the posterior parietal cortex in memory retrieval. *Neuropsychologia*, vol. 46, no. 7, pp. 1828–1851. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.03.022> (In English)
- Colzato, L. S., Slagter, H. A., Spapé, M. M. et al. (2008) Blinks of the eye predict blinks of the mind. *Neuropsychologia*, vol. 46, no. 13, pp. 3179–3183. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.006> (In English)
- Connell, L., Lynott, D. (2016) Do we know what we're simulating? Information loss on transferring unconscious perceptual simulation to conscious imagery. *The Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, vol. 42, no. 8, pp. 1218–1232. <https://doi.org/10.1037/xlm0000245> (In English)
- Edelman, G. M., Gally, J. A., Baars, B. J. (2011) Biology of consciousness. *Frontiers in Psychology*, vol. 25, no. 2, article 4. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00004> (In English)
- Ekstrom, A. D., Yonelinas, A. P. (2020) Precision, binding, and the hippocampus: Precisely what are we talking about? *Neuropsychologia*, vol. 138, article 107341. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107341> (In English)
- Finch, D. M. (1996) Neurophysiology of converging synaptic inputs from the rat prefrontal cortex, amygdala, midline thalamus, and hippocampal formation onto single neurons of the caudate/putamen and nucleus accumbens. *Hippocampus*, vol. 6, no. 5, pp. 495–512. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-1063\(1996\)6:5<495::AID-HIPO3>3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-1063(1996)6:5<495::AID-HIPO3>3.0.CO;2-I) (In English)
- Fischer, J., Schwiecker, K., Bittner, V. et al. (2015) Modulation of attentional processing by deep brain stimulation of the pedunculopontine nucleus region in patients with parkinsonian disorders. *Neuropsychology*, vol. 29, no. 4, pp. 632–637. <https://doi.org/10.1037/neu0000179> (In English)
- Goldfarb, E. V., Chun, M. M., Phelps, E. A. (2016) Memory-guided attention: Independent contributions of the hippocampus and striatum. *Neuron*, vol. 89, no. 2, pp. 317–324. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.12.014> (In English)
- Günseli, E., Aly, M. (2020) Preparation for upcoming attentional states in the hippocampus and medial prefrontal cortex. *Elife*, vol. 9, article e53191. <https://doi.org/10.7554/eLife.53191> (In English)
- Gut, N. K., Winn, P. (2016) The pedunculopontine tegmental nucleus-A functional hypothesis from the comparative literature. *Movement Disorders*, vol. 31, no. 5, pp. 615–624. <https://doi.org/10.1002/mds.26556> (In English)
- Halassa, M. M., Kastner, S. (2017) Thalamic functions in distributed cognitive control. *Nature Neuroscience*, vol. 20, no. 12, pp. 1669–1679. <https://doi.org/10.1038/s41593-017-0020-1> (In English)
- Hutchinson, B. T. (2019) Toward a theory of consciousness: A review of the neural correlates of inattentional blindness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 104, pp. 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.06.003> (In English)
- Hirsch, J. A., Chan, J. C., Yin, T. C. (1985) Responses of neurons in the cat's superior colliculus to acoustic stimuli. I. Monaural and binaural response properties. *Journal of Neurophysiology*, vol. 53, no. 3, pp. 726–745. <https://doi.org/10.1152/jn.1985.53.3.726> (In English)
- Hoover, W. B., Vertes, R. P. (2007) Anatomical analysis of afferent projections to the medial prefrontal cortex in the rat. *Brain Structure and Function*, vol. 212, no. 2, pp. 149–179. <https://doi.org/10.1007/s00429-007-0150-4> (In English)
- Hsu, S. M., George, N., Wyart, V. et al. (2011) Voluntary and involuntary spatial attentions interact differently with awareness. *Neuropsychologia*, vol. 49, no. 9, pp. 2465–2474. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.04.024> (In English)
- Huettel, S. A., Güzeldere, G., McCarthy, G. (2001) Dissociating the neural mechanisms of visual attention in change detection using functional MRI. *Journal of Cognitive Neuroscience*, vol. 13, no. 7, pp. 1006–1018. <https://doi.org/10.1162/089892901753165908> (In English)
- Inglis, W. L., Olmstead, M. C., Robbins, T. W. (2001) Selective deficits in attentional performance on the 5-choice serial reaction time task following pedunculopontine tegmental nucleus lesions. *Behavioral Brain Research*, vol. 123, no. 2, pp. 117–131. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(01\)00181-4](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(01)00181-4) (In English)
- Jiang, Y., Tian, Y., Wang, K. (2013) The change of attentional blink and repetition blindness after cerebellar lesions. *Journal of Clinical Neuroscience*, vol. 20, no. 12, pp. 1742–1746. <https://doi.org/10.1016/j.jocn.2013.01.022> (In English)

- Kanai, R., Tsuchiya, N., Verstraten, F. A. (2006) The scope and limits of top-down attention in unconscious visual processing. *Current Biology*, vol. 16, no. 23, pp. 2332–2336. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.001> (In English)
- Kim, Y., Spruston, N. (2012) Target-specific output patterns are predicted by the distribution of regular-spiking and bursting pyramidal neurons in the subiculum. *Hippocampus*, vol. 22, no. 4. pp. 693–706. <https://doi.org/10.1002/hipo.20931> (In English)
- Koivisto, M., Grassini, S., Salminen-Vaparanta, N., Revonsuo A. (2017) Different electrophysiological correlates of visual awareness for detection and identification. *Journal of Cognitive Neuroscience*, vol. 29, no. 9, pp. 1621–1631. https://doi.org/10.1162/jocn_a.01149 (In English)
- Kozak, R., Bowman, E. M., Latimer, M. P. et al. (2005) Excitotoxic lesions of the pedunculopontine tegmental nucleus in rats impair performance on a test of sustained attention. *Experimental Brain Research*, vol. 162, no. 2, pp. 257–264. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-2143-3> (In English)
- Kranczioch, C., Debener, S., Schwarzbach, J. et al. (2005) Neural correlates of conscious perception in the attentional blink. *NeuroImage*, vol. 24, no. 3, pp. 704–714. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.09.024> (In English)
- Leszczyński, M., Staudigl, T. (2016) Memory-guided attention in the anterior thalamus. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 66, pp. 163–165. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.04.015> (In English)
- Linley, S. B., Gallo, M. M., Vertes, R. P. (2016) Lesions of the ventral midline thalamus produce deficits in reversal learning and attention on an odor texture set shifting task. *Brain Research*, vol. 1649, pt. A, pp. 110–122. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2016.08.022> (In English)
- Madl, T., Baars, B. J., Franklin, S. (2011) The timing of the cognitive cycle. *PLoS One*, vol. 6, no. 4, article e14803. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014803> (In English)
- Marinelli, L., Quartarone, A., Hallett, M. et al. (2017) The many facets of motor learning and their relevance for Parkinson's disease. *Clinical Neurophysiology*, vol. 128, no. 7, pp. 1127–1141. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.03.042> (In English)
- McKenna, J. T., Vertes, R. P. (2004) Afferent projections to nucleus reuniens of the thalamus. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 480, no. 2, pp. 115–142. <https://doi.org/10.1002/cne.20342> (In English)
- Mori, F., Okada, K. I., Nomura, T. et al. (2016) The pedunculopontine tegmental nucleus as a motor and cognitive interface between the cerebellum and basal ganglia. *Frontiers in Neuroanatomy*, vol. 10, article 109. <https://doi.org/10.3389/fnana.2016.00109> (In English)
- Naghavi, H. R., Nyberg, L. (2005) Common fronto-parietal activity in attention, memory, and consciousness: Shared demands on integration? *Consciousness and Cognition*, vol. 14, no. 2, pp. 390–425. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2004.10.003> (In English)
- Nakajima, M., Schmitt, L. I., Halassa, M. M. (2019) Prefrontal cortex regulates sensory filtering through a basal ganglia-to-thalamus pathway. *Neuron*, vol. 103, no. 3, pp. 445–458. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.05.026> (In English)
- Nishioka, T., Hamaguchi, K., Yawata, S. et al. (2020) Chemogenetic suppression of the subthalamic nucleus induces attentional deficits and impulsive action in a five-choice serial reaction time task in mice. *Frontiers in System Neuroscience*, vol. 14, article 38. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.05.026> (In English)
- O'Donnell, P., Grace, A. A. (1995) Synaptic interactions among excitatory afferents to nucleus accumbens neurons: Hippocampal gating of prefrontal cortical input. *Journal of Neuroscience*, vol. 15, no. 5, pp. 3622–3639. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.15-05-03622.1995> (In English)
- Parent, A.; Hazrati, L. N. (1995) Functional anatomy of the basal ganglia. I. The cortico-basal ganglia-thalamo-cortical loop. *Brain Research Review*, vol. 20, no. 1, pp. 91–127. [https://doi.org/10.1016/0165-0173\(94\)00007-c](https://doi.org/10.1016/0165-0173(94)00007-c) (In English)
- Pazo, J. H., Barceló, A. C., Bellantonio, E. et al. (2013) Electrophysiological study of globus pallidus projections to the thalamic reticular nucleus. *Brain Research Bulletin*, vol. 94, pp. 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2013.02.009> (In English)
- Pourtois, G., Schettino, A., Vuilleumier, P. (2013) Brain mechanisms for emotional influences on perception and attention: What is magic and what is not. *Biological Psychology*, vol. 92, no. 3, pp. 492–512. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2012.02.007> (In English)
- Pugnaghi, G., Memmert, D., Kreitz, C. (2020) Loads of unconscious processing: The role of perceptual load in processing unattended stimuli during inattentive blindness. *Attention, Perception, & Psychophysics*, vol. 82, no. 5, pp. 2641–2651. <https://doi.org/10.3758/s13414-020-01982-8> (In English)
- Raffone, A., Srinivasan, N., van Leeuwen, C. (2014) The interplay of attention and consciousness in visual search, attentional blink and working memory consolidation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science*, vol. 369, no. 1641, article 20130215. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0215> (In English)
- Raidvee, A., Toom, M., Allik, J. (2021) A method for detection of inattentional feature blindness. *Attention, Perception, & Psychophysics*, vol. 83, no. 3, pp. 1282–1289. <https://doi.org/10.3758/s13414-020-02234-5> (In English)
- Redinbaugh, M. J., Phillips, J. M., Kambi, N. A. et al. (2020) Thalamus modulates consciousness via layer-specific control of cortex. *Neuron*, vol. 106, no. 1, pp. 66–75. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.01.005> (In English)
- Rutiku, R., Martin, M., Bachmann, T. et al. (2015) Does the p300 reflect conscious perception or its consequences? *Neuroscience*, vol. 298, pp. 180–189. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.04.029> (In English)

- Saalmann, Y. B. (2014) Intralaminar and medial thalamic influence on cortical synchrony, information transmission and cognition. *Frontiers in System Neuroscience*, vol. 8, article 83. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00083> (In English)
- Schliebs, R., Arendt, T. (2011) The cholinergic system in aging and neuronal degeneration. *Behavioral Brain Research*, vol. 221, no. 2, pp. 555–563. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.11.058> (In English)
- Schmalbach, B., Günther, V., Raethjen, J. et al. (2014) The subthalamic nucleus influences visuospatial attention in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, vol. 26, no. 3, pp. 543–550. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00502 (In English)
- Schweizer, T. A., Alexander, M. P., Cusimano, M. et al. (2007) Fast and efficient visuotemporal attention requires the cerebellum. *Neuropsychologia*, vol. 45, no. 13, pp. 3068–3074. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.05.018> (In English)
- Sergin, V. Ya. (2020) Avtootozhdestvlenie i sensorno-motornoe povtorenie kak fiziologicheskie mekhanizmy soznaniya [Autoidentification and sensory-motor rehearsal as physiological mechanisms of consciousness]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova — I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 70, no. 5, pp. 696–720. <https://doi.org/10.31857/S004446772005010X> (In Russian)
- Shafiq, J. P., Pitts, M. A. (2015) Neural signatures of conscious face perception in an inattention blindness paradigm. *Journal of Neuroscience*, vol. 35, no. 31, pp. 10940–10948. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0145-15.2015> (In English)
- Sherman, S. M. (2017) Functioning of Circuits Connecting Thalamus and Cortex. *Comprehensive Physiology*, vol. 7, no. 2, pp. 713–739. <https://doi.org/10.1002/cphy.c160032> (In English)
- Sil'kis, I. G. (1995) Dlitel'nye izmeneniya effektivnosti vozбудitelnoj sinapticheskoj peredachi v talamo-kortikal'nykh setyakh, vyzvannye mikrostimulyatsiej neokorteksa [Long-term changes in the efficiency of excitatory synaptic transmission in the thalamocortical networks evoked by microstimulation of the neocortex]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova*, vol. 45, no. 2, pp. 321–334. PMID: 7597829 (In Russian)
- Silkis, I. (2001) The cortico-basal ganglia-thalamocortical circuit with synaptic plasticity. II. Mechanism of synergistic modulation of thalamic activity via the direct and indirect pathways through the basal ganglia. *Biosystems*, vol. 59, no. 1, pp. 7–14. [https://doi.org/10.1016/s0303-2647\(00\)00135-0](https://doi.org/10.1016/s0303-2647(00)00135-0) (In English)
- Sil'kis, I. G. (2002) Unifitsirovannyj postsinapticheskij mekhanizm vliyaniya razlichnykh nejromodulyatorov na modifikatsiyu vozбудitel'nykh i tormoznykh vkhodov k nejronam gippokampa (gipoteza) [A unified postsynaptic mechanism for the effect of various neuromodulators on modification of potentiated and depressed inputs to hippocampal cells (hypothesis)]. *Uspekhi Fiziologicheskikh Nauk*, vol. 33, no. 1, pp. 40–57. PMID: 11881334 (In Russian)
- Silkis, I. G. (2006) Vklad sinapticheskoj plastichnosti v bazal'nykh gangliyakh v obrabotku zritelnoj informatsii (gipoteticheskij mekhanizm) [A contribution of synaptic plasticity in the basal ganglia to processing of visual information]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova*, vol. 56, no. 6, pp. 742–756. (In Russian)
- Silkis, I. (2007) A hypothetical role of cortico-basal ganglia-thalamocortical loops in visual processing. *Biosystems*, vol. 89, no. 1–3, pp. 227–235. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2006.04.020> (In English)
- Silkis, I. G. (2007) Rol' dofamin-zavisimykh perestroek aktivnosti v tsepyakh kora — bazal'nye ganglii — talamus — kora v zritelnom vnimanii (gipoteticheskij mekhanizm) [A role of dopamine-dependent activity reorganizations in the cortico-basal ganglia-thalamocortical loops in visual attention (hypothetical mechanism)]. *Uspekhi Fiziologicheskikh Nauk*, vol. 38, no. 4, pp. 21–38. PMID: 18064906 (In Russian)
- Sil'kis, I. G. (2011) Preimushchestva ierarhicheskogo obobshcheniya i khraneniya otobrazhenij assotsiatsij “ob'ekt—mesto” v polyakh gippokampa (gipoteza) [Benefits of hierarchical generalization and storage of the representations of “object-place” associations in the hippocampal subfields (a hypothesis)]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova*, vol. 61, no. 1, pp. 5–23. (In Russian)
- Sil'kis, I. G. (2014) Mekhanizmy vzaimozavisimogo vliyaniya prefrontal'noj kory, gippokampa i mindaliny na funkcionirovanie bazal'nykh ganglijev i vybor povedeniya [The mechanisms of interdependent influence of prefrontal cortex, hippocampus and amygdala on the basal ganglia functioning and selection of behaviour]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova*, vol. 64, no. 1, pp. 82–100. <https://doi.org/10.7868/S0044467714010110> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2015) O roli bazal'nykh ganglijev v obrabotke slozhnykh zvukovykh stimulov i slukhovom vnimanii [A role of the basal ganglia in processing of complex sounds and auditory attention]. *Uspekhi Fiziologicheskikh Nauk*, vol. 46, no. 3, pp. 76–92. (In Russian)
- Silkis, I. G. (2021a) Vliyanie dofamina na vzaimozavisimoe funkcionirovanie mozzhechka, bazal'nykh ganglijev i novej kory (gipoteticheskij mekhanizm) [Effect of dopamine on the interdependent functioning of the cerebellum, basal ganglia and neocortex (A hypothetical mechanism)]. *Uspekhi Fiziologicheskikh Nauk*, vol. 52, no. 1, pp. 49–63. <https://doi.org/10.31857/S0301179821010094> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2021b) Vozmozhnye mekhanizmy vzaimozavisimogo uchastiya bazal'nykh ganglijev i mozzhechka v funkcionirovanii dvigatelnykh i sensornykh sistem [Possible mechanisms of interdependent participation of the basal ganglia and cerebellum in the functioning of motor and sensory systems]. *Integrativnaja fiziologiya — Integrative Physiology*, vol. 2, no. 2, pp. 135–146. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-2-135-146> (In Russian)

- Silkis, I. G. (2021c) Uchastie yader gipotalamusa v formirovanii assotsiatsij ob'ekt–mesto na nejronakh polya CA2 gippokampa (gipoteticheskij mekhanizm) [Involvement of hypothalamic nuclei in the generation of object-place associations on neurons of the hippocampal CA2 field (A hypothetical mechanism)]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova*, vol. 71, no. 2, pp. 147–163. <https://doi.org/10.31857/S0044467721020106> (In Russian)
- Silkis, I. G. (2022) Mekhanizmy funkcionirovaniya konnektoma, vklyuchayushchego neokorteks, gippokamp, bazal'nye ganglii, mozzhechok i talamus [Mechanisms of functioning of a connectome that includes the neocortex, hippocampus, basal ganglia, cerebellum and thalamus]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova*, vol. 72, no. 1, pp. 36–54. <https://doi.org/10.31857/S0044467722010105> (In Russian)
- Slagter, H. A., Mazaheri, A., Reteig, L. C. et al. (2017) Contributions of the ventral striatum to conscious perception: An intracranial EEG study of the attentional blink. *Journal of Neuroscience*, vol. 37, no. 5, pp. 1081–1089. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2282-16.2016> (In English)
- Slagter, H. A., van Wouwe, N. C., Kanoff, K. et al. (2016) Dopamine and temporal attention: An attentional blink study in Parkinson's disease patients on and off medication. *Neuropsychologia*, vol. 91, pp. 407–414. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.09.006> (In English)
- Summerfield, J. J., Lepsien, J., Gitelman, D. R. et al. (2006) Orienting attention based on long-term memory experience. *Neuron*, vol. 49, no. 6, pp. 905–916. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.01.021> (In English)
- Veber, N. V., Rapoport, S. Sh., Sil'kis, I. G. et al. (1988) Dlitelnye posttetanicheskie izmeneniya impulsnykh reaksij nejronov zritel'noj kory koshek [Long-term post-tetanic changes in the impulse reactions of the visual cortex neurons in the cat]. *Zhurnal Vysshej Nervnoj Deyatel'nosti Imeni I. P. Pavlova*, vol. 38, no. 5, pp. 963–965. PMID: [3223081](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/3223081/) (In Russian)
- Vitale, F., Capozzo, A., Mazzone, P. et al. (2019) Neurophysiology of the pedunculopontine tegmental nucleus. *Neurobiology of Disease*, vol. 128, pp. 19–30. <https://doi.org/10.1016/j.nbd.2018.03.004> (In English)
- Wang, J., Barbas, H. (2018) Specificity of primate amygdalar pathways to hippocampus. *Journal of Neuroscience*, vol. 38, no. 47, pp. 10019–10041. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1267-18.2018> (In English)
- Wang, H., Pickel, V. M. (2002) Dopamine D2 receptors are present in prefrontal cortical afferents and their targets in patches of the rat caudate-putamen nucleus. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 442, no. 4, pp. 392–404. <https://doi.org/10.1002/cne.10086> (In English)
- Zorzo, C., Arias, J. L., Méndez, M. (2021) Hippocampus and cortex are involved in the retrieval of a spatial memory under full and partial cue availability. *Behavioral Brain Research*, vol. 405, pp. 113204. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2021.113204> (In English)