



Высокочастотная осцилляторная активность мозга человека при восприятии фигур с субъективными контурами.

Миняева Н.Р., Медведев Д.С.

НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана Академии биологии и биотехнологии ЮФУ,
Ростов-на-Дону

Аннотация: Исследованы параметры высокочастотной вызванной активности мозга человека при восприятии фигур Канисса в условиях выполнения различных когнитивных задач. С использованием вейвлет анализа показано, что при восприятии субъективных контуров в электроэнцефалограмме различных областей коры формируются гамма-ответы (30-90 Гц), пространственное распределение которых свидетельствует о формировании лобно-центрально-теменной системы взаимодействий, обеспечивающей восприятие распределенной информации.

Ключевые слова: зрительное восприятие, фигуры Канисса, электроэнцефалограмма, гамма-осцилляции.

Введение

Для адаптивного поведения в окружающей среде как человеку, так и животному необходимо адекватное восприятие окружающего мира. Поскольку зрение для человека является ведущим анализатором, первостепенную роль в адаптации к окружающей среде играет зрительное восприятие, которое является важнейшим элементом системы, формирующей внутреннюю модель [1] окружающего мира. На основе этой модели человек или животное реализует свое дальнейшее поведение. Механизм «перцептивного связывания», обеспечивающий целостное восприятие объектов является одним из важнейших механизмов зрительного восприятия. Использование фигур с субъективными контурами (фигур Канисса) является эффективным методом, позволяющим изучать вопросы, связанные с восприятием целостного образа [2 - 4].

Целью настоящей работы было исследование отражения в параметрах высокочастотной вызванной биоэлектрической активности мозга человека

процесса восприятия фигур Канизса в условиях выполнения различных когнитивных задач.

Материалы и методы исследования

В обследовании приняли участие 19 практически здоровых мужчин (студенты и сотрудники ЮФУ), правшей, средний возраст $23,2 \pm 0,8$ лет. Все участники имели нормальное или скорректированное до нормального зрение.

В качестве стимулов использовались черно-белые модифицированные фигуры Канизса [5] (Рис.1), которые предъявлялись в центре экрана монитора на светло-сером фоне, на расстоянии 1м от глаз обследуемого.

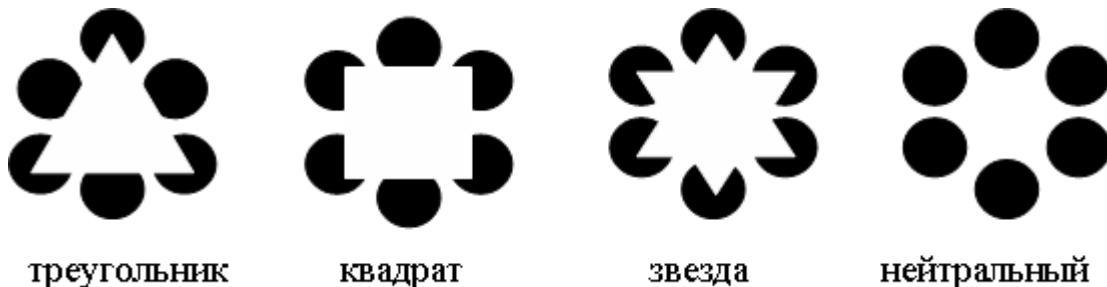


Рис. 1. Графическое представление используемых фигур

Угловые размеры фигур составляли 7 градусов, время экспозиции - 200 мс. Момент предъявления стимула был синхронизован с кадровой разверткой экрана, для чего использовался светодиодный датчик, фиксирующий появление фигуры на экране монитора.

Обследование состояло из 3 этапов: 1- пассивное восприятие зрительных стимулов (PP); 2- простая сенсомоторная реакция (SR); 3- реакция выбора (Go/NoGo) [6].

Для идентификации высокочастотных компонентов ответа применялось вейвлет-преобразование отрезков ЭЭГ. В алгоритме расчетов использовался комплексный вейвлет Морле. Длительность окна вейвлета (T) была равна шести периодам заданной частоты, использовались косинусная и синусная (действительная и мнимая) его составляющие. В анализ был включен частотный диапазон от 30 до 90 Гц с шагом по частоте 1 Гц. Для этого для



каждой точки эпохи анализа вычислялись значения свертки косинусной (C) и синусной (S) составляющих вейвлета с исходной функцией $f(t)$.

$$Wf(x, a) = \frac{1}{a} \int_{-\infty}^{+\infty} \psi\left(\frac{t-x}{a}\right) f(t) dt$$

Результаты свертки для первых и последних $T/2$ отсчетов отбрасывались как нерепрезентативные ($T/2$ – половина длительности окна вейвлета на частоте сканирования). Затем определялся модуль полученного вектора

$$M = \sqrt{(C^2 + S^2)}$$

Для каждого человека в каждом отведении полученные значения M усреднялись по всем эпохам синхронно для каждого момента времени.

В результате кроме индивидуальных значений величин M на участке анализа в 2048 мс получали усредненные кривые по всем аналогичным эпохам.

Для статистической оценки полученных результатов на усредненных вейвлетограммах выделяли пики, величина которых превышала средний уровень, рассчитанный на интервале, предшествующем предъявлению стимула (для каждого отведения и каждой частоты отдельно) и рассчитывали их латентный период. Для сравнения полученных значений использовался дисперсионный анализ (ANOVA), реализованный в пакете прикладных программ *STATISTICA* 8. Различия, наблюдаемые при уровне $p \leq 0,05$ – рассматривались, как статистически значимые, при $0,05 \leq p \leq 0,08$ – констатировалось наличие тренда.

Результаты исследования и их обсуждение

При анализе латентности пиков высокочастотных ответов, регистрируемых во всех типах заданий (PP, SR, Go, NoGo), было выявлено, что все они обнаруживаются в трех временных окнах: 0 – 200 мс, 200 – 400 мс и выше 400 мс. Однако, не все они наблюдались в одном частотном диапазоне. Нами были зарегистрированы ответы в «нижнем» (30 - 45 Гц)



гамма диапазоне, в эту частотную полосу попадали в основном наиболее ранние (0-200 мс) и поздние (свыше 400 мс) ответы, тогда как ответы среднего временного интервала (200-400 мс), обнаруживались преимущественно в «верхнем» (60 - 90 Гц) гамма диапазоне. Как правило, ответы этого диапазона наблюдались в задачах, требовавших моторного ответа (SR, Go).

С процессами восприятия, как известно, связаны наиболее ранние компоненты ответа. В полученных нами результатах данный компонент (с ЛП 0-200 мс) отличался незначительной межиндивидуальной вариабельностью и поэтому мог быть проанализирован статистически. Он регистрировался в ЭЭГ практически всех отведений (Табл. 1) и, как правило, обнаруживался в частотном диапазоне 30-45 Гц («нижний» гамма диапазон). При пассивном восприятии этот компонент и имел наиболее короткую латентность в левом лобном отведении, далее - в левом центральном и вертексе.

Таблица № 1

Латентные периоды раннего гамма-ответа в различных задачах

| Задача Отведение | PP | SR | Go | NoGo |
|---------------------|-------------|--------------|--------------|--------------|
| F3 | 56±22,34 | 100,25±52,06 | 100,83±33,05 | 89,6±40,34 |
| F4 | 74±11,98 | 92,47±42,17 | 99,88±54,86 | 92,7±44,77 |
| C3 | 57,03±16,08 | 86,73±35,38 | 104,56±41,05 | 97,88±54,34 |
| C4 | 62±19,96 | 93,75±32,26 | 87,29±46,85 | 76,66±46,92 |
| Cz | 61,4±21,21 | 104,23±40,25 | 97,29±48,94 | 109,76±51,9 |
| P3 | 65±29,29 | 103,05±41 | 84,11±40,02 | 88,35±43,12 |
| P4 | 69,07±25,89 | 109,29±39,77 | 92,75±44,54 | 79,66±35,18 |
| O1 | 66,87±29,79 | 106,33±37,54 | 81,77±38,29 | 104,55±52,04 |
| O2 | 61,75±25,47 | 103,44±33,64 | 81,78±42,07 | 93,76±45,22 |

При усложнении задачи наиболее ранние ответы наблюдались в симметричных центральных областях и правом лобном (для SR),

симметричных теменно-затылочных областях (для Go), и правом центральном, симметричных теменных, правом затылочном и симметричных лобных (для NoGo).

Дисперсионный анализ позволил обнаружить значимые различия между латентностью данного компонента в простой сенсомоторной задаче и задаче выбора относительно пассивного восприятия. Эти различия обнаруживались практически во всех отведениях, и были связаны с ростом ЛП возникновения данного ответа при усложнении задания (Табл. 2, Рис. 2).

Таблица № 2

Результаты однофакторного ANOVA-анализа значений ЛП ранних компонентов вызванного высокочастотного ответа, регистрируемого в разных парадигмах деятельности

| Сравн. | PP-SR | | PP-NoGo | | PP-Go | |
|--------|-----------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|---------------|
| | Отв. | F(1,18) | p-level | F(1,18) | p-level | F(1,18) |
| F3 | 13,09331 | 0,0019 | 9,39 | 0,0066 | 22,19818 | 0,0002 |
| F4 | <u>3,93818</u> | <u>0,0626</u> | <u>3,412585</u> | <u>0,0812</u> | <u>3,667511</u> | <u>0,0715</u> |
| C3 | 11,89402 | 0,0028 | 10,81085 | 0,0040 | 20,10066 | 0,0003 |
| C4 | 10,61412 | 0,0043 | 1,444625 | 0,2449 | <u>4,040071</u> | <u>0,0596</u> |
| Cz | 17,78265 | 0,0005 | 13,52578 | 0,0017 | 7,365499 | 0,0142 |
| P3 | 12,15944 | 0,0026 | 3,086414 | 0,0959 | 3,112795 | 0,0946 |
| P4 | 10,45507 | 0,0046 | 0,831735 | 0,3738 | <u>4,410625</u> | <u>0,0500</u> |
| O1 | 12,19018 | 0,0026 | 6,083509 | 0,0239 | 1,282374 | 0,2723 |
| O2 | 28,44797 | 0,004 | 7,780158 | 0,0121 | 4,249684 | 0,0540 |

Обозначения: подчеркнуты значения на уровне тренда, жирным шрифтом выделены статистически значимые.

При сравнении ЛП данного компонента в простой (SR) и сложной сенсомоторной (Go) задачах и значимые различия обнаруживались только для затылочных отведений ($F_{O1}(1,18)=6,41$ $p=0,02$; $F_{O2}(1,18)=3,74$ $p=0,069$). Эти различия проявлялись в уменьшении ЛП в задаче Go относительно простой SR (Рис. 2).

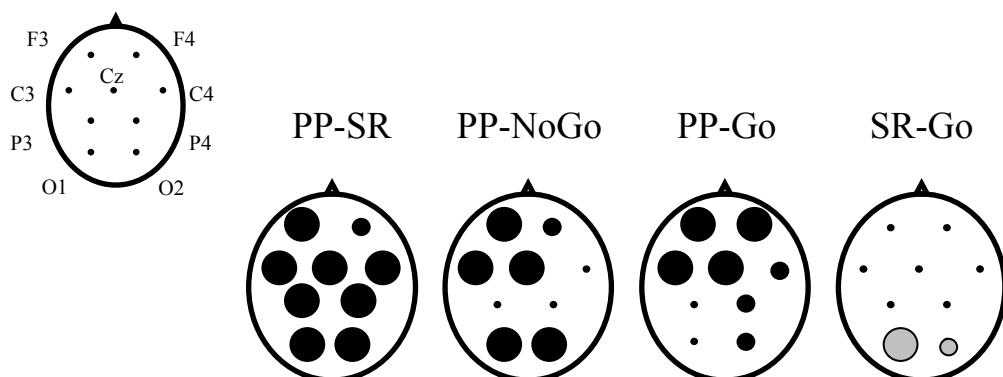


Рис. 2. Графическое представление результатов однофакторного ANOVA-анализа латентности раннего гамма ответа (30-45 Гц), регистрируемого в различных задачах (изменения указаны относительно первой задачи в паре). Обозначения: черные кружки - увеличение параметра, серые - уменьшение, большие кружки - значимые изменения, маленькие - изменения на уровне тренда.

В контексте сведений, приводимых в литературе, низкочастотные гамма-ответы можно трактовать как связанные собственно с процессом восприятия, формирования целостного образа (binding) и обращения к памяти. Детальный анализ временной динамики и топографии вызванных высокочастотных ответов показал, что они обнаруживают сходство с данными описанными в литературе ранее. Как и в работах T.Shibata с соав. (1999) [7] нами были зарегистрирован, ранний (до 250 мс) высокочастотный ответ при выполнении задачи выбора как в Go, так и NoGo. Однако в отличие от японских коллег мы наблюдали большую выраженность данного компонента не в «верхнем» (60-90 Гц), а в «нижнем» - 30-45 Гц гамма диапазоне. Но, в то время как в работе T.Shibata в задаче NoGo описаны низкочастотные (23, 31 Гц) осцилляции, нами, в аналогичной задаче при ингибиции моторного ответа наблюдалось общее снижение активности в гамма диапазоне. Указанные различия с результатами японских коллег, могут быть связаны как с различным стимульным материалом, используемым в наших исследованиях (фигуры с субъективными



контурами), так и с различиями экспериментальных парадигм (мы использовали динамично меняющийся эталон).

Зависимость частотного диапазона от типа решаемой человеком задачи была также показана в работе J.R.Vidal (2006) [8]. Автором указывается, что при необходимости группировки воспринимаемых объектов осцилляции обнаруживаются в «верхнем» гамма диапазоне (70-120 Гц), тогда как в случае направленного внимания – в «нижнем» (44-60 Гц). На основании этих данных автор делает вывод о взаимном влиянии процессов внимания, группирования и памяти, и высказывает предположение о том, что когерентные объекты перцепции (которые, приводят к синхронизации в «верхнем» гамма диапазоне) будут более вероятно привлекать к себе внимание, а стимулы, привлекающие к себе внимание, будут лучше запоминаться.

Пространственное распределение паттернов активности, описанное нами, с одной стороны, согласуется с данными литературы, свидетельствующими об активации структур латерального затылочного комплекса (ЛОК) и теменных отделов коры головного мозга как человека [9,10], так и животных [11,12] при восприятии фигур с субъективными контурами. Тогда как с другой стороны, нами показано, что при выполнении задачи выбора (Go/NoGo) наблюдается усиление гамма-частот в передних (лобно-центральных) областях, что, по-видимому, связано со спецификой реализуемой деятельности - формированием /торможением моторного ответа в условиях меняющегося эталона.

Таким образом, как было показано пространственно-временной паттерн распределения гамма активности зависит от типа выполняемого задания. Так, при пассивном восприятии (РР) и в задаче выбора (при торможении моторного ответа, NoGo) наиболее ранние ответы регистрировались в лобных областях, а при выполнении простой



сенсомоторной реакции - первые ответы наблюдались в центральных, далее в лобных областях, а при реализации задачи выбора (с моторным ответом, Go) первыми наблюдались ответы в центральных, далее в затылочных и теменных областях коры больших полушарий. Такое лобно-центрально-теменное распределение активности отражает, по-видимому, функционирование системы распределенных клеточных ансамблей, обеспечивающих реализацию сенсомоторной деятельности различной сложности. Структура этих ансамблей и временная динамика их активности определяются характером используемого стимульного материала и особенностями реализуемой деятельности, определяя, свою очередь, ее эффективность.

Заключение

Экспериментально показано, что при восприятии и распознавании субъективных контуров в электроэнцефалограмме, регистрируемой в различных областях коры головного мозга человека регистрируются вызванные ответы в гамма диапазоне частот (30-90 Гц), пространственно-временной и частотный паттерн которых коррелирует с особенностями реализуемой сенсомоторной деятельности. При этом выполнение задачи выбора Go/NoGo требует существенно более дифференцированной работы областей коры и приводит к формированию более сложного паттерна высокочастотных осцилляций. Пространственное распределение вызванного гамма ответа свидетельствует о формировании лобно-центрально-теменной системы взаимодействий, обеспечивающей восприятие распределенной информации.

Работа выполнена при поддержке Базовой части Государственного задания проекта Министерства образования и науки Российской Федерации №2034.



Литература

1. Явна Д.В. Компьютерное моделирование зрительных механизмов группирования, избирательных к пространственным модуляциям контраста// Инженерный вестник Дона. 2013. №4. URL: ivdon.ru/ru/magazine/archive/n4y2013/2009
2. Tallon-Baudry C., Bertrand O., Delpuech C., Pernier J. Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40Hz visual responses in human // J. Neuroscience. 1996.Vol.16. P.4240-4249.
3. Wu X., Zhang D. Early induced beta/gamma activity during illusory contour perception// Neuroscience Letters. 2009.Vol.462.N.3.P.244-247.
4. Keane B.P., Joseph J., Silverstein S. M. Late, not early, stages of Kanizsa shape perception are compromised in schizophrenia//Neuropsychologia.2014.Vol.56.P.302-311.
5. Миняева Н.Р. Вызванная активность мозга при восприятии фигур Канизса // Инженерный вестник Дона. 2012. №4 URL: ivdon.ru/magazine/archive/n4p1y2012/1131
6. Миняева Н.Р., Кирой В.Н., Гусач Ю.И. Вызванная активность мозга человека при восприятии иллюзорных стимулов//Физиология человека. 2009.T.35. №5.C.19-24.
7. Shibata T., Shimoyama I., et al. Event -related dynamics of gamma-oscillation in human brain: information processing during a Go/NoGo hand movement task // Neuroscience Res.1999.Vol.33. P.215-222.
8. Vidal J.R., Chaumon M., O'Regan J. K., and Tallon-Baudry C. Visual grouping and the focusing of attention induce gamma-band oscillations at different frequencies in human magnetoencephalogram signals // J. of Cognitive Neuroscience.2006.Vol.18. N.11.P.1850-1862.

9. Seghier M. L., Vuilleumier P. Functional neuroimaging findings on the human perception of illusory contours // Neuroscience & Biobehavioral Review. 2006. Vol.30. P. 512-595.
10. Brodeur M., Lepore F., Lepage M., Bacon B.A., Jemel B., Debruille J.B. Alternative mode of presentation of Kanizsa figures sheds new light on the chronometry of the mechanisms underlying the perception of illusory figures // Neuropsychologia. 2008. Vol.46. P.554-566.
11. Grosof D.H., Shapley R.M., Hawken M.J. Macaque-V1 neurons can signal illusory contours // Nature. 1993. Vol.365. P.550-552.
12. Lee T. S., Nguyen M. Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2001. Vol.98. P.1907-1911

■

1. Yavna D.V. Inzhenernyj vestnik Dona (Rus), 2013. №4. URL: ivdon.ru/ru/magazine/archive/n4y2013/2009.
2. Tallon-Baudry C., Bertrand O., Delpuech C., Pernier J. J. Neuroscience (Eng). 1996. Vol.16. P.4240-4249.
3. Wu X., Zhang D. Neuroscience Letters (Eng). 2009. Vol.462.N.3.P.244-247.
4. Keane B.P., Joseph J., Silverstein S. M. Neuropsychologia (Eng). 2014. Vol. 56. P.302-311.
5. Minyaeva N.R. Inzhenernyj vestnik Dona (Rus), 2012. №4 URL: ivdon.ru/magazine/archive/n4p1y2012/1131.
6. Minyaeva N.R., Kiroi V.N., Gusach Yu.I. Fiziologiya cheloveka (Rus). 2009. Vol.35. №5. pp.19-24.
7. Shibata T., Shimoyama I., et al. Neuroscience Res (Eng).1999. Vol.33. P.215-222.



8. Vidal J.R., Chaumon M., O'Regan J. K., and Tallon-Baudry C. J. of Cognitive Neuroscience (Eng). 2006. Vol.18. N.11. P.1850-1862.
9. Seghier M. L., Vuilleumier P. Neuroscience & Biobehavioral Review (Eng). 2006. Vol.30. P.512-595.
10. Brodeur M., Lepore F., Lepage M., Bacon B.A., Jemel B., Debruille J.B. Neuropsychologia (Eng). 2008. Vol.46. P.554-566.
11. Grosof D.H., Shapley R.M., Hawken M.J. Nature (Eng). 1993. Vol.365. P.550-552.
12. Lee T. S., Nguyen M. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (Eng). 2001. Vol.98. P.1907-1911.