

ISSN 0044-4677

Том 73, Номер 1

Январь - Февраль 2023



ЖУРНАЛ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

имени И.П. Павлова



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 73, номер 1, 2023

Обзоры и теоретические статьи

Зрительные механизмы второго порядка: обзор исследований

В. В. Бабенко

3

Физиология высшей нервной (когнитивной) деятельности человека

Спектральные характеристики тета- и альфа-ритмов ЭЭГ в покое у групп испытуемых с различной результативностью совместной деятельности в диадах

Е. П. Муртазина, Ю. А. Гинзбург-Шик

24

Ассоциация полиморфизма *rs1344706* гена *ZNF804A* с индуцированными изменениями ритмов ЭЭГ при зрительном восприятии вербальных стимулов у здоровых испытуемых и больных шизофренией

Ж. В. Гарах, В. Е. Голимбет, Е. В. Ларионова, Т. В. Лежейко, В. Б. Стрелец, Ю. С. Зайцева

38

Оценка эффективности управления мозг-компьютерным интерфейсом при обучении воображению движений верхних и нижних конечностей

Е. В. Боброва, В. В. Решетникова, Е. А. Вершинина, А. А. Гришин,

М. Р. Исаев, П. Д. Бобров, Ю. П. Герасименко

52

Физиологические механизмы поведения животных: восприятие внешних стимулов, двигательная активность, обучение и память

Восприятие цвета и его кодирование в коре приматов

Н. А. Асеев

62

Ходьба децеребрированной кошки при одновременно различных скоростях на расщепленном тредбане

В. А. Ляховецкий, П. Ю. Шкорбатова, О. В. Горский, П. Е. Мусиенко, Н. С. Меркулева

76

Экспериментальная патология высшей нервной деятельности

Эффект таурина на проявление аудиогенной эпилепсии у крыс с маятникообразными движениями

Т. А. Алехина

88

Клеточная нейрофизиология

Влияние подавления гликолиза на ультраструктуру гигантских синапсов гиппокампа

З. Н. Журавлева, А. Е. Мальков, И. Ю. Попова

94

Дискуссионные статьи

Смена парадигмы в когнитивных науках?

Г. Г. Князев

102

Эволюционный путь сознания и разума: когнитом с точки зрения философии

И. А. Канаев, Э. Д. Дряева

124

Информация

Авторский указатель, том 72, 2022

141

Опечатки, замеченные в “Журнале высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова”, том 72, № 1, 2022

144

Contents

Vol. 73, No. 1, 2023

Reviews and theoretical articles

Second-order visual mechanisms: review of research

V. V. Babenko

3

Physiology of higher nervous (mental) activity in humans

Theta and alpha bands spectral power of resting-state EEG in groups with different efficiency of joint activity in diads

E. P. Murtazina, Yu. A. Ginzburg-Shic

24

Association of the ZNF804A rs1344706 gene polymorphism with the induced EEG rhythms in visual perception of the verbal stimuli in healthy subjects and in schizophrenia

Zh. V. Garakh, V. E. Golimbet, E. V. Larionova, T. V. Lezeiko, V. B. Strelets, Y. Zaytseva

38

Evaluation of efficiency of using of brain-computer interface in learning imagination of movements of upper and lower limbs

*E. V. Bobrova, V. V. Reshetnikova, E. A. Vershinina, A. A. Grishin,
M. R. Isaev, P. D. Bobrov, Yu. P. Gerasimenko*

52

Physiology of behavior: perception, locomotion, learning and memory

Color perception and its coding in simian neocortex

N. A. Aseyev

62

Walking of a decerebrate cat at simultaneously different speeds on a split treadband

*V. A. Lyakhovetskii, P. Y. Shkorbatova, O. V. Gorskii,
P. E. Musienko, and N. S. Merkulyeva*

76

Experimental pathology of higher nervous activity

Effect of taurine on manifestation of audiogenic epilepsy in rats with pendulum movements

T. A. Alekhina

88

Cellular neurophysiology

Effect of glycolysis suppression on ultrastructure of the hippocampal giant synapses

Z. N. Zhuravleva, A. E. Malkov, I. Yu. Popova

94

Discussions

Paradigm change in cognitive sciences

G. G. Knyazev

102

Evolutionary path of consciousness and reason: cognitome from a philosophical perspective

I. A. Kanaev, E. D. Dryaeva

124

Information

Author Index to Volume 72, 2022

141

Erratum, 72, № 1, 2022

144

УДК 612.821

ЗРИТЕЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВТОРОГО ПОРЯДКА: ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2023 г. В. В. Бабенко*

Академия психологии и педагогики, Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

**e-mail: babenko@sfn.ru*

Поступила в редакцию 30.03.2022 г.

После доработки 06.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

Обзор посвящен анализу исследований, направленных на изучение зрительных фильтров второго порядка, как механизма преаттентивного группирования локальной зрительной информации, выделяемой стриарными нейронами (фильтрами первого порядка). Анализируется развитие представлений о возможных механизмах объединения первичных зрительных признаков, при этом акцент делается на исследованиях свойств фильтров второго порядка. Рассматриваются вопросы их пространственной организации и принципов взаимодействия фильтров первого и второго порядка. Описываются результаты, указывающие на многоканальность механизма группирования и возможную связь частотных и ориентационных настроек фильтров первого и второго порядка. Приводится модель организации фильтров второго порядка. Анализируются возможные нейрофизиологические корреляты указанных механизмов. Рассматривается возможная роль механизмов второго порядка в зрительном восприятии.

Ключевые слова: зрительное восприятие, градиенты яркости, преаттентивное пространственное группирование, фильтры второго порядка, избирательное внимание

DOI: 10.31857/S0044467723010057, **EDN:** GIYDEO

Исследованные Д. Хьюбелом и Т. Визелом стриарные нейроны реагировали на градиенты яркости, которые были признаны элементарными признаками изображений. В этой ситуации фактически любые варианты последующего объединения локальных признаков претендовали на роль “признаков второго порядка”. Речь могла идти об объединении градиентов яркости в крестообразные структуры (Шевелев, 2010) или об интеграции информации разной пространственной частоты или ориентации определенной локализации (Olzak, Thomas, 1992). Однако общим для такого рода операций было то, что они не выходили за рамки локальных. С другой стороны, интерес представляли и механизмы пространственной интеграции, обеспечивающие описание ансамблей объектов и вычисления их сводных статистик (Яковлев и др., 2020). Однако эти операции могут быть реализованы, по всей видимости, лишь после привлечения механизмов внимания и репрезентации отдельных объектов (Baek, Chong, 2020).

В этом обзоре речь пойдет о механизмах, которые являются первым шагом к выходу за пределы локальной обработки. Мы будем говорить об операциях, которые осуществляются в протяженной пространственной области, но при этом остаются автоматическими, преаттентивными. Именно эти процессы в последние годы стали относить к так называемому зрению второго порядка. В этой связи мы будем придерживаться следующих установленных определений: информация первого порядка — это изменения яркости, информация второго порядка — это пространственно-временная модуляция информации первого порядка (Huang, Chen, 2014). Заметим, что данное определение не включает объединение коллинеарных градиентов яркости и операции наращивания контура. По-видимому, этот механизм следует рассматривать как самостоятельный (Field et al., 1993).

ЛОКАЛЬНАЯ ОБРАБОТКА В ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ ЧЕЛОВЕКА

В своей, ставшей классической, работе Ф. Кэмпбелл и Дж. Робсон (Campbell, Robson, 1968) сравнивали обнаружимость синусоидальных и прямоугольных решеток разной пространственной частоты. Полученный результат был первым убедительным свидетельством того, что паттерновое зрение на уровне порога обеспечивается набором независимых линейных каналов, настроенных на разные диапазоны пространственных частот. Эта гипотеза получила дополнительное подтверждение в их более поздних работах (напр., (Campbell et al., 1978)), в которых сравнивалась обнаружимость и измерялась различимость синусоидальных, прямоугольных решеток и решеток с удаленной основной частотой. Главный вопрос, который ставился в этих исследованиях, сводился к тому, могут ли результаты, полученные для синусоидальных стимулов, предсказать обнаружимость других решеток. Авторы выяснили, что яркостные паттерны, состоящие из множества гармоник, обнаруживались, когда одна из гармоник достигала порогового уровня.

Анализ линейных систем оказался удивительно успешным при моделировании порогового зрения. До 1980 г. огромное число исследований было посвящено детальному изучению свойств линейных полосовых фильтров, а многоканальная теория зрительной обработки добилась статуса базовой доктрины.

В те годы модель множества фильтров, настроенных на локализацию, ориентацию и пространственную частоту, представлялась очень хорошей моделью паттернового зрения, особенно когда речь шла об экспериментах, использующих зрительные стимулы порогового контраста. Ее представления базировались на классической модели одного из типов нейронов, открытых Д. Хьюбелом и Т. Визелом в стриарной коре, которые были названы ими простыми клетками (Hubel, Wiesel, 1959, 1962). Эти фильтры срабатывали автоматически при попадании в их рецептивное поле градиента яркости. Чтобы из множества фильтров получить ответ испытуемого, модель использовала правило решения, которое было весьма простой комбинацией выходов этих фильтров: например, испытуемый принимает решение, что паттерн является вертикальным тогда и только тогда, когда фильтр с наибольшим выходом имеет пи-

ковую чувствительность к вертикальной ориентации. Когда же речь шла об увеличении контрастной чувствительности при возрастании числа циклов в синусоидальной решетке, это объяснялось вероятностной суммацией (Hoekstra et al., 1974; King-Smith, Kulikowski, 1975). Лишь значительно позднее были получены экспериментальные доказательства того, что увеличение чувствительности в данном случае связано с работой особого преаттентивного механизма, интегрирующего в пространстве градиенты яркости (Бабенко, 2001; Usher et al., 1999).

Линейные модели, хорошо зарекомендовавшие себя в условиях околорогового восприятия, столкнулись также с проблемой объяснения эффектов нелинейности, возникавших при увеличении контраста стимулов. Нелинейность носила характер ускорения (расширения) при низких контрастах и замедления (сжатия) — при высоких (Legge, Foley, 1980). В нейрофизиологических исследованиях также была обнаружена нелинейность контрастного отклика нейронов зрительной коры кошек и приматов (Albrecht, Hamilton, 1982; Barlow et al., 1987; Dean, 1981; Maffei, Fiorentini, 1973; Ohzawa et al., 1985).

Еще одна проблема, с которой столкнулись линейные модели, — это сегментация текстур. Данные о преаттентивном разделении текстур сначала пытались объяснить, основываясь на паттерне выходов пространственно-частотных каналов. Планомерные попытки решения этой проблемы были предприняты Б. Джулесом (Caelli, Julesz, 1978; Julesz, 1980; Julesz et al., 1973), который предположил, что для разделения текстур зрительная система может использовать информацию о линейных сегментах и их окончаниях, вычисляя их число. Однако на каждое очередное предположение относительно использования статистик все более высокого порядка находились все новые контраргументы (Julesz et al., 1978). В итоге Б. Джулес предположил, что к разделению текстур может приводить разница в статистике “текстонов” по обе стороны текстурной границы (Julesz, 1981). Однако так и не удалось определить, что представляют собой текстоны и как должно быть организовано вычисление.

Вместе с тем появлялись все новые примеры разделения текстур, которые нельзя было объяснить их различиями в Фурье-спектрах. Например, речь может идти об обнаружении границы между двумя текстурами равной

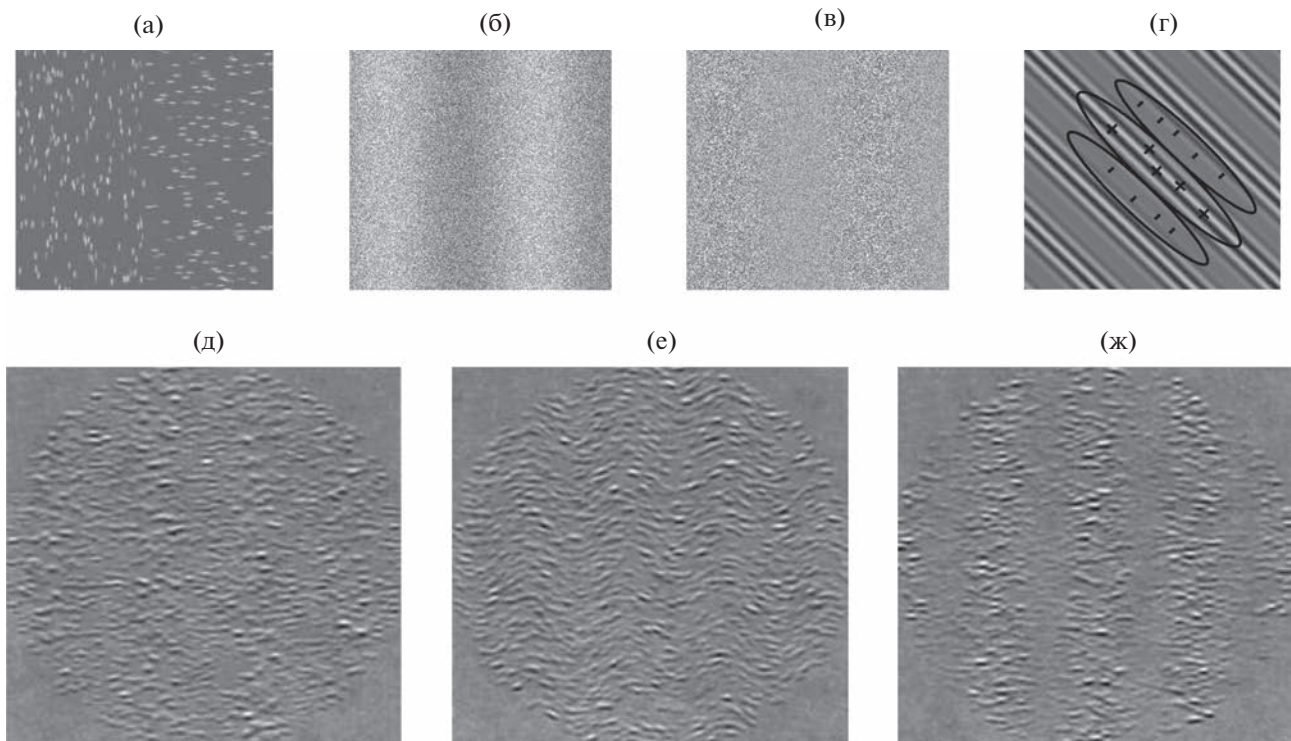


Рис. 1. Текстуры стимулы второго порядка. Граница в Габоровской текстуре (а); случайно-точечные паттерны, синусоидально модулированные по яркости (б) и контрасту (в); синусоидальная решетка, модулированная по контрасту, с наложенным на нее рецептивным полем фильтра 1-го порядка (г); полосовые текстуры, синусоидально модулированные по пространственной частоте (д), ориентации (е) и контрасту (ж).

Fig. 1. The second-order textures. Border in Gabor texture (a); random dot patterns sinusoidally modulated in luminance (б) and contrast (в); contrast-modulated sinusoidal grating with a 1st-order filter receptive field superimposed on it (г); stripe textures sinusoidally modulated in spatial frequency (д), orientation (е), and contrast (ж).

средней яркости, составленными из по-разному ориентированных Габоровских микропаттернов (рис. 1а). Хотя области по обеим сторонам границы имеют одинаковый Фурье-спектр, разделение текстур происходит автоматически, преаттентивно.

Если посмотреть на изображения, показанные на рис. 1б и в, легко заметить, что обе текстуры неоднородны. Модуляцию яркости (1б) обнаруживают фильтры 1-го порядка. Однако они не могут обнаружить модуляцию контраста (1в). Поскольку выходной сигнал фильтра 1-го порядка представляет собой линейное суммирование ответов от возбуждающих и тормозных областей, линейные фильтры не могут использоваться зрительной системой для восприятия модуляций контраста, так как в данном случае каждое их субполе (и возбуждающее и тормозное) стимулируется одинаковым количеством светлого и темного (рис. 1г).

Эти и многие другие факты поставили вопрос о том, достаточно ли локальных линейных фильтров, которые впоследствии были названы механизмами 1-го порядка, чтобы объяснить работу зрительной системы человека на преаттентивном уровне обработки. Становилось все более очевидным, что необходим дополнительный механизм, группирующий пространственно распределенные градиенты яркости. По-видимому, первое предположение относительно преаттентивного объединения локальных фильтров принадлежит Г. Хеннингу с соавторами (Henning et al., 1975).

ПРОБЛЕМА ПРОСТРАНСТВЕННОГО ОБЪЕДИНЕНИЯ ЛОКАЛЬНОЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ ИНФОРМАЦИИ

Для решения многих зрительных задач информация, выделяемая линейными фильтрами 1-го порядка, должна быть сгруппирована. Это необходимо и для выделения объек-

тов из фона, и для сегментации текстур, и для восприятия движущихся объектов (проблема апертуры), и для многих других задач. А. Трейзман и Г. Гелад в своей теории интеграции признаков предположили, что эта операция реализуется с помощью избирательного внимания. То есть само внимание является механизмом связывания “свободно плавающих признаков”, выделяемых преаттентивно (Treisman, Gelade, 1980).

Главным инструментом экспериментальной проверки этой теории стал зрительный поиск. Если увеличение числа дистракторов не приводило к возрастанию времени поиска цели, результат интерпретировался как доказательство того, что целевой признак обнаруживается автоматически. А если при инвертировании цели и дистракторов (дистрактор становился целью, а целевые объекты — дистракторами) поиск становился последовательным, признак, обнаруживаемый автоматически, оценивался как “базовый” (Treisman, Souther, 1985; Wolfe, 2001). Эффект асимметрии поиска стал широко использоваться для выявления все новых базовых признаков, однако очень скоро их число насчитывало уже около двух десятков. Причем далеко не во всех этих случаях можно было говорить о действительно простых признаках, выделяемых начальными уровнями корковой обработки (напр., (He, Nakayama, 1992; Levin et al., 2001)). Это поставило под сомнение “примитивность” большинства базовых признаков и возможность их обнаружения с помощью известных преаттентивных механизмов.

В конце 80-х годов прошлого века почти одновременно появляется несколько работ, которые предположили возможность группирования пространственно распределенной локальной зрительной информации уже на стадии, предшествующей избирательному вниманию.

Так, Ч. Чуб и Г. Сперлинг предложили новый вид стимула, который они назвали стимулом случайного “сбалансированного смещения” (а “drift-balanced” random stimulus) (Chubb, Sperling, 1988). Этот стимул представляет собой текстуру, состоящую из неподвижных элементов, внутри которой смещается область, отличающаяся по контрасту от остальной части текстуры. Такое смещение тут же замечается наблюдателем, хотя линейные фильтры первого порядка нечувствительны к этому типу движения. Поскольку

стимулы такого типа не имеют энергии в Фурье-области на соответствующей пространственной частоте, авторы назвали такое движение не-Фурье-движением (движением 2-го порядка), в отличие от Фурье-движения — 1-го порядка. Как показали авторы этой работы, движение 2-го порядка может быть обнаружено только в результате объединения выходов линейных фильтров на так называемых механизмах 2-го порядка. В. Бабенко, со своей стороны, предложил схему группирования механизмов первого порядка, способную объяснить механизм масштабной инвариантности зрительной сегментации (Бабенко, 1989). А для объяснения механизма разделения текстур в раннее зрение была включена вторая стадия ориентационно- и частотно-избирательной фильтрации, на которой группируются выходы фильтров первой стадии (Sutter et al., 1989).

Надо сказать, что модель организации преаттентивной обработки, предполагающая объединение выпрямленных выходов фильтров 1-го порядка на так называемых фильтрах 2-го порядка, оказалась весьма подходящей для объяснения множества феноменов зрительного восприятия: определения центра тяжести кластера точек противоположного контраста (Morgan, Glennerster, 1991), разделения текстур с одинаковой амплитудой Фурье-спектров (Graham et al., 1992), различения крупномасштабных локализаций (Hess, Holliday, 1992), обнаружения иллюзорных контуров (Wilson, Richards, 1992), вычисления формы из текстуры (Sakai, Finkel, 1995) и др. Этот класс моделей можно было использовать также и для объяснения обнаружения в текстурах синусоидальных модуляций контраста (Sutter et al., 1995), ориентации (Kingdom, Keeble, 1996) и пространственной частоты (Arsenault et al., 1999) (см. рис. 1 (д-ж)).

Потенциальная возможность объяснения многих феноменов зрительного восприятия с использованием механизма преаттентивного пространственного группирования послужила толчком к появлению в 90-х гг. большого числа работ, направленных на доказательство реальности этого механизма. Как правило, в такого рода исследованиях изучалась обработка сложных границ второго порядка (напр., (Rubenstein, Sagi, 1993)). Эти границы могли быть контрастными, текстурными (изменения ориентации, размера или пространственной частоты элементов), движущимися и т.д. Но какие бы стимулы ни использова-

лись, информация 2-го порядка представляла собой пространственную модуляцию информации 1-го порядка. Таким образом, любые стимулы 2-го порядка состоят из несущей (это, как правило, синусоидальная решетка либо текстура), которая модулирована огибающей.

Итак, к середине 90-х годов сложилось устойчивое представление о том, что обнаружение структур второго порядка предполагает существование двух стадий фильтрации, разделенных нелинейностью. При этом на фильтрах 2-го порядка объединяются выпрямленные выходы фильтров 1-го порядка, отличающихся только локализацией (Graham, 1994; Kingdom et al., 1995). Но чтобы доказать правомерность этой модели, в первую очередь следовало убедиться в том, что обработка 2-го порядка действительно выполняется механизмом, отличным от механизма, отвечающего за обработку 1-го порядка.

Этот вопрос возник в том числе и в связи с тем, что попытки обнаружить нейроны, реагирующие исключительно на стимулы второго порядка, не дали ожидаемого результата. Было показано, что около 50% нейронов полей 17 и 18 кошки (Mareschal, Baker, 1998a; Zhou, Baker, 1993) и около 30% нейронов V2 приматов (Li et al., 2014) реагируют на огибающую. Но эти же нейроны реагировали и на несущую. С другой стороны, было бы странно ожидать, что клетки, избирательные к стимулам 2-го порядка, не будут активироваться стимулами 1-го порядка. Ведь, согласно существующим представлениям, их вход сформирован нейронами, реагирующими на отдельные градиенты яркости. Как и следовало ожидать, в последующих исследованиях зрительных механизмов второго порядка основная ставка была сделана на психофизические показатели.

НЕЗАВИСИМОСТЬ МЕХАНИЗМОВ ПЕРВОГО И ВТОРОГО ПОРЯДКА

Один из принципиальных вопросов относительно восприятия стимулов 2-го порядка заключался в том, действительно ли для этого необходим специальный механизм. К. Лэнгли с соавторами (Langley et al., 1996) адаптировали испытуемых к синусоидальным решеткам, а затем измеряли, насколько повышался порог обнаружения контрастно-модулированных решеток. Максимально порог повышался (примерно в 16 раз), когда ориентация и

пространственная частота адаптирующей решетки совпадала с несущей, но не с огибающей. Этот результат подтверждал, что обнаружению структур 2-го порядка предшествует полосовая фильтрация по ориентации и пространственной частоте, и указывал на независимость 1-й и 2-й стадии. Отсутствие эффектов взаимной адаптации стимулов 1-го и 2-го порядка было показано также в работе С. Нишида с соавторами (Nishida et al., 1997).

В другом похожем исследовании использовали эффект пьедестала (Schofield, Georgeson, 1999). Облегчающая часть этого эффекта может использоваться для исследования того, обрабатываются ли целевые и маскирующие стимулы одним и тем же механизмом. Если облегчение имеет место, когда маска и цель представляют разные типы информации, можно сделать вывод, что они обрабатываются перекрывающимися механизмами. Если перекрестного облегчения нет, тогда маска и цель, вероятно, обрабатываются отдельно. Следуя этому обоснованию, авторами было показано, что модуляция яркости 1-го порядка и модуляция контраста 2-го порядка обрабатываются разными механизмами. Отсутствие взаимного маскирующего эффекта между стимулами 1-го и 2-го порядка показано также в работе Р. Алларда и Дж. Фоберта (Allard, Faubert, 2007).

Было также продемонстрировано, что обнаружение контрастно-модулированных стимулов нечувствительно к структуре и спектру несущей (частотные характеристики шума). Это является еще одним свидетельством того, что модуляции 1-го и 2-го порядка обрабатываются разными механизмами, "каждый из которых защищен от влияния другого" (Schofield, Georgeson, 2003). Независимость этих механизмов была подтверждена и данными об отсутствии переноса перцептивного обучения с системы 1-го порядка на систему 2-го порядка (Gong, Olzak, 2014).

Свой вклад в решение этого вопроса внесли также электрофизиологические исследования. Регистрация нейронов 17-го и 18-го полей кошки (Mareschal, Baker, 1998b), а также зрительных ВП человека (Calvert et al., 2005) продемонстрировала более длительную задержку при обработке стимулов 2-го порядка по сравнению со стимулами 1-го порядка.

Таким образом, были получены убедительные доказательства того, что обработка

2-го порядка выполняется иным механизмом, нежели механизм, отвечающий за обработку 1-го порядка. А разделение фильтров 1-го и 2-го порядка обеспечивается промежуточной нелинейностью. Нелинейность между двумя стадиями линейного фильтра необходима, потому что в противном случае объединение выходных сигналов от разных линейных фильтров первой стадии будет нивелировано и два последовательных линейных фильтра сведутся до одного линейного фильтра. Модуляция 2-го порядка не будет извлечена из входного сигнала таким фильтром.

Для объяснения разделяющего механизма почти все исследователи привлекали некоторую форму статической нелинейности, следующую вслед за линейным фильтром 1-й стадии, а некоторые также включали и контроль прироста: за выходом линейного фильтра 1-й стадии следует его статическая нелинейность с последующей нормализацией объединенным ответом других фильтров. Н. Грэхэм и А. Саттер предположили, что таким контролем прироста является торможение между каналами, как в сети нормализации (Graham, Sutter, 2000). Более поздние исследования подтвердили это предположение (Huang, Chen, 2014; Wang et al., 2012).

ПЕРЕДАТОЧНАЯ ФУНКЦИЯ МОДУЛЯЦИИ ГРАДИЕНТОВ ЯРКОСТИ И МНОГОКАНАЛЬНОСТЬ ЗРИТЕЛЬНЫХ МЕХАНИЗМОВ ВТОРОГО ПОРЯДКА

Изучение зрительных механизмов 2-го порядка началось, как в свое время и изучение механизмов 1-го порядка, с определения передаточной функции. И хотя в разных работах имели место некоторые различия в выборе стимулов и диапазона пространственных частот несущей и огибающей, передаточная функция модуляции контраста оказалась низкочастотной (Jamar, Koenderink, 1985; Schofield, Georgeson, 1999, 2003). Правда, она была более широкополосной, чем аналогичная функция для механизмов 1-го порядка (Sutter et al., 1995). Похожая картина наблюдалась и для модуляции ориентации (Kingdom et al., 1995). Ф. Киндом с соавторами использовали синусоидальную модуляцию ориентации в микропаттерновых текстурах и обнаружили, что кривая была практически плоской, хотя и с тенденцией в сторону низкочастотной передачи огибающей с пиком между 0.06

и 0.2 ц/град (в зависимости от размера микропаттерна). М. Лэнди и П. Орук (Landy, Oruc, 2002) установили, что чувствительность к модуляции и контраста, и ориентации была почти плоской в диапазоне 5 октав. Однако она становилась полосовой, когда отображалась в виде эффективности (относительно идеального наблюдателя, решающего ту же задачу).

Естественно, возник вопрос, является ли такая передаточная функция отражением работы одного широкополосного канала или набора узкополосных каналов, настроенных на разные пространственные частоты и ориентации огибающей.

Избирательность механизмов второго порядка к пространственной частоте и ориентации была доказана с использованием методов адаптации (Kwan, Regan, 1998), маскировки (Arsenault et al., 1999) и околопороговой суммации (Landy, Oruc, 2002). Эти и другие подобные исследования явились убедительным свидетельством многоканальности на уровне механизмов 2-го порядка.

Д. Элемберг с соавторами (Ellemberg et al., 2006) сравнили число пространственно-частотных и ориентационных механизмов, лежащих в основе обработки 1-го и 2-го порядка путем измерения различия Габоровских стимулов 1-го и 2-го порядка на уровне порога обнаружения. Стимулы 2-го порядка были созданы путем умножения синусоидального компонента Габора на двумерный бинарный шум. Определялись пороговые различия этих стимулов по частоте и ориентации. Число ориентационных каналов оказалось одинаковым для фильтров 1-го и 2-го порядка. Что касается частотных каналов, то для паттернов 2-го порядка число каналов было тем же, что и для решеток 1-го порядка, вплоть до частоты 2 ц/г. Однако их было больше для 1-го порядка на более высоких пространственных частотах. Это согласуется с тем, что вторая стадия фильтрации смещается к более низким частотам. Самый низкочастотный механизм оказался настроен на 0.1 ц/г, а самый высокочастотный — на 6 ц/г. Всего пространственно-частотных каналов 2-го порядка было выявлено 5, а ориентационных — 6.

Хотя данная парадигма является инструментом определения числа каналов, она не позволяет измерять их полосы пропускания. Потребовались дополнительные исследования, которые показали, что фильтры 2-го по-

соответствующих фильтров, возбуждательный вход превалирует над тормозным, и это обуславливает активацию данного механизма 2-го порядка. Следует подчеркнуть, что базовая модель “фильтрация-выпрямление-фильтрация” не избирательна к тому, какой параметр текстуры модулируется. Фильтры будут активироваться при модуляции любой размерности: и контраста, и ориентации, и пространственной частоты градиентов яркости.

Итак, базовая модель преаттентивной фильтрации предполагает, что сначала стимул фильтруется набором линейных фильтров 1-й стадии, настроенных на различные ориентации и пространственные частоты. Эта часть модели аппроксимирует вейвлет-трансформацию. Затем выходы этих фильтров являются объектом нелинейности (в разных вариантах модели это может быть возведение в квадрат, полу- или полноволновое выпрямление, нормализация и др.). После этого карты энергии ответов фильтров 1-го порядка на каждой масштабной шкале и ориентации фильтруются механизмами 2-го порядка с более крупными рецептивными полями.

СВЯЗЬ ЧАСТОТНЫХ И ОРИЕНТАЦИОННЫХ НАСТРОЕК ФИЛЬТРОВ ПЕРВОГО И ВТОРОГО ПОРЯДКА

Инвариантность восприятия к масштабным изменениям является одним из фундаментальных механизмов зрительной системы (Cannon, Fullenkamp, 1991; Jamar, Koenderink, 1983; Landy, Bergen, 1991; Savoy, McCann, 1975; Virsu, Rovamo, 1979). Именно благодаря такой инвариантности мы одинаково воспринимаем объекты, находящиеся от нас на разном расстоянии.

Поскольку речь идет о восприятии протяженных паттернов, этот механизм не может быть реализован на уровне локальных фильтров, описывающих отдельные градиенты яркости. Модели организации начальных уровней зрительной системы, способные объяснить инвариантность к масштабным преобразованиям, были сформулированы на рубеже 80-х и 90-х гг. (Бабенко, 1989; Шелепин и др., 1992; Babenko, 1991). В частности, была предложена схема, в которой двумерные матрицы одинакового числа элементов 1-го уровня (стриарных нейронов) с одинаковым размером рецептивных полей объединяются на элементах 2-го уровня. Второй

уровень на каждом участке поля зрения представлен полями разного размера (пропорционального величине полей входной матрицы), описывающими входное изображение с разным разрешением. На этом уровне обработки происходит сегментация изображения на отдельные объекты (более крупными полями) и на фрагменты этих объектов (более мелкими полями). Изменение размера воспринимаемого объекта сопровождается его “переходом” в другое, соответствующее по размеру, рецептивное поле второго уровня. Благодаря универсальному принципу формирования этих полей изменение размера анализируемого объекта не отражается на его описании.

Такая организация связей, обеспечивающая инвариантность к масштабным преобразованиям, фактически является моделью формирования возбуждательного (центрального) субполя фильтра 2-го порядка и основана на связи между шкалами фильтров 1-го и 2-го порядка. Пирамидальная организация зрительной системы, в которой взаимосвязаны пространственные шкалы анализа локальных градиентов яркости и глобальных градиентов текстур, была также предложена Дж. Бергеном (Bergen, 1991). Таким образом, как было предсказано теоретически, именно связь частотных настроек фильтров первой и второй стадии может обеспечить масштабную инвариантность.

Последующие исследования подтвердили существование такой связи (Kingdom, Keeble, 1999; Sutter et al., 1995). Масштабная инвариантность была продемонстрирована в задачах обнаружения модуляции контраста (Dakin, Mareschal, 2000; Sutter et al., 1995) и ориентации (Kingdom et al., 1995). Еще одним подтверждением этого стал и тот факт, что шкалы 1-го и 2-го порядка с эксцентриситетом меняются синхронно (Solomon, Sperling, 1995; Vakrou et al., 2007).

Естественно, возник вопрос, какова взаимосвязь частотных настроек фильтров 1-го и 2-го порядка в количественном выражении. Данные, полученные разными авторами, отличались, но все они говорили о наличии “жесткой” связи. Так, Д. Саги оценил отношение масштабов 1-го и 2-го порядка как $1/12$ (Sagi, 1990), Н. Грэхэм — как $1/3 - 1/4$ (Graham, 1994), а А. Саттер с соавторами оценили это соотношение как $1/8 : 1/16$ (Sutter et al., 1995). Расхождение полученных соотношений вероятнее всего связано с различиями

ями в использованных стимулах и с особенностями решаемой испытуемыми зрительной задачи. Так, Д. Саги использовал Габоровские патчи в задаче зрительного поиска, Н. Грэхэм применяла упорядоченные текстуры и задачу обнаружения, а А. Саттер с соавторами использовали полосовой изотропный шум, модулированный Габором, в задаче различения ориентаций. Последующее исследование В. Бабенко с соавторами (Бабенко и др., 2001) было попыткой прояснить этот вопрос, учтя возможные методические проблемы первых лет изучения механизмов 2-го порядка (см. Dakin, Mareschal, 2000). В результате было установлено, что пространственная интеграция градиентов яркости в центральном субполе фильтров 2-го порядка составляет 3–4 цикла несущей. То есть частотные настройки фильтров 1-го и 2-го порядка соотносятся как $1/7 : 1/8$. Более того, они сохранялись при изменении пространственной частоты несущей в широком частотном диапазоне. Впоследствии такое соотношение частоты несущей и огибающей было подтверждено Пенг Сан и А. Шофилдом (Sun, Schofield, 2011).

Если относительно жесткой взаимосвязи частотных настроек фильтров 1-го и 2-го порядка сомнений практически не оставалось (Graham, 1994; Kingdom, Keeble, 1999; Sagi, 1990; Sutter et al., 1995; Wenderoth et al., 2001 и др.), то в отношении соответствия их ориентационных настроек картина оказалось иной. Данные одних авторов указывали на совпадение ориентационных настроек фильтров 1-го и 2-го порядка (Wolfson, Landy, 1995; Graham, Wolfson, 2001). Данные других свидетельствовали о взаимной перпендикулярности ориентационных настроек (Dakin, Mareschal, 2000). Третьи же говорили об отсутствии какой-либо связи ориентации огибающей с ориентацией несущей (Arsenault et al., 1999).

Такое расхождение выводов может быть связано с тем, что данные были получены при использовании в этих экспериментах пространственных модуляций разных размерностей. Так, С. Вольфсон и М. Лэнди использовали текстуры с модуляцией ориентации, С. Дакин и И. Марешал — с модуляцией контраста, а А. Арсенолт с соавторами — с модуляцией пространственной частоты. Правда, механизм “фильтрация-выпрямление-фильтрация” не должен делать различий в отношении размерностей модуляций. А значит,

таких расхождений, как описано выше, быть не должно. Но они становятся возможны, если модуляции контраста, ориентации и пространственной частоты обнаруживаются разными фильтрами 2-го порядка.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ ЗРИТЕЛЬНЫХ МЕХАНИЗМОВ ВТОРОГО ПОРЯДКА

Одним из самым дискуссионных стал вопрос о специфичности механизмов второго порядка. Впервые предположение о том, что модуляции контраста, ориентации и пространственной частоты обрабатываются разными независимыми механизмами, было высказано Ф. Киндомом с соавторами (Kingdom et al., 2003). В этом исследовании тестировался эффект пьедестала между различными типами модуляций второго порядка и не было обнаружено облегчающего эффекта, когда маска пьедестала и цель отличались размерностью модуляции. Однако в более позднем исследовании Ф. Шофилд и Т. Йейтс (Schofield, Yates, 2005) обнаружили слабое облегчение между обработкой модуляции контраста и модуляции ориентации. Они предположили, что отсутствие облегчения в работе Ф. Киндома с соавторами могло быть связано с фазовыми отношениями несущей и огибающей, а также с использованными уровнями пьедестала. В то же время ими не исключалось, что интеграция информации о модуляции ориентации и контраста возможна лишь на вышележащих уровнях обработки (Cruickshank, Schofield, 2005). Более того, последующие результаты все же убеждали в разделении механизмов, чувствительных к модуляциям контраста и ориентации (Schofield et al., 2007). Очевидно, что этот вопрос требовал решения. В нашей лаборатории была предпринята серия исследований, ставящих своей целью дать ответ на этот вопрос.

В психофизических исследованиях было показано, что эффекты адаптации и маскировки в задаче обнаружения пространственной модуляции имеют место только в том случае, когда в обоих взаимодействующих стимулах модулируется один и тот же параметр текстуры (Babenko, Yavna, 2008). Это прямо указывало на специфичность фильтров 2-го порядка. С другой стороны, было обнаружено, что зрительный поиск цели второго порядка в условиях ее неопределенности (размерность модуляции меняется в ходе эксперимента) не зависит от числа дистракторов

и является эффективным (Babenko, Yavna, 2010). Этот результат исключал возможность перепрограммирования механизмов обнаружения определенной модуляции “сверху” и позволил сделать вывод о том, что механизмы второго порядка представляют собой фиксированный набор преаттентивных фильтров, специфичных к размерности модуляции. Психофизические доказательства специфичности зрительных механизмов второго порядка были дополнены электрофизиологическими данными, которые продемонстрировали, что модуляции контраста, ориентации и пространственной частоты вызывали зрительные ВП, существенно отличающиеся по своим характеристикам (Babenko, Ermakov, 2015). Таким образом, полученные результаты указывали на избирательность зрительных механизмов второго порядка к модулируемому параметру текстуры.

Доказательство специфичности зрительных механизмов второго порядка вновь поставило вопрос о возможных особенностях их организации. И действительно было обнаружено разное оптимальное соотношение частот несущей и огибающей для модуляций контраста, ориентации и пространственной частоты (Бабенко и др., 2010). А это, в свою очередь, вновь свидетельствовало в пользу избирательности фильтров 2-го порядка к модулируемому параметру текстуры (рис. 3).

Факты, указывающие на специфичность фильтров 2-го порядка, ставили вопрос о внесении изменений в базовую модель этих механизмов. В этой связи было показано, что избирательность к размерности модуляции достигается благодаря разной организации входов, формирующих фланговые субполя фильтров 2-го порядка (Явна, 2012).

Следует заметить, что специфичность фильтров 2-го порядка выглядит более целесообразным вариантом их организации, чем неспецифичность, поскольку модуляции разной размерности содержат информацию разного назначения. Модуляции контраста могут быть важны для выделения объектов из фона и их сегментации на фрагменты (Бабенко, Кульба, 2002), модуляции ориентации — для сегментации поверхностей в естественных сценах (DiMattina, Baker, 2021), а изменения пространственной частоты вызывают сильное впечатление сжатия поверхности (Sakai, Finkel, 1995) и относительной удаленности (третье измерение).

ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ МЕХАНИЗМОВ ВТОРОГО ПОРЯДКА В ЗРИТЕЛЬНОМ ВОСПРИЯТИИ

Фильтры 2-го порядка традиционно исследовались как механизм сегментации текстур. Несмотря на то, что текстуры — частый компонент самых разных естественных изображений, все же возникает вопрос: неужели их роль в зрительном восприятии ограничивается решением такой весьма узкой задачи, как разделение текстур? Только лишь для этого эволюция создала эти механизмы?

Давайте зададимся вопросом: а что это такое — модуляции градиентов яркости, которые обнаруживаются фильтрами 2-го порядка? Очевидно, что речь идет об областях пространственной неоднородности. А ведь именно области изображения, отличающиеся от окружения, представляют наибольший интерес (Gao et al., 2009; Gao, Vasconcelos, 2007; Itti, Koch, 2001; Itti et al., 1998). Общепринятой стала точка зрения, что мерой “визуальной заметности” элемента сцены является его отличие от окружения (Hou et al., 2013; Perazzi et al., 2012). Как мы выяснили выше, фильтры 2-го порядка реагируют на пространственные неоднородности в изображении. Эти неоднородности распределены по полю зрения и имеют разную выраженность. Реакции фильтров 2-го порядка будут пропорциональны амплитуде модуляции градиентов яркости в их рецептивных полях. Благодаря механизму латерального торможения дополнительное преимущество получают наиболее активированные фильтры. Это согласуется с выводом о том, что в системе зрительных механизмов 2-го порядка действует правило “победитель получает все” (Westrick et al., 2013). Именно эти “фильтры-победители” выделяют области изображения, которые и являются наиболее перцептивно заметными.

С другой стороны, очевидно, что внимание должно направляться на наиболее информативные участки изображения (Bruce, 2005; Bruce, Tsotsos, 2006). Очевидно, что способность выбирать в изображении области дальнейшей обработки оптимизирует процесс обработки (Mnih et al., 2014).

Смещения взора — очевидный показатель сдвига внимания в поле зрения. И локализация начальных точек фиксации (за исключением “центральной тенденции”) коррелирует с отличимостью областей от окружения (Parkhurst et al., 2002; Бабенко и др., 2020).

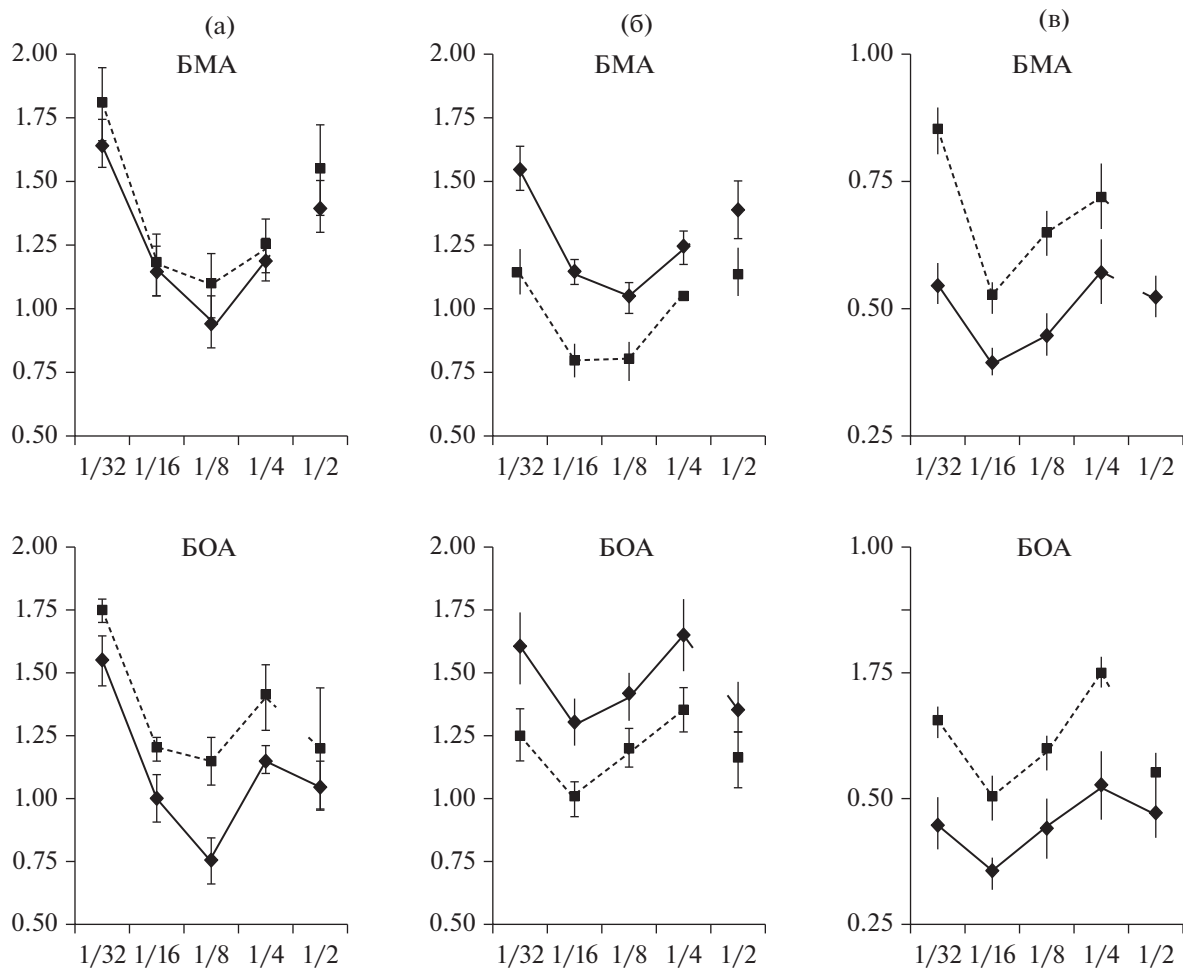


Рис. 3. Зависимость пороговой модуляции от соотношения частот огибающей и несущей. Колонка (а) — модуляция контраста, (б) — модуляция ориентации, (в) — модуляция пространственной частоты. Сплошная линия — ось модуляции и ориентация элементов текстуры перпендикулярны, пунктир — параллельны. Ось абсцисс — отношение частот огибающей и несущей. Ось ординат — пороговая амплитуда модуляции (дБ) (из статьи Бабенко и др., 2010). Минимальные значения пороговой амплитуды модуляции достигаются при оптимальном соотношении пространственных частот огибающей и несущей.

Fig. 3. The dependence of threshold modulation on the frequency ratio of envelope and carrier. Column (a) is contrast modulation, (б) is orientation modulation, (в) is spatial frequency modulation. The solid line is when the axis of modulation and axis of the texture elements orientation are perpendicular, the dotted line is when they are parallel. The x-axis is the frequency ratio of the envelope and carrier. The y-axis is the threshold modulation amplitude (dB) (from Babenko et al., 2010). The minimum values of the threshold amplitude of the modulation occur when the frequency ratio of the envelope and the carrier is optimal.

При этом чем больше отличие, тем выше вероятность фиксации взгляда (t Hart et al., 2013). Таким образом, целями произвольного внимания являются области пространственной неоднородности. Хорошо известно, например, что произвольный сдвиг внимания вызывают области изображения, отличающиеся от окружения по ориентации градиентов яркости (Ben-Shahar et al., 2007; Fuchs et al., 2011; Joseph, Optican, 1996) или их контрасту (Açık et al., 2009; Einhauser, König, 2003).

Итак, внимание направляется на области изображения, которые находят механизмы второго порядка. Могут ли фильтры 2-го порядка быть “окнами”, через которые внимание получает информацию и передает ее на постаттентивные уровни обработки?

МЕХАНИЗМЫ ВТОРОГО ПОРЯДКА И ВОСПРИЯТИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ СЦЕН

До сих пор мы говорили о работе фильтров 2-го порядка главным образом применитель-

но к задаче сегментации текстур. А как ведут себя эти фильтры при восприятии естественных изображений, таких, например, как сцены? Очевидно, что фильтры “найдут” во входном изображении области пространственных неоднородностей разного размера. Наибольшей активностью будут обладать фильтры, соответствующие по размеру выделенным фрагментам. Самые крупные механизмы выделяют крупные фрагменты сцены и отдельные объекты, более мелкие обнаружат неоднородности внутри объектов. Все эти области, как мы отмечали выше, являются, по всей видимости, наиболее информативными участками изображений и способны притягивать внимание.

Как этот механизм может быть реализован на нейронном уровне? Клетки со свойствами фильтров 2-го порядка были обнаружены в различных зрительных областях коры и у обезьян (Albright, 1995; Chaudhuri, Albright, 1997; Geesaman, Anderson, 1996; Grosz et al., 1993; O’Keefe, Movshon, 1998; Olavarria et al., 1992; Peterhans, von der Heydt, 1991; Sary et al., 1995), и у кошек (Leventhal et al., 1998; Mareschal, Baker, 1998; Zhou, Baker, 1994). Причем большинство ответов на модулированные стимулы были полосовыми (Mareschal, Baker, 1998). И регистрация реакций отдельных нейронов (Albright, 1992; Zhou, Baker, 1993), и исследования с использованием фМРТ (Larsson et al., 2006, 2010) продемонстрировали, что в обработку стимулов 2-го порядка включены не только стриарные, но и экстрастриарные области коры. Было также показано, что зрение 1-го и 2-го порядка имеет разные корковые генераторы вызванных потенциалов (Calvert, Manahilov, 2002). Начальная активация стриарных нейронов, в рецептивные поля которых попали градиенты яркости, происходит в первые 100 мс. После этого включается механизм внимания с использованием обратных связей (Mehta et al., 2000). Последующая реакция нейрона зависит от того, совпадает ли направление внимания с локализацией его рецептивного поля (Vidyasagar, 1998). После этого активность стриарных нейронов передается на нейроны V4, которые реагируют на стимулы, отобранные в ходе параллельной обработки (Motter, 1994). Их активность существенно зависит от привлечения к этим стимулам внимания.

Действительно, многие исследователи склоняются к тому, что важную роль в обработке стимулов 2-го порядка играет область V4. Так,

исследование повреждений различных зон коры у обезьян продемонстрировало критическую роль V4 в различении текстур второго порядка (Merigan, 2000). А. Тильшер и Х. Ньюман на основании полученных ими результатов предположили, что нейроны V4 связаны с операцией пространственного группирования, определяющего вход внимания (Thielscher, Neumann, 2007).

Исследования с использованием зрительных ВП также указывают на то, что негативность рассогласования, связанная с привлечением внимания к целевому объекту (компонент N2pc), начинает формироваться примерно через 180–200 мс после его появления (Luck, 2012). То есть примерно в то время, когда происходит реактивация стриарных нейронов и активируются клетки V4. Примерно в это же время формируется компонент ВП, связанный с размерностью модуляции в стимуле второго порядка (Бабенко, Ермаков, 2015).

Как отмечает Дж. Тиус (Theeuwes, 1993), произвольное внимание автоматически привлекается к локализации, имеющей наиболее высокую активацию. При этом выбор полностью определяется физическими свойствами стимула. Объект в этой позиции автоматически выбирается независимо от намерения субъекта. Приоритеты выбора не могут быть изменены сверху. Сверху можно изменить только размер окна внимания. Поэтому первоначальный отбор полностью определяется стимулом (Theeuwes, 2010; Van der Stigchel et al., 2009).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА РОЛИ ФИЛЬТРОВ ВТОРОГО ПОРЯДКА, КАК ОКОН ВНИМАНИЯ

Выше мы говорили о возможном участии фильтров 2-го порядка в привлечении внимания теоретически, опираясь на косвенные экспериментальные данные. Ниже речь пойдет о прямой экспериментальной проверке этого предположения.

Для этого мы решили использовать в своих экспериментах “лицевые” стимулы. Это обусловлено тем, что лица — это своеобразный класс изображений. С одной стороны, они отличаются особой сложностью. С другой стороны, однотипность пространственной организации делает задачу их различения не тривиальной. Вместе с тем быстрота обнару-

жения и идентификации лиц, встроенных в сцены (Cauchoux et al., 2014; Crouzet, Thorpe, 2011), по всей видимости, подтверждает важную роль преаттентивных процессов обработки в их восприятии (VanRullen, 2006; Vuilleumier et al., 2001).

Мы начали с того, что создали градиентный оператор, имитирующий работу фильтра 2-го порядка, чувствительного к пространственной модуляции контраста. Это было сделано, чтобы выделять в изображениях области пространственной неоднородности и понять, полезна ли эта информация для категоризации лиц. Принимая в расчет сведения о том, что для восприятия лиц достаточно диапазона низких пространственных частот до 4 циклов на изображение (Ginsburg, 1980), в котором содержится около 75% всей энергии изображения (Guyader et al., 2017), мы задали частоту фильтрации для всех фильтров разного размера, равную 4 циклам на размер фильтра (центральная область рецептивного поля). Ширина частотной настройки всех фильтров составляла 1 октаву. Принцип работы оператора изложен в статье В. Бабенко с соавторами (Babenko et al., 2021).

Исходя из предположения, что чем выше неоднородность области изображения, тем она более информативна, необходимо было доказать, что более полезными в категоризации лиц являются области именно с наибольшей амплитудой модуляции контраста. В качестве исходных были использованы изображения мужских и женских лиц, европейской и азиатской расы, нейтральные и радостные. Из каждого исходного изображения, после обработки моделью, были созданы три стимула, состоящие только из областей с наибольшим, наименьшим и промежуточным приростом контраста. Лицевые стимулы предъявлялись в случайной последовательности в чередовании объектов других категорий, обработанных тем же способом. Задачей испытуемых было обнаружить лицо и дифференцировать его по полу, расе и выражению.

Следует отметить, что, поскольку фильтры 2-го порядка имеют разный размер, более крупный фильтр выделит лицо целиком, а меньшие по размеру — все более мелкие фрагменты. Соответственно, и пространственная частота (в циклах на градус), с которой описываются выделенные участки стимула, будет возрастать по мере уменьшения размера этих областей. Нами было задано, что, поскольку на каждом следующем шаге

частота фильтрации возрастает вдвое, число выделяемых на этой частоте областей также увеличивается вдвое.

Учитывая существующие представления о целостном характере восприятия лиц, особый интерес представляли результаты распознавания, когда стимулы были сформированы одним фильтром, выделяющим изображение лица целиком. Оказалось, что этой информации достаточно, чтобы уверенно обнаруживать лица в чередовании других стимулов (выше 75%), но недостаточно, чтобы дифференцировать их по расе, полу и эмоциям (Бабенко и др., 2021). Стало очевидным, что для решения этих задач необходимо расширение частотного диапазона за счет фильтров, выделяющих фрагменты изображения. Сравнение результатов, полученных для лицевых стимулов, сформированных из областей с разной амплитудой нелокального контраста, показало, что чем выше прирост контраста в выделенных областях, тем выше результат. И если при минимальном контрасте областей, из которых синтезирован стимул, процент правильных ответов был близок к нулю (допускался ответ “не знаю”), то при наибольшем он достигал более 60% (Babenko et al., 2021a). Полученные результаты показали, что более информативными областями лица являются области с большим приростом нелокального контраста.

Следующим шагом было доказательство того, что именно эти области изображения являются целями внимания. Мы использовали изображения реальных лиц с отображением 6 базовых эмоций по Экману и нейтральным выражением. Испытуемые в течение 700 мс рассматривали предъявленное изображение и определяли его экспрессию. Во время решения задачи регистрировались движения глаз. Оказалось, что начальные области фиксации взгляда совпадают с областями изображения, характеризующимися наибольшим приростом нелокального контраста (Babenko et al., 2021b). Интересно отметить, что области с наибольшим приростом контраста в диапазоне частот от 8 до 32 циклов на лицо, который, как известно, является наиболее информативным при восприятии лиц (Collin et al., 2006; Gold et al., 1999; Nasanen, 1999), локализируются в области глаз и рта. В этих же областях лица локализуется и большинство начальных фиксаций.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что целями внимания

при решении задачи определения экспрессии могут быть области с наибольшим приростом суммарного контраста, которые преаттентивно выделяются зрительными механизмами второго порядка.

КАКАЯ ИНФОРМАЦИЯ МОЖЕТ БЫТЬ ПЕРЕДАНА ЧЕРЕЗ ФИЛЬТРЫ ВТОРОГО ПОРЯДКА?

Репрезентации, сохраняемые в рабочей, а затем и в долговременной памяти, формируются из информации, которая извлекается с уровня преаттентивной обработки. Что же это за информация, пропускаемая фильтрами 2-го порядка?

Самые крупные по величине своих рецептивных полей фильтры охватывают значительную часть поля зрения. Они способны выделять части зрительной сцены и могут передать информацию об их статистических свойствах. Меньшие по размеру фильтры выделяют в сцене отдельные объекты, целостное описание которых является низкочастотным (возможно, до 4 циклов на объект). Эта информация представляется важной с точки зрения формирования прототипов категорий. Более мелкие фильтры выделяют наиболее информативные фрагменты изображений. Чем меньше выделяемый фрагмент, тем с большим разрешением он описывается (при постоянном числе циклов на “окно” фильтра с уменьшением диаметра “окна” разрешение возрастает). Выделяемые фрагменты могут быть использованы вышележащими уровнями анализа для формирования признаков объектов. В результате создается возможность описания зрительного входа с разной степенью детализации: на уровне статистических свойств участка сцены, на уровне грубого описания отдельных объектов, а также на признаковом уровне, позволяющем детализировать объекты с необходимой точностью. При приближении или удалении объекта его описание остается неизменным, поскольку все фильтры имеют одинаковую организацию. Просто теперь как целый объект, так и его фрагменты будут выделяться фильтрами другого размера.

Данный принцип описания входного изображения позволяет представить любой объект в виде набора рекурсивно вложенных друг в друга репрезентаций. То, что в коре хранятся репрезентации как целостных образов, так и их фрагментов, подтверждают дан-

ные, полученные с использованием фМРТ. Например, для лиц было показано, что в одних областях коры (FFA) хранятся их целостные описания, тогда как в других (OFA и fSTS) — репрезентации их строительных блоков (глаза, нос, рот) (Liu et al., 2010; Maher et al., 2016; Nichols et al., 2010).

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Несложно заметить, что многие результаты, касающиеся свойств зрительных фильтров второго порядка, согласуясь в целом, иногда не совпадают в деталях (см. напр., (Westrick et al., 2013)). Скорее всего, объясняется это тем, что речь идет о механизмах, находящихся в так называемой серой зоне. Несомненно, легче изучать процессы, реализуемые на входе и на выходе сенсорной системы, для которых проще контролировать параметры входных сигналов и ответных реакций. А вот для механизмов, реализуемых на промежуточных стадиях обработки, бывает сложно учесть все возможные переменные. Вероятно, поэтому конкретный результат изучения тех или иных свойств механизмов второго порядка зависит от особенностей используемых стимулов и задач, которые стоят перед испытуемыми. Еще одна особенность этого этапа обработки состоит в том, что она находится на стыке стадий пред- и поствнимания. А значит, ее результаты зависят не только от восходящих, но и от нисходящих процессов. Взаимодействие этих потоков способно дать большое разнообразие эффектов. Тем не менее за последние без малого 30 лет сделан огромный шаг в изучении этих механизмов, и эти работы продолжаются.

В последние годы внимание исследователей было сосредоточено на изучении роли механизмов 2-го порядка в восприятии симметричных паттернов (Bellagarda et al., 2021), на исследовании закономерностей интеграции контуров 2-го порядка (Baldwin et al., 2020), на выяснении влияния старения на чувствительность к стимулам 2-го порядка, как показателя коркового дефицита (Reynaud et al., 2019), на оценке роли механизмов 2-го порядка в восприятии пространственной глубины (Asher, Hibbard, 2018), на изучении природы нелинейности на выходах фильтров 2-го порядка (Yi Gao, 2017). Предложен новый подход к машинному обучению, позволяющий моделировать зрительную обработку 2-го порядка (DiMattina, Baker, 2019).

Несмотря на то, что сегодня мы уже многое знаем о механизмах второго порядка, еще больше предстоит узнать. Сегодня мы подошли вплотную к пониманию их значения не только в восприятии текстур, но и всего многообразия окружающего мира. Однако требуется ответить еще на множество вопросов. Распространяются ли закономерности, установленные при восприятии лиц, на объекты других категорий? Какую роль в зрительном восприятии играют другие типы модуляций: ориентации и пространственной частоты градиентов яркости? Как используется информация из разных частотных диапазонов? Полученные в последние годы результаты указывают на то, что роль механизмов 2-го порядка в зрительном восприятии значительно шире, чем представлялось ранее.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Если градиенты яркости разного контраста, ориентации и пространственной частоты, которые часто называют первичными признаками, являются своего рода “атомами” зрительного восприятия, то что представляют собой его “молекулы”? Вопрос очень сложный, и в попытках найти на него ответ предлагались разные варианты решения. Хотя по большому счету решений всего два — либо этим процессом управляют высшие уровни анализа, формируя “молекулы” с помощью внимания, либо это автоматический процесс, реализуемый по универсальному алгоритму. Конечно, и во втором варианте без внимания не обойтись. Но оно обращается к уже сформированным “молекулам” и объединяет их затем в разных сочетаниях. Первый вариант удобен своей “гибкостью” и долгое время рассматривался как приоритетный. Однако накапливалось все больше экспериментальных данных, которые сложно было объяснить без привлечения дополнительного преаттентивного механизма группирования. И на рубеже 80-х и 90-х гг. появляются теоретические концепции, которые предлагают вариант решения этого вопроса. Все они сходились на том, что локальная зрительная информация, выделяемая механизмами 1-го порядка, автоматически группируется на следующем этапе преаттентивной обработки механизмами 2-го порядка. Эта модель оказалась настолько удобной для интерпретации многих необъяснимых эффектов, что ей даже дали шутливое название “модель заднего

кармана”, подчеркивая, что, если возникают затруднения с объяснением некоторых фактов, данная модель окажется весьма кстати. Во второй половине 90-х и начале 2000-х годов наблюдается всплеск исследований “зрительных механизмов второго порядка”. Обсуждаются вопросы их пространственной организации, независимость и принципы взаимодействия фильтров 1-го и 2-го порядка, настроечные характеристики и многоканальность механизмов группирования, избирательность этих механизмов к размерности модуляции. Однако к концу 2000-х годов интерес к этой проблеме стал угасать. Эти механизмы казались предназначенными для решения лишь одной зрительной задачи — разделения текстур, где они действительно показали себя в высшей степени эффективно. Задачи, несомненно, важной, но весьма специфичной. Интерес к операциям преаттентивного пространственного группирования вновь возрос, когда появились предположения о более важной роли этих механизмов в зрительном восприятии. Поскольку пространственные модуляции градиентов яркости содержатся не только в текстурах, но и в изображениях любых реальных объектов, фильтры 2-го порядка могут использоваться для их сегментации и выделения областей интереса. Появились первые экспериментальные работы, указывающие на возможную роль фильтров 2-го порядка в восходящем управлении вниманием. И вполне может оказаться, что зрительные механизмы, которые ранее представлялись своего рода функциональным довеском, на самом деле являются весьма важным звеном в цепи процессов обработки зрительной информации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование финансируется Российским фондом фундаментальных исследований (проект 20-64-47057).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко В.В.* Новый подход к вопросу о механизмах зрительного восприятия. Проблемы нейрокибернетики. Ростов-на-Дону: из-во РГУ, 1989. 10—11 с.
- Бабенко В.В., Ермаков П.Н., Божинская М.А.* Соотношение пространственно-частотных настроек зрительных фильтров первого и второго порядка. Психол. журн. 2010. 31 (2): 48—57.

- Бабенко В.В., Кульба С.Н.* Модель механизма зрительной сегментации. Сенс. сист. 2002. 16 (3): 179–189.
- Бабенко В.В., Кураев Г.А., Кульба С.Н.* Механизмы повышения контрастной чувствительности при увеличении протяженности синусоидальной решетки. Сенс. сист. 2001. 15 (1): 3–10.
- Бабенко В.В., Явна Д.В., Анохина П.В.* Роль нелокального контраста в обнаружении лиц и идентификации эмоций. Первый Национальный конгресс по когнитивным исследованиям, искусственному интеллекту и нейроинформатике. Девятая международная конференция по когнитивной науке. Отв. ред. В.Л. Ушаков, И.И. Русак. М.: НИЯУ МИФИ, 2021. Часть 2. 414–416 с.
- Бабенко В.В., Явна Д.В., Родионов Е.Г.* Вклад различных пространственных модуляций градиентов яркости в управление зрительным вниманием. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2020. 70 (2): 183–193.
- Шевелёв И.А.* Нейроны-детекторы зрительной коры. М: Наука, 2010. 183 с.
- Шелепин Ю.Е., Макаров Ф.Н., Трифонов М.И.* Пирамидальная организация первичной зрительной системы человека. Проблемы нейрокибернетики. Ростов-на-Дону: из-во РГУ, 1989. 186–187 с.
- Явна Д.В.* Психофизиологические особенности зрительного восприятия пространственно модулированных признаков. Автореф. дис. ... канд. психол. наук, Ростов-на-Дону: ЮФУ, 2012. 23 с.
- Яковлев А.Ю., Тюрина Н.А., Уточкин И.С.* Зрительное восприятие ансамблей: обзор исследований. Российский журнал когнитивной науки. 2020. 7 (3): 4–24.
- Açık F., Onat S., Schumann F., Einhäuser W., König P.* Effects of luminance contrast and its modifications on fixation behavior during free viewing of images from different categories. Vis. Res. 2009. 49 (12): 1541–1553.
- Albrecht D.G., Hamilton D.B.* Striate cortex of monkey and cat: contrast response function. J Neurophysiol. 1982. 48 (1): 217–237.
- Albright T.D.* Form-cue invariant motion processing in primate visual cortex. Science. 1992. 255 (5048): 1141–1143.
- Allard R., Faubert J.* Double dissociation between first- and second-order processing. Vis. Res. 2007. 47 (9): 1129–1141.
- Arsenault A.S., Wilkinson F., Kingdom F.A.* Modulation frequency and orientation tuning of second-order texture mechanisms. J Opt. Soc. Am. A. 1999. 16 (3): 427–435.
- Asher J.M., Hibbard P.B.* First- and second-order contributions to depth perception in anti-correlated random dot stereograms. Sci. Rep. 2018. 8: Art. 14120.
- Babenko V.V.* A model of an object-form description mechanism. Perception. 1991. 20 (1): 70.
- Babenko V., Ermakov P.* Specificity of brain reactions to second-order visual stimuli. Vis. Neurosci. 2015. 32: Art. e011.
- Babenko V., Yavna D.* Specificity of the visual second-order mechanisms. Perception. 2008. Suppl.: 78.
- Babenko V., Yavna D.* Second-order visual mechanisms are fixed filters. Perception. 2010. Suppl.: 194.
- Babenko V.V., Yavna D.V., Ermakov P.N., Anokhina P.V.* Nonlocal contrast calculated by the second order visual mechanisms and its significance in identifying facial emotions. F1000Res. 2021a. 10: 274.
- Babenko V., Yavna D., Vorobyeva E., Denisova E., Ermakov P., Kovsh E.* Relationship Between Facial Areas With the Greatest Increase in Nonlocal Contrast and Gaze Fixations in Recognizing Emotional Expressions. Int. J Cognit. Res. in Science, Engineering and Education. 2021b. 9 (3): 359–368.
- Baek J., Chong S.C.* Distributed attention model of perceptual averaging. Attent. Percept. Psychophys. 2020. 82 (1): 63–79.
- Bahcall D.O., Kowler E.* Attentional interference at small spatial separations. Vis. Res. 1999. 39 (1): 71–86.
- Baldwin A.S., Kenwood M., Hess R.F.* Integration of contours defined by second-order contrast-modulation of texture. Vis. Res. 2020. 176: 1–15.
- Barlow H.B., Kaushal T.P., Hawken M., Parker A.J.* Human contrast discrimination and the threshold of cortical neurons. J Opt. Soc. Am. A. 1987. 4 (12): 2366–2371.
- Bellagarda C.A., Dickinson J.E., Bell J., Badcock D.R.* The temporal integration windows for visual mirror symmetry. Vis. Res. 2021. 188: 184–192.
- Ben-Shahar O., Scholl B.J., Zucker S.W.* Attention, segregation, and textons: Bridging the gap between object-based attention and texton-based segregation. Vis. Res. 2007. 47 (6): 845–860.
- Bergen J.R.* Theories of visual texture perception. Vision and visual dysfunction. Ed. Regan D. New York: MacMillan, 1991. V. 10B. 114–134 pp.
- Bruce N.D.B.* Features that draw visual attention: an information theoretic perspective. Neurocomputing. 2005. 65–66: 125–133.
- Bruce N.D., Tsotsos J.K.* Saliency based on information maximization. Adv. Neural Inf. Process. Syst. 2006. 18: 5–162.
- Caelli T., Julesz B.* On perceptual analyzers underlying visual texture discrimination. Biol Cybern. 1978. 28 (1): 167–175.

- Campbell F.W., Robson J.G.* Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J Physiol.* 1968. 197 (3): 551–566.
- Campbell F.W., Howell E.R., Johnstone J.R.* A comparison of threshold and suprathreshold appearance of gratings with components in the low and high spatial frequency range. *J Physiol.* 1978. 284 (1): 193–201.
- Calvert J., Manahilov V., Simpson W.A., Parker D.M.* Human cortical responses to contrast modulations of visual noise. *Vis. Res.* 2005. 45 (17): 2218–2230.
- Cannon M.W., Fullenkamp S.C.* Spatial interactions in apparent contrast: inhibitory effects among grating patterns of different spatial frequencies, spatial positions and orientations. *Vis. Res.* 1991. 31 (11): 1985–1998.
- Castiello U., Umiltà C.* Size of the attentional focus and efficiency of processing. *Acta Psychol. (Amst).* 1990. 73 (3): 195–209.
- Cauchoix M., Barragan-Jason G., Serre T., Barbeau E.J.* The Neural Dynamics of Face Detection in the Wild Revealed by MVPA. *J Neurosci.* 2014. 34 (3): 846–854.
- Cave R.R., Kosslyn S.M.* Varieties of size-specific visual selection. *J Exp. Psychol. Gen.* 1989. 118 (2): 148–164.
- Cave K.R., Pashler H.* Visual selection mediated by location: Selecting successive visual objects. *Percept. Psychophys.* 1995. 57 (4): 421–432.
- Chaudhuri A., Albright T.D.* Neuronal responses to edges defined by luminance vs. temporal texture in macaque area V1. *Vis. Neurosci.* 1997. 14: 949–962.
- Chen Z.* Not all features are created equal: Processing asymmetries between location and object features. *Vis. Res.* 2009. 49 (11): 1481–1491.
- Chubb C., Sperling G.* Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying non-Fourier motion perception. *J Opt. Soc. Am. A.* 1988. 5 (11): 1986–2007.
- Collin C.A., Therrien M., Martin C., Rainville S.* Spatial frequency thresholds for face recognition when comparison faces are filtered and unfiltered. *Percept. Psychophys.* 2006. 68 (6): 879–889.
- Crouzet S.M., Thorpe S.J.* Low level cues and ultra-fast face detection. *Frontiers in Psychology.* 2011. 2: Art. 342.
- Cruickshank A.G., Schofield A.J.* Transfer of tilt after-effects between second-order cues. *Spatial Vision.* 2005. 18 (4): 379–397.
- Dakin S.C., Mareschal I.* Sensitivity to contrast modulation depends on carrier spatial frequency and orientation. *Vis. Res.* 2000. 40 (3): 311–329.
- Dean A.F.* The relationship between response amplitude and contrast for cat striate cortical neurones. *J Physiol.* 1981. 318: 413–427.
- DiMattina C., Baker C.L.Jr.* Modeling second-order boundary perception: A machine learning approach. *PLoS Comput. Biol.* 2019. 15 (3): Art. e1006829.
- DiMattina C., Baker C.L.Jr.* Segmenting surface boundaries using luminance cues *Scientific Reports.* 2021. 11: Art. 10074.
- Ellemberg D., Allen H.A., Hess R.F.* Second-order spatial frequency and orientation channels in human vision. *Vis. Res.* 2006. 46 (17): 2798–2803.
- Eriksen C.W., Yeh Y.Y.* Allocation of attention in the visual field. *J Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 1985. 11 (5): 583–597.
- Field D.J., Hayes A., Hess R.F.* Contour integration by the human visual system: Evidence for a local ‘association field’. *Vis. Res.* 1993. 33: 173–193.
- Fuchs I., Ansorge U., Redies C., Leder H.* Saliency in Paintings: Bottom-Up Influences on Eye Fixations. *Cognitive Computation.* 2011. 3 (1): 25–36.
- Gao Yi.* On the processing of second-order information in normal and amblyopic vision. A thesis submitted to McGill University in partial fulfillment of the requirements of the degree of doctor of philosophy. 2017.
- Gao D., Han S., Vasconcelos N.* Discriminant saliency, the detection of suspicious coincidences, and applications to visual recognition. *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* 2009. 31 (6): 989–1005.
- Gao D., Vasconcelos N.* Bottom-up saliency is a discriminant process. *IEEE Int’l Conf. Computer Vision (ICCV).* 2007: 6 pp.
- Geesaman B.J., Anderson R.A.* The analysis of complex motion patterns by form0cue invariant MSTd neurons. *J Neurosci.* 1996. 16: 4716–4732.
- Ginsburg A.P.* Specifying relevant spatial information for image evaluation and display design: An explanation of how we see certain objects. *Proceedings of the SID.* 1980. 21: 219–227.
- Gold J., Bennett P.J., Sekule A.B.* Identification of band-pass filtered letters and faces by human and ideal observers. *Vis. Res.* 1999. 39 (21): 3537–3560.
- Gong M., Olzak L.* Perceptual learning transfer between first- and second-order fine orientation discriminations. *J Vision.* 2014. 14: Art. 77.
- Goolkasian P.* Size scaling and spatial factors in visual attention. *Am. J Psychol.* 1997. 110 (3): 397–415.
- Graham N.* Non-linearities in texture segregation. *CIBA Foundation Symposium.* Eds: Bock G.R., Goode J.A. New York: Wiley, 1994. 184: 309–329.
- Graham N.* Non-linearities in texture segregation. *CIBA Foundation Symposium.* Eds: Bock G.R., Goode J.A. New York: Wiley, 1994. 184: discussion 323–338.
- Graham N., Beck J., Sutter A.* Nonlinear processes in spatial-frequency channel models of perceived texture segregation. *Vis. Res.* 1992. 32: 719–743.

- Graham N., Sutter A.* Normalization: contrast-gain control in simple (Fourier) and complex (non-Fourier) pathways of pattern vision. *Vis. Res.* 2000. 40 (20): 2737–2761.
- Graham N., Sutter A., Venkatesan C.* Spatial-frequency- and orientation-selectivity of simple and complex channels in region segregation. *Vis. Res.* 1993. 33 (14): 1893–1911.
- Graham N., Wolfson S.S.* A note about preferred orientations at the first and second stages of complex (second-order) texture channels. *J Opt. Soc. Am. A.* 2001. 18 (9): 2273–2281.
- Grosz D.H., Shapley R.M., Hawken M.J.* Macaque V1 neurons can signal ‘illusory’ contours. *Nature.* 1993. 365: 550–552.
- Guyader N., Chauvin A., Boucart M., Peyrin C.* Do low spatial frequencies explain the extremely fast saccades towards human faces? *Vis. Res.* 2017. 133: 100–111.
- Han B., Tcheang L., Walsh V., Gao X.* A Novel Feature Combination Methods for Saliency-Based Visual Attention. *Natural Computation, ICNC '09.* 2009. 18–22 pp.
- He Z.J., Nakayama K.* Surface versus features in visual search. *Nature.* 1992. 359: 231–233.
- Henning G.B., Hertz B.G., Broadbent D.E.* Some experiments bearing on the hypothesis that the visual system analyzes spatial patterns in independent bands of spatial frequency. *Vis. Res.* 1975. 15: 887–899.
- Hess R.F., Holliday I.E.* The coding of spatial position by the human visual system: Effects of spatial scale and contrast. *Vis. Res.* 1992. 32: 1085–2097.
- Hoekstra J., van der Goot D.P.J., van der Brink G., Bilzen F.A.* The influence of the number of cycles upon the visual contrast threshold for spatial sine wave patterns. *Vis. Res.* 1974. 14: 365–368.
- Hou W., Gao X., Tao D., Li X.* Visual saliency detection using information divergence. *Pattern Recognition.* 2013. 46 (10): 2658–2669.
- Huang P.C., Chen C.C.* A comparison of pedestal effects in first- and second-order patterns. *J Vision.* 2014. 14 (1): Art. 9.
- Hubel D.H., Wiesel T.N.* Receptive fields of single neurons in the cat’s striate cortex. *J Physiol.* 1959. 148: 574–591.
- Hubel D.H., Wiesel T.N.* Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex. *J Physiol.* 1962. 160: 106–154.
- Hunt C., Meinhardt G.* Synergy of spatial frequency and orientation bandwidth in texture segregation. *J Vision.* 2021. 21 (2): Art. 5.
- Itti L., Koch C.* Computational modeling of visual attention. *Nature Reviews Neurosci.* 2001. 2 (3): 194–203.
- Itti L., Koch C., Niebur E.* A model of saliency-based visual attention for rapid scene analysis. *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* 1998. 20 (11): 1254–1259.
- Jamar J.H., Koenderink J.J.* Sine-wave gratings: scale invariance and spatial integration at suprathreshold contrast. *Vis. Res.* 1983. 23 (8): 805–810.
- Jamar J.H., Koenderink J.J.* Contrast detection and detection of contrast modulation for noise gratings. *Vis. Res.* 1985. 25 (4): 511–521.
- Joseph J.S., Optican L.M.* Involuntary attentional shifts due to orientation differences. *Percept. Psychophys.* 1996. 58 (5): 651–665.
- Julesz B.* Spatial nonlinearities in the instantaneous perception of textures with identical power spectra. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 1980. 290 (1038): 83–94.
- Julesz B., Gilbert E.N., Shepp L.A., Frisch H.L.* Inability of humans to discriminate between visual textures that agree in second-order statistics-revisited. *Perception.* 1973. 2: 391–405.
- Julesz B., Gilbert E.N., Victor J.D.* Visual discrimination of textures with identical third order statistics. *Biol. Cybern.* 1978. 31: 137–140.
- Julesz B.* Textons, the elements of texture perception and their interactions. *Nature.* 1981. 290: 91–97.
- Kingdom F.A., Keeble D.R.* A linear systems approach to the detection of both abrupt and smooth spatial variations in orientation-defined textures. *Vis. Res.* 1996. 36 (3): 409–420.
- Kingdom F.A., Keeble D., Moulden B.* Sensitivity to orientation modulation in micropattern-based textures. *Vis. Res.* 1995. 35 (1): 79–91.
- Kingdom F.A., Keeble T.* On the mechanism for scale invariance in orientation-defined textures. *Vis. Res.* 1999. 39 (8): 1477–1489.
- Kingdom F.A., Prins N., Hayes A.* Mechanism independence for texture-modulation detection is consistent with a filter-rectify-filter mechanism. *Vis. Neurosci.* 2003. 20: 65–76.
- King-Smith P.E., Kulikowski J.J.* The detection of gratings by independent activation of line detectors. *J Physiol.* 1975. 247 (2): 237–271.
- Kwan L., Regan D.* Orientation-tuned spatial filters for texture-defined form. *Vis. Res.* 1998. 38 (24): 3849–3855.
- LaBerge D.* Spatial extent of attention to letters and words. *J Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 1983. 9 (3): 371–379.
- Landy M.S., Bergen J.R.* Texture segregation and orientation gradient. *Vis. Res.* 1991. 31 (4): 679–691.
- Landy M.S., Henry C.A.* Critical-band masking estimation of 2nd-order filter properties. *Perception.* 2007. 36 (Suppl.): 61.
- Landy M.S., Oruç P.* Properties of second-order spatial frequency channels. *Vis. Res.* 2002. 42 (19): 2311–2329.

- Langley K., Fleet D.J., Hibbard P.B. Linear filtering precedes nonlinear processing in early vision. *Curr. Biol.* 1996. 6 (7): 891–896.
- Larsson J., Heeger D.J., Landy M.S. Orientation selectivity of motion-boundary responses in human visual cortex. *J Neurophysiol.* 2010. 104 (6): 2940–2950.
- Larsson J., Landy M.S., Heeger D.J. Orientation-selective adaptation to first- and second-order patterns in human visual cortex. *J Neurophysiol.* 2006. 95 (2): 862–881.
- Legge G.E., Foley J.M. Contrast masking in human vision. *J Opt. Soc. Am.* 1980. 70 (12): 1458–1471.
- Leventhal A.G., Wang Y., Schmolesky M.T., Zhou Y. Neural correlates of boundary perception. *Vis. Neurosci.* 1998. 15: 1107–1118.
- Levin D.T., Takarae Y., Miner A.G., Keil F. Efficient visual search by category: specifying the features that mark the difference between artifacts and animals in preattentive vision. *Percept. Psychophys.* 2001. 63 (4): 676–697.
- Li G., Yao Z., Wang Z., Yuan N., Talebi V., Tan J., Baker C.L.Jr. Form-cue invariant second-order neuronal responses to contrast modulation in primate area v2. *J Neurosci.* 2014. 34 (36): 12081–12092.
- Liu J., Harris A., Kanwisher N. Perception of Face Parts and Face Configurations: An fMRI Study. *J Cognit. Neurosci.* 2010. 22 (1): 203–211.
- Luck S.J. Electrophysiological correlates of the focusing of attention within complex visual scenes: N2pc and related ERP components. *The Oxford handbook of event-related potential components.* Oxford: Oxford University Press, 2012. 329–360 pp.
- Maffei L., Fiorentini A. The visual cortex as a spatial frequency analyser. *Vis. Res.* 1973. 13 (7): 1255–1267.
- Maher S., Ekstrom T., Tong Y., Nickerson L.D., Frederick B., Chen Y. Greater sensitivity of the cortical face processing system to perceptually-equated face detection. *Brain Res.* 2016. 1631: 13–21.
- Mareschal I., Baker C.L.Jr. Temporal and spatial response to second-order stimuli in cat area 18. *J Neurophysiol.* 1998a. 80 (6): 2811–2823.
- Mareschal I., Baker C.L.Jr. A cortical locus for the processing of contrast-defined contours. *Nat Neurosci.* 1998b. 1 (2): 150–154.
- Mehta A.D., Ulbert I., Schroeder C.E. Intermodal Selective Attention in Monkeys. II: Physiological Mechanisms of Modulation. *Cerebral Cortex.* 2000. 10 (4): 359–370.
- Merigan W.H. Cortical area V4 is critical for certain texture discriminations, but this effect is not dependent on attention. *Vis. Neurosci.* 2000. 17 (6): 949–958.
- Mnih V., Heess N., Graves A., Kavukcuoglu K. Recurrent Models of Visual Attention. *Advances in Neural Information Processing Systems 27 (NIPS 2014).* Eds: Ghahramani Z., Welling M., Cortes C., Lawrence N.D., Weinberger K.Q. Curran Associates, Inc., 2014. 2204–2212 pp.
- Morgan M.J., Glennerster A. Efficiency of locating centers of dot-clusters by human observers. *Vis. Res.* 1991. 31: 2075–2083.
- Motoyoshi I., Nishida S. Cross-orientation summation in texture segregation. *Vis. Res.* 2004. 44 (22): 2567–2576.
- Motter B.C. Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *J Neurosci.* 1994. 14 (4): 2178–2189.
- Nasanen R. Spatial frequency bandwidth used in the recognition of facial images. *Vis. Res.* 1999. 39 (23): 3824–3833.
- Nichols D.F., Betts L.R., Wilson H.R. Decoding of faces and face components in face-sensitive human visual cortex. *Front. Psychol.* 2010. 1: Art. 28.
- Nishida S., Ledgeway T., Edwards M. Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system. *Vis. Res.* 1997. 37 (19): 2685–2698.
- Ohzawa I., Sclar G., Freeman R.D. Contrast gain control in the cat's visual system. *J Neurophysiol.* 1985. 54 (3): 651–667.
- O'Keefe L.P., Movshon J.A. Processing of first- and second-order motion signals by neurons in area MT of the macaque monkey. *Vis. Neurosci.* 1998. 15: 305–317.
- Olavarria J.F., DeYoe E.A., Knierim J.J., Fox J.M., Van Essen D.C. Neural responses to visual texture patterns in middle temporal area of the macaque monkey. *J Neurosci.* 1992. 68: 164–181.
- Olzak L.A., Thomas J.P. Configural effects constrain Fourier models of pattern discrimination. *Vis. Res.* 1992. 32 (10): 1885–1898.
- Parkhurst D., Law K., Niebur E. Modeling the role of salience in the allocation of overt visual attention. *Vis. Res.* 2002. 42 (1): 107–123.
- Perazzi F., Krahenbuhl P., Pritch Y., Hornung A. Saliency Filters: Contrast Based Filtering for Salient Region Detection. *Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition.* 2012. 733–740 pp.
- Peterhans E., von der Heydt R. Subjective contours-bridging the gap between psychophysics and physiology. *Trends in Neurosci.* 1991. 14: 112–119.
- Reynaud A., Hess R.F. Properties of spatial channels underlying the detection of orientation-modulations. *Exp. Brain Res.* 2012. 220 (2): 135–145.
- Reynaud A., Tang Y., Zhou Y., Hess R.F. Second-order visual sensitivity in the aging population. *Aging Clin. Exp. Res.* 2019. 31: 705–716.
- Rubenstein B.S., Sagi D. Effects of foreground scale in texture discrimination tasks: performance is size,

- shape, and content specific. *Spat. Vis.* 1993. 7 (4): 293–310.
- Saariinen J., Rovamo J., Virsu V. Texture discrimination at different eccentricities. *J Opt. Soc. Amer. A.* 1987. 4 (8): 1699–1703.
- Sagi D. Detection of an orientation singularity in Gabor textures: effect of signal density and spatial frequency. *Vis. Res.* 1990. 30 (9): 1377–1388.
- Sakai K., Finkel L.H. Characterization of the spatial-frequency spectrum in the perception of shape from texture. *J Opt. Soc. Amer.* 1995. 12: 1208–1224.
- Sary G., Vogels R., Kovacs G., Orban G.A. Responses of monkey inferior temporal neurons to luminance-, motion-, and texture defined gratings. *J Neurophysiol.* 1995. 73: 1341–1354.
- Savoy R.L., McCann J.J. Visibility of low-spatial-frequency sine-wave targets: Dependence on number of cycles. *J Opt. Soc. Amer.* 1975. 65 (3): 343–350.
- Schofield A.J., Georgeson M.A. Sensitivity to modulations of luminance and contrast in visual white noise: separate mechanisms with similar behavior. *Vis. Res.* 1999. 39 (16): 2697–2716.
- Schofield A.J., Georgeson M.A. Sensitivity to contrast modulation: the spatial frequency dependence of second-order vision. *Vis. Res.* 2003. 43 (3): 243–259.
- Schofield A.J., Ledgeway T., Hutchinson C.V. Asymmetric transfer of the dynamic motion aftereffect between first- and second-order cues and among different second-order cues. *J Vision.* 2007. 7 (8): Art. 1.
- Schofield A.J., Yates T.A. Interactions between orientation and contrast modulations suggest limited cross-cue linkage. *Perception.* 2005. 34 (7): 769–792.
- Shih S.-I., Sperling G. Is there feature-based attentional selection in visual search. *J Exp. Psychol.: Hum. Percept. Perform.* 1996. 22 (3): 758–779.
- Solomon J.A., Sperling G. 1st- and 2nd-order motion and texture resolution in central and peripheral vision. *Vis. Res.* 1995. 35 (1): 59–64.
- Steinman B.A., Steinman S.B., Lehmkuhle S. Visual attention mechanisms show a center-surround organization. *Vis. Res.* 1995. 35 (13): 1859–1869.
- Sun Y., Fisher R. Hierarchical Selectivity for Object-Based Visual Attention. *Int. Workshop on Biologically Motivated Computer Vision. BMCV 2002: Biologically Motivated Computer Vision.* 2002. 427–438 pp.
- Sun P., Schofield A.J. The efficacy of local luminance amplitude in disambiguating the origin of luminance signals depends on carrier frequency: Further evidence for the active role of second-order vision in layer decomposition. *Vis. Res.* 2011. 51 (5): 496–507.
- Sutter A., Beck J., Graham N. Contrast and spatial variables in texture segregation: testing a simple spatial-frequency channels model. *Percept. Psychophys.* 1989. 46 (4): 312–332.
- Sutter A., Sperling G., Chubb C. Measuring the spatial frequency selectivity of second-order texture mechanisms. *Vis. Res.* 1995. 35 (7): 915–924.
- Tannazzo T., Kurylo D.D., Bukhari F. Perceptual grouping across eccentricity. *Vis. Res.* 2014. 103: 101–108.
- 't Hart B.M., Schmidt H.C.E.F., Roth C., Einhäuser W. Fixations on objects in natural scenes: dissociating importance from salience. *Front. Psychol.* 2013. 4: Art. 455.
- Theeuwes J. Visual selective attention: a theoretical analysis. *Acta Psychol. (Amst).* 1993. 93 (2): 93–154.
- Theeuwes J. Top-down and bottom-up control of visual selection. *Acta Psychologica.* 2010. 135 (2): 77–99.
- Thielscher A., Neumann H. A computational model to link psychophysics and cortical cell activation patterns in human texture processing. *J Comput. Neurosci.* 2007. 22 (3): 255–282.
- Treisman A.M., Gelade G. A feature-integration theory of attention. *Cognit. Psychol.* 1980. 12 (1): 97–136.
- Treisman A., Souther J. Search asymmetry: a diagnostic for preattentive processing of separable features. *J Exp. Psychol. Gen.* 1985. 114 (3): 285–310.
- Usher M., Bonneh Y., Sagi D., Herrmann M. Mechanisms for spatial integration in visual detection: a model based on lateral interactions. *Spatial Vis.* 1999. 12 (2): 187–209.
- Vakrou C., Whitaker D., McGraw P.V. Extrafoveal viewing reveals the nature of second-order human vision. *J Vision.* 2007. 7 (14): Art. 13.
- Van der Stigchel S., Belopolsky A.V., Peters J.C., Wijnen J.G., Meeter M., Theeuwes J. The limits of top-down control of visual attention. *Acta Psychologica.* 2009. 132 (3): 201–212.
- VanRullen R. On second glance: Still no high-level pop-out effect for faces. *Vis. Res.* 2006. 46 (18): 3017–3027.
- Vidyasagar T.R. Gating of neuronal responses in macaque primary visual cortex by an attentional spotlight. *Neuroreport.* 1998. 22 (9): 1947–1952.
- Virsu V., Rovamo J. Visual resolution, contrast sensitivity, and the cortical magnification factor. *Exp. Brain Res.* 1979. 37 (3): 475–494.
- Vuilleumier P., Sagiv N., Hazeltine E., Poldrack R.A., Swick D., Rafal R.D., Gabrieli J.D. Neural fate of seen and unseen faces in visuospatial neglect: A combined event-related functional MRI and event-related potential study. *Proceedings of the National Academy of Science USA.* 2001. 98 (6): 3495–3500.
- Wang H.X., Heeger D.J., Landy M.S. Responses to second-order texture modulations undergo surround suppression. *Vis. Res.* 2012. 62: 192–200.

- Wenderoth P., Clifford C.W.G., Wyatt A.M.* Hierarchy of spatial interactions in the processing of contrast-defined contours. *J Opt. Soc. Amer. A.* 2001. 18 (9): 2190–2196.
- Westrick Z.M., Henry C.A., Landy M.S.* Inconsistent channel bandwidth estimates suggest winner-take-all nonlinearity in second-order vision. *Vis. Res.* 2013. 81 (5): 58–68.
- Wilson H.R., Richards W.A.* Curvature and separation discrimination at texture boundaries. *J Opt. Soc. Amer. A.* 1992. 9: 1653–1662.
- Wolfe J.M.* Asymmetries in visual search: An introduction. *Percept. Psychophys.* 2001. 63 (3): 381–389.
- Wolfson S.S., Landy M.S.* Discrimination of orientation-defined texture edges. *Vis. Res.* 1995. 35 (20): 2863–2877.
- Zhou Y.X., Baker C.L.Jr.* A processing stream in mammalian visual cortex neurons for non-Fourier responses. *Science.* 1993. 261 (5117): 98–101.
- Zhou, Y.X., Baker C.L.Jr.* Envelope-responsive neurons in areas 17 and 18 of cat. *J Neurophysiol.* 1994. 72: 2134–2150.

SECOND-ORDER VISUAL MECHANISMS: REVIEW OF RESEARCH

V. V. Babenko[#]

Academy of Psychology and Educational Sciences, Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

[#]*e-mail: babenko@sfsedu.ru*

The review is devoted to the analysis of studies aimed at studying second-order visual filters as a mechanism for preattentive grouping of local visual information by striate neurons (first-order filters). The development of ideas about possible mechanisms for combining primary visual features is analyzed, with the emphasis on studies of the properties of second-order filters. The questions of spatial organization and principles of interaction of filters of the first and second orders are considered. The results indicating the multichannel nature of the pooling mechanism and possible relationship between the frequency and orientation settings of the filters of the first and second order are described. A model for organizing filters of the second order is presented, possible neurophysiological correlates of these mechanisms are analyzed, role of the second-order mechanisms in visual perception is considered.

Keywords: visual perception, brightness gradients, preattentive spatial grouping, second-order filters, selective attention

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (КОГНИТИВНОЙ) ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

УДК 612.825+316.454.54

СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТЕТА- И АЛЬФА-РИТМОВ ЭЭГ В ПОКОЕ У ГРУПП ИСПЫТУЕМЫХ С РАЗЛИЧНОЙ РЕЗУЛЬТАТИВНОСТЬЮ СОВМЕСТНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ДИАДАХ

© 2023 г. Е. П. Муртазина*, Ю. А. Гинзбург-Шик

ФГБНУ НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина, Москва, Россия

*e-mail: e.murtazina@nphys.ru

Поступила в редакцию 09.06.2021 г.

После доработки 18.08.2022 г.

Принята к публикации 31.10.2022 г.

Цель исследования состояла в сравнительном анализе спектральных характеристик тета- и альфа-ритмов фоновых ЭЭГ между группами испытуемых с различной результативностью последующей совместной сенсомоторной деятельности в диадах. Обследовано 26 мужчин, которые в 13 парах выполняли тренировки “Столбики” с биологической обратной связью от ЭМГ-сигналов мышц сгибателей кисти ведущей руки. По результативности испытуемые каждой пары были отнесены к одной из 2 групп: “победители” или “проигравшие”. Обнаружена более высокая спектральная мощность тета-ритма ЭЭГ с закрытыми глазами в группе “проигравших” по сравнению с группой “победителей”, во фронтальных, центральных и височных зонах коры. У “победителей” выявлен более высокий уровень спектральной мощности альфа-ритма ЭЭГ при закрытых глазах в большинстве зон коры, особенно в альфа2-диапазоне частот. Результативность индивидуальных и совместных тренировок отрицательно коррелировала со спектральными мощностями тета- и положительно с активностью альфа-ритмов ЭЭГ в состоянии с закрытыми глазами.

Ключевые слова: ЭЭГ покоя, тета-ритм, альфа-ритм, сенсомоторный тест, совместная деятельность, конкуренция, кооперация

DOI: 10.31857/S0044467723010112, **EDN:** GJUMWO

Все более актуально изучение нейрофизиологических механизмов социальных взаимодействий, при которых люди должны понимать намерения и действия других, эффективно адаптироваться к внутренним и внешним эмоциогенным событиям и модулировать поведение для достижения высокой степени координации моторных и когнитивных процессов (Drigas et al., 2018).

Выявлены взаимосвязи активности различных областей головного мозга с личностными характеристиками испытуемых, определяющими особенности их взаимоотношений в социуме, в том числе чувства эмпатии (Mu et al., 2008; Balconi, Vanutelli, 2017), социальных и коммуникативных навыков (Petit et al., 2020), доминантности и восприятия социальных рангов (Муртазина и др., 2020), агрессии и избегания конфликтов (Князев и др., 2011), экстраверсии, приятности и ней-

ротизма (Knyazev et al., 2019; Klados et al., 2020), социальной тревожности (Al-Ezzi et al., 2020).

Социальные отношения у многих людей вызывают психоэмоциональное напряжение и даже рост тревожности, особенно в конкурентных контекстах или при высокой степени неопределенности исхода взаимодействий. Эти состояния отражаются в усилении активности тета-ритма ЭЭГ в различных структурах мозга. Так, показано, что повышение фронтальной дельта- и тета-активности наблюдалось в социально-эмоциональных ситуациях (Mu et al., 2008; Balconi et al., 2015), а также было характерно для процессов восприятия людьми аффективных и социальных невербальных сигналов партнеров, в отличие от информационных (Balconi, Fronda, 2020). При этом в этой работе выявлена асимметрия изменений тета-активности в зависи-

мости от знака валентности сигналов при межсубъектных взаимодействиях.

Выявлено, что контекст социальных отношений (индивидуальный, конкурентный или кооперативный) оказывал существенное влияние на характер изменения спектрально-когерентных характеристик в дельта-, тета- и альфа-диапазонах частот в лобных и височных зонах коры (Balconi, Vanutelli, 2018; Coomans et al., 2021).

Высокая социальная тревожность также коррелировала с усилением кросс-частотной связи спектральных мощностей тета1 (4–6 Гц) и бета (13–29 Гц) ритмов в состоянии тревожного ожидания публичного выступления с самопрезентацией (Miskovic V. et al., 2010). Выявлено, что психосоциальный стресс во время решения задач на внимание сопровождался синхронизацией альфа-активности и относительным увеличением бета-мощности, которая положительно коррелировала с тревожностью и увеличением частоты пульса, но отрицательно — с показателями точности деятельности (Palacios—García et al., 2021).

Обнаружено, что стимуляция правой дорсолатеральной префронтальной коры в тета-диапазоне частот влияла на контроль просоциального поведения у людей в процессе игры “Диктатор” (Zinchenko et al., 2021).

Считается, что одним из основных нейрофизиологических субстратов эмоционального интеллекта и функционирования “социального мозга” является зеркальная система (Rizzolatti, Sinigaglia, 2008). Отражением функционирования системы зеркальных нейронов мозга при восприятии чужой деятельности и выполнении наблюдаемых действий является интеграция перцептивных и моторных процессов в сенсомоторных областях коры, которая проявляется в реактивности альфа-ритма, а также мю- и бета-ритмов ЭЭГ роландической области (Perry et al., 2011; Babiloni et al., 2016; Fox et al., 2016). Указанные ритмы принято называть центральными или сенсомоторными, их изучение позволяет объективно и неинвазивно оценивать активность зеркальной системы мозга человека.

Выявлены значимые позитивные корреляции между амплитудой альфа-ритма ЭЭГ в лобных и центральных отведениях правого полушария у испытуемых в состоянии покоя с открытыми и закрытыми глазами с показателями чувства эмпатии, уровнями общего и эмоционального интеллекта (Павленко и др., 2018).

Между испытуемыми в диадах обнаружены различия в степени подавления фронтальной мощности альфа-ритма ЭЭГ как в фоне, так и в процессе кооперативной деятельности в задаче с синхронным постукиванием пальцами (Konvalinka et al., 2014). Такое подавление было более выраженным у испытуемых, которые становились лидерами по сравнению с партнерами, которые занимали позицию последователя. Авторы полагают, что лидеры вкладывают больше ресурсов в перспективное планирование и контроль совместной деятельности. Результаты этого исследования показывают, что распределение ролей и возникновение взаимоотношений лидер—последователь можно определить по спектральным характеристикам ЭЭГ-активности испытуемых, выявленным до и во время их взаимодействий.

Многие исследователи отмечают необходимость обратить более пристальное внимание на изучение роли фоновой электрической активности в функциональном взаимодействии корковых полей, обеспечивающих различных виды последующей деятельности, включая социальные отношения (Крижановский и др., 2009; Раро, 2013; Князев и др., 2020). Анализ фоновой ЭЭГ позволил выявить особенности преднастройки активности определенных корковых зон к последующей деятельности (Станкова, Шеповальников, 2018), которую авторы предлагают рассматривать как отражение высокой степени потенциальной готовности церебральных структур к функциональному объединению для выполнения последующих когнитивных задач. Показано, что активность мозговых структур сетей покоя может быть связана с обеспечением последующих когнитивных процессов (Sadaghiani et al., 2009, 2010; Гаврон и др., 2019).

В связи с вышеизложенным, была выдвинута рабочая гипотеза о том, что в фоновых характеристиках ЭЭГ могут быть выявлены потенциально прогностические критерии последующей успешности совместной деятельности испытуемых в диадах. Была поставлена цель исследования — провести сравнительный анализ спектральных характеристик тета- и альфа-ритмов фоновых ЭЭГ между группами испытуемых с различной результативностью последующего выполнения сенсомоторных тестов в соревновательном и кооперативном контекстах деятельности в диадах.

МЕТОДИКА

В исследовании приняли участие 26 мужчин (19–26 лет, средний возраст 22.5 ± 0.6 лет), правши. Все испытуемые подписали добровольное информированное согласие на участие в обследовании с соблюдением всех принципов биомедицинской этики. Испытуемые приходили на обследование парами, были ранее знакомы и чаще всего обучались в одних студенческих группах. Была одна парных братьев. Исследование было одобрено этической комиссией ФГБНУ “НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина”. В исследовании не было предусмотрено материального, денежного или иного типа вознаграждения, кроме социальной удовлетворенности и предоставления испытуемым конфиденциальной информации об индивидуальных результатах пройденных тестирований.

До начала выполнения тестовых заданий осуществлялась запись фоновых ЭЭГ испытуемых в состоянии оперативного покоя по 3 мин с открытыми глазами (ОГ1), с закрытыми глазами (ЗГ) и вновь с открытыми глазами (ОГ2). Записи ЭЭГ проводили с использованием системы “BioPack” (United States), позволяющей проводить синхронную телеметрическую регистрацию ЭЭГ испытуемых по 8 каналам с каждого, по схеме “10–20” с затылочных (O1, O2), центральных (C1, C2), лобных (F3, F4) и височных (T3, T4) отведений. В качестве референтных электродов использовали ушные (AA), а в качестве “земли” – центральное отведение Cz. Частота дискретизации составляла 1000 Гц, полоса фильтрации 4.0–45.0 Гц. Артефакты, возникающие при движении глаз или моторной деятельности, дифференцировали по их характерной форме и исключали из анализируемых записей с использованием возможностей программ AcqKnowledge 5.0 (Biopack Systems, United States) и “BRAINSYS” (ООО “Статокин”, Москва, Россия).

Спектральный анализ ЭЭГ проводили на основе быстрого преобразования Фурье (пакет программ BRAINSYS). Эпоха анализа составляла 4 секунды при длительности фрагментов 2–3 минуты. Спектральные мощности (СМ) вычисляли в диапазонах и поддиапазонах основных ритмов ЭЭГ: тета (θ – 4–8 Гц); альфа (α – 8.0–13.0 Гц, α_1 – 8.0–10.0 Гц, α_2 – 10.0–13.0 Гц). Рассчитывались относительные спектральные мощности (СМ%) как отношение абсолютной СМ колебаний в этих диапазо-

нах к суммарной мощности спектра во всей полосе пропускания программно-аппаратного обеспечения (4.0–45.0 Гц).

Для тестирования характеристик индивидуального, конкурентного и кооперативного поведения испытуемых использовался тренинг “Столбик” программно-аппаратного комплекса “БОС-Кинезис” (ООО “Нейротех”, Таганрог, Россия). Тренинг основан на биологической обратной связи (БОС) от характеристик электромиографических сигналов (ЭМГ), регистрируемых телеметрическими датчиками “Колибри” с мышц сгибателей кисти ведущей руки испытуемых. Сознательное изменение их мышечного напряжения, регистрируемое миографическими датчиками, давало возможность испытуемым управлять объектом на дисплее, практически аналогично действиям на клавиатуре или “мышью”.

При регистрации фоновых ЭЭГ и выполнении теста “Столбик” в индивидуальном контексте испытуемые располагались за отдельными, рядом расположенными столами, на которых изначально были установлены перегородки между двумя компьютерными дисплеями и стульями. Перед 3 сеансами индивидуального обучения (по 2 минуты в каждом) проводилась калибровка ЭМГ-сигнала, затем перед испытуемым ставилась задача удерживать высоту столбика в диапазоне $50 \pm \pm 10\%$, где за 50% принимался индивидуальный средний уровень амплитуды ЭМГ на этапе калибровки. Высота столбика динамически изменялась в зависимости от амплитуды поступающего ЭМГ-сигнала, а цвет зависел от достигаемого диапазона: зеленый – результат “Отлично” при удержании высоты в заданном диапазоне; желтый – результат “Хорошо” при высоте столбика выше или ниже на 10–30%; красный – результат “Плохо” при отклонении высоты столбика более чем на 30% от целевого уровня. В программном пакете “БОС-Кинезис” автоматически рассчитывался основной показатель результативности: процентное соотношение длительности удержания высоты столбика в целевом диапазоне “Отлично” от общего времени тренинга.

После 3 индивидуальных БОС-ЭМГ-тренингов перегородки между испытуемыми убирались и паре предлагалось выполнить то же задание в конкурентном контексте. Испытуемые садились рядом перед одним монитором компьютера, на котором в течение 3 мин одновременно предъявлялись 2 столбика,

высота и цвет которых отражали результативность БОС-ЭМГ-тренингов каждого из них. Таким образом, на этом этапе выполнения теста оба испытуемых видели динамические изменения высоты и цвета как “своего”, так и “чужого” столбиков. Перед началом этого этапа испытуемые инструктировались о соревновательном характере деятельности, который предполагал победу или проигрыш, в зависимости от того, чей % удержания высоты столбика в целевом диапазоне за время теста преобладал над этим же показателем другого.

На следующем этапе тестирования проводилось 3-минутное исследование показателей кооперативной деятельности двух испытуемых с использованием той же методики БОС-ЭМГ-тренинга. Испытуемые также располагались рядом друг с другом перед одним монитором и были проинструктированы в необходимости кооперировать свои действия для удержания в целевом диапазоне высоты ОДНОГО общего столбика, представленного в центре монитора. Его высота определялась интегральной результирующей, которая рассчитывалась из значений 2 индивидуальных ЭМГ-сигналов участников диады.

Показатели результативности соревновательного и кооперативного тренингов оценивали так же, как и при индивидуальном тестировании — по времени удержания своих столбиков в целевом диапазоне “Отлично” в % от общего времени выполнения этих заданий.

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программного обеспечения STATISTICA v.12 и GraphPad PRISM v.6.01. Проверку распределения данных на нормальность проводили по трем критериям (D’Agostino–Person, Shapiro–Wilk, тест Колмогорова–Смирнова), на основе которой делали выбор об использовании параметрических или непараметрических методов статистической обработки. Достоверность различий спектральных мощностей в 8 отведениях ЭЭГ при нормальном распределении анализируемых показателей на отдельных этапах обследования (ОГ1, 3Г или ОГ2) оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с вычислением мер размера эффектов в контексте групповых различий (partial eta squared — PES) и коррекцией множественных сравнений по методу Холма–Шидака, а при отличии распределения выборочных значений от нормального — с помощью теста Манна–Уитни (MW). Для выявления эффектов функциональной

пробы с закрыванием глаз по всей группе испытуемых и для каждой из двух групп по отдельности при нормальном распределении показателей спектральных мощностей использовали однофакторный дисперсионный анализ с коррекцией множественных сравнений по методу Тьюки для всех пар из трех состояний. При распределениях показателей спектральных мощностей, отличных от нормального, с той же целью был применен непараметрический метод Фридмана (Fr) с коррекцией для множественных сравнений по методу Данна. Для отдельных сравнений между различными состояниями (ОГ1-3Г, ОГ2-3Г, ОГ1-ОГ2) был применен непараметрический метод анализа Уилкоксона (Wil) для парных сравнений по всем отведениям ЭЭГ.

Для выявления взаимосвязей спектральных мощностей ЭЭГ в отдельных отведениях с результативностью БОС-ЭМГ-тренингов были вычислены матрицы парных коэффициентов корреляции (КК) с применением параметрического или непараметрического метода корреляционного анализа, в зависимости от характера распределения данных: Пирсона или Спирмена — для нормального и ненормального распределений, соответственно. Считались значимыми КК с вероятностью $p < 0.05$ (без поправки на множественность сравнений). Кроме того, были рассчитаны коэффициенты множественной корреляции между результативностью на отдельном этапе тренингов и совокупностью значений спектральных мощностей по всем 8 отведениям ЭЭГ с применением множественного регрессионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

По результатам БОС-ЭМГ-тренингов испытуемые каждой диады были отнесены к одной из двух групп: “победители” или “проигравшие”, — в зависимости от того, у кого из них в паре длительности удержания столбика в диапазоне “Отлично” на этапах совместной деятельности были более чем на 2% выше или ниже, соответственно. В случае “ничьи” оба испытуемых относились к группе “победители”. Среди 13 пар юношей “ничья” была только в одной. Таким образом, было выделено две группы: “Победители” ($n_1 = 14$) и “Проигравшие” ($n_2 = 12$). У “победителя” в слабой паре значение результативности мог-

ло быть ниже, чем у “проигравшего” в сильной диаде.

На рис. 1 представлен график изменений результативности групп на всех этапах обследований. Выявлено, что по показателю времени удержания высоты столбика в целевом диапазоне “Отлично” в % от длительности выполнения теста результативность на третьем индивидуальном этапе обучения была достоверно выше у юношей-“победителей” ($t(25) = 2.18, p = 0.039$). У “победителей” по сравнению с “проигравшими” достоверно выше были максимальное ($t(25) = 2.81, p = 0.009$) и среднее ($t(25) = 2.21, p = 0.036$) значения результативности за все три этапа обучения, а также была более высокой результативность при последующей конкуренции ($t(25) = 3.85, p = 0.0008$).

Далее был проведен анализ различий характеристик спектральных мощностей в тета- и альфа-диапазонах частот ритма фоновых ЭЭГ в состояниях с открытыми (ОГ1, ОГ2) и закрытыми глазами (ЗГ) между двумя группами испытуемых, а также динамики изменений на этапах функциональной пробы внутри каждой из групп. Проверка нормальности распределений показателей спектральных мощностей по различным отведениям показала, что в абсолютных значениях они не соответствуют критериям нормального распределения, поэтому для межгрупповых и внутригрупповых сравнений СМ ритмов ЭЭГ были применены непараметрические статистические критерии. Значения СМ% от общего диапазона частот (4–45 Гц) были распределены нормально, что позволило применить при их анализе параметрические статистические методы.

В фоновом состоянии ОГ1 достоверных различий в значениях СМ тета-ритма между группами суммарно и по отведениям не выявлено. В состоянии с закрытыми глазами у испытуемых группы проигравших по сравнению с группой победителей были достоверно выше абсолютные значения СМ тета-ритма по всем отведениям суммарно, а также по следующим отдельным отведениям: центральным (С1, С2) и затылочным (О1, О2) в зонах обоих полушарий и в левой височной (Т3) области коры (табл. 1). На рис. 2 представлены результаты непараметрических межгрупповых и внутригрупповых парных сравнений СМ тета-ритма ЭЭГ в состояниях с открытыми (ОГ1, ОГ2) и закрытыми глаза-

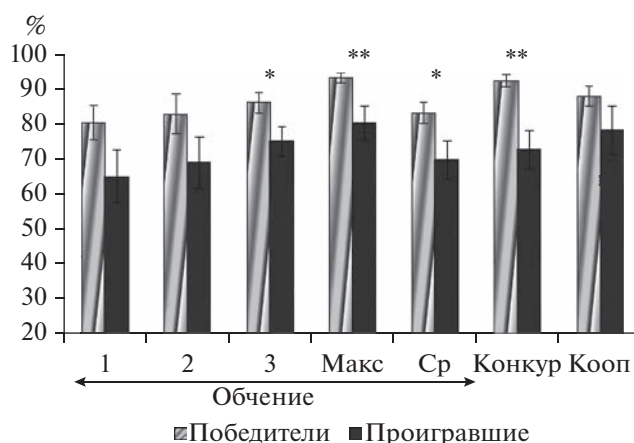


Рис. 1. Результативность БОС-ЭМГ-тренингов в группах “победителей” и “проигравших” юношей — % времени удержания высоты “столбика” на целевом уровне “Отлично” от общей длительности тренингов на этапах обследования: 1, 2 и 3 — сеансы обучения, “Макс” — максимальное значение из 3-х сеансов обучения, “Ср” — среднее значение за эти сеансы обучения, “Конкур” — выполнение тренинга в контексте конкуренции в паре, “Кооп” — кооперативное выполнение тренинга в диаде с обратной связью от индивидуальных действий. * — достоверность различий $p < 0.05$; ** — достоверность различий $p < 0.01$.

Fig. 1. The effectiveness of BFB-EMG trainings for groups of “winners” and “losers”. On the ordinate axis — % of the time the “column” height is kept at the target level “Excellent” from the total duration of trainings. 1, 2 and 3 — training sessions, “Макс” — the maximum value for 1–3 training sessions, “Ср” — the average value for 1–3 training sessions, “Конкур” — training in the competition context in a pair, “Кооп” — cooperative context n of training with feedback from individual actions. * — reliability of differences $p < 0.05$; ** — reliability of differences $p < 0.01$.

ми (ЗГ) у испытуемых групп победителей и проигравших.

Однофакторный дисперсионный анализ динамики показателей СМ тета-ритма ЭЭГ в последовательных трех состояниях (ОГ1, ЗГ, ОГ2) продемонстрировал достоверные изменения в каждой из двух групп испытуемых. У испытуемых группы победителей суммарный эффект изменений на этапах функциональной пробы (ОГ1-ЗГ-ОГ2) СМ тета-ритма был достоверен согласно непараметрическому сравнению по тесту Фридмана ($F_r = 16.00, p < 0.0001$). Множественные (с коррекцией по методу Данна) и парные (по тесту Уилкоксона) сравнения выявили достоверное более низкие СМ тета-ритма по всем отведениям

Таблица 1. Результаты статистического непараметрического межгруппового анализа различий спектральных мощностей в тета (θ 4–8 Гц) и альфа2 (α_2 10–13 Гц) диапазонах частот ЭЭГ у испытуемых групп “Победителей” и “Проигравших” в состоянии оперативного покоя с закрытыми глазами. Представлены значения медианы и квартили (Q25% и Q75%) суммарно по всем и отдельным отведениям. * – $p < 0.1$; ** – $p < 0.05$; *** – $p < 0.01$

Table 1. The results of statistical nonparametric intergroup analysis of differences in spectral powers in theta (θ 4–8 Hz) and alpha 2 (α_2 10–13 Hz) EEG frequency ranges in subjects of “Winners” and “Losers” groups in a state of operative rest with closed eyes. The median and quartile (Q25% and Q75%) in total for all and individual areas of the cortex are presented. * – $p < 0.1$; ** – $p < 0.05$; *** – $p < 0.01$

Ритм ЭЭГ	Отв.	СМ Медиана (Q25%; Q75%) в группах		Критерии по методу Манна–Уитни		
		победители ($n = 14$)	проигравшие ($n = 12$)	Z	U	p
θ	По всем	16.89 (12.04; 35.18)	37.35 (20.87; 52.78)	–1.78	53	0.074 *
	F3	26.95 (14.53; 43.20)	35.09 (17.38; 57.53)	–1.39	61	0.167 –
	F4	20.77 (14.71; 45.53)	36.98 (20.83; 55.66)	–1.05	68	0.300 –
	C3	13.79 (10.37; 22.94)	31.51 (22.63; 49.31)	–1.78	53	0.075 *
	C4	10.80 (8.97; 32.21)	32.35 (21.95; 40.98)	–2.17	45	0.028 **
	T3	19.39 (13.54; 29.05)	36.93 (22.18; 40.05)	–1.83	52	0.067 *
	T4	14.55 (12.15; 30.45)	21.14 (14.16; 46.85)	–1.15	66	0.256 –
	O1	13.61 (9.06; 28.52)	42.32 (15.17; 58.47)	–2.42	40	0.014 **
	O2	13.87 (10.17; 28.59)	43.61 (20.25; 61.00)	–2.42	40	0.014 **
α_2	По всем	57.17 (30.21; 86.50)	37.94 (26.82; 58.51)	3.11	32	<0.001 ***
	F3	52.37 (30.42; 84.92)	33.34 (23.85; 55.54)	1.561	56	0.098 *
	F4	54.85 (32.76; 82.02)	33.20 (25.49; 50.52)	1.757	54	0.079 *
	C3	56.12 (33.76; 88.28)	42.57 (30.97; 66.02)	0.634	77	0.526 –
	C4	62.60 (20.36; 87.06)	37.56 (25.07; 59.56)	1.683	55	0.088 *
	T3	56.01 (28.96; 85.82)	34.47 (21.80; 49.95)	1.757	54	0.079 *
	T4	49.05 (22.99; 68.36)	35.18 (20.19; 44.06)	1.415	61	0.157 –
	O1	65.83 (30.14; 90.58)	51.09 (36.87; 83.73)	0.195	86	0.845 –
	O2	64.53 (30.73; 98.22)	56.38 (35.49; 82.58)	0.514	74	0.607 –

суммарно в состоянии ЗГ по сравнению с ОГ1 и с ОГ2 ($Wil = -36$; $p = 0.0078$, в обоих сравнениях).

Результаты ANOVA СМ% тета-ритма в группе победителей выявили значимые эффекты следующих факторов, характеризующие высокими величинами PES: этапов функциональной пробы ($F(2, 26) = 25.85$, $p < 0.0001$, $PES = 0.767$), отведений ($F(7, 91) = 6.69$, $p < 0.0001$, $PES = 0.577$) и их взаимодействия ($F(14, 182) = 3.129$, $p = 0.0002$, $PES = 0.194$). Множественные парные сравнения (с поправкой по методу Тьюки) выявили у группы победителей достоверное снижение между состоянием ЗГ и обоими этапами с открытыми глазами (ОГ1 и ОГ2, $p < 0.0001$). Дальнейшие множественные сравнения по отведениям ЭЭГ в трех состояниях показали достоверные ($p < 0.05$) снижения СМ% тета-

ритма в обеих фронтальных (F3; F4), правой центральной (C4), левых височной (T3) и затылочной (O1) областях. В этой группе не выявлено различий между двумя этапами с открытыми глазами (ОГ1–ОГ2). Следовательно, в группе победителей, после значительного снижения показателей спектральных мощностей тета-ритма в большинстве отведений в состоянии с закрытыми глазами относительно ОГ1, при ОГ2 они вновь возрастали до первоначальных уровней.

Непараметрический анализ (по методу Фридмана) динамики изменений значений абсолютных СМ тета-ритма у испытуемых группы проигравших выявил достоверность различий между тремя этапами функциональной пробы ОГ1, ЗГ и ОГ2 ($Fr = 10.75$, $p = 0.0024$). Парные различия не наблюдались между ОГ1 и ЗГ, но обнаружено достоверное

снижение СМ тета-ритма при ОГ2 относительно ЗГ (Wil $p = 0.0234$) и ОГ1 (Wil $p = 0.0078$). Дисперсионный ANOVA СМ% тета-ритма у испытуемых группы проигравших выявил суммарное и с высокой мощностью эффектов достоверное влияние факторов этапов ($F(2, 22) = 10.22$, $p = 0.0007$, $PES = 0.552$), отведений ($F(7, 77) = 4.231$; $p = 0.0005$, $PES = 0.560$) и их взаимодействие ($F(14, 154) = 5.774$, $p < 0.0001$, $PES = 0.344$). Парные множественные сравнения показали достоверно меньшие значения СМ% тета-ритма при ЗГ относительно ОГ2 ($t(11) = 3.406$; $p = 0.0059$). Достоверное ($p < 0.05$) снижение СМ% тета-ритма ЭЭГ в состоянии ЗГ по сравнению с ОГ1 и ОГ2 обнаружено в зрительных (О1, О2) и фронтальных (F3, F4) отведениях обоих полушарий. Таким образом, у испытуемых группы проигравших наблюдались иная динамика и менее значимые изменения СМ тета-ритма ЭЭГ на этапах функциональной пробы с закрыванием глаз.

Уровни СМ всего диапазона альфа-ритма ЭЭГ у испытуемых группы победителей были достоверно выше, чем в группе проигравших, суммарно по всем отведениям на трех этапах функциональной пробы: ОГ1 ($U(MW) = 5$; $p = 0.003$), ЗГ ($U(MW) = 11$; $p = 0.028$) и ОГ2 ($U(MW) = 4$; $p = 0.002$). Множественные сравнения СМ% всего диапазона альфа-ритма ЭЭГ в состоянии покоя с закрытыми глазами по отведениям (с коррекцией по методу Холма–Шидака) выявило, что достоверно выше значения у юношей группы “победителей” по сравнению с “проигравшими”, в височных областях (Т3: $t(25) = 2.14$, $p = 0.042$; Т4: $t(25) = 2.19$, $p = 0.038$) и в правых центральной (С4: $t(25) = 2.49$, $p = 0.019$) и затылочной (О2: $t(25) = 1.73$, $p = 0.091$) зонах коры.

Далее был проведен межгрупповой и внутригрупповой анализ СМ отдельно в поддиапазонах 1 (8–10 Гц) и 2 (10–13 Гц) альфа-ритма на трех этапах функциональной пробы. Значения СМ альфа1-ритма суммарно и по отведениям достоверно не различались между группами испытуемых победителей и проигравших на этапах обследований. Согласно однофакторному анализу по методу Фрийдмана, в обеих группах достоверны изменения между этапами функциональной пробы ОГ1–ЗГ–ОГ2 ($p < 0.0001$, $Fr = 14.25$ и $Fr = 16.00$ в группах победителей и проигравших, соответственно). Однако выявились различные динамики изменений СМ альфа1-ритма в этих группах. У испытуемых группы победи-

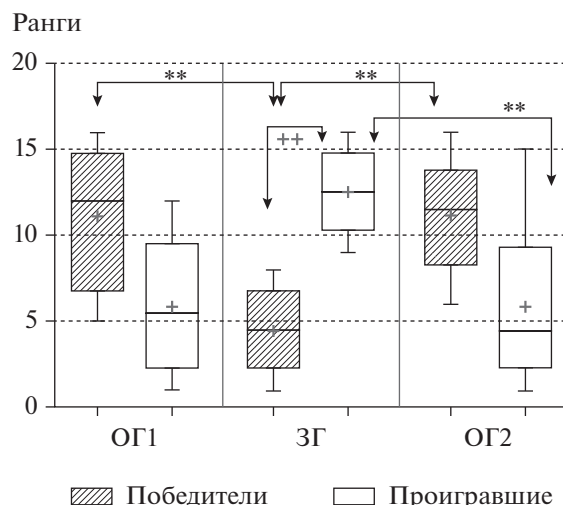


Рис. 2. Результаты межгруппового и внутригруппового анализа различий рангов спектральных мощностей тета-ритма ЭЭГ (4–8 Гц) на этапах с открытыми (ОГ1, ОГ2) и закрытыми глазами (ЗГ) у испытуемых групп победителей и проигравших. Границы боксов соответствуют квартилям Q25% и Q75%. Линии внутри бокса — медианы, точки в боксе — средние, верхнее и нижнее отклонения — максимальные и минимальные значения. ++ — достоверность ($p < 0.05$) межгрупповых различий по методу Манна–Уитни; ** — достоверность ($p < 0.05$) внутригрупповых парных отличий по методу Уилкоксона.

Fig. 2. The results of the intergroup and intragroup analysis of the differences in the spectral powers of the theta rhythm of the EEG (4–8 Hz) at the stages with open (OG1, OG2) and closed eyes (ZG) in the groups of winners and losers. The boundaries of the boxes correspond to the quartiles Q25% and Q75%. The lines inside the box are the medians, the points in the box are the averages, the upper and lower deviations are the maximum and minimum values. The reliability of intergroup difference according to the Mann–Whitney method: ++ — $p < 0.05$; the reliability of intra-group paired differences according to the Wilcoxon method: ** — $p < 0.05$.

телей СМ альфа1 достоверно снижалась только на этапе ОГ2, по сравнению с ЗГ (Wil = -36 , $p = 0.0078$). У испытуемых группы проигравших увеличение СМ альфа1 было достоверно выше на этапе ЗГ по сравнению с ОГ1 и ОГ2 (Wil = -32 , $p = 0.008$, при обоих парных сравнениях).

Обнаружены межгрупповые различия СМ в альфа2-диапазоне ЭЭГ, которые выразились в достоверно больших значениях у испытуемых группы победителей по сравнению с проигравшими при ЗГ во фронтальных (F3, F4), правой центральной (С4) и левой височной (Т3) зонах коры (табл. 1). Повышение

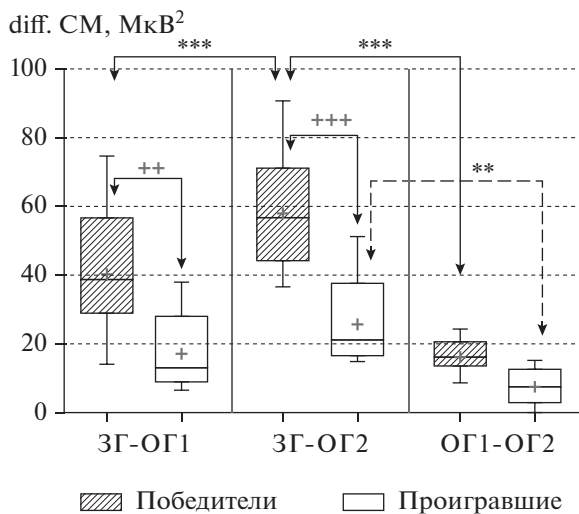


Рис. 3. Относительные суммарные разницы спектральных мощностей альфа2-ритма ЭЭГ между этапами функциональной пробы с открытыми (ОГ1, ОГ2) и закрытыми глазами (3Г) у групп победителей и проигравших. Границы боксов соответствуют квартилям Q25% и Q75%. Линия внутри бокса — медиана, точка в боксе — среднее, верхнее и нижнее отклонения — максимальное и минимальное значения соответственно. Достоверности внутригрупповых парных различий между этапами по методу Уилкоксона: ** — $p < 0.05$, *** — $p < 0.01$. Достоверности межгрупповых различий на отдельных этапах по методу Манна—Уитни: ++ — $p < 0.05$, +++ — $p < 0.01$.

Fig. 3. The relative total differences in the spectral powers of the alpha-2 EEG rhythm between the stages of the functional test with open (OG1, OG2) and closed eyes (3Г) in the groups of winners and losers. The boundaries of the boxes correspond to the quartiles Q25% and Q75%. The line inside the box is the median, the point in the box is the average, the upper and lower deviations are the maximum and minimum values, respectively. The reliability of intra-group paired differences between stages according to the Wilcoxon method: ** — $p < 0.05$, *** — $p < 0.01$. The reliability of intergroup differences at individual stages according to the Mann—Whitney method: ++ — $p < 0.05$, +++ — $p < 0.01$.

значений СМ альфа2-ритма в состоянии 3Г относительно ОГ1 и ОГ2 у испытуемых-победителей достоверно и почти в два раза превышал его рост у проигравших испытуемых, суммарно по всем отведениям ($U(MW) = 11$; $p = 0.028$) (рис. 3). Результаты однофакторного анализа по Фридману свидетельствуют о достоверных различиях СМ альфа2-ритма между этапами функциональной пробы в обеих группах (у победителей: $Fr = 10.8$, $p = 0.0045$; у проигравших: $Fr = 10.5$, $p = 0.0052$). В группе победителей при множе-

ственных парных сравнениях (с коррекцией по методу Данна) выявлена достоверная разница между состоянием 3Г и ОГ2 ($p = 0.0031$), а у проигравших — между 3Г и ОГ1 ($p = 0.043$), 3Г и ОГ2 ($p = 0.0066$). Таким образом, анализ показателей СМ альфа2-ритма ЭЭГ в двух группах на этапах функциональной пробы с закрыванием и открыванием глаз показал, что в группе победителей более выражен рост его мощности при 3Г относительно этапов ОГ, по сравнению с испытуемыми из проигравшей группы. В большей степени межгрупповые различия в увеличении альфа2-активности при закрывании глаз характерны для фронтальных и височных зон коры.

Далее нами был проведен корреляционный анализ взаимосвязей показателей результативности БОС-ЭМГ-тренингов с показателями СМ тета- и альфа-ритмов ЭЭГ, результаты которого приведены в таблицах 2 и 3 соответственно. Обнаружено, что все коэффициенты корреляции (КК) между характеристиками СМ% тета-ритма отдельных отведений и результативностью испытуемых при выполнении тренингов в различных социальных контекстах отрицательные. Следовательно, чем выше были СМ% тета-ритма фоновых ЭЭГ у испытуемых в состоянии покоя с закрытыми глазами, тем ниже у них показатели результативности при последующих БОС-ЭМГ-тренингах. Достоверные множественные корреляции между совокупностями показателей СМ тета-ритма всех 8 отведений выявлены с результативностями при 2-м и 3-м индивидуальном БОС-ЭМГ-тренингах, их максимальным и средними значениями за все три этапа индивидуального обучения, а также с результативностью при кооперации. Всего достоверных парных корреляционных связей по данным таблицы 2 обнаружено 31. Из них наибольшее количество достоверных коэффициентов корреляций выявлено для показателей средней ($n = 7$) и максимума ($n = 6$) результативности при обучении. По отведениям ЭЭГ максимальное число достоверных корреляционных связей обнаружено для левой затылочной зоны ($n = 6$), для левых лобных и височных (по $n = 5$). Обращает на себя внимание преобладание достоверных корреляционных связей результативности с тета-активностью левополушарных зон над правополушарными, по суммарному соотношению равное 20 : 11.

Успешность БОС-ЭМГ-тренинга при конкуренции имела 4 отрицательные корре-

Таблица 2. Корреляционная матрица взаимосвязей между относительной спектральной мощностью тета-ритма фоновых ЭЭГ в состоянии с закрытыми глазами у всех испытуемых юношей и показателями их результативности при выполнении БОС-ЭМГ-тренингов при индивидуальном обучении, конкуренции и кооперации. Представлены значения достоверных парных коэффициентов корреляции по Пирсону ($p < 0.05$, без поправки на множественность сравнений), множественные коэффициенты корреляции (МнКК) и уровни их значимости (p). В нижней строке и правом столбце показано суммарное количество (СК) выявленных достоверных парных коэффициентов корреляции по столбцам (отведения ЭЭГ) и строкам (показатели результативности) соответственно

Table 2. Correlation matrix of relationships between the relative spectral power of the theta rhythm of background EEGs in the state with closed eyes in all young men tested and their performance indicators when performing BFB-EMG trainings in individual training, competition and cooperation. The values of reliable Pearson pair correlation coefficients ($p < 0.05$, without correction for multiple comparisons), multiple correlation coefficients (MnKK) and their significance levels (p) are presented. The lower row and the right column show the total number (SC) of detected reliable correlation coefficients for columns (EEG leads) and rows (performance indicators), respectively

Этапы БОС-ЭМГ-тренингов	Отведения								Мн. КК	СК
	F3	F4	C3	C4	T3	T4	O1	O2		
Индивидуальное обучение 1	-0.424 $p = 0.039$	—	—	—	-0.512 $p = 0.011$	—	-0.488 $p = 0.015$	-0.462 $p = 0.023$	—	4
Индивидуальное обучение 2	—	—	-0.474 $p = 0.019$	-0.419 $p = 0.042$	—	—	-0.477 $p = 0.018$	-0.500 $p = 0.013$	0.722 $p = 0.067$	4
Индивидуальное обучение 3	—	-0.431 $p = 0.036$	—	—	—	—	—	—	0.729 $p = 0.058$	1
Максимум при обучении	-0.444 $p = 0.030$	-0.441 $p = 0.031$	-0.451 $p = 0.027$	-0.405 $p = 0.049$	-0.499 $p = 0.013$	—	-0.476 $p = 0.019$	—	0.760 $p = 0.030$	6
Среднее при обучении	-0.441 $p = 0.031$	-0.436 $p = 0.033$	-0.452 $p = 0.027$	-0.443 $p = 0.030$	-0.538 $p = 0.007$	—	-0.548 $p = 0.006$	-0.526 $p = 0.008$	0.726 $p = 0.064$	7
Конкуренция	-0.417 $p = 0.043$	—	—	—	-0.614 $p = 0.001$	—	-0.482 $p = 0.017$	-0.416 $p = 0.043$	—	4
Кооперация	-0.529 $p = 0.008$	-0.531 $p = 0.008$	-0.412 $p = 0.045$	—	-0.655 $p = 0.001$	—	-0.492 $p = 0.015$	—	0.770 $p = 0.020$	5
Суммарное количество (СК)	5	4	4	3	5	0	6	4	(5)	31

ляционные связи со СМ% тета-ритма в состоянии с закрытыми глазами в затылочных зонах коры обоих полушарий, в левых фронтальной и височной областях. Результативность в условиях кооперации отрицательно коррелировала со СМ% тета-ритма большинства отведений (6 из 8), кроме правых височной и центральной.

Таким образом, можно сделать заключение, что высокий уровень спектральной мощности тета-ритма фоновой ЭЭГ и его незначительное снижение в состоянии с закрытыми глазами могут являться отрицательно-взаимосвязанными прогностическими критериями результативности последующего сенсомоторного индивидуального обучения, а также более низкой успешности при конкуренции и кооперации юношей в диадах.

Результаты корреляционного анализа взаимосвязей между СМ% альфа-ритма ЭЭГ с

ЗГ в различных отведениях и результативностью БОС-ЭМГ-тренингов в индивидуальном и совместном контекстах деятельности приведены в таблице 3. Число достоверных КК ($n = 13$) между результативностью и спектральной мощностью альфа-ритма ЭЭГ с ЗГ меньше количества вышеописанных коэффициентов корреляции с тета-ритмом в том же состоянии (табл. 2). Они все положительные и относятся к взаимосвязям между СМ% альфа-ритма в височных (Т3, Т4) и затылочных (О1, О2) отведениях и результативностью индивидуального выполнения 1–2 БОС-ЭМГ-тренингов, что отражается также на достоверных корреляционных взаимосвязях со средней и максимальной результативностью за все три тренинга на этапе обучения. Не обнаружено достоверных корреляционных связей между показателями СМ% альфа-ритма ЭЭГ с ЗГ и результативностью

Таблица 3. Корреляционная матрица взаимосвязей между относительной спектральной мощностью альфа-ритма ЭЭГ в состоянии с закрытыми глазами у всех испытуемых юношей и показателями результативности при выполнении БОС-ЭМГ-тренингов при индивидуальном обучении, конкуренции и кооперации. Форма и обозначения как в табл. 2

Table 3. Correlation matrix of relationships between the relative spectral power of the alpha rhythm of the EEG in the state with closed eyes in all the young men tested and their performance indicators when performing BOS-EMG trainings in individual training, competition and cooperation. The form of the content and notation as in Table 2

Этапы БОС-ЭМГ-тренингов	Отведения								Мн. КК	СК
	F3	F4	C3	C4	T3	T4	O1	O2		
Индивидуальное обучение 1	—	—	—	—	—	0.406 $p = 0.049$	0.4098 $p = 0.047$	—	—	2
Индивидуальное обучение 2	—	—	—	—	—	0.412 $p = 0.045$	0.595 $p = 0.002$	0.501 $p = 0.013$	—	3
Индивидуальное обучение 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0
Максимум при обучении	—	—	—	—	0.411 $p = 0.046$	0.472 $p = 0.020$	—	—	—	2
Среднее при обучении	—	—	—	—	0.433 $p = 0.035$	0.479 $p = 0.018$	0.514 $p = 0.010$	0.461 $p = 0.023$	—	4
Конкуренция	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0
Кооперация	—	—	—	—	0.4126 $p = 0.045$	0.4782 $p = 0.018$	—	—	0.743 $p = 0.044$	2
Суммарное количество связей (СК)	0	0	0	0	3	5	3	2	(1)	13

испытуемых при конкуренции в диадах. Значения СМ% альфа-ритма ЭЭГ в фоновом состоянии с закрытыми глазами в височных (Т3, Т4) зонах коры достоверно положительно коррелировали с результативностью БОС-ЭМГ-тренинга в условии кооперативных действий испытуемых в паре. При этом выявлена достоверная множественная корреляция результативности при кооперации с совокупностью спектральных мощностей всех отведений. Асимметрия количества достоверных КК между СМ% альфа-ритма право- и левополушарных отведений и результативностью не выявлена. Таким образом, бо́льшая активация альфа-ритма ЭЭГ в состоянии с закрытыми глазами в височных и затылочных областях коры была взаимосвязана с более высокой последующей результативностью БОС-ЭМГ-тренингов при обучении и совместной кооперативной, но не конкурентной деятельности.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что у группы победителей снижение тета-ритма ЭЭГ в состоянии с

закрытыми глазами существенно выраженнее, чем в группе проигравших, в большинстве зарегистрированных областей коры. У испытуемых из группы проигравших в состоянии с закрытыми глазами остаются на достаточно высоких уровнях спектральные мощности тета-ритма ЭЭГ во фронтальных, височных и центральных зонах коры.

Полученные нами данные сопоставимы с результатами ряда исследований, в частности с работой Станковой и Шеповальникова (2018), в которой выявлено, что спектральная мощность и индекс колебаний α - и θ -диапазона в левом средневисочном отведении ЭЭГ коррелировали с точностью последующего выполнения “Корректирующей пробы Бурдона”. Увеличение спектральной мощности θ -диапазона, наряду со снижением α -индекса ЭЭГ, приводило к возрастанию количества ошибок, допущенных при выполнении этого теста. Аналогичные результаты получены в исследовании взаимосвязей ритмов ЭЭГ в состоянии покоя с показателями результативности выполнения задания go/no-go, в котором испытуемым необходимо было реагировать на один стимул, подавляя ответ на другой. В част-

ности, выявлена противоположная связь мощности тета-ритма ЭЭГ с точностью деятельности (Karamacoska et al., 2018).

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что более высокие уровни спектральной мощности альфа-ритма фоновой ЭЭГ в состоянии покоя с закрытыми глазами, особенно в альфа2-поддиапазоне частот (10–13 Гц), характерны для группы испытуемых с высокой результативностью последующей индивидуальной, соревновательной и кооперативной совместной деятельности. Полученные данные схожи с результатами ряда работ, в которых показана положительная связь между усилением спектральной мощности альфа-ритма ЭЭГ в состоянии покоя и эффективностью выполнения последующих задач. В исследовании Коробейниковой И.И. с соавторами (Коробейникова и др., 2021) показано, что СМ альфа-ритма в фоновых состояниях с закрытыми и открытыми глазами были выше у группы испытуемых с последующей высокой результативностью выполнения задачи “n-back”. Кроме того, в этой же работе продемонстрировано, что фотостимуляция с частотой 10 Гц альфа-диапазона оказывает положительное воздействие на успешность деятельности испытуемых с исходно более низкими уровнями результативности и спектральной мощности альфа-ритма ЭЭГ. В другом исследовании также обнаружены положительные корреляции между увеличением альфа-мощности в диапазоне 9.5–10.5 Гц с параллельным снижением мощности дельта-тета-ритмов (0.5–5 Гц) и укорочением времени реакции, меньшим количеством ошибок при обнаружении стимулов (Lockley et al., 2006). Обнаружены взаимосвязи характеристик альфа-ритма ЭЭГ в состоянии покоя, особенно в высокочастотном альфа2-диапазоне ЭЭГ, с когнитивными способностями испытуемых, в частности с характеристиками рабочей, кратковременной или долговременной памяти (Prat et al., 2016; Mahjoory et al., 2019). Показано, что мощности различных диапазонов ЭЭГ в покое могут быть предикторами последующих когнитивных функций, в частности, выявлена положительная корреляция мощности альфа2-диапазона ритма ЭЭГ с показателями эпизодической памяти, ассоциативного обучения и скорости обработки информации, в отличие от отрицательных связей мощности альфа1-диапазона у людей с психическими расстройствами (Sargent

et al., 2021). Более конкретные взаимосвязи различных поддиапазонов альфа-ритма ЭЭГ в состоянии покоя выявлены Крижановским с соавторами (2009): при выполнении сенсомоторных заданий результативность была связана с высоким уровнем $\alpha 2$ -активности в полосе частот 11.52–12.11 Гц в левом теменном и правых теменном, затылочном и височном отведениях; а успешность и сенсомоторного, и мнемонического тестов коррелировала с мощностью альфа-колебаний ЭЭГ в диапазоне 9.5–10.5 Гц в левом лобном отведении.

Считается, что для достижения успешности при социальных конкурентных взаимодействиях большую роль играют личностные характеристики, отражающие соотношение между поведенческими системами активации (BAS – Behavioral Activation System) и торможения (BIS – Behavioral Inhibition System) (Balconi, Pagani 2014). Согласно теории систем активации/торможения поведения, у людей может преобладать одна из них: либо стремление к избеганию неудач (BIS), либо направленность индивида на получение вознаграждения – BAS (Carver, White, 1994). Обнаружено, что при выполнении диадических соревновательных тестов для участников с более высоким уровнем показателей поведенческой активации BAS в большей степени было характерно увеличение альфа-активности в левой префронтальной области, а также более высокие показатели рангового восприятия и последующей соревновательной результативности (Balconi, Vanutelli, 2016).

Обосновано представление о том, что более высокая альфа-активность ЭЭГ означает большую готовность альфа-системы к обработке информации, не являясь лишь маркером когнитивной инактивности или торможения внимания и областей коры, не относящихся к задаче (Knyazev et al., 2006). Это мнение подтверждено в исследовании с одновременной регистрацией электроэнцефалограмм и фМРТ-активности мозговых структур испытуемых в состоянии покоя (Sadaghiani et al., 2010). В этой работе выявлено, что активность цингулоинсулярно-таламической сети, включающей дорсальную переднюю поясную извилину, передний островок, переднюю префронтальную кору и таламус, положительно коррелирует с глобальной мощностью высокочастотного (10–12 Гц) альфа2-диапазона ЭЭГ. При этом мощность этого диапазона отрицательно коррелировала с

активностью структур дорсальной сети внимания. Sadaghiani с соавт. (2010) полагают, что активность цингулоинсулярно-таламической сети, посредством реверберации альфа-осцилляций, поддерживает состояние тонической “бдительности”, избирательной готовности к восприятию и действиям. Ранее было показано, что активность этой сети способствует улучшению выполнения перцептивных задач и ее активность в предстимульные периоды является прогностическим признаком результативности (Sadaghiani et al., 2009).

В проведенном нами исследовании обращает на себя внимание тот факт, что число достоверных межгрупповых различий и корреляционных связей с результативностью значительно более выражено для тета-ритма ЭЭГ. Различия тета-ритма между победителями и проигравшими генерализованы по большинству зарегистрированных отведений. Достоверные корреляционные связи тета-ритма ЭЭГ с результативностью асимметричны, с 2-кратным преобладанием их числа для зон коры левого полушария над правым. Тогда как достоверные корреляционные взаимосвязи мощности альфа-ритма с результативностью выявлены в симметричных височных и зрительных областях коры.

Показано, что межполушарная фронтальная асимметрия и спектральные мощности по срединному отведению тета- и альфа-ритмов ЭЭГ могут с высокой вероятностью дифференцировать валентность, силу и специфику эмоциональных возбуждений (Balconi, Mazza, 2010; Zhao et al., 2018; Cao et al., 2020). Правостороннее усиление фронтальной альфа-активности было характерно для отрицательно окрашенных эмоций, а левостороннее — для положительных (Balconi, Mazza 2010). В этом же исследовании у участников с более высокими показателями системы поведенческого торможения (BIS) была большая альфа-активация правого полушария при отрицательных эмоциях, а у испытуемых с характеристиками системы поведенческой активации (BAS) была более выраженной левосторонняя активация при положительных эмоциях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Совокупность результатов проведенного нами исследования свидетельствуют о том, что показатели спектральной мощности тета- и альфа-ритмов ЭЭГ в состоянии покоя при функциональной пробе с закрыванием глаз

различаются у групп испытуемых, которые в дальнейшем при совместной деятельности демонстрировали разную результативность выполнения тренингов в соревновательном и кооперативном контекстах в диадах. Испытуемые с высокой мощностью альфа2-ритма и с низкой мощностью тета-ритма ЭЭГ в состоянии покоя с закрытыми глазами в последующем демонстрировали более высокую результативность БОС-ЭМГ-тренингов как в индивидуальном, так и в соревновательном контексте деятельности по сравнению с индивидами, у которых в пробе с закрыванием глаз незначительно снижались спектральные мощности тета-ритма и невыраженно увеличивалась альфа-активность. Показатели фоновых значений спектральной мощности тета-ритма ЭЭГ, особенно зон коры левого полушария, коррелировали с показателями результативности выполнения сенсомоторных тренингов в индивидуальном и совместном контекстах деятельности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.Ю. Трифоновой, И.С. Буяновой за помощь в проведении исследования и О.В. Сергиенко за помощь в рекрутировании испытуемых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаврон А.А., Araujo Ya.I.D., Шарова Е.В. Смирнов А.С., Князев Г.Г., Челябинна М.В., Фадеева Л.М., Абдулаев А.А., Куликов М.А., Жаворонкова Л.А., Болдырева Г.Н., Верхлютов В.М., Пронин И.Н. Групповой и индивидуальный фМРТ-анализ основных сетей покоя здоровых испытуемых. Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2019. 69 (2): 150–163.
- Князев Г.Г., Бочаров А.В., Митрофанова Л.Г., Слободской-Плюснин Я.Ю., Пылкова Л.В. ЭЭГ-корреляты агрессивности и тревожности в модели социальных взаимодействий. Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2011. 61 (6): 716–723.
- Князев Г.Г., Бочаров А.В., Савостьянов А.Н., Левин Е.А. ЭЭГ-корреляты активности дефолт-системы при обработке социально значимой информации. Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2020. 70 (2): 174–181.
- Коробейникова И.И., Каратыгин Н.А., Венерина Я.А. Спектральные характеристики альфа-ритма ЭЭГ при различной успешности достижения результата теста “n-back” у человека в обычных условиях и при ритмически организован-

- ной оптической стимуляции с частотой 10 Гц. Психическое здоровье. 2021. 16 (1): 3–11.
- Крижановский С.А., Зима И.Г., Тукаев С.В., Чернинский А.А. Взаимосвязь эффективности деятельности человека с ЭЭГ-характеристиками его исходного состояния покоя. Ученые записки Таврического национального университета имени В.И. Вернадского. Серия: Биология Химия. 2009. 22 (61) (1): 50–58.
- Муртазина Е.П., Матюлько И.С., Журавлев Б.В. Система поведенческого доминирования: Обзор психофизиологических особенностей и нейробиологических маркеров. Журн. мед.-биол. исследований. 2020. 8 (4): 409–418.
- Павленко В.Б., Аликина М.А., Махин С.А. Взаимосвязь уровней общего и эмоционального интеллекта с амплитудой альфа- и бета-ритмов ЭЭГ покоя. Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. 2018. 4 (70) (3): 134–142.
- Станкова Е.П., Шеповальников А.Н. Функциональное объединение корковых полей в покое как механизм преднастройки мозга к целенаправленной деятельности. Физиология человека. 2018. 44 (6): 5–14.
- Al-Ezzi A., Kamel N., Faye I., Gunaseli E. Review of EEG, ERP, and Brain Connectivity Estimators as Predictive Biomarkers of Social Anxiety Disorder. Front Psychol. 2020. 11:730.
- Babiloni C., Percio C.D., Vecchio F., Sebastiano F., Di Gennaro G., Quarato P.P., Morace R., Pavone L., Soricelli A., Noce G., Esposito V., Rossini P.M., Gallesse V., Mirabella G. Alpha, beta and gamma electrocorticographic rhythms in somatosensory, motor, premotor and prefrontal cortical areas differ in movement execution and observation in humans. Clinical Neurophysiology. 2016. 127 (1): 641–654.
- Balconi M., Mazza G. Lateralisation effect in comprehension of emotional facial expression: a comparison between EEG alpha band power and behavioural inhibition (BIS) and activation (BAS) systems. Laterality. 2010; 15 (3): 361–84.
- Balconi M., Pagani S. Personality correlates (BAS-BIS), self-perception of social ranking, and cortical (alpha frequency band) modulation in peer-group comparison. Physiol. Behav. 2014. 133: 207–215.
- Balconi M., Grippa E., Vanutelli M.E. What hemodynamic (fNIRS), electrophysiological (EEG) and autonomic integrated measures can tell us about emotional processing. Brain Cogn. 2015. 95: 67–76.
- Balconi M., Vanutelli M.E. Competition in the Brain. The Contribution of EEG and fNIRS Modulation and Personality Effects in Social Ranking. Front. Psychol. 2016. 7. 1587.
- Balconi M., Vanutelli M.E. Empathy in Negative and Positive Interpersonal Interactions. What is the Relationship Between Central (EEG, fNIRS) and Peripheral (Autonomic) Neurophysiological Responses. 2017. Advances in cognitive psychology, 13 (1). 105–120.
- Balconi M., Vanutelli M.E. Functional EEG connectivity during competition. BMC Neuroscience, 2018. 19: 63.
- Cao R., Shi H., Wang X., Huo S., Hao Y., Wang B., Guo H., Xiang J. Hemispheric Asymmetry of Functional Brain Networks under Different Emotions Using EEG Data. Entropy (Basel). 2020. 22 (9): 939.
- Carver C.S., White T.L. Behavioral Inhibition, Behavioral Activation and Affective Responses to Impending Reward and Punishment: The BIS/BAS Scales. J. Pers. Soc. Psychol. 1994. 67 (2): 319–333.
- Coomans E., Geraedts I., Keeser D., Pogarell O., Engelbrecht H. Intersubject EEG Coherence in Healthy Dyads During Individual and Joint Mindful Breathing Exercise: An EEG-Based Experimental Hyperscanning Study. Advances in Cognitive Psychology, 2021. 17: 250–260.
- Drigas A.S., Papoutsis C. A New Layered Model on Emotional Intelligence. Behav Sci (Basel). 2018. 8(5): 45.
- Fox N.A., Bakermans-Kranenburg M.J., Yoo K.H., Bowman L.C., Cannon E.N., Vanderwert R.E., Ferrari P.F., van IJzendoorn M.H. Assessing human mirror activity with EEG mu rhythm: A meta-analysis. Psychol Bull. 2016. 142 (3): 291–313.
- Karamacoska D., Barry R.J., Steiner G.Z. Electrophysiological underpinnings of response variability in the Go/NoGo task. International Journal of Psychophysiology. 2018. 134: 159–167.
- Klados M.A., Konstantinidi P., Dacosta-Aguayo R., Kostasidou V.D., Vinciarelli A., Zervakis M. Automatic Recognition of Personality Profiles Using EEG Functional Connectivity During Emotional Processing. Brain sciences, 2020. 10 (5): 278.
- Knyazev G.G., Savostyanov A.N., Levin E.A. Alpha synchronization and anxiety: implications for inhibition vs. alertness hypotheses. Int J Psychophysiol. 2006. 59 (2): 151–158.
- Knyazev G., Merkulova E., Savostyanov A., Bocharov A., Saprigyn A. Personality and EEG correlates of reactive social behavior. Neuropsychologia. 2019. 124: 98–107.
- Konvalinka I., Bauer M., Stahlhut C., Hansen L.K., Roepstorff A., Frith C.D. Frontal alpha oscillations distinguish leaders from followers: multivariate decoding of mutually interacting brains. Neuroimage. 2014. 1. 94: 79–88.
- Li L., Bachevalier J., Hu X., Klin A., Preuss T.M., Shultz S., Jones W. Topology of the Structural Social Brain Network in Typical Adults. Brain Connect. 2018. 8 (9): 537–548.
- Lockley S.W., Evans E.E., Scheer F.A., Brainard G.C., Czeisler C.A., Aeschbach D. Short-wavelength sen-

- sitivity for the direct effects of light on alertness, vigilance, and the waking electroencephalogram in humans. *Sleep*. 2006. 29 (2): 161–168.
- Mahjoory K., Cesnaite E., Hohlefeld F.U., Villringer A., Nikulin V.V.* Power and temporal dynamics of alpha oscillations at rest differentiate cognitive performance involving sustained and phasic cognitive control. *NeuroImage*. 2019. 188: 135–144.
- Miskovic V., Ashbaugh A.R., Santesso D.L., McCabe R.E., Antony M.M., Schmidt L.A.* Frontal brain oscillations and social anxiety: a cross-frequency spectral analysis during baseline and speech anticipation. *Biol. Psychol.* 2010. 83: 125–132.
- Mu Y., Fan Y., Mao L., Han S.* Event-related theta and alpha oscillations mediate empathy for pain. *Brain Res.* 2008. 1234: 128–136.
- Palacios-García I., Silva J., Villena-González M., Campos-Arteaga G., Artigas-Vergara C., Luarte N., Rodríguez E., Bosman C.A.* Increase in Beta Power Reflects Attentional Top-Down Modulation After Psychosocial Stress Induction. *Front Hum Neurosci.* 2021. 15: 630813.
- Papo D.* Why should cognitive neuroscientists study the brain's resting state? *Front. Hum. Neurosci.* 2013. 7 (45): 1.
- Perry A., Stein L., Bentin S.* Motor and attentional mechanisms involved in social interaction-Evidence from mu and alpha EEG suppression. *Neuroimage*. 2011. 58: 895–904.
- Petit S., Badcock N.A., Grootswagers T., Woolgar A.* Unconstrained multivariate EEG decoding can help detect lexical-semantic processing in individual children. *Sci Rep.* 2020. 10 (1): 10849.
- Prat C.S., Yamasaki B.L., Kluender R.A., Stocco A.* Resting-state qEEG predicts rate of second language learning in adults. *Brain and Language*. 2016. 157–158: 44–50.
- Rizzolatti G., Sinigaglia C.* *Mirrors in the brain: how our minds share actions and emotions* – Oxford University Press, 2008. 242 p.
- Sadaghiani S., Hesselmann G., Kleinschmidt A.* Distributed and antagonistic contributions of ongoing activity fluctuations to auditory stimulus detection. *J Neurosci.* 2009. 29 (42): 13410–13417.
- Sadaghiani S., Scheeringa R., Lehongre K., Morillon B., Giraud A.L., Kleinschmidt A.* Intrinsic connectivity networks. α oscillations. and tonic alertness: A simultaneous electroencephalography/functional magnetic resonance imaging study. *J. Neurosci.* 2010. 30 (30): 10243–10250.
- Sargent K., Chavez-Baldini U., Master S.L., Verweij K.J.H., Lok A., Sutterland A.L., Vulink N.C., Denys D., Smit D.J.A., Nieman D.H.* Resting-state brain oscillations predict cognitive function in psychiatric disorders: A transdiagnostic machine learning approach. *Neuroimage Clin.* 2021. 30: 102617.
- Zhao G., Zhang Y., Ge Y.* Frontal EEG Asymmetry and Middle Line Power Difference in Discrete Emotions. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2018. 12.
- Zinchenko O., Savelo O., Klucharev V.* Role of the pre-frontal cortex in prosocial and self-maximization motivations: An rTMS study. *Scientific Reports*, 2021. 11 (1): 22334.

THETA AND ALPHA BANDS SPECTRAL POWER OF RESTING-STATE EEG IN GROUPS WITH DIFFERENT EFFICIENCY OF JOINT ACTIVITY IN DIADS

E. P. Murtazina^{a, #} and Yu. A. Ginzburg-Shic^a

^aAnokhin Institute of Normal Physiology, Moscow, Russia

[#]e-mail: e.murtazina@nphys.ru

The aim of the study was to compare the spectral characteristics of theta and alpha frequency bands of the resting-state EEG between groups of subjects with different performance of subsequent joint sensorimotor activity in dyads. The study involved 26 men who, in 13 pairs, performed “Columns” trainings with biofeedback from EMG signals from the flexor muscles of the leading hand. According to their performance, the subjects of each pair were assigned to one of 2 groups: “winners” or “losers”. A higher spectral power of the theta rhythm of the EEG with closed eyes was found in the group of “losers” in comparison with the group of “winners” in the frontal, central and temporal zones of the cortex. The “winners” showed a higher level of spectral power of the EEG alpha rhythm with the eyes closed, especially in the alpha-2 frequency range in all 8 zones. The effectiveness of individual and joint training correlated negatively with the theta power and positively with the power of the EEG alpha rhythms in the closed-eyed state.

Keywords: resting-state EEG, theta rhythm, alpha rhythm, sensorimotor test, joint activity, competition, cooperation

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (КОГНИТИВНОЙ) ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

УДК 612.821+575.162

АССОЦИАЦИЯ ПОЛИМОРФИЗМА *rs1344706* ГЕНА *ZNF804A* С ИНДУЦИРОВАННЫМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ РИТМОВ ЭЭГ ПРИ ЗРИТЕЛЬНОМ ВОСПРИЯТИИ ВЕРБАЛЬНЫХ СТИМУЛОВ У ЗДОРОВЫХ ИСПЫТУЕМЫХ И БОЛЬНЫХ ШИЗОФРЕНИЕЙ

© 2023 г. Ж. В. Гарах¹ *, В. Е. Голимбет², Е. В. Ларионова¹,
Т. В. Лежейко², В. Б. Стрелец¹, Ю. С. Зайцева^{3,4}

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт Высшей Нервной Деятельности и Нейрофизиологии РАН, Москва, Россия

²Федеральное государственное бюджетное научное учреждение “Научный центр психического здоровья”,
Москва, Россия

³Национальный центр психического здоровья, Клецаны, Чехия

⁴3-й лечебный факультет, Карлов университет в Праге, Прага, Чехия

*e-mail: garakh@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.02.2022 г.

После доработки 04.04.2022 г.

Принята к публикации 26.04.2022 г.

Изучена ассоциация полиморфизма *rs1344706* гена *ZNF804A* с параметрами синхронизации/десинхронизации ритмов ЭЭГ при зрительном восприятии смысловой и бессмысленной вербальной информации у больных шизофренией и расстройствами шизофренического спектра ($n = 93$) и психически здоровых испытуемых ($n = 93$). Установлено, что при чтении вербальной информации вне зависимости от психического статуса у испытуемых с генотипом *AA* синхронизация тета-ритма меньше, чем у носителей аллеля *C*. У здоровых испытуемых — носителей генотипа *AA*, по сравнению с носителями варианта *C*, снижена синхронизация тета-ритма в задних корковых областях левого полушария, а также отсутствуют различия синхронизации гамма- и десинхронизации мю-ритмов при восприятии смысловой и бессмысленной вербальной информацией. У пациентов — носителей варианта *AA*, по сравнению с носителями варианта *C*, меньше степень десинхронизации мю-ритма, что коррелирует с выраженностью речевых нарушений по шкале PANSS. Результаты исследования свидетельствуют о модулирующем эффекте полиморфизма *rs1344706* гена *ZNF804A* на нейрофизиологические характеристики процесса чтения и его вкладе в вариативность клинически выраженных речевых нарушений.

Ключевые слова: ген *ZNF804A*, тета-ритм, гамма-ритм, мю-ритм, ЭЭГ, шизофрения, чтение

DOI: 10.31857/S0044467723010070, **EDN:** GJGLQN

Шизофрения — психическое расстройство, характеризующееся нарушениями ряда когнитивных функций. Языковые дисфункции могут быть ключевой особенностью этого заболевания (de Boer et al., 2020). Известно, что у пациентов с шизофренией отмечается значительный дефицит навыков чтения, которые важны для нормального функционирования в повседневной жизни. В недавнем метаанализе (Vanova et al., 2021) показаны множественные нарушения различных аспектов чтения при шизофрении: снижение

скорости чтения, аномалии фонологической обработки и понимания текста и другие.

Снижение навыков чтения у пациентов с шизофренией может быть обусловлено дефицитом на ранних этапах обработки вербальной информации (Revheim et al., 2014). С помощью метода вызванных потенциалов было продемонстрировано, что амплитуда компонента *P100* меньше у больных шизофренией по сравнению со здоровыми испытуемыми как при чтении единичных слов (Стрелец и др., 2012), так и при чтении отрывков текста

(Dias et al., 2021), что может быть связано с недостаточностью внимания. Компонент вызванных потенциалов *N170* ассоциируют с активацией области зрительной формы слова (Visual Word Form Area) (Dehaene, Cohen, 2011). Амплитуда этого компонента также снижена при зрительном восприятии вербальной информации у больных шизофренией (Стрелец и др., 2012). На выборке здоровых испытуемых показан значимый эффект полиморфизмов *Val66Met* и *5-HTTLPR* на характеристики компонентов *P100* и *N170* при чтении единичных слов (Голимбет и др., 2016). Временное окно около 200 мс (соответствует вызванному потенциалу *P200*) связано с семантической обработкой информации. Ранее было показано, что в этом временном интервале выявляются нарушения и у больных шизофренией (Takashima et al., 2001). Был также продемонстрирован эффект полиморфизма *DRD2 C957T* на амплитуду *P200* при чтении слов у здоровых испытуемых. Носители генотипа *TT* имели более высокие амплитуды *P200* по сравнению с носителями аллеля *C*, который ассоциируют с риском развития шизофрении (Golimbet et al., 2018). Волну *P300* (временное окно около 300 мс) рассматривают в качестве биомаркера нейрокognитивных изменений как у хронических больных, так и при первом эпизоде шизофрении, отмечена также ценность этого компонента ВП для определения прогноза для пациентов (Tang et al., 2020). Сниженную по сравнению со здоровыми испытуемыми амплитуду компонента *P300* при шизофрении, в том числе и на зрительные стимулы, отмечают многие исследователи (Ford, 1999; Jeon, Polich, 2003 и др.). *P300* рассматривают как промежуточный фенотип, или эндофенотип, шизофрении, что, как следует из определения понятия эндофенотип, указывает на его связь с генетическими факторами, лежащими в основе этого заболевания. Проведен ряд исследований по обнаружению ассоциированных с *P300* генов. В метаанализе (Hederih et al., 2021) показано, что аномалии характеристик *P300* при шизофрении могут быть опосредованы полиморфизмами *rs1045642* в гене *ABCB1*, *rs4680* *COMT*, *rs1625579* *MIR137HG*, *rs1344706* *ZNF804A*.

В последние годы интерес исследователей направлен на ген *ZNF804A*, расположенный на хромосоме 2q32.1, который был идентифицирован как первый ген, связанный с шизофренией, в полногеномном анализе ассоциа-

ций (GWAS от genome-wide association study) (O'Donovan et al., 2008). По данным GWAS с шизофренией ассоциирован полиморфизм *rs1344706*, обусловленный заменой аденина на цитозин (*A\С*) в интроне 2, а вариантом риска является генотип *AA* (O'Donovan et al., 2008). Этот полиморфизм также связан с тяжестью заболевания (обзор Chang et al., 2017). Полиморфизм *ZNF804A rs1344706* может также ассоциироваться с заболеваниями, имеющими общую с шизофренией генетическую основу. Например, показана связь *ZNF804A* с дефицитом вербальных навыков при аутизме (Anitha et al., 2014).

В исследовании на мышах выявлено, что ген *ZNF804A* играет важную роль в когнитивных и сенсомоторных функциях (Huang et al., 2020). В работах с использованием фМРТ было показано изменение активации и связности ряда мозговых регионов как в состоянии спокойного бодрствования, так и при когнитивной нагрузке у носителей аллеля *A*. У больных шизофренией значительное снижение функциональной связи в состоянии покоя между левым гиппокампом и правой дорсолатеральной префронтальной корой, обнаруженное у гомозигот по аллелю *A ZNF804A rs1344706 (AA)*, ассоциируется с худшими когнитивными показателями и тяжестью психоза (Zhang et al., 2018). В другой работе аллель *A rs1344706* как у здоровых, так и у пациентов с шизофренией был связан с измененной активацией в правой дорсолатеральной префронтальной коре во время запоминания лиц (Linden et al., 2013). Были представлены доказательства того, что *ZNF804A* может играть роль в когнитивных процессах, имеющих отношение к чтению и правописанию, и подчеркивается фенотипическая сложность, которая может быть связана с *ZNF804A* (Becker et al., 2012). Кроме того, *ZNF804A* ассоциируется с процессами семантической вербальной беглости (Nicodemus et al., 2014).

В патофизиологии шизофрении центральную роль могут играть аномалии осцилляторной активности, так как нейронные колебания являются фундаментальным механизмом установления точных временных соотношений между реакциями нейронов, которые, в свою очередь, важны для памяти, восприятия и сознания (Uhlhaas, Singer, 2015). В то же время известно, что характеристики колебательной активности в значительной степени являются наследуемыми (Smit et al., 2010 и др.),

включая осцилляции, связанные с языком (Araki et al., 2016).

Осцилляторная динамика сигнала ЭЭГ отражает механизмы, посредством которых мозг интегрирует различные типы информации о языке (например, фонологическую, орфографическую, семантическую и синтаксическую информацию), представленные в различных областях мозга (обзор Bastiaansen, Nagoort, 2006). Показано, что пациенты с шизофренией демонстрируют патологические паттерны синхронизации/десинхронизации как во время процесса лексического кодирования, так и в период после кодирования практически во всех частотных диапазонах (1–4, 8–12, 12–32, 32–48 Гц), а основными дисфункциональными областями при этом являются затылочная и левая лобно-височная доля (Xu et al., 2013). По мнению некоторых авторов изучение ритмической активности мозга предоставляет наилучший путь к интерпретации языковых дефицитов при шизофрении и их возможных связей с аллелями риска для этого заболевания (Murphy, Benítez-Burraco, 2017). Одним из генов, ассоциированных со специфическими языковыми нарушениями при шизофрении, может быть *ZNF804A* (Murphy, Benítez-Burraco, 2018). Однако до настоящего времени молекулярно-генетические основы параметров aberrантной активности ЭЭГ при зрительном восприятии вербальной информации у больных шизофренией не исследовались.

Цель настоящего исследования — изучение ассоциации полиморфизма *rs1344706* гена *ZNF804A* с показателями синхронизации/десинхронизации ритмов ЭЭГ на разных этапах восприятия смысловой и бессмысленной вербальной информации у больных шизофренией и расстройствами шизофренического спектра и здоровых испытуемых в первые 400 мс после стимула.

МЕТОДИКА

Выборку испытуемых составили психически здоровые люди ($n = 93$) и больные шизофренией и расстройствами шизофренического спектра ($n = 93$). Пациенты принимали участие в эксперименте через 3–20 дней после поступления в Московский научно-исследовательский институт психиатрии. В течение этого времени они получали терапию атипичными антипсихотиками. Начало первого психотического эпизода, а именно нача-

ло психотических симптомов у пациентов разнилось, но на момент исследования все пациенты были в подостром состоянии. Диагноз ставился клиницистами отделения по МКБ-10. Пациенты имели диагнозы: шизофрения (F20, 37 человек), шизотипическое расстройство (F21, 28 человек), шизоаффективное расстройство (F25, 29 человек). Выраженность психопатологической симптоматики определялась по шкале PANSS (Kay et al., 1987).

В выборку были отобраны соматически здоровые правши. Группы были уравнены по полу и возрасту ($p > 0.75$, t -test). Все испытуемые подписали информированное согласие на участие в нейрофизиологическом исследовании и сдачу слюны из ротовой полости для выделения ДНК с последующим генотипированием. Исследование было одобрено этическим комитетом Московского научно-исследовательского института психиатрии (приказ № 30 от 26 сентября 2007 г.) и проводилось с 2007 по 2013 гг. Более подробно описание групп испытуемых приведено в таблице 1.

Молекулярно-генетическое исследование предусматривало отбор биологического материала (слюны из ротовой полости), выделение ДНК с использованием стандартного фенол-хлороформного метода и генотипирование с использованием полимеразной цепной реакции (ПЦР). Условия генотипирования полиморфизма *ZNF804A rs1344706* и последовательности олигонуклеотидных праймеров описаны ранее (Лежейко и др., 2019).

Связанные с событиями отрезки ЭЭГ регистрировали при чтении вербальных стимулов без моторного ответа (слова и псевдослова). Стимулы предъявляли на экране 14-дюймового монитора на расстоянии 0.75 м от испытуемого, сидящего в кресле перед компьютером в затемненной комнате. Стимулы белого цвета предъявлялись на черном экране (80 слов и 80 псевдослов). Все слова были существительными. Каждый из стимулов состоял из 5–6 букв. Время предъявления — 100 мс. Межстимульный интервал варьировал от 1500 до 4000 мс. Слова и псевдослова предъявлялись в псевдослучайном порядке. Время выполнения экспериментального задания — 7 мин.

Связанную с событиями ЭЭГ регистрировали от 19 отведений: *Fp1*, *Fp2*, *F3*, *F4*, *F7*, *F8*, *C3*, *C4*, *T3*, *T4*, *T5*, *T6*, *P3*, *P4*, *O1*, *O2*, *Fz*, *Cz*, *Pz* на 24-канальном усилителе фирмы МБН (Россия). Фильтры низких частот — 70 Гц, по-

Таблица 1. Демографические и клинические характеристики испытуемых
Table 1. Demographical and clinical characteristics of the sample

Демографические и клинические характеристики	Психически здоровые, $n = 93$		Пациенты, $n = 93$	
	АА	С	АА	С
Всего человек (%)	32 (34.4%)	61 (65.6%)	43 (46.2%)	50 (53.8%)
Мужчины*	15	35 ¹	22	27 ³
Женщины*	17	26 ²	21	23 ⁴
Возраст	25.78 ± 7.57	28.26 ± 7.76	27.21 ± 8.81	28.24 ± 8.64
	27.41 ± 7.74		27.76 ± 8.69	
PANSS, сумма позитивных симптомов, баллы	—	—	16.21 ± 4.31	16.98 ± 5.56
PANSS, сумма негативных симптомов, баллы	—	—	15.21 ± 4.62	15.621 ± 4.67
PANSS, сумма общепатологических симптомов, баллы	—	—	38.97 ± 6.54	39.48 ± 7.79
F20 (шизофрения), человек, %	—	—	17 (40%)	20 (40%)
F21 (шизотипическое расстройство личности), человек, %	—	—	11 (26%)	16 (32%)
F25 (шизоаффективное расстройство), человек, %	—	—	15 (34%)	14 (28%)

Примечание. * Из них носителей полиморфизма СС (человек): ¹ — 3, ² — 6, ³ — 9, ⁴ — 5.
 Note. * С allele carriers (subjects): ¹ — 3, ² — 6, ³ — 9, ⁴ — 5.

стоянная времени — 0.3 с. Частота квантования 200 Гц, импеданс ниже 10 кОм. Левая и правая мочки ушей были референтными каналами для монополярной ипсилатеральной схемы записи ЭЭГ. Одновременно с активными электродами регистрировался потенциал правого референтного электрода относительно левого. Для апостериорного перереферирования на объединенные ушные электроды из активности отведений левого полушария вычиталась, а к отведениям правого полушария добавлялась половина активности правого референта относительно левого. Для выделения мю-ритма из смеси с альфа-ритмом дополнительно записывали ЭЭГ в спокойном бодрствовании с открытыми глазами и при воображении собственного движения с закрытыми глазами.

Для вычисления индуцированных осцилляций, связанных со стимулом, использовали анализ, заключающийся в полосовой фильтрации биопотенциалов с последующим возведением отфильтрованных сигналов в квадрат, нормированием на среднюю мощность базовой линии и логарифмическим преобразованием. Каждую запись привязанных к событию отрезков ЭЭГ фильтровали с использованием фильтров Баттерворта 2-го

порядка. Для исключения влияния краевых эффектов, связанных с фильтрацией и сглаживанием, первые и последние 10 сек записи ЭЭГ исключались из дальнейшей обработки. Для избегания фазовых искажений сигнала, вносимых рекурсивными фильтрами, к которым относится и фильтр Баттерворта, фильтрация проводилась в два этапа: первый раз — в прямом (по времени) направлении, второй — в обратном. Такая процедура гарантирует нулевой сдвиг фаз на любой частоте. Полосовая фильтрация проводилась в следующих частотных диапазонах: тета (4–8 Гц), альфа (8–13 Гц), бета1 (13–20 Гц), бета2 (20–30 Гц) и гамма (30–40 Гц).

Результаты полосовой фильтрации биопотенциалов возводились в квадрат. В каждой эпохе анализа (включая базовую линию) полученные значения квадратов усреднялись в течение каждого полупериода фильтрованного сигнала с помощью плавающего дискретно смещающегося окна (интервал между пересечениями нулевой линии). Эта процедура позволяет подавить вторую гармонику сигнала и провести сглаживание “выбросов” (Новотоцкий-Власов, 2000). Эпоха анализа составила 200 мс до стимула, 700 мс после стимула. Усреднение по ансамблю реализа-

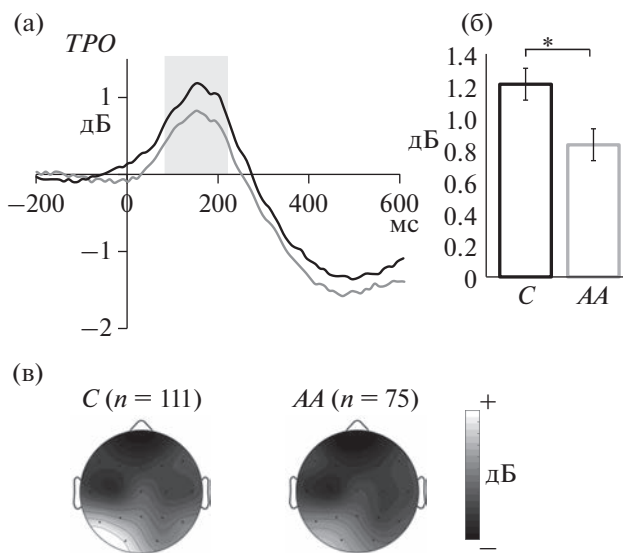


Рис. 1. Синхронизация (а) и (б) тета-ритма и ее топографическое распределение (в) в интервале 130–210 мс. Черная линия и C – носители аллеля C, серая линия и AA – носители генотипа AA. TPO – усредненная синхронизация по двум типам стимулов в отведениях P3, P4, O1, O2, T5 и T6. * – $p < 0.05$.

Fig. 1. Synchronization (a) and (б) of theta rhythm and its topographical distribution (в) in 130–210 ms time window. Black line and C are the C allele carriers, grey line and AA – AA genotype carriers. TPO – averaged synchronization for two types of the stimuli in the sites: P3, P4, O1, O2, T5 and T6. * – $p < 0.05$.

ций проводили стандартным способом. Число безартефактных реализаций для каждого испытуемого варьировалось от 50 до 80. Нормирование мощности эпохи анализа (включая базовую линию) на среднюю мощность базовой линии и перевод результата в децибелы по формуле: $\text{Prel(dB)} = 10\lg(\text{Pinst}/\text{Pbase})$, где Pinst (P instantaneous) – мгновенное значение мощности. Поскольку частота квантования – 200 Гц, шаг для каждого Pinst составил 5 мс; Pbase – усредненная за 200 мс мощность базовой линии. Увеличение мощности в каждой отфильтрованной полосе называли синхронизацией, связанной с событием (event-related synchronization, ERS), тогда как снижение мощности – десинхронизацией, связанной с событием (event-related desynchronization, ERD) (Pfurtscheller, Lopes Da Silva, 1999).

На первом этапе оценивали экстремумы ERD/ERS исследуемых диапазонов в первые 400 мс после стимула с шагом в 5 мс. Для этого анализировали усредненные по двум типам стимулов кривые ERD/ERS по общей выборке испытуемых. Временные окна и об-

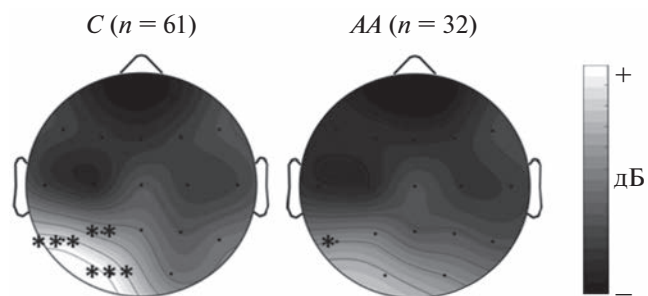


Рис. 2. Асимметрия синхронизации тета-ритма (130–210 мс) у здоровых испытуемых. C – носители аллеля C, AA – носители генотипа AA. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

Fig. 2. Theta-band synchronization asymmetry (130–210 ms.) in healthy subjects. C – carriers of allele C, AA – carriers of the genotype AA. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

ласти интереса ERD/ERS в первые 200 мс выбирали с учетом имеющихся данных о динамике активационных процессов при чтении (Стрелец и др., 2012, Carreiras et al., 2014, Dias et al., 2021, Xu et al., 2013, и др.). После этого для каждого типа стимула рассчитывались индивидуальные результаты в выбранных временных окнах, частотных диапазонах и локализациях. Около 120 мс после стимула наблюдалась синхронизация альфа-, бета1-, бета2-ритмов в теменных, затылочных и теменно-затылочных областях: P3, P4, O1, O2, T5 и T6. Для анализа выбрано временное окно 105–145 мс. Около 170 мс после стимула наблюдалась синхронизация тета-ритма в теменных, затылочных и теменно-затылочных областях (TPO). Для анализа выбрано временное окно 130–210 мс в отведениях P3, P4, O1, O2, T5 и T6 (примеры топографического распределения – рис. 1 и 2). Около 200 мс после стимула выявлялась синхронизация бета2- и гамма-ритмов в левом височном отведении (F7) и десинхронизация в TPO. Для анализа выбрано временное окно 180–230 мс (пример топографического распределения индуцированной гамма-активности – рис. 3). Десинхронизацию бета2- и гамма-ритмов анализировали в отведениях P3, P4, O1, O2, T5, T6. Синхронизацию этих ритмов анализировали в отведениях F7 и F8.

Около 300 мс после стимула наблюдалась десинхронизация альфа-ритма, преимущественно выраженная в центральных (C3, C4), а также фронтальных областях (F3, F4). Мы предположили, что такая локализация изменений активности в частотном диапазоне 8–

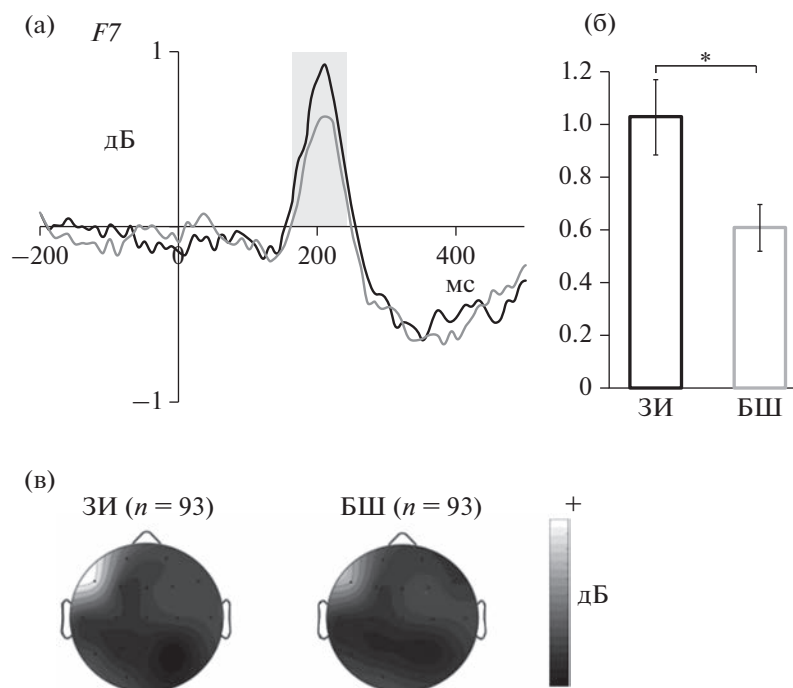


Рис. 3. Синхронизация (а) и (б) гамма-ритма в левой передне-височной области (F7) и топографическое распределение (в) гамма-ритма в интервале 180–230 мс. Черная линия и ЗИ – здоровые испытуемые, серая линия и БШ – больные шизофренией и расстройствами шизофренического спектра. * – $p < 0.05$.

Fig. 3. Gamma-band synchronization (a) and (б) in the left anterior temporal region (F7) and the topographic distribution (в) of the gamma rhythm in 180–230 ms time window. Black line and ЗИ – healthy subjects, grey line and БШ – patients with schizophrenia and schizophrenia spectrum disorders. * – $p < 0.05$.

13 Гц может быть отражением динамики мю-ритма, поскольку есть единичные данные о том, что чтение, в частности глаголов, приводит к активации областей моторной коры (Hauk, Pulvermuller, 2004). В связи с этим у каждого испытуемого выделяли мю-ритм из смеси с альфа-ритмом с помощью метода главных компонент. Для получения факторов, относящихся к мю-ритму ЭЭГ, использовали разность ковариационных матриц, определенных по записям ЭЭГ с открытыми глазами и при воображении движения с закрытыми глазами. В качестве мю-ритма рассматривали те компоненты, реактивность которых на воображаемое движение больше, чем при открывании глаз (с учетом совокупности факторов). Затем матрица индивидуального набора выбранных факторов была использована для определения индуцированных изменений мю-ритма при чтении слов и псевдослов (Garakh et al., 2020). Дальнейший анализ ERD/ERS проводился так же, как для других выделенных диапазонов. Для анализа выбрано временное окно 290–350 мс.

Статистическая обработка полученных показателей проводилась с помощью пакета программ STATISTICA 10.0. В анализ были включены четыре подгруппы испытуемых: здоровые, носители генотипа AA и аллеля C, а также пациенты, носители генотипа AA и аллеля C. С применением H-теста Краскела-Уоллиса показано, что у этих четырех подгрупп не было различий по возрасту ($p > 0.25$) и полу ($p > 0.8$). Распределение пациентов по нозологическим группам ($p > 0.7$) и выраженность психопатологической симптоматики по шкале PANSS ($p > 0.8$) у разных генотипов не имело значимых различий. Дисперсионный анализ проводили для каждого частотного диапазона и каждой области интереса отдельно. При статистической обработке данных на первом этапе использовали анализ MANOVA с включением двух категориальных факторов: “группа” (здоровые испытуемые и пациенты) и “генотип” (генотип AA и аллель C (генотипы AC и CC)). В качестве внутригрупповых вводили факторы “стимул” (слово и псевдослово), “электрод”, “полушарие” (левое и правое). При определении до-

стоверности влияния основных факторов и их взаимодействия применялась поправка Гринхауза-Гейсера, учитывающая сферичность данных.

При обнаружении достоверных межгрупповых различий по фактору “группа” или взаимодействию этого фактора с фактором “генотип” на втором этапе использовали ANOVA RM более низкого порядка: с включением факторов “генотип”, “стимул”, “область”, “полушарие” отдельно для каждой группы испытуемых (психически здоровые и пациенты). В качестве апостериорного анализа применяли критерий Фишера (Fisher LSD).

Дополнительно в группе пациентов проводили анализ взаимосвязи значений нейрофизиологических параметров с выраженностью позитивной и негативной психопатологической симптоматики по шкале PANSS. Применяли тест Спирмена, поскольку распределение балльных оценок по шкале PANSS не подчинялось нормальному. Учитывалась поправка на множественные сравнения (Benjamini, Hochberg, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Синхронизация альфа-, бета1- и бета2-активности во временном окне 105–145 мс в теменных, затылочных и теменно-затылочных областях

Не было выявлено значимых факторов “группа” и “генотип” и их взаимодействий в частотных диапазонах альфа- и бета2-ритмов. В диапазоне бета1 получены значимые взаимодействия “электрод” $\times$ “группа” ($F(2, 364) = 3.98, p = 0.025$) и “стимул” $\times$ “электрод” $\times$ “полушарие” $\times$ “генотип” ($F(2, 364) = 3.45, p = 0.033$), однако апостериорный анализ не показал достоверных результатов. Анализ ANOVA RM отдельно в группах здоровых испытуемых и пациентов не выявил значимых эффектов.

Синхронизация тета-активности во временном окне 130–210 мс в теменных, затылочных и теменно-височных областях

Обнаружен значимый эффект фактора “генотип” ($F(1, 182) = 5.17, p = 0.024$). У испытуемых двух групп ($n = 186$) синхронизация тета-ритма была меньше у носителей генотипа AA (рис. 1). Значимым также было взаимодействие факторов “полушарие” $\times$ “группа” $\times$ “генотип” ($F(1, 182) = 8.01, p = 0.0052$).

Поскольку было значимо взаимодействие с фактором “группа”, провели анализ ANOVA RM отдельно для здоровых испытуемых и пациентов.

У здоровых испытуемых был значим эффект “полушарие” $\times$ “генотип” ($F(1, 91) = 5.56, p = 0.021$). Апостериорный анализ показал, что у носителей генотипа AA синхронизация тета-ритма больше в левой теменно-височной области, чем в правой, а у носителей аллеля C — в теменной, затылочной и теменно-височной областях левого полушария (рис. 2). Синхронизация этого ритма была больше у носителей аллеля C по сравнению с генотипом AA в затылочной (O1) и теменно-височной (T5) областях левого полушария ($p < 0.05$).

У пациентов выявлен только эффект фактора “генотип” ($F(1, 91) = 5.19, p = 0.039$). Как и у объединенной группы испытуемых, синхронизация тета-ритма была меньше у пациентов — носителей генотипа AA, чем у пациентов — носителей варианта C.

Синхронизация бета2- и гамма-ритмов в лобно-височных областях и их десинхронизация в теменных, затылочных и теменно-затылочных областях во временном окне 180–230 мс

Значимых эффектов в диапазоне бета2-ритма получено не было. При исследовании синхронизации гамма-ритма в височно-лобных областях получен эффект фактора “группа” ($F(1, 182) = 5.45, p = 0.021$) и взаимодействие факторов “электрод” $\times$ “группа” ($F(1, 182) = 4.24, p = 0.041$). Апостериорный анализ показал, что синхронизация этого ритма была больше у здоровых испытуемых по сравнению с больными шизофренией и расстройствами шизофренического спектра в отведении F7 (рис. 3).

У здоровых испытуемых было значимо взаимодействие “стимул” $\times$ “электрод” $\times$ “генотип” ($F(1, 91) = 4.84, p = 0.03$). Апостериорный анализ показал, что у носителей варианта C синхронизация гамма-ритма была больше при восприятии стимула “слово”, чем стимула “псевдослово”, в отведении F7 ($p < 0.001$). У носителей варианта AA не выявлено значимых эффектов. В группе пациентов значимых эффектов также не было.

При анализе десинхронизации гамма-ритма в теменных, затылочных и теменно-затылочных областях выявлено значимое влияние взаимодействия факторов “стимул” $\times$ “полу-

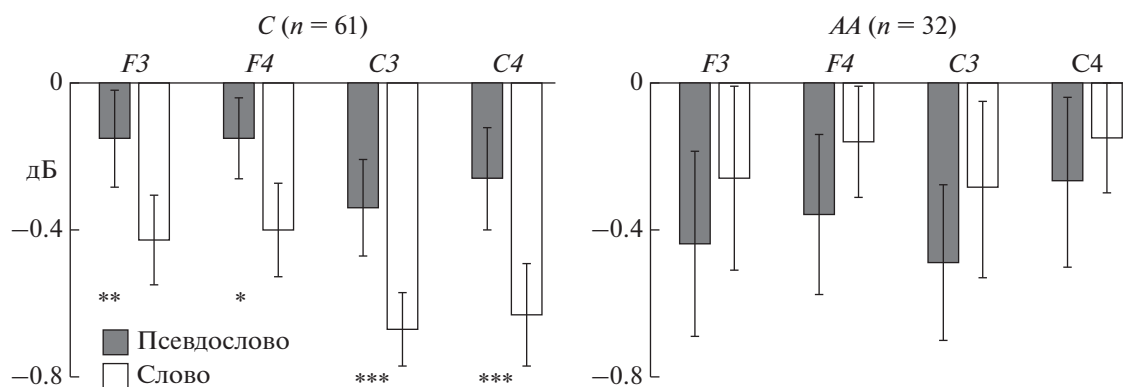


Рис. 4. Десинхронизация мю-ритма ЭЭГ (290–350 мс) при восприятии разных типов вербальных стимулов у здоровых испытуемых. *C* – носители аллеля *C*, *AA* – носители генотипа *AA*. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.
Fig. 4. Desynchronization of mu-rhythm (290–350 ms) in the perception of various types of verbal stimuli. *C* – carriers of allele *C*, *AA* – carriers of the genotype *AA*. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

шарие” × “генотип” ($F(2, 364) = 5.20$, $p = 0.007$). Эффекта фактора “группа” не выявлено. Апостериорный анализ по общей выборке испытуемых показал, что у испытуемых с вариантом *AA* десинхронизация гамма-ритма в затылочной области правого полушария больше, чем десинхронизация левого только при восприятии стимула “слово”: $O1 < O2$ ($p < 0.01$). У испытуемых с вариантом *C* преобладание десинхронизации в правом полушарии по сравнению с левым выявлено как при чтении слов, так и псевдослов во всех анализируемых отведениях: $P3 < P4$ ($p < 0.05$), $O1 < O2$ ($p < 0.001$), $T5 < T6$ ($p < 0.001$). Величина десинхронизации этого ритма у вариантов *C* и *AA* не различалась.

Десинхронизация мю-ритма в центральных и фронтальных областях во временном окне 290–350 мс. На общей выборке испытуемых выявлено значимое взаимодействие факторов “стимул” × “группа” × “генотип” ($F(1, 182) = 5.37$, $p = 0.022$). У здоровых испытуемых (“стимул” × “генотип” $F(1, 91) = 7.08$, $p = 0.009$) достоверно различалась десинхронизация мю-ритма при восприятии двух типов вербальных стимулов у носителей варианта *C* во всех анализируемых корковых областях, но не у носителей варианта *AA*. Апостериорный анализ показал, что у испытуемых с вариантом *C* подавление мю-ритма было больше при чтении слов, чем псевдослов в отведениях *F3*, *F4*, *C3* и *C4* (рис. 4). Величина десинхронизации этого ритма у носителей вариантов *AA* и *C* не имела различий.

В группе пациентов выявлен значимый эффект взаимодействия факторов “элек-

трод” × “полушарие” × “генотип” ($F(1, 91) = 6.848$, $p = 0.010$). Апостериорный анализ показал, что вне зависимости от типа стимула у носителей аллеля *C* подавление мю-ритма в отведении *C3* было больше, чем у группы *AA* ($p < 0.05$) (рис. 5). У носителей аллеля *C* также наблюдалась асимметрия десинхронизации мю-ритма: этот показатель был больше в отведении *C3*, чем *C4* ($p < 0.001$).

Корреляционный анализ значимых нейрофизиологических показателей и выраженности психопатологической симптоматики по шкале PANSS у пациентов. В корреляционный анализ были включены семь подшкал выраженности позитивных и семь подшкал выраженности негативных симптомов, сумма позитивных и сумма негативных симптомов, с одной стороны, и показатели синхронизации тета-ритма, усредненной по шести корковым областям и двум типам стимулов, синхронизации гамма-ритма в левой передне-височной области (*F7*), а также десинхронизации мю-ритма в левой центральной области (*C3*), с другой стороны. Анализ проводили как для общей группы пациентов (5-процентный уровень значимости с поправкой на множественные сравнения, $p = 0.0035$), а также отдельно для носителей вариантов *AA* и *C* (5-процентный уровень значимости с поправкой на множественные сравнения, $p = 0.0017$). В общей выборке пациентов, а также отдельно у носителей аллеля *C* не выявлено значимых корреляций. У носителей варианта *AA* сниженные показатели десинхронизации мю-ритма коррелировали с выраженностью негативного симп-

тома “Спонтанность и плавность речи” (N6): $r = 0.474, p = 0.0013$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование показало, что при зрительном восприятии вербальных стимулов полиморфизм *rs1344706* гена *ZNF804A* ассоциируется с индуцированными тета (130–210 мс после стимула), гамма (180–230 мс) и мю (290–350 мс) осцилляциями. Однако значимых эффектов генетического влияния во временном окне 105–145 мс для индуцированной альфа-, бета1- и бета2-активности, а также синхронизации и десинхронизации бета2-ритма во временном окне 180–230 мс не было выявлено. Такая избирательность эффекта полиморфизма *rs1344706* на нейрофизиологические показатели зрительного восприятия вербальной информации может свидетельствовать о его частотной и временной специфичности. Анализ ассоциаций полиморфизма *rs1344706* гена *ZNF804A* с индуцированными осцилляторными колебаниями мозга при чтении проведен впервые.

В исследованиях осцилляторной активности во время чтения обнаруживается усиление синхронизации тета-ритма, в том числе в задних корковых зонах (Goto et al., 2011; Meyer et al., 2015). Нами показано, что как у здоровых испытуемых, так и у пациентов синхронизация тета-ритма на этапе переработки вербальной информации около 170 мс снижена у носителей генотипа *AA* по сравнению с вариантом *C*. Следует отметить, что пониженная тета-активность в затылочных корковых зонах при чтении наблюдается и у людей с дислексией (Fraga González et al., 2016). Многие авторы отмечают схожесть дефицитов навыков чтения при шизофрении и дислексии (метаанализ Vanova et al., 2021), а *ZNF804A* может влиять на когнитивные функции, имеющие отношение к чтению и правописанию у людей с шизофренией и дислексией (Becker et al., 2012).

В настоящей работе полиморфизм *rs1344706* гена *ZNF804A* оказывал влияние на характер синхронизации тета-ритма в задних областях левого полушария у здоровых испытуемых. Синхронизация тета-ритма в этих корковых зонах была снижена у носителей генотипа *AA*. У испытуемых с вариантом *C*, в отличие от генотипа *AA*, при восприятии слов и псевдослов выявлено преимущественное преобладание синхронизации этого ритма в левом полушарии по сравнению с правым. Этап пе-

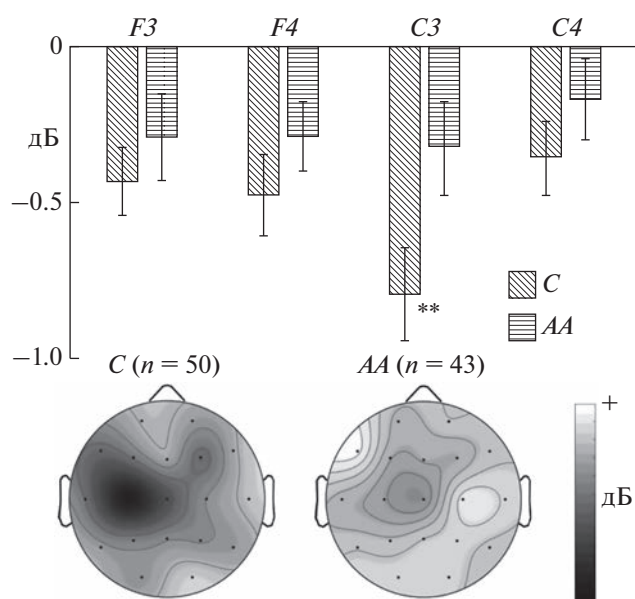


Рис. 5. Десинхронизация мю-ритма ЭЭГ (290–350 мс), усредненная по двум типам вербальных стимулов, у больных шизофренией и расстройством шизофренического спектра. *C* – носители аллеля *C*, *AA* – носители генотипа *AA*. ** – $p < 0.01$.
Fig. 5. Desynchronization of mu-rhythm (290–350 ms), averaged on two types of verbal stimuli in patients with schizophrenia and schizophrenia spectrum disorders: *C* – carriers of allele *C*, *AA* – carriers of the genotype *AA*. ** – $p < 0.01$.

реработки зрительно предъявляемой вербальной информации около 170 мс, когда в нашем исследовании наблюдался максимум синхронизации тета-ритма в задних корковых зонах, совпадает по времени развертывания с компонентом вызванных потенциалов *N170*. Этот компонент ассоциируют с активацией области зрительной формы слова при чтении (Brem et al., 2010). Также известно, что функционирование этой области частично определяется генетическими факторами (Pinel et al., 2015). По-видимому, в нашем исследовании у здоровых испытуемых – носителей варианта риска развития шизофрении наблюдался дефицит активации области зрительной формы слова при восприятии вербальных стимулов.

В нашем исследовании синхронизация гамма-ритма во временном окне 180–230 мс была больше у здоровых испытуемых по сравнению с больными шизофренией и расстройствами шизофренического спектра в отведении *F7* (проекция зоны Брока), однако эффект полиморфизма *ZNF804A* не был значим. Возможно, в этом случае роль играют другие

гены, например, недавно было показано, что у пациентов с первым эпизодом болезни гены, родственные *FOXP2*, играют критическую роль в функциональном нарушении связи (по данным фМРТ в состоянии покоя) между зоной Брока и передней поясной корой (Du et al., 2021).

В отличие от больных шизофренией, у здоровых испытуемых показано модулирующее влияние полиморфных вариантов *ZNF804A rs1344706* на синхронизацию гамма-ритма в лобно-височной корковой зоне левого полушария. У носителей варианта *C* синхронизация была больше на стимул “слово”, чем “псевдослово”, тогда как у испытуемых с вариантом *AA* категориальные различия по этому показателю не выявлены. С пониманием языка многие исследователи связывают бета- и гамма-колебания (см. обзор Lewis et al., 2015). В ряде работ показано, что мощность в гамма-диапазоне увеличивалась при предъявлении слов, подходящих по смыслу к предложению, это увеличение отсутствовало при нарушении семантики предложения (Hald et al., 2006; Rommers et al., 2013). Используя нейронную модель речевых областей левого полушария, также было продемонстрировано, что спектральная мощность в диапазоне 20–40 Гц была больше для слов, чем для псевдослов (Garagnani et al., 2017).

В том же временном интервале, когда нами наблюдалась синхронизация гамма-активности в левой лобно-височной области при восприятии вербальной информации, была выражена десинхронизация этого ритма преимущественно в правом полушарии (рис. 3). У носителей аллеля *C* межполушарная асимметрия десинхронизации гамма-ритма была значима для теменных, затылочных и теменно-затылочных областей, тогда как у носителей генотипа *AA* — только затылочных. В процессе переработки вербальной информации участвует распределенная сеть мозговых областей, охватывающих в том числе и правое полушарие (Роеппел et al., 2012). В то же время известно об участии теменных областей в процессах внимания и памяти (например, Agosta et al., 2017). В настоящее время мы установили тот факт, что *rs1344706* оказывает влияние на активность теменных и затылочных областей в процессе чтения во временном интервале около 200 мс. Нельзя исключить предположения о том, что у носителей генотипа *AA* наблюдаются изменения во внимании, связанные с семантической

обработкой. Действительно, функциональные эффекты полиморфизма *rs1344706* могут распространяться на широкий спектр процессов, задействованных в переработке информации, в том числе связанных с вниманием и памятью (Linden et al., 2013).

С лингвистическими процессами ассоциируется и мю-ритм (см. обзор (Ларионова и др., 2022)). Например, при предъявлении предложений с описанием действий наблюдалось подавление мю-ритма, аналогичное наблюдению за реальными движениями (Moreno et al., 2013). Показано также, что во время пассивного прослушивания речи происходит автоматическая активация моторных и премоторных областей мозга, отражающаяся в показателе подавления мю-ритма (Oliveira et al., 2021). В нашем исследовании было обнаружено, что полиморфные варианты *ZNF804A rs1344706* у здоровых испытуемых, так же, как и на гамма-частоте, модулируют восприятие смысловой и бессмысленной вербальной информации. У носителей аллеля *C* десинхронизация мю-ритма в центральных и фронтальных областях во временном окне 290–350 мс была больше на стимул “слово”, чем “псевдослово”, тогда как у испытуемых с вариантом *AA* не выявлено категориальных различий при восприятии разных типов стимулов по этому показателю. Существуют сведения о том, что десинхронизация мю-ритма после 150 мс во время чтения слов родного языка больше, чем при чтении слов неродного языка. Это, по мнению авторов, может говорить о том, что увеличение лингвистического опыта приводит к более сильной сенсомоторной активации (Vukovic, Shtyrov, 2014). В нашем эксперименте для стимула “псевдослово” у испытуемых отсутствовал какой-либо лингвистический опыт.

У больных шизофренией и расстройствами шизофренического спектра не выявлено значимого влияния генетических вариантов на нейрофизиологические показатели при чтении разных типов стимулов, в отличие от здоровых испытуемых. В целом у пациентов с генотипом *AA*, по сравнению с вариантом *C*, обнаружена сниженная синхронизация тета-ритма в теменных, затылочных и теменно-височных областях и сниженная десинхронизация мю-ритма в левом центральном отведении. Такой дефицит десинхронизации мю-ритма у пациентов — носителей генотипа *AA* был в нашем исследовании корреляционно связан со шкалой негативных симптомов по

шкале PANSS, в частности “Спонтанность и плавность речи”. Ассоциация генотипа *AA* гена *ZNF804A* и специфических нарушений речи при шизофрении требует дальнейшего изучения.

Наблюдаемая нами десинхронизация ритма при восприятии вербальной информации отмечалась во временном окне, соответствующем развертыванию компонента *P300* вызванного потенциала. Компонент *P300* исследуется и в парадигмах, требующих лексического решения (например, Alday, Kretzschmar, 2019). Также этот компонент рассматривается в качестве одного из биомаркеров нейрокогнитивных аномалий как при хронической шизофрении, так и при первом эпизоде болезни, имеющих высокую прогностическую ценность для этого заболевания (Tang et al., 2020). На выборке здоровых испытуемых было показано, что вариабельность латентности компонента *P3b* была более изменчива у варианта *AA*, чем у носителей аллеля *C* (Saville et al., 2015).

Следует отметить, что в настоящее время мы не можем ответить на вопрос о том, что именно может быть причиной выявленных нами отличий у носителей разных вариантов интронного полиморфизма. Функции полиморфизма *rs1344706* (*A/C*), в частности его влияние на экспрессию мРНК или белка, до сих пор не установлены. Предполагают, что аллель *A* является индексным аллелем в составе гаплотипа, связанного с уровнем экспрессии, также выявлена аллель-специфическая аффинность к белку неизвестной природы при исследовании методом сдвига электрофоретической подвижности и обнаружена связь *rs1344706* с экспрессией гена в лимфобластоидных клеточных культурах (обзор (Hess J.L., Glatt S.J., 2014)). Исследование образцов эмбрионального головного мозга выявило укороченный транскрипт *ZNF804A*, экспрессия мРНК которого была связана с полиморфизмом *rs1344706*, что может быть частью механизма, с помощью которого варианты *rs1344706* влияют на риск развития психоза (Tao et al., 2014).

У настоящего исследования имеется ряд ограничений. Несмотря на то, что корректнее было бы анализировать нейрофизиологические параметры отдельно для каждого генотипа (*AA*, *AC* и *CC*), мы объединили носителей вариантов *AC* и *CC* в общую выборку аллеля *C*, поскольку носителей генотипа *CC* было недостаточно для статистического анализа как в группе здоровых испытуемых, так

и пациентов. Также в общую когорту больных были объединены нозологические группы шизофрении, шизоаффективного и шизотипического расстройств. Впрочем, есть данные о том, что генотип *AA* связан с риском шизофрении вне зависимости от клинической группы (Лежейко и др., 2020).

Таким образом, *ZNF804A* модулирует нейрофизиологические параметры когнитивных характеристик, имеющих отношение к чтению. В то же время, по данным GWAS, его полиморфизм *rs1344706* ассоциирован с шизофренией (O'Donovan et al., 2008). В настоящее время широко обсуждаются пути исследования лингвистических аномалий при шизофрении и их генетических детерминант (DeLisi 2021; Palaniyappan et al., 2021). Исследование временной динамики синхронизации/десинхронизации ритмов ЭЭГ и влияния на эту активность генетического фактора может быть перспективным для будущих работ, направленных на понимание патофизиологии языковых расстройств при шизофрении.

ВЫВОДЫ

1. Полиморфизм *rs1344706* гена *ZNF804A* оказывает модулирующее влияние на индуцированную осцилляторную активность при зрительном восприятии вербальной информации на определенных этапах мозговой обработки информации в частотных диапазонах тета-, мю- и гамма-ритмов, что может говорить о частотно-временной специфичности этих эффектов.

2. Обнаружен значимый эффект полиморфизма *rs1344706* гена *ZNF804A* на паттерны синхронизации тета- и десинхронизации гамма-ритмов у всех испытуемых вне зависимости от наличия или отсутствия клинического статуса, что может указывать на то, что *ZNF804A* влияет на широкий спектр процессов, задействованных в переработке вербальной информации.

3. У здоровых испытуемых синхронизация гамма-ритма в левой передне-височной области и десинхронизация мю-ритма во фронтальных и центральных корковых зонах была больше при чтении слов, чем псевдослов, только у носителей варианта *C*, но не у генотипа *AA*, что может свидетельствовать о дефиците механизмов категоризации вербальных стимулов у носителей генотипа *AA*.

4. У больных шизофренией не выявлено значимого влияния полиморфизма *rs1344706* на нейрофизиологические показатели при чтении разных типов стимулов, в отличие от здоровых людей. Однако у пациентов с генотипом *AA* снижена десинхронизация мю-ритма в левом центральном отведении по сравнению с вариантом *C*. Вместе с тем этот дефицит десинхронизации корреляционно связан с выраженностью симптома, связанного с нарушениями спонтанности и плавности речи, что указывает на вклад изученного полиморфизма в вариативность речевых нарушений при шизофрении.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа частично поддержана грантом РФФИ (№ 20-013-00395) и средствами государственного бюджета по госзаданию по тематике ИВНД и НФ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голимбет В.Е., Гарах Ж.В., Коровайцева Г.И., Лежейко Т.В., Зайцева Ю.С., Гурович И.Я., Шмуклер А.Б., Родионов Г.И., Стрелец В.Б. Связь генов нейротрофического мозгового фактора и переносчика серотонина с параметрами ранних компонентов вызванных потенциалов при пассивном восприятии слов. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2016. 66 (5): 556–564.
- Ларионова Е.В., Гарах Ж.В., Зайцева Ю.С. Мю-ритм в современных исследованиях: теоретические и методологические аспекты. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2022. 72 (1): 3–27.
- Лежейко Т.В., Габаева М.В., Колесина Н.Ю., Голимбет В.Е. Исследование влияния гена ZNF804A и родовых осложнений на клинические особенности шизофрении. Генетика. 2019. 55 (6): 701–706.
- Лежейко Т.В., Габаева М.В., Крикова Е.В., Голимбет В.Е. Полиморфизм гена ZNF804A rs1344706 и клиническая гетерогенность шизофрении. Научные результаты биомедицинских исследований. 2020. 6 (1): 51–62.
- Новотоцкий-Власов В.Ю. Анализ постстимульных изменений ЭЭГ, не выявляемых методом когерентного накопления. Диссертация к.б.н. 2000.
- Стрелец В.Б., Гарах Ж.В., Марьина И.В., Зайцева Ю.С., Гурович И.Я. Временные характеристики начальной стадии обработки вербальной информации в норме и при шизофрении. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2012. 62 (2): 165–173.
- Agosta S., Magnago D., Tyler S., Grossman E. The pivotal role of the right parietal lobe in temporal attention. Journal of Cognitive Neuroscience. 2017. 29: 805–815.
- Alday P.M., Kretzschmar F. Speed-Accuracy Tradeoffs in Brain and Behavior: Testing the Independence of P300 and N400 Related Processes in Behavioral Responses to Sentence Categorization. Frontiers in Human Neuroscience. 2019. 13.
- Anitha A., Thanseem I., Nakamura K., Vasu M.M., Yamada K., Ueki T., Iwayama Y., Toyota T., Tsuchiya K.J., Iwata Y., Suzuki K., Sugiyama T., Tsujii M., Yoshikawa T., Mori N. Zinc finger protein 804A (ZNF804A) and verbal deficits in individuals with autism. Journal of psychiatry & neuroscience: JPN. 2014. 39 (5): 294–303.
- Araki T., Hirata M., Yanagisawa T., Sugata H., Onishi M., Watanabe Y., Ogata S., Honda C., Hayakawa K., Yorifuji Sh. Language-related cerebral oscillatory changes are influenced equally by genetic and environmental factors. Neuroimage. 2016. 142: 241–247.
- Bastiaansen M., Hagoort P. Oscillatory neuronal dynamics during language comprehension. Progress in brain research. 2006. 159: 179–196.
- Becker J., Czamara D., Hoffmann P., Landerl K., Blomert L., Brandeis D., Vaessen A., Maurer U., Moll K., Ludwig K.U., Müller-Myhsok B., Nöthen M.M., Schulte-Körne G., Schumacher J. Evidence for the involvement of ZNF804A in cognitive processes of relevance to reading and spelling. Translational psychiatry. 2012. 2 (7): e136.
- Benjamini Y., Hochberg Y. Controlling the false discovery rate – a practical and powerful approach to multiple testing. Journal of the Royal Statistical Society. Series B. 1995. 57: 289–300.
- Brem S., Bach S., Kucian K., Guttorm T.K., Martin E., Lyytinen H., Brandeis D., Richardson U. Brain sensitivity to print emerges when children learn letter-speech sound correspondences. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2010. 107 (17): 7939–7944.
- Carreiras M., Armstrong B.C., Perea M., Frost R. The what, when, where, and how of visual word recognition. Trends Cogn. Sci. 2014. 18 (2): 90–98.
- Chang H., Xiao X., Li M. The schizophrenia risk gene ZNF804A: clinical associations, biological mechanisms and neuronal functions. Mol Psychiatry. 2017. 22: 944–953.
- De Boer J.N., van Hoogdalem M., Mandl R.C.W., Brummelman J., Voppel A.E., Begemann M.J.H., Voppel A.E., Begemann M.J.H., van Dellen E., Wijnen F.N.K., Sommer I.E.C. Language in schizophrenia: relation with diagnosis, symptomatology and white matter tracts. npj Schizophrenia. 2020. 6 (1): 1–10.
- Dehaene S., Cohen L. The unique role of the visual word form area in reading. Trends in Cognitive Sciences. 2011. 15 (6): 254–262.
- DeLisi L.E. Historical pursuits of the language pathway hypothesis of schizophrenia. npj Schizophrenia. 2021. 7: 53.
- Dias E.C., Sheridan H., Martínez A., Sehatpour P., Silipo G., Rohrig S., Hochman A., Butler P.D., Hoptman M.J., Revheim N., Javitt D.C. Neurophysiological, Oculomotor, and Computationally Modeling of Impaired Reading Ability in

- Schizophrenia. *Schizophrenia bulletin*. 2021. 47 (1): 97–107.
- Du J., Palaniyappan L., Liu Z., Cheng W., Gong W., Zhu M., Feng J. The genetic determinants of language network dysconnectivity in drug-naïve early stage schizophrenia. *npj Schizophr*. 2021. 7(1): 1–10.
- Ford J. Schizophrenia: The broken P300 and beyond. *Psychophysiology*. 1999. 36 (6): 667–682.
- Fraga González G., Van der Molen M.J.W., Žarić G., Bonte M., Tijms J., Blomert L., Stam C.J., Van der Molen M.W. Graph analysis of EEG resting state functional networks in dyslexic readers. *Clin Neurophysiol*. 2016. 127 (9): 3165–3175.
- Garagnani M., Lucchese G., Tomasello R., Wennekers T., Pulvermüller F. A Spiking Neurocomputational Model of High-Frequency Oscillatory Brain Responses to Words and Pseudowords. *Frontiers in Computational Neuroscience*. 2017. 10: 145.
- Garakh Z., Novototsky-Vlasov V., Larionova E., Zaytseva Y. Mu rhythm separation from the mix with alpha rhythm: Principal component analyses and factor topography. *Journal of Neuroscience Methods*. 2020. 346: 108892.
- Golimbet V., Garakh Zh., Zaytseva Y., Alfimova M., Lezheiko T., Kondratiev N., Shmukler A., Gurovich I., Strelets V.B. The Dopamine Receptor D2 C957T Polymorphism Modulates Early Components of Event-Related Potentials in Visual Word Recognition Task. *Neuropsychobiology*. 2018. 76: 143–150.
- Goto T., Hirata M., Umekawa Y., Yanagisawa T., Shayne M., Saitoh Y., Kishima H., Yorifuji S., Yoshimine T. Frequency-dependent spatiotemporal distribution of cerebral oscillatory changes during silent reading: a magnetoencephalographic group analysis. *Neuroimage*. 2011 54 (1): 560–567.
- Hald L.A., Bastiaansen M., Hagoort P. EEG theta and gamma responses to semantic violations in online sentence processing. *Brain and Language*. 2006. 96 (1): 90–105.
- Hauk O., Pulvermüller F. Neurophysiological distinction of action words in the fronto-central cortex. *Hum. Brain Mapp*. 2004. 21: 191–201.
- Hederich J., Nuninga J.O., van Eijk K., van Dellen E., Smit D.J.A., Oranje B., Luyckx J.J. Genetic underpinnings of schizophrenia-related electroencephalographical intermediate phenotypes: A systematic review and meta-analysis. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*. 2021. 104: 110001.
- Hess J.L., Glatt S.J. How might ZNF804A variants influence risk for schizophrenia and bipolar disorder? A literature review, synthesis, and bioinformatic analysis. *American Journal of Medical Genetics Part B: Neuropsychiatric Genetics*. 2014. 165B: 28–40.
- Huang Y., Huang J., Zhou Q.X., Yang C.X., Yang C.P., Mei W.Y., Ding Y.Q. ZFP804A mutant mice display sex-dependent schizophrenia-like behaviors. *Molecular psychiatry*. 2020. 1–19.
- Jeon Y.W., Polich J. Meta-analysis of P300 and schizophrenia: Patients, paradigms, and practical implications. *Psychophysiology*. 2003. 40 (5): 684–701.
- Kay S.R., Fiszbein A., Opler L.A. The Positive and Negative Symptom Scale (PANSS) for schizophrenia. *Schizophr. Bull*. 1987. 13: 261–276.
- Lewis A.G., Wang L., Bastiaansen M. Fast oscillatory dynamics during language comprehension: Unification versus maintenance and prediction? *Brain Lang*. 2015. 148: 51–63.
- Linden D.E., Lancaster T.M., Wolf C., Baird A., Jackson M.C., Johnston S.J., Thome J. ZNF804A genotype modulates neural activity during working memory for faces. *Neuropsychobiology*. 2013. 67 (2): 84–92.
- Meyer L., Grigutsch M., Schmuck N., Gaston P., Friederici A.D. Frontal-posterior theta oscillations reflect memory retrieval during sentence comprehension. *Cortex*. 2015. 71: 205–218.
- Moreno I., de Vega M., León I. Understanding action language modulates oscillatory mu and beta rhythms in the same way as observing actions. *Brain Cogn*. 2013. 82 (3): 236–242.
- Murphy E., Benítez-Burraco A. Language deficits in schizophrenia and autism as related oscillatory connectopathies: an evolutionary account. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2017. 83: 742–764.
- Murphy E., Benítez-Burraco A. Toward the Language Oscillogenome. *Frontiers in psychology*. 2018. 9: 1999.
- Nicodemus K.K., Elvevåg B., Foltz P.W., Rosenstein M., Diaz-Asper C., Weinberger D.R. Category fluency, latent semantic analysis and schizophrenia: a candidate gene approach. *Cortex*. 2014. 55: 182–191.
- O'Donovan M.C., Craddock N., Norton N., Williams H., Peirce T., Moskvina V., Nikolov I., Hamshere M., Carroll L., Georgieva L. Identification of loci associated with schizophrenia by genome-wide association and follow-up. *Nat Genet*. 2008. 40 (9): 1053–1055.
- Oliveira D.S., Saltuklaroglu T., Thornton D., Jensen D., Harkrider A.W., Rafferty M.B., Casenhiser D.M. Mu rhythm dynamics suggest automatic activation of motor and premotor brain regions during speech processing. *Journal of Neurolinguistics*. 2021. 60: 101006.
- Palaniyappan L., Du J., Zhang J., Feng J. Reply to: “Historical pursuits of the language pathway hypothesis of schizophrenia”. *NPJ schizophrenia*. 2021. 7 (1): 1–3.
- Pfurtscheller G., Lopes da Silva F.H. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: Basic principles. *Clinical Neurophysiology*. 1999. 110 (11): 1842–1857.
- Pinel P., Lalanne C., Bourgeron T., Fauchereau F., Poupon C., Artiges E., Dehaene S. Genetic and environmental influences on the visual word form and fusiform face areas. *Cerebral Cortex*. 2015. 25 (9): 2478–2493.
- Poeppl D., Emmorey K., Hickok G., Pylkkänen L. Towards a new neurobiology of language. *J. Neurosci*. 2012. 32 (41): 14125–14131.
- Revheim N., Corcoran C.M., Dias E., Hellmann E., Martinez A., Butler P.D., Lehrfeld J.M., DiCostanzo J., Albert J., Javitt D.C. Reading deficits in schizophrenia and individuals at high clinical risk: relationship to sensory function, course of illness, and

- psychosocial outcome. *The American journal of psychiatry*. 2014. 171 (9): 949–959.
- Rommers J., Dijkstra T., Bastiaansen M. Context-dependent semantic processing in the human brain: Evidence from idiom comprehension. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2013. 25 (5): 762–776.
- Saville C.W., Lancaster T.M., Davies T.J., Toumaian M., Pappa E., Fish S., Feige B., Bender S., Mantripragada K.K., Linden D.E., Klein C. Elevated P3b latency variability in carriers of ZNF804A risk allele for psychosis. *Neuroimage*. 2015. 116: 207–213.
- Smit D.J., Boersma M., van Beijsterveldt C.E., Posthuma D., Boomsma D.I., Stam C.J., de Geus E.J. Endophenotypes in a dynamically connected brain. *Behav Genet*. 2010. 40 (2): 167–177.
- Takashima A., Ohta K., Matsushima E., Toru M. The event-related potentials elicited by content and function words during the reading of sentences by patients with schizophrenia. *Psychiatry Clin Neurosci*. 2001. 55 (6): 611–618.
- Tang Y., Wang J., Zhang T., Xu L., Qian Z., Cui H., Niznikiewicz M.A. P300 as an index of transition to psychosis and of remission: data from a clinical high risk for psychosis study and review of literature. *Schizophrenia research*. 2020. 226: 74–83.
- Tao R., Cousijn H., Jaffe A.E., Burnet P.W., Edwards F., Eastwood S.L., Shin J.H., Lane T.A., Walker M.A., Maher B.J., Weinberger D.R., Harrison P.J., Hyde T.M., Kleinman J.E. Expression of ZNF804A in human brain and alterations in schizophrenia, bipolar disorder, and major depressive disorder: a novel transcript fetally regulated by the psychosis risk variant rs1344706. *JAMA Psychiatry*. 2014. 71 (10): 1112–1120.
- Uhlhaas P.J., Singer W. Oscillations and neuronal dynamics in schizophrenia: the search for basic symptoms and translational opportunities. *Biological psychiatry*. 2015. 77 (12): 1001–1009.
- Vanova M., Aldridge-Waddon L., Jennings B., Puzzo I., Kumari V. Reading skills deficits in people with mental illness: A systematic review and meta-analysis. *Eur Psychiatry*. 2021. 64 (1): e19.
- Vukovic N., Shtyrov Y. Cortical motor systems are involved in second-language comprehension: evidence from rapid mu-rhythm desynchronization. *NeuroImage*. 2014. 102: 695–703.
- Xu T., Stephane M., Parhi K.K. Multidimensional analysis of the abnormal neural oscillations associated with lexical processing in schizophrenia. *Clinical EEG and neuroscience*. 2013. 44 (2): 135–143.
- Zhang Y., Yan H., Liao J., Yu H., Jiang S., Liu Q., Yue W. ZNF804A Variation May Affect Hippocampal-Prefrontal Resting-State Functional Connectivity in Schizophrenic and Healthy Individuals. *Neurosci Bull*. 2018. 34 (3): 507–516.

ASSOCIATION OF THE ZNF804A rs1344706 GENE POLYMORPHISM WITH THE INDUCED EEG RHYTHMS IN VISUAL PERCEPTION OF THE VERBAL STIMULI IN HEALTHY SUBJECTS AND IN SCHIZOPHRENIA

Zh. V. Garakh^{a, #}, V. E. Golimbet^b, E. V. Larionova^a, T. V. Lezheiko^b, V. B. Strelets^a, and Yu. S. Zaytseva^{c, d}

^a*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology Russian Academy of Science, Moscow, Russia*

^b*Mental Health Research Center, Moscow, Russia*

^c*National Institute of Mental Health, Klecany, Czechia*

^d*3rd Faculty of Medicine, Charles University in Prague, Prague, Czechia*

[#]*e-mail: garakh@yandex.ru*

We studied the relationship between the ZNF804A rs1344706 gene polymorphism and the parameters of event-related synchronization/desynchronization of EEG rhythms in visual perception of semantic and meaningless verbal information in patients with schizophrenia and schizophrenia spectrum disorders ($n = 93$) and mentally healthy subjects ($n = 93$). When reading verbal information regardless of psychiatric status, the theta rhythm synchronization was less pronounced in subjects with the AA genotype than in carriers of allele C. In healthy subjects, the carriers of the AA genotype, in comparison with carriers of allele C, the synchronization of theta rhythm in the posterior cortical areas of the left hemisphere was reduced, and there were no differences in the synchronization of gamma and desynchronization of mu rhythms when perceiving semantic and nonsensical verbal information. In patients with genotype AA, compared with carriers of allele C, the desynchronization of mu rhythm was smaller, which correlated with the severity of poverty of speech on the PANSS scale. The study results indicate a modulating effect of the rs1344706 polymorphism of the ZNF804A gene on the neurophysiological characteristics of the reading process and its contribution to the variability of clinically expressed language disorders.

Keywords: gene ZNF804A, theta-rhythm, gamma-rhythm, mu-rhythm, EEG, schizophrenia, reading

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (КОГНИТИВНОЙ) ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

УДК 612.821

ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ УПРАВЛЕНИЯ МОЗГ-КОМПЬЮТЕРНЫМ ИНТЕРФЕЙСОМ ПРИ ОБУЧЕНИИ ВОООБРАЖЕНИЮ ДВИЖЕНИЙ ВЕРХНИХ И НИЖНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

© 2023 г. Е. В. Боброва^{1, *}, В. В. Решетникова¹, Е. А. Вершинина¹, А. А. Гришин¹,
М. Р. Исаев^{2, 3}, П. Д. Бобров^{2, 3}, Ю. П. Герасименко¹

¹ФГБУН Институт физиологии РАН им. И.П. Павлова, Санкт-Петербург, Россия

²ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия

³Институт трансляционной медицины ГБОУ ВПО Российского национального исследовательского
медицинского университета им. Н.И. Пирогова, Москва, Россия

*e-mail: eabobrovu@gmail.com

Поступила в редакцию 08.04.2022 г.

После доработки 29.06.2022 г.

Принята к публикации 31.10.2022 г.

Эффективность управления мозг-компьютерным интерфейсом (ИМК) и успешность во-
ображения движений верхних и нижних конечностей оценивали по точности распознава-
ния ЭЭГ-сигналов мозга (точность классификации) при воображении движений кистей,
стоп и локомоции в процессе 10-дневного обучения 10 волонтеров. В среднем по испыты-
ваемым в первый день обучения точность классификации выше при воображении локомо-
ции, чем движений стоп, во второй день — кистей, чем локомоции, в пятый день — стоп,
чем кистей. В среднем по группе выявлено значимое увеличение точности классификации
к 3-му дню обучения воображению движению кистей и стоп, затем в ходе обучения точ-
ность классификации уменьшается и вновь растет. При обучении воображению локомо-
ции точность классификации значимо не меняется. Оценка динамики индивидуальных
изменений точности классификации по линейным трендам показала, что у троих участни-
ков обучение приводило к увеличению точности классификации (движений кистей и ло-
комоции — у одного, стоп — у двоих); у троих — к уменьшению (движений кистей и ло-
комоции — у одного, у второго — локомоции, стоп — у третьего). У четырех участников, как и
в среднем по выборке, значимых изменений не было. Результаты обсуждаются в аспекте
изменений активности структур мозга при обучении и в зависимости от типа воображае-
мых движений.

Ключевые слова: мозг-компьютерные интерфейсы, воображение движений кисти, вообра-
жение движений стопы, воображение локомоции, обучение воображению движений

DOI: 10.31857/S0044467723010069, EDN: GJESWY

ВВЕДЕНИЕ

Системы “интерфейс мозг-компьютер” (ИМК), основанные на кинестетическом во-
ображении движений, применяются в нейро-
реабилитации пациентов с нарушениями
движений, в частности возникших в резуль-
тате инсульта (Kruse et al., 2020; Столбков
и др., 2018; Столбков, Герасименко, 2021).
Наиболее исследованная в этой сфере об-
ласть — реабилитация верхних конечностей
(Khan et al., 2020; Frolov et al., 2017). Исполь-
зование же ИМК для реабилитации нижних
конечностей, как предполагается, имеет свои

методические трудности (см. обзор (Боброва
и др., 2019)), связанные с тем, что представи-
тельство ног в моторной коре располагается в
продольной щели головного мозга и зареги-
стрировать сигналы структур мозга, участву-
ющих в активации нижних конечностей, при
помощи электроэнцефалографии (ЭЭГ), ко-
торая часто используется в системах ИМК,
достаточно сложно. В связи с этим возникает
потребность сравнить реальную точность
классификации сигналов мозга при исполь-
зовании ИМК для верхних и нижних конеч-
ностей.

В литературе имеются немногочисленные данные о сравнении точности классификации состояний мозга при воображении верхних и нижних конечностей. Yi и соавт. (2013) сравнивали активность мозга при воображении простых движений (правая рука, левая рука, ступни) и сложных координированных движений (обе руки, правая рука и левая нога, левая рука и правая нога). Показано, что при воображении движений каждой кисти по отдельности активируются соответствующие контралатеральные области моторного представительства мышц верхних конечностей, при одновременном воображении движений обеих рук эти области активируются одновременно, причем сильнее в левом полушарии (что, вероятно, объясняется праворукостью). При воображении движений стоп происходит активация среднецентральной области сенсомоторной коры, а при одновременном воображении движений верхней конечности и контралатеральной нижней конечности кроме среднецентральной области активируются и обе области представительства рук (Yi et al., 2013).

Сравнение активности коры методом фБИК-спектроскопии показало, что различие активности при воображении движений верхних конечностей (постукивание пальцами левой и правой руки) больше, чем нижних (постукивание носками левой и правой стопы) (Batula et al., 2017).

Сравнение точности классификации состояний мозга при воображении движений стоп и кистей было проведено в работе (Müller–Putz et al., 2013). Для стоп точность классификации составила 69 ± 13 ($\mu \pm \sigma$), а для кистей — 60 ± 8 , что означает, что успешность воображения стоп была не хуже, чем для кистей.

Также малоизученным является вопрос о динамике обучения управлению ИМК, основанном на воображении движений как верхних, так и нижних конечностей. Большая часть всех исследований, в которых можно найти информацию о ходе обучения управлению ИМК, посвящены проверке гипотез о влиянии тренинга (Stieger et al., 2020) или дополнительной обратной связи — при успешном воображении движений запускается либо функциональная электростимуляция (ФЭС) (Irimia et al., 2018; Qui et al., 2018), либо движение ортезов (Buch et al., 2008). В подавляющем большинстве работ принимали участие постинсультные пациенты с различными на-

рушениями движений (Irimia et al., 2018; Prasad et al., 2010; Buch et al., 2008; Perdakis et al., 2018; Qui et al., 2018), и лишь в нескольких — здоровые испытуемые (Stieger et al., 2020; Corsi et al., 2019). В большинстве исследований лишь у части пациентов наблюдались значимые улучшения точности классификации при обучении.

Предполагаемые методические трудности при использовании ИМК, основанных на воображении движений нижних конечностей, могут объяснять меньшее количество случаев их клинических применений (Боброва и др., 2019). Так, метаанализ клинических исследований (Kruze et al., 2020) выделяет только одну работу с ИМК такого типа (Mrachacz–Kersting et al., 2016). В ней было показано, что сочетание ИМК, основанного на представлении односуставного движения, и функциональной электрической стимуляции позволило достоверно увеличить показатели шкалы Фугл–Мейера, частоту теппинга стопой и увеличить скорость ходьбы по сравнению с тем случаем, когда стимуляция давалась независимо от работы ИМК.

В данной работе осуществляется сравнение успешности воображения движений верхних и нижних конечностей, используемых в клинике для реабилитации: разжимания кисти, тыльного сгибания стопы и локомоции; проводится анализ динамики обучения воображению этих движений при управлении ИМК.

МЕТОДИКА

В экспериментах принимали участие 10 здоровых испытуемых (5 мужчин и 5 женщин) в возрасте 21–35 лет. Протокол исследования соответствовал требованиям Хельсинкской декларации и был одобрен Этической комиссией Института физиологии им. И.П. Павлова РАН. Исследования проводили с соблюдением основных биоэтических правил, все испытуемые дали письменное согласие на участие в экспериментах.

Каждый испытуемый принял участие в 10 сессиях (1 сессия в день в течение 10 дней подряд). Одна сессия включала в себя три сеанса управления ИМК со зрительной обратной связью: при представлении разжимания правой или левой кисти, тыльного сгибания правой или левой стопы, локомоции, начинающейся с правой или левой ноги. Перед началом каждой сессии испытуемым давалась инструкция осуществлять вышеуказан-

ные движения и обращать при этом внимание на кинестетические ощущения, а в процессе эксперимента только воображать кинестетические ощущения при этих движениях.

Каждый сеанс управления ИМК состоял из 10 последовательных блоков. Каждый блок содержал три инструкции, подаваемые в случайном порядке: расслабиться, представлять движение левой или правой конечности (или локомоции, начинающейся с правой или левой ноги). Инструкции подавались путем изменения цвета одной из трех стрелок (рис. 1 (а–г)): верхняя стрелка соответствовала задаче находиться в состоянии покоя, левая — представлять движение левой конечности (рис. 1 (б)), правая — правой. Синий цвет означал “приготовиться”, а зеленый — “выполнять задачу”. На протяжении первых трех блоков обратная связь не предъявлялась — полученные данные использовались для обучения классификатора. В течение следующих семи блоков обратная связь была включена. После каждого нового блока происходило дообучение классификатора с использованием вновь полученных данных. Обратная связь предъявлялась при помощи изменения размера (радиуса) зеленого круга в центральном сером круге (рис. 1 (в, г)). В случае, когда распознавалось выполнение задачи, соответствующей предъявляемой инструкции, радиус зеленого круга увеличивался (рис. 1 (г)), в противном случае уменьшался (рис. 1 (в)). Радиус изменялся от 0 (зеленый круг не виден) до 1.5 см (полностью заполняя центральный серый круг), он рос и уменьшался линейно, т.е. если была распознана команда, соответствующая инструкции, радиус увеличивался на фиксированный шаг, равный $1/30$ от максимального радиуса, иначе — уменьшался на этот же шаг. Распознавание успешности выполнения задачи испытуемым происходило каждые 100 мс, т.е. при идеальном распознавании радиус становился максимальным за 3 сек.

ЭЭГ регистрировали с помощью беспроводного электроэнцефалографа SmartBCI (производства компании “Мицар”, Санкт-Петербург), обеспечивающего возможность записи ЭЭГ с 32 отведений. Электроэнцефалограф (вес 50 г) закреплялся в непосредственной близости от места контакта электродов с поверхностью головы, отсутствие длинного шлейфа позволяло минимизировать влияние сетевых помех и артефактов движения на регистрируемую ЭЭГ.

Для распознавания состояния покоя и выполнения задач на представление движений использовался квадратичный дискриминантный анализ, который эквивалентен Байесовскому подходу, предложенному в статье (Бобров и др., 2012) и успешно применявшемуся при внедрении ИМК в клиническую практику (Frolov et al., 2017; Bobrov et al., 2022). В отличие от работы (Бобров и др., 2012) вместо фильтрованной ЭЭГ на вход классификатора подавался сигнал, полученный после применения оптимальных пространственных фильтров, полученных при помощи метода общих пространственных паттернов (Common Spatial Patterns), обобщенного на случай более двух классов (Dornhege et al., 2003). Как показывает обзор (Lotte et al., 2018), метод Common Spatial Patterns не утратил популярности у разработчиков ИМК, является распространенным методом предобработки сигнала и может при малых вычислительных затратах увеличить точность классификации.

Для оценки качества классификации строилась нормированная матрица ошибок $Q = (q_{ij})$, элементами которой являлись оценки вероятностей того, что при инструкции испытуемому выполнять задачу j классификатор распознавал выполнение задачи i . Успешность воображения движений оценивалась по схожести паттернов активности мозга с таковыми при предыдущем выполнении этой же задачи. Численным показателем качества классификации P было среднее от диагональных элементов матрицы Q . $P = 1$ при идеальной классификации и $P = 1/K$ при случайной классификации и числе классов K (уровень случайного гадания, chance-level, 0.33 в нашем эксперименте). Величина P — вероятность распознавания именно того ментального состояния, которое задавалось инструкцией, использовалась в этом исследовании для оценки точности классификации.

Проверку влияния типа воображаемого движения (кисти, стопы и локомоция) на точность классификации проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа для зависимых переменных по всем сессиям после предварительной проверки гипотезы об отклонении от нормальности с использованием критерия Колмогорова—Смирнова. Гипотезу о наличии линейного тренда оценок точности классификации в зависимости от дня обучения проверяли при помощи линейного регрессионного анализа.

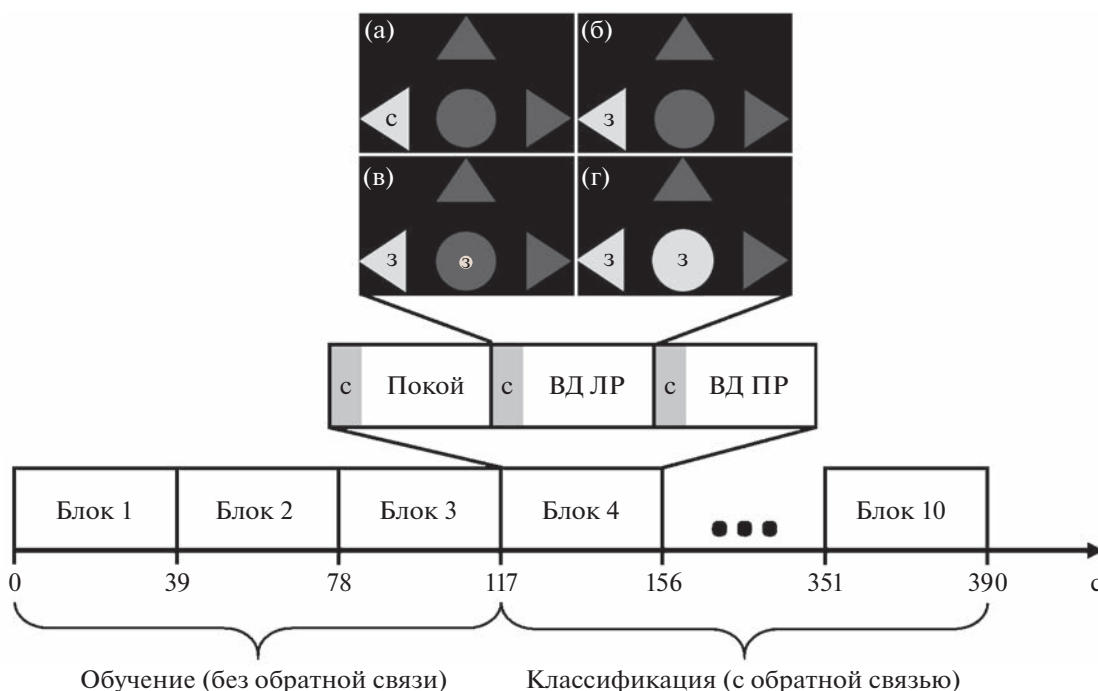


Рис. 1. Схема эксперимента. Вверху (а–г) — вид центральной части монитора, демонстрируемой испытуемому. Для примера показан один из трех возможных вариантов команды испытуемому — вообразить движение левой руки (ВД ЛР); два других варианта команды аналогичны — вообразить движение правой руки (ВД ПР) или находиться в покое (Покой), но подсвечиваются правый или верхний треугольник соответственно. (а) — подсветка треугольника синим цветом (С) — приготовиться к ВД; (б) — подсветка зеленым (З) выполнять ВД; (в), (г) — обратная связь об успешности воображения движения в виде подсвеченного зеленым (З) круга внутри центрального серого круга. Ниже: блок, содержащий три возможных варианта команды (Покой, ВД ПР, ВД ЛР), подаваемые в случайном порядке. Нижний ряд: 10 последовательно предъявляемых блоков, формирующих один сеанс управления ИМК. Остальные объяснения в тексте.

Fig. 1. The scheme of the experiment. At the top (a–г) is a view of the central part of the monitor shown to the subject. For example, one of the three possible variants of the command to the subject is shown — to imagine the movement of the left hand (ВД ЛР); the other two variants of the command are similar — to imagine the movement of the right hand (ВД ПР) or to be at rest (Покой), but the right or upper triangle is highlighted, respectively. (a) — highlighting the triangle in blue (C) — get ready to imagine the movement; (б) — highlighting in green (З) — to perform to imagine the movement; (в), (г) — feedback on the success of the imagination of movement in the form of a green-highlighted (З) circle inside the central gray circle. Below: a block containing three possible variants of the command: to be at rest (Покой), to imagine the movement of the left hand (ВД ЛР), to imagine the movement of the right hand (ВД ПР), submitted in random order. Bottom row: 10 sequentially presented blocks forming one IMC management session. The rest of the explanations are in the text.

Расчеты проводились с использованием программного комплекса SPSS Inc. Статистические решения принимались на 5%-ном уровне.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Средняя по всем участникам и по 10 дням эксперимента точность классификации для воображения движений кистей составила $50.5 \pm 7.9\%$ ($m \pm SD$) (минимальное значение — 41.7%, что выше уровня случайного гадания (33%), максимальное значение — 69.3%), стоп — $49 \pm 7.4\%$ (минимальное значение — 40.8, максимальное значение — 64.6%), локомоции —

$49.4 \pm 6.8\%$ (минимальное значение — 47.4%, максимальное значение — 62.2%).

После получения результатов проверки гипотезы об отклонении от нормальности (ни для одной выборки отклонений не было выявлено), для каждого дня эксперимента был проведен однофакторный дисперсионный анализ для зависимых переменных ANOVA (фактор — тип движения: кисти/стопы/локомоция). Для 1-го дня получен значимый главный эффект $F(2.8) = 6.83$, $p = 0.019$, $\eta^2 = 0.631$. Множественные сравнения (постхок) дают значимые различия между стопами и локомоцией ($p = 0.004/0.011$). В скобках

здесь и ниже указаны значимости при использовании теста LSD (минимальная значимая разность) и поправки Бонферрони. Для 2-го дня получена тенденция к значимости ($0.05 < p < 0.1$) для главного эффекта $F(2.8) = 2.89$, $p = 0.1$, $\eta^2 = 0.420$. Тем не менее мы считаем необходимым привести результат множественных сравнений — значимые различия между кистями и локомоцией ($p = 0.004/0.1$). Для 5-го дня получен значимый главный эффект $F(2.8) = 4.52$, $p = 0.049$, $\eta^2 = 0.531$. Множественные сравнения дают значимые различия между кистями и стопами ($p = 0.012/0.036$).

Таким образом, успешность воображения движений в среднем по всем испытуемым в первый день выше при воображении локомоции, чем стоп, во второй день — кистей, чем локомоции, и в пятый день — стоп, чем кистей (рис. 1).

На протяжении периода обучения точность классификации при воображении движений кистей и стоп значимо меняется, при воображении локомоции наблюдается лишь тенденция (табл. 1, рис. 2). По сравнению с 1-м днем обучения на 3-й день значимо увеличивается точность классификации при воображении движений как кистей, так и стоп. Затем точность классификации для кистей значимо уменьшается от 3-го к 5-му дню и вновь увеличивается к 8-му дню. Колебания величины точности классификации для стоп не так очевидны, однако в 4-й и 10-й день она значимо меньше, чем в 5-й и 7-й день, а в 6-й — чем в 7-й.

Оценка динамики изменения точности классификации с помощью линейной аппроксимации зависимости точности классификации от дня обучения выявила значимость ($p < 0.05$) у 6 из 10 испытуемых: у испытуемого № 1 — положительные тренды для кистей и локомоции, № 2 и № 3 — положительный тренд для стоп, № 4 — отрицательные тренды для кистей и локомоции, № 5 — отрицательный тренд для стоп, № 6 — отрицательный тренд для локомоции (рис. 3). У четырех участников, как и в среднем по выборке, значимых изменений не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ данных не выявил существенных преобладаний точности классификации при воображении движений верхних конечностей по сравнению с нижними. Более того,

Таблица 1. Значимость различий точности классификации при воображении движений кистей, стоп и локомоции в разные дни обучения (↑ — увеличение точности классификации, ↓ — уменьшение)

Table 1. Significance of differences of classification accuracy during motor imagery of hands, foot and locomotion on different training days (↑ — increase of classification accuracy, ↓ — decrease)

Кисти	<i>p</i>	Стопы	<i>p</i>	Локомоция	<i>p</i>
1–3 ↑	0.017*	1–3 ↑	0.041*	3–4 ↓	0.074
3–5 ↓	0.042*	4–5 ↑	0.042*		
2–5 ↓	0.040*	4–7 ↑	0.016*		
5–8 ↑	0.04*	5–10 ↓	0.029*		
1–8 ↑	0.075	7–10 ↓	0.029*		
		6–7 ↑	0.023*		
		1–7 ↑	0.08		
		5–6 ↓	0.08		

ни в один из дней воображаемые движения кисти не распознавались лучше движений стоп. Это дает основания считать, что предполагаемые методические трудности, отмеченные выше (при работе ИМК, основанного на кинестетическом воображении движений нижних конечностей), не столь значительны, как предполагалось.

Выявленные отличия между точностью классификации в зависимости от типа воображаемых движений связаны, как можно предполагать, с различиями в активности мозга при воображении этих разных движений. В отличие от воображаемых в наших экспериментах сравнительно простых движений кистей (раскрытие кисти) и стоп (тыльное сгибание в голеностопном суставе), локомоция представляет собой высококоординированный двигательный навык, реализация и воображение которого обеспечивается активацией большого количества структур мозга: лобной коры, мозжечка, покрывки мозга (pontomesencephalic tegmentum), парагиппокампальной, фузиформной и затылочной извилины, — а также деактивацией в мультисенсорной вестибулярной коре (преимущественно в верхней височной извилине и нижней теменной доле) (La Fougère et al., 2009). Кроме того, можно предположить, что в реальной жизни люди гораздо чаще представляют себе локомоцию (например, когда у них возникает намерение куда-то пойти), чем воображают движения в отдельных суставах, в особенности тыльное сгибание стопы.

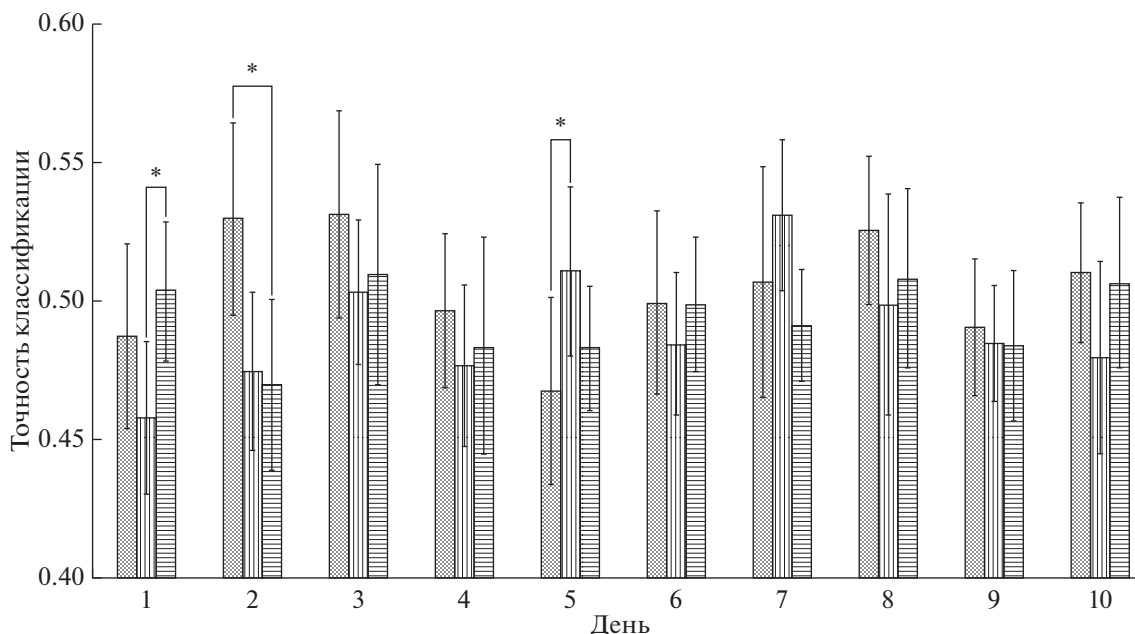


Рис. 2. Точность классификации состояний мозга при воображении движений кистей (серый цвет), стоп (вертикальные полосы) и локомоции (горизонтальные полосы) с 1-го по 10-й день обучения. Среднее 10 испытуемых. Значимые отличия в точности классификации ($p < 0.05$) отмечены звездочкой (*).

Fig. 2. Classification accuracy of brain states during motor imagery of hands (gray), feet (vertical stripes) and locomotion (horizontal stripes) from the 1st to the 10th day of training. Average of 10 subjects. Significant differences in classification accuracy ($p < 0.05$) are marked with an asterisk (*).

Динамика изменений точности классификации сигналов мозга при воображении движений разных типов, как можно предположить, связана с различиями в динамике изменения программ организации этих движений при обучении их воображению.

Приведем имеющиеся в литературе сведения об этих изменениях при реальных и воображаемых движениях. При организации реальных движений и приобретении моторных навыков критическую роль играют полосатое тело, мозжечок и двигательные области коры лобной доли (Karni, 1996; Doyon, 1997; Sanes, Donoghue, 2000). Анатомическими исследованиями было показано, что эти структуры формируют две корково-подкорковые сети: кортико-стриато-таламо-кортикальную петлю и кортико-мозжечково-таламо-кортикальную петлю (Middleton, Strick, 1997). Эти две сети в разной степени активны в ходе обучения. Так, показано, что успешность выполнения новой последовательности движений (оцененная по количеству ошибок) связана с фронтальной корой, полосатым телом, мозжечком и теменной корой (Doyon, Ungerleider, 2002; Floyer-Lea, Matthews, 2004), а выполнение уже выученных (автоматических)

движений опосредовано кортико-стриарной сетью, включающей первичную моторную кору, добавочную моторную область, зубчатое ядро мозжечка, таламус и скорлупу (Floyer-Lea, Matthews, 2004). Т.е. при переходе от выполнения новых к уже выученным действиям уменьшается активация префронтальной коры и мозжечка и происходит переход от кортико-мозжечковой к кортико-стриарной сети.

Исследований, посвященных изменению активности мозга при воображении движений, немного. Лафлер с соавторами (Lafleur et al., 2002) анализировали активность мозга при реальном и воображаемом сгибании и разгибании левой стопы. В начале процесса обучения при реальных движениях в обоих полушариях активировались дорсальная премоторная кора и мозжечок, а также часть левой нижней теменной доли. После тренировки большинство из этих областей не были существенно активированы, а повышенный уровень активности наблюдался билатерально в медиальной орбитофронтальной коре и полосатом теле, а также в левой ростральной части передней поясной извилины и в нижней теменной доле (не та ее часть, что в нача-

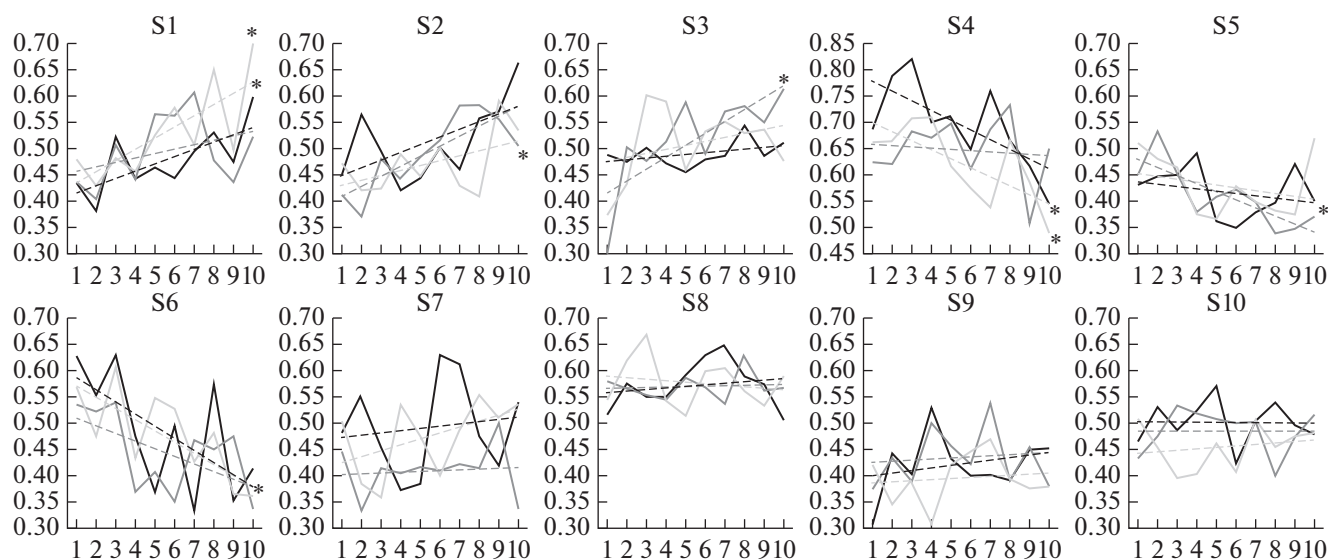


Рис. 3. Индивидуальные кривые обучения для 10 испытуемых (S1–S10). По оси абсцисс: день обучения; по оси ординат: точность классификации состояний мозга. Сплошные линии — кривые обучения, пунктирные линии — тренды. Черные линии — кривые обучения и тренды при воображении движений кистей, темно-серые — стоп, светло-серые — локомоции. Значимые ($p < 0.05$) тренды отмечены звездочкой (*).

Fig. 3. Individual learning curves for 10 subjects (S1–S10). Abscissa: day of training; ordinate: classification accuracy of brain states. Solid lines are learning curves, dotted lines are trends. Black lines are learning curves and trends during motor imagery of hand movements, dark gray lines — of feet, and light gray lines — of locomotion. Significant ($p < 0.05$) trends are marked with an asterisk (*).

ле обучения). При воображаемых движениях наблюдались сходные паттерны активации.

Увеличение роли стриарной системы при обучении воображению движений было также выявлено при нажатии и воображении определенной последовательности четырех кнопок в аппарате фМРТ (Lacourse et al., 2005). В начале эксперимента при реальных движениях были более активны первичные и вторичные двигательные области мозга, а также мозжечок, а при воображаемых движениях — полосатое тело. В ходе обучения воображению движений увеличивалась активация полосатого тела и уменьшалась — мозжечка, что может, как пишут авторы, “отражать сдвиг перехода от кортико-мозжечковой к кортико-стриарной сети”.

Итак, согласно имеющимся в литературе данным, при обучении как реальным, так и воображаемым движениям происходит переход от кортико-мозжечковой к кортико-стриарной сети (Lafleur et al., 2002; Lacourse et al., 2005; Floyer-Lea, Matthews, 2004). Представляется вероятным, что этот переход отражается в изменении точности классификации ЭЭГ-сигналов при обучении воображению движений в нашем эксперименте, причем эти изменения могут происходить по-

разному в зависимости от того, какие нейронные сети задействованы в этом процессе — связанные с воображением движений кистей, стоп или локомоции.

Полученные данные могут, по-видимому, быть сопоставлены с результатами, описанными в одном из последних обзоров, посвященных двигательному обучению, в котором показано, что в зависимости от типа обучения задействуются разные области мозга (Krakauer et al., 2019).

Сложный характер кривых обучения, полученных в нашем исследовании, — с увеличением и снижением точности классификации — соответствует упомянутым Бернштейном соображениям о многоступенчатом характере обучения (Бернштейн, 1991).

Кроме того, представляется, что существенным фактором, влияющим на динамику успешности воображения движений, может быть стратегия воображения движений (Ritter, Schooler, 2001). Можно предположить, что изменения точности классификации на протяжении процесса обучения воображению движений связаны с изменениями стратегии воображения движений при работе с ИМК, например, переход от стратегии “воображаю

лучше каждый раз” к стратегии “воображаю стабильнее” (что мы отмечали в своих экспериментах в некоторых субъективных отчетах испытуемых).

Индивидуальный характер успешности/неуспешности обучения, выявленный в наших экспериментах, соответствует имеющимся в литературе данным о т.н. “ИМК-неграмотности” (BCI illiteracy), т.е. неспособности около 10–30% людей работать с ИМК (Jeunet et al., 2015; Guillot, Rienzo, Collet, 2014). Показано, что личностные характеристики определяют успешность управления ИМК (Jeunet et al., 2015; Боброва и др., 2020, Решетникова и др., 2021; Bobrova et al., 2020; Bobrova et al., 2021).

Данные о динамике обучения воображению движений также свидетельствуют об индивидуальном характере этого процесса. Показано, что увеличение успешности управления ИМК со зрительной обратной связью, основанном на воображении движений рук, наблюдалось лишь у 5 из 20 здоровых испытуемых при их работе 4 раза в течение 2 недель (Corsi et al., 2019). Лишь у 3 из 12 постинсультных пациентов улучшение наблюдалось при управлении ИМК со зрительной и сенсомоторной (ФЭС) обратной связью 3 раза в неделю в течение месяца (Qui et al., 2018), при управлении тем же ИМК от 10 до 24 дней подряд по одному часу в день – у 3 из 5 (Irimia et al., 2018). Управление ИМК, основанном на воображении движений рук, со зрительной и сенсомоторной (движения ортеза кисти) обратной связью в течение 3–8 недель от 13 до 22 раз было успешно у 6 из 8 постинсультных пациентов (Buch et al., 2008).

Таким образом, эффективность управления ИМК – успешность воображения движений кистей, стоп или локомоции – зависит от длительности обучения, изменения ее при обучении носят индивидуальный характер. В связи с этим в следующих исследованиях будет проведен анализ личностных характеристик, оптимальных для различимости сигналов мозга при воображении этих движений в процессе обучения.

ВЫВОДЫ

1. Эффективность управления ИМК в разные дни эксперимента зависит от типа воображаемого движения. Ни в один из дней воображаемые движения кисти не распознавались лучше движений стоп.

2. В ходе обучения воображению движений средняя по всем испытуемым точность классификации воображаемых движений кистей и стоп увеличивается к 3-му дню эксперимента, затем точность классификации уменьшается и вновь растет. При обучении воображению локомоции точность классификации значимо не меняется.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках научного проекта № 22-25-00624.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бернштейн Н.А. О ловкости и ее развитии. М.: Медицина, 1996. 229 с.
- Бобров П., Коршаков А., Роцин В., Фролов А. Байесовский подход к реализации интерфейса мозг-компьютер, основанного на представлении движений. Журнал высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2012. 62 (1): 89–89.
- Боброва Е.В., Решетникова В.В., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Воображение движений нижних конечностей для управления системами “интерфейс мозг-компьютер”. Журнал высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2019. 69(5): 529–540.
- Боброва Е.В., Решетникова В.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Межполушарная асимметрия и личностные характеристики пользователя мозг-компьютерного интерфейса при воображении движений рук. ДАН. 2020. 495 (1): 558–561.
- Решетникова В.В., Боброва Е.В., Вершинина Е.А., Гришин А.А., Фролов А.А., Герасименко Ю.П. Зависимость успешности воображения движений правой и левой руки от личностных характеристик пользователей. Журнал высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2021. 71 (6): 830–839.
- Столбков Ю.К., Герасименко Ю.П. Когнитивная двигательная реабилитация: воображение и наблюдение моторных действий. Физиология человека. 2021. 47 (1): 123–132.
- Столбков Ю.К., Мошонкина Т.Р., Орлов И.В., Козловская И.Б., Герасименко Ю.П. Воображаемые движения как средство совершенствования и реабилитации моторных функций. Успехи физиологических наук. 2018. 49 (2): 45–59.
- Batula A.M., Mark J.A., Kim Y.E., Ayaz H. Comparison of Brain Activation during Motor Imagery and Motor Movement Using fNIRS. Comput Intell Neurosci. 2017. 2017: 5491296.
- Bobrov P.D., Biryukova E.V., Polyayev B.A., Lajsheva O.A., Usachjova E.L., Sokolova A.V., Mikhailova D.I., De-

- ment'eva K.N., Fedotova I.R.* Rehabilitation of patients with cerebral palsy using hand exoskeleton controlled by brain-computer interface. *Bulletin of RSMU*. 2020. 4: 33–40.
- Bobrova E.V., Reshetnikova V.V., Vershinina E.A., Grishin A.A., Bobrov P.D., Frolov A.A., Gerasimenko Y.P.* Success of Hand Movement Imagination Depends on Personality Traits, Brain Asymmetry, and Degree of Handedness. *Brain Sciences*. 2021. 11: 853.
- Bobrova E.V., Reshetnikova V.V., Vershinina E.A., Grishina A.A., Frolov A.A., Gerasimenko Yu.P.* Interhemispheric Asymmetry and Personality Traits of Brain-Computer Interface Users in Hand Movement Imagination. *Doklady Biological Sciences*. 2020. 495: 265–267.
- Buch E., Weber C., Cohen L.G., Braun C., Dimyan M.A., Ard T., Mellinger J., Caria A., Soekadar S., Fourkas A., Birbaumer N.* Think to Move: a Neuromagnetic Brain-Computer Interface (BCI) System for Chronic Stroke. 2008. 39: 910–917.
- Dornhege G., Blankertz B., Curio G., Müller K.-R.* Increase information transfer rates in BCI by CSP extension to multi-class. *Advances in neural information processing systems*. 2003. 4: 733–740.
- Corsi M.-C., Chavez M., Schwartz D., George N., Hugueville L., Kahn A., Dupont S., Bassett D., Fallani F.D.V.* Looking for cortical patterns of successful motor imagery-based BCI learning. 8th Graz Brain-Computer Interface Conference 2019.
- Doyon J.* Skill learning. The cerebellum and cognition. Ed. Schmahmann J.D. San Diego: Academic Press, 1997. 273–294 pp.
- Doyon J., Ungerleider L.G.* Functional anatomy of motor skill learning. *Neuropsychology of Memory*. Eds. Squire L.R., Schacter D.L. Guilford: New York, 2002. 225–238 pp.
- Floyer-Lea A., Matthews P.* Changing brain networks for visuomotor control with increased movement automaticity. *J. Neuro-physiol.* 2004. 92: 2405–2412.
- Frolov A.A., Mokienko O., Lyukmanov R., Biryukova E., Kotov S., Turbina L., Nadareyshvily G., Bushkova Y.* Post-stroke Rehabilitation Training with a Motor-Imagery-Based Brain-Computer Interface (BCI)-Controlled Hand Exoskeleton: A Randomized Controlled Multicenter Trial. *Front Neurosci.* 2017. 11: 400.
- Guillot A., Rienzo F.D., Collet C.* The Neurofunctional Architecture of Motor Imagery. *Advanced Brain Neuroimaging Topics in Health and Disease*. Eds. Papageorgiou T.D., Christopoulos G.I., Smirnakis S.M. London: IntechOpen, 2014. Chapter 16.
- Irimia D.C., Ortner R., Poboroniuc M.S., Ignat B.E., Guger C.* High Classification Accuracy of a Motor Imagery Based Brain-Computer Interface for Stroke Rehabilitation Training. *Front. Robot. AI*. 2018. 5: 130.
- Jeunet C., N'Kaoua B., Subramanian S., Hachet M., Lotte F.* Predicting Mental Imagery-Based BCI Performance from Personality, Cognitive Profile and Neurophysiological Patterns. *PLOS ONE*. 2015. 10 (12): e0143962.
- Karni A.* The acquisition of perceptual and motor skills: A memory system in the adult human cortex. *Cognitive Brain Research*. 1996. 5: 39–48.
- Khan M.A., Das R., Iversen H.K., Puthusserypady S.* Review on motor imagery based BCI systems for upper limb post-stroke neurorehabilitation: From designing to application. *Computers in Biology and Medicine*. 2020. 123: 103843.
- Krakauer J., Hadjiosif A., Xu J., Wong A., Haith A.* Motor Learning. *Compr Physiol*. 2019. 9 (2): 613–663.
- Kruse A., Suica Z., Taeymans J., Schuster-Amft C.* Effect of brain-computer interface training based on non-invasive electroencephalography using motor imagery on functional recovery after stroke – a systematic review and meta-analysis. *BMC Neurol*. 2020. 20: 385.
- la Fougère C., Zwergal A., Rominger A., Förster S., Fesl G., Dieterich M., Brandt T., Strupp M., Bartenstein P., Jahn K.* Real versus imagined locomotion: a [18F]-FDG PET-fMRI comparison. *Neuroimage*. 2010. 50 (4): 1589–98.
- Lafleur M.F., Jackson P.L., Malouin F., Richards C.L., Evans A.C., Doyon J.* Motor Learning Produces Parallel Dynamic Functional Changes during the Execution and Imagination of Sequential Foot Movements. *NeuroImage*. 2020. 16 (1): 142–157.
- Lotte F., Bougrain L., Cichocki A., Clerc M., Congedo M., Rakotomamonjy A., Yger F.* A review of classification algorithms for EEG-based brain-computer interfaces: a 10 year update. *Journal of neural engineering*. 2018. 15 (3): 1–54.
- Mrachacz-Kersting N., Jiang N., Stevenson A.J.T., Niazi I.K., Kostic V., Pavlovic A., Radovanovic S., Djuric-Jovicic M., Agosta F., Dremstrup K.* Efficient neuroplasticity induction in chronic stroke patients by an associative brain-computer interface. *Journal of Neurophysiology*. 2016. 115 (3): 1410–1421.
- Middleton F.A., Strick P.L.* Cerebellar output channels. *International Review of Neurobiology*. 1997. 41: 61–82.
- Müller-Putz G.R., Pokorny C., Klobassa D.S., Horki P.* A single-switch BCI based on passive and imagined movements: toward restoring communication in minimally conscious patients. *International Journal of Neural Systems*. 2013. 23 (02): 1250037.
- Perdikis S., Tonin L., Saeedi S., Schneider C., Millán Jd.R.* The Cybathlon BCI race: Successful longitudinal mutual learning with two tetraplegic users. *PLOS Biology*. 2018. 16 (5): e2003787.
- Prasad G., Herman P., Coyle D., McDonough S., Crosbie J.* Applying a brain-computer interface to support motor imagery practice in people with stroke for upper limb recovery: a feasibility study. *J NeuroEngineering Rehabil*. 2010. 7: 60.

- Qiu Z., Chen S., Daly I., Jia J., Wang X., Jin J. BCI-Based Strategies on Stroke Rehabilitation with Avatar and FES Feedback. ArXiv. 2018. abs/1805.04986.
- Ritter F.E., Schooler L.J. The learning curve. In International encyclopedia of the social and behavioral sciences. Eds. Kintch W., Smelser N., Baltes P. Amsterdam: Pergamon, 2001. 8602–8605 pp.
- Sanes J.N., Donoghue J.P. Plasticity and primary motor cortex. Annual Review of Neuroscience. 2000. 23: 393–415.
- Stieger J.R., Engel S., Jiang H., Cline C.C., Kreitzer M.J., He B. Mindfulness Improves Brain Computer Interface Performance by Increasing Control over Neural Activity in the Alpha Band. bioRxiv. 2020. 04.13.039081
- Yi W., Qiu S., Qi H., Zhang L., Wan B., Ming D. EEG feature comparison and classification of simple and compound limb motor imagery. J NeuroEngineering Rehabil. 2013. 10: 106.

EVALUATION OF EFFICIENCY OF USING OF BRAIN-COMPUTER INTERFACE IN LEARNING IMAGINATION OF MOVEMENTS OF UPPER AND LOWER LIMBS

E. V. Bobrova^{a, #}, V. V. Reshetnikova^a, E. A. Vershinina^a, A. A. Grishin^a,
M. R. Isaev^{b, c}, P. D. Bobrov^{b, c}, and Yu. P. Gerasimenko^a

^a*Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

^b*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^c*Institute of Translational Medicine of Pirogov of Russian National Research Medical University, Moscow, Russia*

[#]*e-mail: eabobrov@gmail.com*

The effectiveness of brain-computer interface (BCI) control and the success of imagination of movement of the upper and lower extremities were evaluated by the accuracy of recognition of EEG signals (classification accuracy) when imagining movements of the hands, feet and locomotion during 10-day training of 10 volunteers. Averaged data of all the volunteers revealed, that, on the first day of training, the classification accuracy is higher when imagining locomotion than foot movements, on the second day – hands than locomotion, on the fifth day – feet than hands. The average values of classification accuracy when imagining movements of the hands and feet increase by the 3rd day of training, further changes are specific depending on which movement is imagined. When learning the imagination of locomotion, the accuracy of classification does not significantly change. An assessment of the dynamics of individual changes in the accuracy of classification according to linear trends showed that in three participants, training led to an increase in the accuracy of classification (of the hand movements and locomotion – in one subject, of feet – in two subjects); in other three participants – to decrease (of the movements of the hands and locomotion – in one subject, of the locomotion – in the second subject, of feet – in the third). The four participants, as well as the sample average, had no significant changes. The results are discussed in terms of changes in the activity of brain structures during learning and depending on the type of imaginary movements.

Keywords: brain-computer interfaces, imagination of hand, imagination of foot, imagination of locomotion, motor imagery learning

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ:
ВОСПРИЯТИЕ ВНЕШНИХ СТИМУЛОВ, ДВИГАТЕЛЬНАЯ
АКТИВНОСТЬ, ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ**

УДК 159.93599.82/.89

ВОСПРИЯТИЕ ЦВЕТА И ЕГО КОДИРОВАНИЕ В КОРЕ ПРИМАТОВ

© 2023 г. Н. А. Асеев*

Институт Высшей Нервной Деятельности и Нейрофизиологии РАН, Москва, Россия

*e-mail: asejev@ihna.ru

Поступила в редакцию 11.06.2021 г.

После доработки 17.12.2021 г.

Принята к публикации 20.12.2021 г.

Восприятие цвета человеком и другими приматами — это комплексная задача, которую решают, помимо нейрофизиологии, и другие смежные науки, такие как психофизиология, психолингвистика и даже философия. В данном обзоре нейрофизиология зрения взята за отправную точку, рассматривается вклад всех смежных дисциплин в понимание того, как кодируется цветовое восприятие у приматов. Рассмотрены известные на данный момент нейрофизиологические механизмы восприятия цвета приматами и предлагается гипотетическая схема обработки цветовых стимулов в коре приматов, предполагающая на высшей стадии обработки стимула кодирование цвета концептуальными нейронами, отвечающими только за отражение параметра цветности зрительного стимула.

Ключевые слова: цветовое зрение, восприятие, кодирование, приматы, квалиа, новая кора, нейрон

DOI: 10.31857/S0044467723010045, **EDN:** GIWPTC

The sensation of colour cannot be accounted for by the physicist's objective picture of light-waves. Could the physiologist account for it, if he had fuller knowledge than he has of the processes in the retina and the nervous processes set up by them in the optical nerve bundles and in the brain? I do not think so.

Erwin Schrödinger

ВВЕДЕНИЕ

Существует два принципиально разных определения цвета: первое, физическое, что цвет — это спектральная характеристика электромагнитного излучения оптического диапазона, однозначно определяемая длиной волны испускаемых фотонов, и второе, психологическое, что цвет — это качественная субъективная характеристика этого излучения, зависящая не только от физических параметров, но также и от физиологических и психологических особенностей воспринимающего стимул индивида, от яркостных и цветовых контрастов с окружающим стимулом пространством. В рамках данного обзора автор использует слово “цвет” или словосочетание “цвет стимула” для обозначения цвета по физическому определению, а также ис-

пользует психологическое определение слова “цвет” (синоним — слово из философского словаря “квалиа”).

Восприятие цвета зрительных стимулов и соответственно квалиа цветности (субъективного переживания цвета) появляется вместе с физической возможностью воспринимать спектральные свойства света: соответствующими клеточными рецепторами в сетчатке глаза (колбочки) и генами, кодирующими белки-пигменты (опсины). Однако, раз возникнув, нейронные механизмы в высших отделах зрительной системы могут воспринимать как квалиа цветности и сигналы с других каналов, например, слепые люди научаются воспринимать как цвет определенные характеристики звука (Abboud et al., 2014), а в не таких уж редких случаях графем-

цветной синестезии каждая буква алфавита или цифра ассоциируется с определенным цветом (Witthoft et al., 2015; Teichmann et al., 2021). Конечно, возможны и менее радикальные изменения восприятия цвета внутри зрительной системы, связанные, например, с пожелтением хрусталика, мутациями в опсинах (протанопия, дейтеранопия, тританопия, тетрахроматизм) или индивидуальными вариациями в соотношении S-, L- и M-колбочек в сетчатке (Viénot et al., 1995; Sharpe et al., 1998; Brainard et al., 2000; Jameson et al., 2001; Deeb, 2006; Isherwood et al., 2020; Emery et al., 2021; Tregillus et al., 2021). При рассмотрении восприятия цвета исследователь неизбежно сталкивается с психофизиологической проблемой (Koch et al., 2016; Ноздрачев, Щербатых, 2021), по одну сторону которой находятся стимулы и рецепторы (sensation, ощущение), а по другую — квалиа и субъективно воспринимаемый цвет (perception, восприятие). В приведенной в эпиграфе цитате (Schrödinger, 2001) Шрёдингер отказывается верить, что физиология может разрешить эту проблему, однако, по мнению автора данного обзора, в последние годы нейрофизиология вполне успешно разрешает частные случаи психофизиологической проблемы, и на протяжении этого обзора он рассмотрит ситуацию с мозговым субстратом для квалиа цветности.

РЕЦЕПТОРНАЯ ОСНОВА ЦВЕТНОГО ЗРЕНИЯ ПРИМАТОВ

Большинство млекопитающих дихроматы; они потеряли два гена опсинов (пресмыкающиеся — тетрахроматы) около 150 млн лет назад при переходе к сумеречному образу жизни в мезозое (в дневное время миром правили динозавры). Поэтому, например, у грызунов только два опсина: коротко- и длинноволновый (возбуждающиеся соответственно фиолетовым и желто-зеленым светом), лежащие в основе эволюционно древнего желто-синего оппонентного канала восприятия цвета в сетчатке (оцененный по мутациям возраст расхождения S- и M-опсинов в эволюции позвоночных — примерно 450–500 млн лет назад (Collin et al., 2003)). Некоторые ночные млекопитающие потеряли также и коротковолновый опсин и стали монохроматами. У вновь перешедших к дневному образу жизни приматов, наоборот, примерно 35 млн. лет назад ген длинноволнового опсина млекопитающих претерпевает дупликацию и появляется

третий, еще более длинноволновый опсин (L, возбуждающийся желтым светом, разница между человеческими L- и M-опсинами в 15 аминокислот, что сдвигает пик возбуждения примерно на 30 нм), а сетчатка устроена так, что появляется новый L-M, красно-зеленый оппонентный канал (Rowe, 2002). У широконосовых (приматы Нового Света) и узконосовых (приматы Старого Света) обезьян трихроматизм возникает по разному механизму: у широконосовых обезьян трихроматами являются только гетерозиготные по L-опсину самки (Mollon, 1999). Считается, что появление красно-зеленого оппонентного канала могло быть эволюционно выгодно для приматов, т.к. позволяло отличать спелые фрукты на фоне зелени листьев (Rowe, 2002).

Древний желто-синий и более эволюционно молодой красно-зеленый каналы цветного зрения (рис. 1) проецируются от колбочек до первичной зрительной коры с переключениями в специфичных для каждого канала нейронах (Mollon, 1999; Baden, Osorio, 2019). У человека сигнал от желто-синего канала идет через коротковолновые биполяры, малые двуслойные ганглионары (small bistratified ganglion cells), далее в кониоклеточные нейроны латерального колленчатого тела и приходит в поле 17 новой коры на нейроны 2/3 слоя. Красно-зеленый канал переключается на карликовых (midget) биполярах и ганглионарах, далее на мелкоклеточных нейронах латерального колленчатого тела и приходит в то же поле 17 стриарной коры на нейроны слоя 4Cβ. Нейроны латерального колленчатого тела не имеют пространственно-оппонентных (центр-периферия) рецептивных полей на цвет и не могут обеспечивать такие наблюдаемые психофизиологические феномены, как цветовой контраст и константность цвета (color constancy); первым центром в зрительной системе, где такой анализ стимулов может происходить, является первичная зрительная (стриарная) кора V1 (Conway, Livingstone, 2006). От сетчатки и как минимум до латерального колленчатого тела одним из основных принципов, поддерживающих оппонентное кодирование цвета, является организация рецептивных полей по принципу латерального торможения.

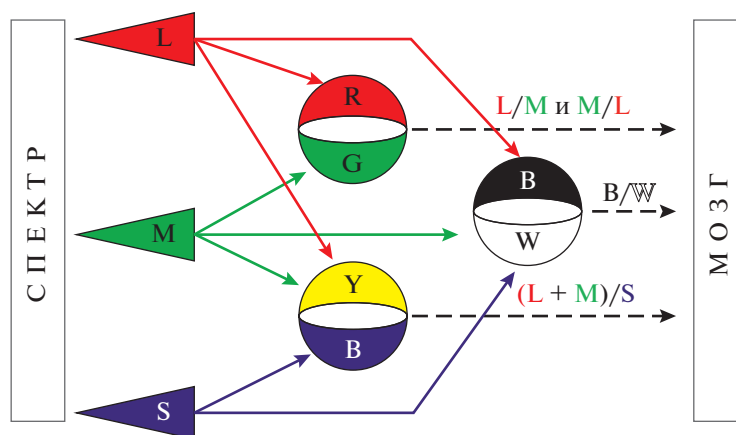


Рис. 1. Кодирование цвета оппонентными каналами на ранних этапах зрительного восприятия трихроматов.
Fig. 1. Color coding by opponent channels in first levels of visual perception of trichromats.

КОДИРОВАНИЕ ЦВЕТОВЫХ СТИМУЛОВ В КОРКОВОЙ ЧАСТИ ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ПРИМАТОВ

Первым местом корковой конвергенции двух оппонентных цветовых каналов являются нейроны цитохромоксидазных колонок (CO blobs) зрительной коры V1. Методами оптического картирования на мозге макаки с этих колонок были получены ответы на равнояркие (equiluminant) стимулы, при этом ответы были сгруппированы в пятна (patches), в которых нейроны отвечали на контраст в одном из двух оппонентных каналов (желто-синего и красно-зеленого) (Landisman, Ts'o, 2002). В одной из работ на V1, также при помощи оптической регистрации на макаке, были обнаружены хромотопические карты, при этом пятна, предпочтительно реагирующие на спектрально близкие оттенки, располагались рядом на поверхности коры (Xiao et al., 2007). В то же время в экспериментах с фМРТ на V1 человека не было обнаружено такого хромотопического соответствия между поверхностью коры и перцептивным цветовым пространством, и наблюдаемые ответы скорее отражали кодирование оппонентными каналами (Engel et al., 1997; Brouwer, Heeger, 2009; Parkes et al., 2009). По-видимому, разница в результатах связана не с различием в организации коры у макаки и человека, а с низким пространственным разрешением фМРТ, не позволяющим выявить отдельные хромотопически организованные колонки в V1 у человека.

В электрофизиологических экспериментах на макаках в области V1 также были показаны клетки, специфически реагирующие на “первичные цвета” оппонентных каналов (Vautin, Dow, 1985), и характерные оппонентные ON- и OFF-ответы корковых нейронов в области V1 на цветные стимулы; эти нейроны были способны кодировать пространственный и временной цветовой контраст, но параллельно кодируют также форму и направление движения стимула (Conway et al., 2002). Число таких нейронов с оппонентным хромотическим ответом в V1 невелико — около 10% (Conway, Livingstone, 2006). Более поздние эксперименты с V1 макак выявили также нейроны, кодирующие цвет не только линейно (как предполагает оппонентность цветовых каналов, таких клеток была примерно половина), но и с узким или широким диапазоном специфичности к определенным цветам (Horwitz, Nass, 2012). Следует подчеркнуть тот факт, что чувствительные к хромотической составляющей зрительных стимулов нейроны V1 приматов не являются концептуальными нейронами цвета, так как кодируют помимо цвета яркость, а также временные и пространственные параметры стимулов (Cottaris, De Valois, 1998; Johnson et al., 2001). Недавняя работа, сделанная на макаке при помощи двухфотонной визуализации, четко показывает на нейронном уровне, что кодирующие цвет нейроны V1 одновременно кодируют и ориентацию стимула (Garg et al., 2019). По оценке в этой статье, почти половина всех нейронов (46%) отвечала сильнее на цветной стимул, чем на серый цвет; хромотическая организация также была показана.

Дальше по пути обработки зрительных стимулов, в области коры V2 макаки, электрофизиологические ответы на хроматические стимулы похожи на таковые в области V1, но число клеток с типичными ON- и OFF-ответами уменьшается; также имеется малая часть нейронов, настроенных на разные по широте диапазоны спектра. В зависимости от вида стимуляции и критериев отбора, до 50% нейронов области V2 отвечает на цветные стимулы, но надо опять же отметить, что эти нейроны не специфичны только лишь к цвету, а в основном отвечают на изменение яркости, кроме того, имеют настройку на положение в поле зрения, размер, форму и ориентацию стимула (Kiper et al., 1997). В комплексном исследовании методами оптического картирования и электрофизиологии у макак в области V2 были найдены хроматические колонки (участки коры, в которых пространственное расположение совпадало со спектральным (и, возможно, перцептивным цветовым) пространством); пятна, активируемые схожими цветами, расположены рядом (Xiao et al., 2003; Lim et al., 2009). При последующей окраске мозговой ткани на цитохромоксидазу (ЦО) область коры, где были найдены колонки, соответствовала тонким полоскам паттерна окраски на ЦО (CO thin stripes). В областях зрительной коры человека V2 и V3 методом функциональной МРТ была обнаружена схожая с мозгом макаки организация цветовых колонок (Nasr et al., 2016; Dumoulin et al., 2017).

В недавнем исследовании на макаке (Liu et al., 2020) было произведено сравнение размеров цветовых колонок (оптическое картирование) в областях коры V1, V2 и V4 с размером пятен паттерна ЦО: размер колонок в V1 примерно соответствовал площади пятен ЦО, а колонки в V2 и V4 были в 2–3 раза крупнее. Согласно этой работе, при сравнении мощности ответов всех зарегистрированных колонок получается далеко не равномерное представление разных оттенков в первичной зрительной коре, но мощности ответов на разные оттенки становятся более равномерными в V2 и особенно в V4. Наибольшая мощность ответов была на красный и синий цвета, что, видимо, отражает частичное нейронное кодирование в V1 (и в меньшей степени в V2) по принципу оппонентных зрительных каналов. Авторы также разработали критерии оценки хроматичности получаемых ими карт зрительной коры и получили по

ним, что наименьший процент зарегистрированных карт является хроматичным для V1, этот процент увеличивается в области V2 и достигает максимума в V4, что, видимо, отражает процесс обработки от сырого зрительного сигнала для цвета в сторону его равномерной категоризации на оттенки, как он представлен в перцептивном пространстве. В другой работе по оптическому картированию коры на макаке было показано, что колонки, кодирующие цвет, размер и ориентацию стимула, пространственно не пересекаются в V2, в отличие от таких колонок в V4 (Ghose, Ts'o, 2017).

Одним из вопросов, на протяжении лет вызывающим научные дискуссии и стимулирующим все новые эксперименты, является то, выделяется ли на нейронном уровне в коре кодирование “первичных оттенков” (cardinal colors): красного, зеленого, синего и желтого. Как уже было обсуждено, на ранних этапах обработки цвета в зрительной системе эти цвета выделяются как два оппонентных канала, что стимулировало многочисленные попытки найти какую-нибудь обособленность в кодировании этих четырех цветов в перцептивном пространстве приматов (perceptual salience). Однако до сего момента на каждую такую попытку находилось опровержение, связанное с различными методическими огрехами работ (Stoughton, Conway, 2008; Mollon, 2009; Bosten, Boehm, 2014; Wool et al., 2015; Bohon et al., 2016; Forder et al., 2017; Witzel et al., 2019).

Резюмируя изложенное выше, надо сказать, что, несмотря на значительные усилия в поисках нейронов, специфично настроенных только на хроматическую составляющую стимулов, в областях коры V1 и V2 найти их не удалось. Нейроны в этих областях реагируют комплексно на параметры зрительных стимулов, гораздо сильнее, чем на цветовые контрасты, отвечают на разницу в яркости и параллельно кодируют положение стимула в зрительном поле, его размер, ориентацию и другие пространственно-временные параметры.

Согласно классической функциональной схеме строения зрительной коры приматов, дальнейшая обработка сигнала от глаз идет по двум различным путям — дорзальному (от V2 через V3 (по другой классификации эта область называется DM/V6 (Hadjidimitrakis et al., 2019)) в область MT/V5) и вентральному (от V2 через V4 в нижневисочную

область IT — разные исследователи дробят регионы V4 и IT на разные подзоны или, наоборот, объединяют их в единый комплекс (Arcaro, Kastner, 2015)), упрощенная схема представлена на рис. 2. Традиционно считается, что дорзальный путь ответственен за пространственно-временные параметры стимула и движение объекта, в то время как вентральный путь кодирует статичные параметры стимула, такие как форма и цвет.

Тем не менее есть данные, не укладывающиеся в эту простую схему, так, в частности, в структурах дорзального пути регистрируют хроматическую чувствительность. Было показано, что нейроны в области зрительной коры V3 макаки реагируют на хроматические стимулы — как и в области V2, примерно половина от зарегистрированных нейронов проявляет чувствительность к цвету (Gegenfurtner et al., 1997). Этот регион традиционно считается кодирующим движение и не привлекал значительного внимания исследователей кодирования цвета в нем. Кроме того, имеющаяся разница в строении этой области у разных видов и, как следствие, постоянно пересматриваемое положение V3 в номенклатуре и иерархии зон зрительного анализатора затрудняют ее изучение (Jeffs et al., 2013; Arcaro, Kastner, 2015; Hadjimitsakis et al., 2019). В своем обзоре Конвей приводит также данные, что возможное наличие в высшей области дорзального пути MT чувствительных к цвету нейронов недоисследовано по ряду причин (Conway, 2014).

КОДИРОВАНИЕ ЦВЕТОВЫХ СТИМУЛОВ В ОБЛАСТИ V4 И ВИСОЧНЫХ ОБЛАСТЯХ НОВОЙ КОРЫ

Наибольшее число работ с восприятием цвета приматами, изучающих корковую часть анализатора, посвящено области V4 и прилегающей к ней нижневисочной области IT (которую иногда разделяют на подобласти PIT, CIT, AIT, VO, TEO). Считается, что именно в этой области зрительной коры возникает сознательное перцептивное ощущение цвета, поэтому ее исследование, начатое Зеки (Zeki, 1980), активно продолжается до сих пор. В пионерской работе Зеки при помощи экстраклеточной регистрации на макаке обнаружил и охарактеризовал нейроны, специфически отвечавшие на цветовые стимулы. В области V4 зрительной коры им были обнаружены

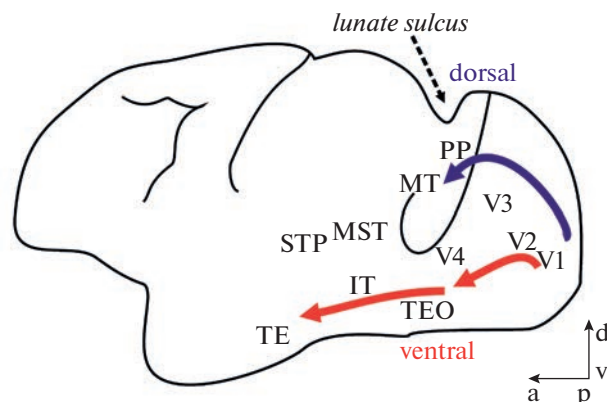


Рис. 2. Дорсальный и вентральный пути в новой коре макаки, упрощенная схема.

Fig. 2. Dorsal and ventral pathways at macaque neocortex, simplified diagram.

клетки, настроенные на стимулы в узких (10–45 нм) диапазонах спектра, при этом их чувствительность была равномерно распределена по всему диапазону видимого света. Нейроны V4 имели разные рецептивные поля, не связанные напрямую с топографией сетчатки. Также было обнаружено, что по мере углубления электрода в кору соседние зарегистрированные клетки имеют близкую спектральную чувствительность и скачком чередуются с группами нейронов, настроенных на оппонентные цвета. Также Зеки сумел продемонстрировать на клеточном уровне эффекты, получаемые в психофизиологических экспериментах с Мондриановым экраном, и показал нелинейность спектральной настройки нейронов V4 от яркости стимула. Дальнейшие работы с областью V4 макаки показали, что, несмотря на высокий процент нейронов в этой области, чувствительных к спектральным характеристикам света, назвать большую часть их цветоселективными нельзя (Schein, Desimone, 1990; Conway, Tsao, 2009). В более поздней работе Зеки с соавторами (Kusunoki et al., 2006) была изучена цветоселективность нейронов области V4 макаки при меняющемся цвете фона (вариант психофизиологической парадигмы с Мондриановым экраном, позволяющим исследовать такое свойство, как константность цвета). Оказалось, что настройка нейронов на цветовой стимул меняется соответственно с цветом фона, что говорит о том, что нейроны V4 обладают способностью кодировать константность цвета и, следовательно, отражают не

просто сенсорный приток, но и перцептивные процессы.

В передней части нижневисочной области IT зрительной коры макаки методом экстраклеточной регистрации были зарегистрированы чувствительные к хроматической стимуляции нейроны (Koida, Komatsu, 2007). Авторы обучили двух обезьян выполнению задачи по категоризации или дискриминации 11 оттенков в диапазоне красный-зеленый. Нейронная активность большинства нейронов была цветоселективной, ответ зарегистрированных клеток также зависел от размера, формы и положения стимула в зрительном поле. Активность нейронов в этой области зависела от типа задачи (при категоризации были зарегистрированы более сильные ответы, чем при дискриминации), что предполагает нисходящую (top-down) модуляцию, видимо, со стороны префронтальной коры.

В задней части нижневисочной области IT зрительной коры макаки (называемой также PIT или complex V4 и включающей в себя регионы: V4, PITd и задняя ТЕО) последующие исследования также выявили кодирующие цвет нейроны (Conway et al., 2007; Conway, Tsao, 2009; Bohon et al., 2016). Они были организованы в миллиметрового размера цветовые гиперколонки (globes, по аналогии с blobs в V1, дословно “капельки”, названные за их форму при оптическом картировании), видимые на фМРТ при предъявлении стимулов с цветовым контрастом. Внутри гиперколонки находится несколько колонок (patches или columns), чувствительных к определенным оттенкам, размер их меньше 100 мкм. Внутри одной гиперколонки находятся нейроны, чувствительные к разным частям спектра, и соседствующие нейроны имеют схожую спектральную чувствительность. Помимо хроматической чувствительности эти нейроны кодируют также положение стимула в зрительном поле, грубо отражая ретинотопию данной области коры. Нейроны между гиперколонками этой области проявляют меньшую хроматическую чувствительность и в основном кодируют форму стимула и яркостный контраст. Основные выводы по нейронной организации области коры PIT были впоследствии воспроизведены в другой лаборатории (Yasuda et al., 2010). Недавние работы показывают, что в области IT макаки находятся также нейроны, чувствительные не только к цвету, форме и положению в зрительном поле, но и нейроны, настроенные на

лица, и они также показывают модуляцию своей активности в зависимости от оттенка предъявляемых стимулов-лиц (Conway, 2018; Duyck et al., 2021). С другой стороны, на человеке показана (Lafer-Sousa et al., 2016) различная локализация нейронов лиц и цветовых нейронов в этой области коры, но, возможно, расхождение результатов связано с разностью применяемых методов (чувствительности фМРТ не хватает для выявления отдельных нейронов, при применении фМРТ к мозгу макаки результаты сходятся (Lafer-Sousa, Conway, 2013)).

В дорсальной части V4 (V4d) у макаки были найдены функциональные модули, активирующиеся на хроматические стимулы, по сути цветовые гиперколонки, которые были стабильны во времени (Li et al., 2014). При стимуляции определенным цветом, внутри гиперколонки (glob) активируется несколько (1–4) колонок (или пятен, patches), положение пика активности в которых варьирует в зависимости от цвета стимула, и они значительно пересекаются для спектрально близких цветов. Так как участки коры, активируемые близкими по спектру цветами, расположены рядом, цветовая колонка является картой оттенков, ее строение имеет хроматическую организацию. При систематическом варьировании положения цветового стимула в зрительном поле макаки было выяснено, что каждый участок колонки, настроенный на разный цвет, имеет одинаковое зрительное поле, а между разными участками одной колонки очень близкое. Авторы предполагают, что ретинотопия может быть закодирована в разных гиперколонках, настроенных каждая на свое локальное зрительное поле. При тестировании цветовых стимулов, систематически отличающихся по яркости, было обнаружено, что цветовые колонки V4 кодируют яркость параллельно цвету: меняя яркость стимула от максимальной к минимальной, авторы наблюдали сдвиг активирующегося участка от характерного для данного насыщенного оттенка в сторону участка, активирующегося на черный цвет, и наоборот, при увеличении яркости стимула активирующиеся участки сдвигались по поверхности коры в сторону пятен, активирующихся на белый цвет. При этом расстояние по поверхности коры зависело от яркости стимула в цветовом пространстве HSL по логарифмическому закону, подтверждая нелинейность в описанных выше результатах Зеки. Анало-

гичная логарифмическая зависимость была обнаружена между амплитудой активности в участке колонки и насыщенностью цвета в HSL. Все эти данные свидетельствуют о том, что в V4 кодируются не категоризованные цвета (как они есть в перцептивном пространстве), а определенным образом упорядоченные физические параметры цветовых стимулов. Например, розовый и красный цвета отличаются только по насыщенности, а желтый и коричневый только по яркости (Buck, 2015) — и при наблюдаемой организации области коры V4 не следует ожидать в ней нахождения концептуальных нейронов цвета, кодирующих субъективное категориальное восприятие цвета. Ли и соавторы (Li et al., 2014) обсуждают также, как возможный вариант, распределенное кодирование цвета и, следовательно, подвергают сомнению существование концептуальных нейронов цвета. Автор этого обзора не согласен с ними — раз методом интроспекции мы сталкиваемся с явлением категоризации цвета на сознательном перцептивном уровне, значит, этому должны быть нейрофизиологические корреляты, реальный нейронный субстрат, который еще предстоит найти.

В недавней работе с областью V4 на макаке методом многоканальной электрофизиологической регистрации была показана более сложная организация цветовых рецептивных полей у нейронов этого региона, чем считалось ранее (Nigam et al., 2021). Авторы разбивали стимулирующий зрительное поле экран на 25 квадратов и тестировали цветовую чувствительность нейронов на изменение цвета в каждом из них. Оказалось, что рецептивные поля далеко не всех нейронов настроены гомогенно на один и тот же цвет, была заметная фракция нейронов с гетерогенным рецептивным полем — когда на предъявление цвета в разные квадраты рецептивного поля была обнаружена разная спектральная чувствительность нейрона, вплоть до оппонентных цветов внутри одного рецептивного поля. Если эти данные подтвердятся и не окажутся, например, методической ошибкой, связанной с адаптацией нейронов к длительному предъявлению стимулов, то текущие представления о кодировании цвета нейронами в области V4 придется кардинально пересмотреть.

В одной из работ на человеке методом фМРТ было показано, что нижневисочные области зрительной коры V4v и VO1 активируются сильнее в задаче по категоризации цветов, чем в задаче с тем же предъявлением

цветовых стимулов, но с отвлечением внимания на посторонние арифметические вычисления (Brouwer, Heeger, 2013). Схожие результаты были получены с зависимостью активности в нижневисочной области коры IT макаки от предъявляемого типа задачи, отличающегося вниманием к категоризации цвета (Koida, Komatsu, 2007). Эти данные говорят о том, что наблюдаемая активность в этих зонах коры зависит от поставленной испытуемым задачи, то есть модулируется концентрацией внимания именно на дискриминацию цветов, а не просто отражает сенсорный приток.

В недавней работе на человеке методом фМРТ было показано: классификатор, обученный на активности мозга в области зрительной коры V4 при предъявлении абстрактных цветовых стимулов, был впоследствии способен угадывать цвет воображаемого человеком объекта по активности мозга (Bannert, Bartels, 2018). Эта работа примечательна тем, что по сути мы наблюдаем, как в последние годы нейрофизиология все решительнее атакует психофизиологическую проблему (Koch et al., 2016; Ноздрачев, Щербатых, 2021): методы нейронауки позволяют узнать, о какого цвета объекте думает человек в отсутствие зрительной стимуляции. Появляются работы, в которых исследователи сознательно строят дизайн эксперимента так, чтобы регистрировать активность мозга именно во время субъективного переживания цвета, а не во время сенсорной хроматической стимуляции (Morita et al., 2004; Dijkstra et al., 2019; Kim et al., 2020). В работе Кима и др. 2020 г., используя иллюзию константности цвета в парадигме чередующейся бинокулярной конкуренции, удалось в сигнале фМРТ разделить субъективно воспринимаемый цвет (регистрировалось нажатием кнопки испытуемым) и цвет от подаваемой хроматической стимуляции. Оказалось, что сигнал, регистрируемый в областях V1 и V2, отражает хроматическую стимуляцию, а сигнал в областях зрительной коры V3, V4v и VO1 — перцептивное ощущение цвета. В целом это хорошее эмпирическое подтверждение логики, которой придерживаются исследователи: в низших центрах зрительной системы обрабатываются физические параметры наблюдаемых стимулов, а в высших зонах зрительной коры активность сильнее коррелирует с осознанным перцептивным образом объекта, кодируя в том числе концептуализированное представ-

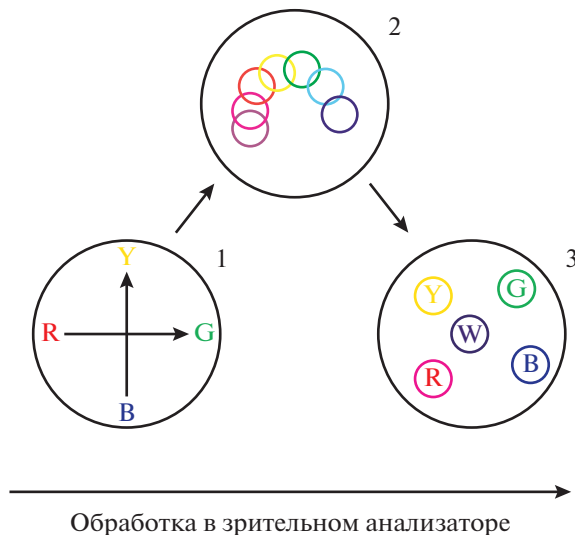


Рис. 3. Схема принципов кодирования на разных этапах цветового восприятия. 1 — оппонентное кодирование от сетчатки до V2, 2 — колонки и гиперколонки, от V2 до V4/IT, 3 — концептуальные нейроны цвета (гипотетические, от V4 и выше).

Fig. 3. Plot of coding principles at different levels of color perception. 1 — opponent coding at retina to V2, 2 — columns and hypercolumns, 3 — conceptual color neurons (hypothetical, V4 and above).

ление о параметрах наблюдаемого объекта, таких как его цветность и форма.

ГИПОТЕЗА О СУЩЕСТВОВАНИИ КОНЦЕПТУАЛЬНЫХ НЕЙРОНОВ ЦВЕТА

В единственной известной автору обзора работе, исследующей именно сознательное восприятие стимулов в других сенсорных системах, в парадигме тактильной иллюзии данные фМРТ указывали на локализацию нейрофизиологического субстрата перцепции в первичной соматосенсорной коре S1 (Rajaei et al., 2018), а не в высших корковых зонах. Значит ли это, что соматосенсорный анализатор устроен иначе, чем зрительный, пока не понятно, но можно надеяться, что с увеличением интереса к подобного рода работам ситуация в скором времени прояснится. Другим примером работ, успешно решающих частные случаи психофизиологической проблемы, хотя и не имеющим прямого отношения к теме обзора, является исследование, в котором по данным ЭЭГ можно было сказать, какие слоги произносит внутренней речью испытуемый (Whitford et al., 2017; Jack et al., 2019), и работа с мысленным напевани-

ем мелодии, которую можно было угадать по данным МЭГ (Li et al., 2020).

С другой стороны, психофизиологическая проблема частично уже давно преодолевается в нейрофизиологической области исследований (Ноздрачев, Щербатых, 2021), связанной с концептуальными нейронами (они же гностические, они же “нейроны бабушки” (Martin, 2000; Gross, 2002)), ансамбли которых, по-видимому, являются мозговым субстратом для таких гештальтных понятий, как положение организма во времени (Umbach et al., 2020) и пространстве (Miller et al., 2013; Hazama, Tamura, 2019), формирующих карту этого пространства (Killian et al., 2012; Jacobs et al., 2013), представление об абстрактном числе (Nieder, 2020), о лице конкретного конспектива (Chang, Tsao, 2017), об ассоциации (Josselyn, Tonegawa, 2020). Вполне вероятно, что наличие в мозге подобных же концептуальных нейронов цвета для кодирования квалиа цветности. Прямым подтверждением существования таких концептуальных нейронов цвета является работа, выполненная с применением имплантированных электродов на человеке (Murphey et al., 2008). При электрической стимуляции отдельных нейронов в зоне V4, настроенных на пурпурный цвет, у испытуемого возникало ощущение пурпурного цвета в центре поля зрения. С точки зрения автора этого обзора, нахождение нейронов с такими свойствами в коре является по сути нахождением мозгового субстрата для квалиа цвета и частным решением психофизиологической проблемы, связывающим ментальное с физическим, сознательное восприятие цвета с биологической тканью. Конечно, до разрешения психофизиологической проблемы, понимания того, как физиологическая активность мозга переходит в психический опыт индивида, еще очень далеко, однако эти примеры указывают на принципиальную возможность такого понимания (отрицаемую некоторыми философами). Схематическое изображение изменения принципов обработки цвета в коре приматов от низших зон к высшим, как представляется автору этого обзора, представлено на рис. 3.

Поскольку в исследованиях на человеке весьма редка возможность работать на клеточном уровне (в вышеупомянутой работе электроды имплантировались человеку по медицинским показаниям), хорошо бы было перейти к работе на низших приматах. Одной из очевидных трудностей в этом направлении

является неспособность обезьян дать сознательный отчет о том, что она видит, тем не менее есть способы преодолеть эту проблему. Однозначная интерпретация поведения обезьяны при дискриминации или категоризации цвета непростая, но, по-видимому, решаемая методическая задача (Koida, Komatsu, 2007; Hesse, Tsao, 2020).

В каких областях коры обезьян искать концептуальные нейроны цвета? Помимо высших областей зрительной коры, V4 и нижневисочных зон (IT), данные по которым говорят то за, то против возможного категориального и перцептивного кодирования цвета в них, возможно, стоит искать вне зрительного анализатора, в ассоциативных областях коры. Например, работа Бёрда с соавторами (Bird et al., 2014) предполагает наличие концептуальных нейронов цвета в районе средней фронтальной извилины (MFG, поля по Бродману 9/46) и мозжечка. Авторы регистрировали фМРТ на человеке при стимуляции цветом близких оттенков (зеленый) и равных по расстоянию в цветовом пространстве, но принадлежащих к другой цветовой категории (синий) в парадигме адаптации BOLD-сигнала на одинаковые стимулы. Однако последующая попытка другой лаборатории повторить эксперимент в схожей парадигме не сумела выявить эти зоны мозга на фМРТ (Persichetti et al., 2015), хотя и подтвердила вывод, что зоны зрительной коры активируются только при хроматической, но не при категориальной стимуляции. Авторы попробовали заменить пассивное наблюдение цветовых стимулов испытуемыми на задачу активной категоризации цветов, но и в этом эксперименте также не выявили зоны, найденные Бёрдом с соавторами (хотя в этой задаче и активировалось несколько новых, фронтально расположенных зон). Несмотря на неоднозначность интерпретации этих исследований, для поиска концептуальных нейронов цвета было бы полезно адаптировать использованную авторами парадигму цветовой стимуляции для исследования на низших приматах методами электрофизиологии и оптического картирования.

Одной из перспективных моделей, на которой можно выявлять концептуальные нейроны цвета, является категоризация желтого и коричневого — эти цвета отличаются только яркостью, а спектрально одинаковы (возбуждают одни и те же рецепторы, имеют один и тот же оттенок, hue) (Buck, 2015; Witzel, Gegenfurtner, 2016). Другим возможным вариан-

том является применение ахроматических стимулов, дающих перцептивное ощущение цвета: белого, серого и черного (Rajendran et al., 2021). Если удастся найти нейроны, избирательно отвечающие только на желтый и не отвечающие на коричневый (или наоборот), и при этом селективные к данному оттенку (нейрон не должен отвечать на яркость других цветов), то это будет веским доводом, что мы видим именно нейронный субстрат качества данного цвета, концептуальный нейрон, отвечающий за категоризацию цвета, а не за какой-то один из физических параметров зрительного стимула, таких как яркость или оттенок.

ИССЛЕДОВАНИЯ ЦВЕТА ВНЕ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ

К вопросу о качества цветности у человека, помимо нейрофизиологов, также пытались подбаться с другой стороны психолингвисты; начиная с классической работы Берлина и Кэя (Berlin, Kay, 1969; Kay et al., 2009) и до последнего времени (Skelton et al., 2017; Zaslavsky et al., 2018; Conway et al., 2020) они пытаются определить, в какие цветовые термины в разных языках категоризуется пространство цветовых стимулов. Судя по литературе за последние два десятилетия, психолингвисты сходятся в том, что категоризация цветов универсальна для сотни разных письменных и дописьменных языков (Regier et al., 2005; Lindsey, Brown, 2006), и есть работы, показывающие, что причиной тому — как раз анатомия и физиология зрения человека (Skelton et al., 2017).

Отечественная школа под руководством Е.Н. Соколова исследовала категоризацию цвета человеком. С использованием психофизиологических методов было установлено, что субъективно оцениваемое расстояние между двумя цветами и разница в длине волны стимула могут быть хорошо описаны поверхностью сферы в трехмерном евклидовом пространстве (Izmailov, Sokolov, 1991). Измайловым также были проведены эксперименты с пятью цветовыми словами вместо субъективного расстояния, которые также распределились по поверхности сферы (Измайлов и др., 1989). Эти результаты предполагают возможность точного математического описания перцептивного пространства человека и других животных.

Недавняя работа в области психофизиологии цвета показала, что индивидуальный словарный запас цветовых терминов не влияет непосредственно на восприятие цвета в простой задаче на сопоставление цвета, но от него зависит точность в задаче с отставленным во времени подбором цвета, то есть цветовая память (Hasantash, Afraz, 2020; Afraz, Hasantash, 2021; Lev-Ari, 2021). Методом функциональной томографии (фМРТ) ранее также было показано, что память о цвете может использоваться в категоризации известных объектов этого цвета: классификатор, натренированный на активность зрительной коры во время предъявления цветовых стимулов, впоследствии успешно предсказывал по активности в зонах V1, V3, hV4 и VO1, какого обычно цвета предъявляемый в виде черно-белой фотографии объект (Bannert, Bartels, 2013; Vandenbroucke et al., 2016). Тем не менее есть и доказательства в пользу так называемой уорфианской точки зрения (гипотеза Сапира-Уорфа и придерживающиеся ее лингвистические релятивисты): что на перцепцию и категоризацию цветов влияет то, как цветовые термины категоризируются в родном языке испытуемого или как испытуемый сам категоризирует их словами (Winawer et al., 2007; Thierry et al., 2009; Mo et al., 2011; Forder et al., 2017; He et al., 2019). При тестировании шимпанзе на категоризацию цветов оказалось, что без специального обучения эти обезьяны не склонны категоризовывать цвета (Matsuno et al., 2004). В недавнем исследовании методом спектроскопии в ближнем инфракрасном диапазоне (NIRS) младенцев довербального возраста удалось показать, что категоризация цветов возникает в мозге задолго до обучения языку (Yang et al., 2016) и, следовательно, является следствием развития зрительной системы, а не обучения за счет коммуникации и восприятия культуры. Эти данные также подтверждаются психофизиологическими экспериментами на довербальных младенцах (Skelton et al., 2017). В МЭГ-сигнале человеческого мозга содержится достаточно информации для декодирования из него цвета предъявляемого стимула (Rosenthal et al., 2021). Более того, сигнал содержал информацию о цвете при предъявлении названий цветов текстом (белым по серому), предварительно обученный на цветовых стимулах классификатор декодировал цвет из его названия с уровнем значительно выше случайного при анализе латентностей больше 450 мс, что

говорит о конвергенции сигнала о цвете и его категоризации в виде цветового термина в высших зонах коры. Классификатор, наученный на МЭГ-сигнале при предъявлении цветовых терминов, не способен был предсказать цвет на данных стимуляции цветовыми стимулами, что говорит о том, что перцепция цвета может вызывать его семантическое представление, но не наоборот.

Суммируя процитированные выше работы, можно сказать, что гипотеза Сапира-Уорфа о лингвистической относительности вряд ли получит однозначный ответ “да” или “нет” — в разных парадигмах эксперимента ответы получаются разные, и все они, видимо, верны, так как категоризация может иметь разный мозговой субстрат, как зависящий, так и не зависящий от языка (Regier, Kay, 2009; Brouwer, Heeger, 2013; Witzel, Gegenfurtner, 2016; Regier, Xu, 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из анализа литературы, на сегодняшний момент сложилось представление о том, что в корковой части зрительного анализатора (области V1–V3 и отчасти V4) кодируются различные физические параметры цветового стимула (яркость, форма, скорость движения, положение в зрительном поле). В то же время в высшей области зрительного анализатора V4 и нижневисочных областях новой коры есть нейроны, активность которых кодирует более абстрактные свойства стимула, не связанные напрямую с физическими параметрами, зависящими от временных и пространственных контрастов (например, динамики цвета фона, на котором предъявляется цветовой стимул). Это позволяет говорить о том, что в этих областях мозга приматов кодируется именно перцептивное ощущение цвета, что было показано, в частности, в прямом эксперименте с применением имплантированных электродов на человеке (Murphey et al., 2008). На основе этих литературных данных автором выдвигается гипотеза, что в высших областях новой коры приматов могут быть найдены концептуальные нейроны, по аналогии с клетками места гиппокампа, кодирующие субъективное восприятие цвета. Кроме нейрофизиологических данных, подробно рассмотренных в обзоре, известные на данный момент данные психофизиологии и психолингвистики также не противоречат выдвигаемой гипотезе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М. Психофизиология цветового зрения. 1989, М.: Изд-во МГУ. 205 pp.
- Ноздрачев А.Д., Щербатых Ю.В. Физиология и психология — диалектика взаимодействия при решении психофизиологической проблемы. Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 2021. 107 (2): 154–176.
- Abboud S., Hanassy S., Levy-Tzedek S., Maidenbaum S., Amedi A. EyeMusic: Introducing a “visual” colorful experience for the blind using auditory sensory substitution. Restorative Neurology and Neuroscience. 2014. 32 (2): 247–257.
- Afraz A., Hasantash M. Reply to Lev-Ari: Operational definition of “color perception”; which task represents the concept better? Proc Natl Acad Sci U S A. 2021. 118 (10).
- Arcaro M.J., Kastner S. Topographic organization of areas V3 and V4 and its relation to supra-areal organization of the primate visual system. Vis Neurosci. 2015. 32: E014.
- Baden T., Osorio D. The Retinal Basis of Vertebrate Color Vision. Annu Rev Vis Sci. 2019. 5: 177–200.
- Bannert M.M., Bartels A. Decoding the yellow of a gray banana. Curr Biol. 2013. 23 (22): 2268–2272.
- Bannert M.M., Bartels A. Human V4 Activity Patterns Predict Behavioral Performance in Imagery of Object Color. J Neurosci. 2018. 38 (15): 3657–3668.
- Berlin B., Kay P. Basic Color Terms: Their Universality and Evolution. 1969, Berkeley and Los Angeles.: University of California Press.
- Bird C.M., Berens S.C., Horner A.J., Franklin A. Categorical encoding of color in the brain. Proc Natl Acad Sci U S A. 2014. 111 (12): 4590–4595.
- Bohon K.S., Hermann K.L., Hansen T., Conway B.R. Representation of Perceptual Color Space in Macaque Posterior Inferior Temporal Cortex (the V4 Complex). eNeuro. 2016. 3 (4).
- Bosten J.M., Boehm A.E. Empirical evidence for unique hues? J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis. 2014. 31 (4): A385–393.
- Brainard D.H., Roorda A., Yamauchi Y., Calderone J.B., Metha A., Neitz M., Neitz J., Williams D.R., Jacobs G.H. Functional consequences of the relative numbers of L and M cones. J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis. 2000. 17 (3): 607–614.
- Brouwer G.J., Heeger D.J. Decoding and reconstructing color from responses in human visual cortex. J Neurosci. 2009. 29 (44): 13992–4003.
- Brouwer G.J., Heeger D.J. Categorical clustering of the neural representation of color. J Neurosci. 2013. 33 (39): 15454–15465.
- Buck S. L. Brown. Curr Biol. 2015. 25 (13): R536–7.
- Chang L., Tsao D.Y. The Code for Facial Identity in the Primate Brain. Cell. 2017. 169 (6): 1013–1028 e14.
- Collin S.P., Knight M.A., Davies W.L., Potter I.C., Hunt D.M., Trezise A.E. Ancient colour vision: multiple opsin genes in the ancestral vertebrates. Curr Biol. 2003. 13 (22): R864–865.
- Conway B.R. Color signals through dorsal and ventral visual pathways. Vis Neurosci. 2014. 31 (2): 197–209.
- Conway B.R. The Organization and Operation of Inferior Temporal Cortex. Annu Rev Vis Sci. 2018. 4: 381–402.
- Conway B.R., Hubel D.H., Livingstone M.S. Color contrast in macaque V1. Cereb Cortex. 2002. 12 (9): 915–925.
- Conway B.R., Livingstone M.S. Spatial and temporal properties of cone signals in alert macaque primary visual cortex. J Neurosci. 2006. 26 (42): 10826–10846.
- Conway B.R., Moeller S., Tsao D.Y. Specialized color modules in macaque extrastriate cortex. Neuron. 2007. 56 (3): 560–573.
- Conway B.R., Ratnasingam S., Jara-Ettinger J., Futrell R., Gibson E. Communication efficiency of color naming across languages provides a new framework for the evolution of color terms. Cognition. 2020. 195: 104086.
- Conway B.R., Tsao D.Y. Color-tuned neurons are spatially clustered according to color preference within alert macaque posterior inferior temporal cortex. Proc Natl Acad Sci U S A. 2009. 106 (42): 18034–18039.
- Cottaris N.P., De Valois R.L. Temporal dynamics of chromatic tuning in macaque primary visual cortex. Nature. 1998. 395 (6705): 896–900.
- Deeb S.S. Genetics of variation in human color vision and the retinal cone mosaic. Curr Opin Genet Dev. 2006. 16 (3): 301–307.
- Dijkstra N., Bosch S.E., van Gerven M.A.J. Shared Neural Mechanisms of Visual Perception and Imagery. Trends Cogn Sci. 2019. 23 (5): 423–434.
- Dumoulin S.O., Harvey B.M., Fracasso A., Zuiderbaan W., Luijten P.R., Wandell B.A., Petridou N. In vivo evidence of functional and anatomical stripe-based subdivisions in human V2 and V3. Sci Rep. 2017. 7(1): 733.
- Duyck M., Chang A.L.Y., Gruen T.J., Tello L.Y., Eastman S., Fuller-Deets J., Conway B.R. Color Tuning of Face-Selective Neurons in Macaque Inferior Temporal Cortex. eNeuro. 2021. 8 (2).
- Emery K.J., Kuppuswamy Parthasarathy M., Joyce D.S., Webster M.A. Color perception and compensation in color deficiencies assessed with hue scaling. Vision Res. 2021. 183: 1–15.

- Engel S., Zhang X., Wandell B. Colour tuning in human visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging. *Nature*. 1997. 388 (6637): 68–71.
- Forder L., Bosten J., He X., Franklin A. A neural signature of the unique hues. *Sci Rep*. 2017. 7: 42364.
- Forder L., He X., Franklin A. Colour categories are reflected in sensory stages of colour perception when stimulus issues are resolved. *PLoS One*. 2017. 12 (5): e0178097–e0178097.
- Garg A.K., Li P., Rashid M.S., Callaway E.M. Color and orientation are jointly coded and spatially organized in primate primary visual cortex. *Science*. 2019. 364 (6447): 1275–1279.
- Gegenfurtner K.R., Kiper D.C., Levitt J.B. Functional properties of neurons in macaque area V3. *J Neurophysiol*. 1997. 77 (4): 1906–1923.
- Ghose G.M., Ts'o D.Y. Integration of color, orientation, and size functional domains in the ventral pathway. *Neurophotonics*. 2017. 4(3): 031216.
- Gross C.G. Genealogy of the “grandmother cell”. *Neuroscientist*. 2002. 8 (5): 512–518.
- Hadjidimitrakis K., Bakola S., Chaplin T.A., Yu H.H., Alanazi O., Chan J.M., Worthy K.H., Rosa M.G.P. Topographic Organization of the ‘Third-Tier’ Dorsomedial Visual Cortex in the Macaque. *J Neurosci*. 2019. 39 (27): 5311–5325.
- Hasantash M., Afraz A. Richer color vocabulary is associated with better color memory but not color perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2020. 117 (49): 31046.
- Hazama Y., Tamura R. Effects of self-locomotion on the activity of place cells in the hippocampus of a freely behaving monkey. *Neurosci Lett*. 2019. 701: 32–37.
- He H., Li J., Xiao Q., Jiang S., Yang Y., Zhi S. Language and Color Perception: Evidence From Mongolian and Chinese Speakers. *Front Psychol*. 2019. 10: 551.
- Hesse J.K., Tsao D.Y. A new no-report paradigm reveals that face cells encode both consciously perceived and suppressed stimuli. *Elife*. 2020. 9: e58360.
- Horwitz G.D., Hass C.A. Nonlinear analysis of macaque V1 color tuning reveals cardinal directions for cortical color processing. *Nat Neurosci*. 2012. 15 (6): 913–919.
- Isherwood Z.J., Joyce D.S., Parthasarathy M.K., Webster M.A. Plasticity in perception: insights from color vision deficiencies. *Fac Rev*. 2020. 9: 8.
- Izmailov C.A., Sokolov E.N. Spherical Model of Color and Brightness Discrimination. *Psychological Science*. 1991. 2 (4): 249–260.
- Jack B.N., Le Pelley M.E., Han N., Harris A.W.F., Spencer K.M., Whitford T.J. Inner speech is accompanied by a temporally-precise and content-specific corollary discharge. *Neuroimage*. 2019. 198: 170–180.
- Jacobs J., Weidemann C.T., Miller J.F., Solway A., Burke J.F., Wei X.X., Suthana N., Sperling M.R., Sharan A.D., Fried I., Kahana M.J. Direct recordings of grid-like neuronal activity in human spatial navigation. *Nat Neurosci*. 2013. 16 (9): 1188–1190.
- Jameson K.A., Highnote S.M., Wasserman L.M. Richer color experience in observers with multiple photopigment opsin genes. *Psychon Bull Rev*. 2001. 8 (2): 244–261.
- Jefferies J., Federer F., Ichida J.M., Angelucci A. High-resolution mapping of anatomical connections in marmoset extrastriate cortex reveals a complete representation of the visual field bordering dorsal V2. *Cereb Cortex*. 2013. 23 (5): 1126–47.
- Johnson E.N., Hawken M.J., Shapley R. The spatial transformation of color in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nat Neurosci*. 2001. 4 (4): 409–16.
- Josselyn S.A., Tonegawa S. Memory engrams: Recalling the past and imagining the future. *Science*. 2020. 367 (6473).
- Kay P., Berlin B., Maffi L., Merrifield W.R., Cook R. *The World Color Survey*. 2009, Stanford: CSLI.
- Killian N.J., Jutras M.J., Buffalo E.A. A map of visual space in the primate entorhinal cortex. *Nature*. 2012. 491 (7426): 761–764.
- Kim I., Hong S. W., Shevell S.K., Shim W.M. Neural representations of perceptual color experience in the human ventral visual pathway. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2020. 117 (23): 13145–13150.
- Kiper D.C., Fenstemaker S.B., Gegenfurtner K.R. Chromatic properties of neurons in macaque area V2. *Vis Neurosci*. 1997. 14 (6): 1061–1072.
- Koch C., Massimini M., Boly M., Tononi G. Neural correlates of consciousness: progress and problems. *Nat Rev Neurosci*. 2016. 17 (5): 307–321.
- Koida K., Komatsu H. Effects of task demands on the responses of color-selective neurons in the inferior temporal cortex. *Nat Neurosci*. 2007. 10 (1): 108–116.
- Kusunoki M., Moutoussis K., Zeki S. Effect of background colors on the tuning of color-selective cells in monkey area V4. *J Neurophysiol*. 2006. 95 (5): 3047–3059.
- Lafer-Sousa R., Conway B.R. Parallel, multi-stage processing of colors, faces and shapes in macaque inferior temporal cortex. *Nat Neurosci*. 2013. 16 (12): 1870–1878.
- Lafer-Sousa R., Conway B.R., Kanwisher N.G. Color-Biased Regions of the Ventral Visual Pathway Lie between Face- and Place-Selective Regions in Humans, as in Macaques. *J Neurosci*. 2016. 36 (5): 1682–1697.
- Landisman C.E., Ts'o D.Y. Color processing in macaque striate cortex: electrophysiological properties. *J Neurophysiol*. 2002. 87 (6): 3138–3151.

- Lev-Ari S. Richer color vocabulary is correlated with color memory, but its relation to perception is unknown. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021. 118 (10): e2024682118.
- Li M., Liu F., Juusola M., Tang S. Perceptual color map in macaque visual area V4. *J Neurosci*. 2014. 34 (1): 202–217.
- Li Y., Luo H., Tian X. Mental operations in rhythm: Motor-to-sensory transformation mediates imagined singing. *PLoS Biol*. 2020. 18 (10): e3000504.
- Lim H., Wang Y., Xiao Y., Hu M., Felleman D.J. Organization of hue selectivity in macaque V2 thin stripes. *J Neurophysiol*. 2009. 102 (5): 2603–2615.
- Lindsey D.T., Brown A.M. Universality of color names. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2006. 103 (44): 16608–16613.
- Liu Y., Li M., Zhang X., Lu Y., Gong H., Yin J., Chen Z., Qian L., Yang Y., Andolina I.M., Shipp S., McLoughlin N., Tang S., Wang W. Hierarchical Representation for Chromatic Processing across Macaque V1, V2, and V4. *Neuron*. 2020. 108 (3): 538–550 e5.
- Martin K.A. The Pope and grandmother—a frog’s-eye view of theory. *Nat Neurosci*. 2000. 3 Suppl: 1169.
- Matsuno T., Kawai N., Matsuzawa T. Color classification by chimpanzees (*Pan troglodytes*) in a matching-to-sample task. *Behav Brain Res*. 2004. 148 (1–2): 157–165.
- Miller J.F., Neufang M., Solway A., Brandt A., Trippel M., Mader I., Hefft S., Merkow M., Polyn S.M., Jacobs J., Kahana M.J., Schulze-Bonhage A. Neural activity in human hippocampal formation reveals the spatial context of retrieved memories. *Science*. 2013. 342 (6162): 1111–1114.
- Mo L., Xu G., Kay P., Tan L.H. Electrophysiological evidence for the left-lateralized effect of language on preattentive categorical perception of color. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2011. 108 (34): 14026–14030.
- Mollon J.D. Color vision: opsins and options. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1999. 96 (9): 4743–4745.
- Mollon J.D. A neural basis for unique hues? *Curr Biol*. 2009. 19(11): R441–2; author reply R442–3.
- Morita T., Kochiyama T., Okada T., Yonekura Y., Matsumura M., Sadato N. The neural substrates of conscious color perception demonstrated using fMRI. *Neuroimage*. 2004. 21 (4): 1665–1673.
- Murphey D.K., Yoshor D., Beauchamp M.S. Perception matches selectivity in the human anterior color center. *Curr Biol*. 2008. 18 (3): 216–20.
- Nasr S., Polimeni J.R., Tootell R.B. Interdigitated Color- and Disparity-Selective Columns within Human Visual Cortical Areas V2 and V3. *J Neurosci*. 2016. 36 (6): 1841–1857.
- Nieder A. Neural constraints on human number concepts. *Curr Opin Neurobiol*. 2020. 60: 28–36.
- Nigam S., Pojoga S., Dragoi V. A distinct population of heterogeneously color-tuned neurons in macaque visual cortex. *Sci Adv*. 2021. 7 (8).
- Parkes L.M., Marsman J.B., Oxley D.C., Goulernas J.Y., Wuerger S.M. Multivoxel fMRI analysis of color tuning in human primary visual cortex. *J Vis*. 2009. 9 (1): 11–13.
- Persichetti A.S., Thompson-Schill S.L., Butt O.H., Brainard D.H., Aguirre G. K. Functional magnetic resonance imaging adaptation reveals a noncategorical representation of hue in early visual cortex. *J Vis*. 2015. 15 (6): 18.
- Rajaei N., Aoki N., Takahashi H.K., Miyaoka T., Kochiyama T., Ohka M., Sadato N., Kitada R. Brain networks underlying conscious tactile perception of textures as revealed using the velvet hand illusion. *Hum Brain Mapp*. 2018. 39 (12): 4787–4801.
- Rajendran S., Maule J., Franklin A., Webster M.A. Ensemble coding of color and luminance contrast. *Atten Percept Psychophys*. 2021. 83(3): 911–924.
- Regier T., Kay P. Language, thought, and color: Whorf was half right. *Trends Cogn Sci*. 2009. 13 (10): 439–446.
- Regier T., Kay P., Cook R.S. Focal colors are universal after all. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2005. 102 (23): 8386–8391.
- Regier T., Xu Y. The Sapir-Whorf hypothesis and inference under uncertainty. *Wiley Interdiscip Rev Cogn Sci*. 2017. 8 (6).
- Rosenthal I.A., Singh S.R., Hermann K.L., Pantazis D., Conway B.R. Color Space Geometry Uncovered with Magnetoencephalography. *Curr Biol*. 2021. 31 (5): 1127–1128.
- Rowe M.H. Trichromatic color vision in primates. *News Physiol Sci*. 2002. 17: 93–98.
- Schein S.J., Desimone R. Spectral properties of V4 neurons in the macaque. *J Neurosci*. 1990. 10 (10): 3369–3389.
- Schrödinger E. What is life?: the physical aspects of the living cell (Repr. ed.). 2001: Cambridge Univ. Press.
- Sharpe L.T., Stockman A., Jagle H., Knau H., Klausen G., Reitner A., Nathans J. Red, green, and red-green hybrid pigments in the human retina: correlations between deduced protein sequences and psychophysically measured spectral sensitivities. *J Neurosci*. 1998. 18 (23): 10053–10069.
- Skelton A.E., Catchpole G., Abbott J.T., Bosten J.M., Franklin A. Biological origins of color categorization. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2017. 114 (21): 5545–5550.
- Stoughton C.M., Conway B.R. Neural basis for unique hues. *Curr Biol*. 2008. 18 (16): R698–699.
- Teichmann L., Grootswagers T., Moerel D., Carlson T.A., Rich A.N. Temporal dissociation of neural activity

- underlying synesthetic and perceptual colors. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2021. 118(6).
- Thierry G., Athanasopoulos P., Wiggett A., Dering B., Kuipers J.R. Unconscious effects of language-specific terminology on preattentive color perception. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2009. 106 (11): 4567–4570.
- Tregillus K.E.M., Isherwood Z.J., Vanston J.E., Engel S.A., MacLeod D.I.A., Kuriki I., Webster M.A. Color Compensation in Anomalous Trichromats Assessed with fMRI. *Curr Biol*. 2021. 31 (5): 936–942 e4.
- Umbach G., Kantak P., Jacobs J., Kahana M., Pfeiffer B.E., Sperling M., Lega B. Time cells in the human hippocampus and entorhinal cortex support episodic memory. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2020. 117 (45): 28463–28474.
- Vandenbroucke A.R.E., Fahrenfort J.J., Meuwese J.D.I., Scholte H.S., Lamme V.A.F. Prior Knowledge about Objects Determines Neural Color Representation in Human Visual Cortex. *Cereb Cortex*. 2016. 26 (4): 1401–1408.
- Vautin R.G., Dow B.M. Color cell groups in foveal striate cortex of the behaving macaque. *J Neurophysiol*. 1985. 54 (2): 273–292.
- Viénot F., Brettel H., Ott L., M'Barek A.B., Mollon J.D. What do colour-blind people see? *Nature*. 1995. 376 (6536): 127–128.
- Whitford T.J., Jack B.N., Pearson D., Griffiths O., Luque D., Harris A.W., Spencer K.M., Le Pelley M.E. Neurophysiological evidence of efference copies to inner speech. *Elife*. 2017. 6.
- Winawer J., Witthoft N., Frank M.C., Wu L., Wade A.R., Boroditsky L. Russian blues reveal effects of language on color discrimination. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2007. 104 (19): 7780–7785.
- Witthoft N., Winawer J., Eagleman D.M. Prevalence of learned grapheme-color pairings in a large online sample of synesthetes. *PLoS One*. 2015. 10(3): e0118996.
- Witzel C., Gegenfurtner K.R. Categorical perception for red and brown. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 2016. 42 (4): 540–570.
- Witzel C., Maule J., Franklin A. Red, yellow, green, and blue are not particularly colorful. *J Vis*. 2019. 19 (14): 27.
- Wool L.E., Kombar S.J., Kremkow J., Jansen M., Li X., Alonso J. M., Zaidi Q. Salience of unique hues and implications for color theory. *J Vis*. 2015. 15(2).
- Xiao Y., Casti A., Xiao J., Kaplan E. Hue maps in primate striate cortex. *Neuroimage*. 2007. 35 (2): 771–786.
- Xiao Y., Wang Y., Felleman D.J. A spatially organized representation of colour in macaque cortical area V2. *Nature*. 2003. 421 (6922): 535–9.
- Yang J., Kanazawa S., Yamaguchi M.K., Kuriki I. Cortical response to categorical color perception in infants investigated by near-infrared spectroscopy. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2016. 113 (9): 2370–2375.
- Yasuda M., Banno T., Komatsu H. Color selectivity of neurons in the posterior inferior temporal cortex of the macaque monkey. *Cereb Cortex*. 2010. 20 (7): 1630–1646.
- Zaslavsky N., Kemp C., Regier T., Tishby N. Efficient compression in color naming and its evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2018. 115 (31): 7937–7942.
- Zeki S. The representation of colours in the cerebral cortex. *Nature*. 1980. 284 (5755): 412–418.

COLOR PERCEPTION AND ITS CODING IN SIMIAN NEOCORTEX

N. A. Aseyev[#]

[#]e-mail: aseyev@ihna.ru

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia

Perception of color by human and nonhuman primates is a complex problem, which is studied not only by neurophysiology, but also by neighboring fields of science such as psychophysiology, psycholinguistics, and even philosophy. With neurophysiology as a starting point, I review contributions of adjacent fields in understanding of the primates' color space encoding. All known at the moment neurophysiologic mechanisms of color perception by primates are reviewed and a hypothetical way of color stimuli processing is proposed, suggesting at a final stage involvement of conceptual (gnostic) neurons encoding only colors of visual stimuli.

Keywords: color vision, perception, primates, coding, qualia, neocortex, neuron

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ:
ВОСПРИЯТИЕ ВНЕШНИХ СТИМУЛОВ, ДВИГАТЕЛЬНАЯ
АКТИВНОСТЬ, ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ**

УДК 577.353

**ХОДЬБА ДЕЦЕРЕБРИРОВАННОЙ КОШКИ ПРИ ОДНОВРЕМЕННО
РАЗЛИЧНЫХ СКОРОСТЯХ НА РАСЩЕПЛЕННОМ ТРЕДБАНЕ**

© 2023 г. В. А. Ляховецкий¹, П. Ю. Шкорбатова^{2, 4}, О. В. Горский^{3, 4},
П. Е. Мусиенко^{3, 4}, Н. С. Меркульева^{2, *}

¹Институт физиологии им И.П. Павлова РАН, лаб. физиологии движения, Санкт-Петербург, Россия

²Институт физиологии им И.П. Павлова РАН, лаб. нейроморфологии, Санкт-Петербург, Россия

³Институт физиологии им И.П. Павлова РАН, лаб. нейромодуляции двигательных
и висцеральных функций, Санкт-Петербург, Россия

⁴Институт трансляционной биомедицины СПбГУ, лаб. нейрорепродукции, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: mer-natalia@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.02.2022 г.

После доработки 11.04.2022 г.

Принята к публикации 26.04.2022 г.

Определяющая роль сенсорного входа в инициации и модуляции локомоции показана неоднократно. Одним из способов изучения этого входа является парадигма “расщепленного” тредбана. В настоящем исследовании проведен сравнительный анализ ходьбы децеребрированной кошки по расщепленному тредбану, ленты которого двигались не только с разными скоростями (различались в 3 раза), но и в разных направлениях (вперед и назад). Показана реципрокная работа двух конечностей, а также мышц-сгибателей и разгибателей каждой конечности при таком локомоторном режиме. Выявлены две основные стратегии ходьбы: в ответ на один шаг конечности, идущей по медленной ленте тредбана, конечность, идущая по быстрой ленте, делала или один (стратегия 1 : 1), или два шага (стратегия 1 : 2); стратегии могли чередоваться. Результаты исследования позволяют предположить сохранение интеграции локомоторных сетей двух конечностей при значительном рассогласовании их сенсорных входов.

Ключевые слова: двунаправленная ходьба, центральный генератор паттерна, расщепленный тредбан, спинной мозг, децеребрация

DOI: 10.31857/S0044467723010100, **EDN:** GJNJQX

ВВЕДЕНИЕ

Большинство млекопитающих способны координировать движения конечностей посредством интеграции соответствующих центральных генераторов паттерна (ЦГП) за счет горизонтальных связей, образуемых нейронами спинного мозга (Frigon, 2017a). Одним из способов изучения координированных движений конечностей является предложенная Кулагиным и Шиком (1970) парадигма “расщепленного тредбана”, при которой каждая конечность располагается на отдельной ленте, имеющей возможность независимого движения в разных направлениях, с разной скоростью. Это обеспечивает рассогласование сенсорного входа от разных конечностей.

В большинстве работ исследована ходьба вперед, для обеспечения которой ленты тредбана движутся назад с разными скоростями. При относительно малом различии в скорости лент как животные (Кулагин, Шик, 1970), так и человек (Thelen et al., 1987; Reisman et al., 2005) сохраняют отношение циклов шага разных конечностей 1 : 1, то есть на один шаг одной из конечностей приходится один шаг другой. При увеличении различий между скоростями лент возможно изменение этого отношения (1 : 2, ..., 1 : 5), при котором на один шаг конечности, движущейся по более медленной ленте, приходится несколько шагов конечности, движущейся по более быстрой ленте. К такой ходьбе способны не только интактные (Halbertsma, 1983; Kuczynski et al., 2017), но и острые децеребрированные

(Кулагин, Шик, 1970), и хронические спинальные животные (Forssberg et al., 1980; Frigon et al., 2017b).

У животных, способных к квадрипедальной ходьбе, возможно использовать различные тредбаны для передних и задних конечностей. При этом у интактных животных возможно добиться ходьбы передними и задними конечностями в различном ритме (Akay et al., 2006). Между тем у хронических децеребрированных животных при спонтанной локомоции такой ходьбы у передних конечностей вызвать не удалось (Yanagihara et al., 1993).

При движении лент в различных направлениях с одинаковой скоростью как человек (Yang et al., 2005; Choi, Bastian, 2007), так и децеребрированные животные (Lyakhovetskii et al., 2021; Вещицкий и др., 2022) способны к двунаправленной ходьбе (ДХ), при которой одна конечность идет вперед (по ленте, движущейся назад), а другая — назад (по ленте, движущейся вперед). При этом влияние на ДХ еще более сильного рассогласования сенсорных входов, при котором каждая из лент тредбана будет обладать собственной скоростью, не исследовано. Цель настоящей работы — изучение ходьбы, обусловленной эпидуральной стимуляцией спинного мозга, в различных направлениях: вперед (ХВ), назад (ХН) и ДХ, при одновременно различной скорости лент тредбана, на модели острой децеребрированной кошки.

МЕТОДИКА

Объектом исследования являлись пять взрослых самцов кошек (весом 2.5–3.5 кг, нормальной пигментации). Экспериментальные процедуры были одобрены Комиссией по биоэтике Института физиологии им. Павлова. Эксперименты проводились в строгом соответствии с требованиями Директивы Совета Европы 2010/63EU Европейского парламента о защите животных, используемых в экспериментальных и других научных целях.

Хирургические процедуры и электростимуляция. Кошек глубоко анестезировали смесью изофлурана (2–4%) и газообразного кислорода. Трахея была канюлирована, а сонные артерии перевязаны. Животных децеребировали на преколликулярно-постмаммилярном уровне (Gerasimenko et al., 2009). Голова децеребрированного животного, позвоночный столб и таз были зафиксированы в жесткой раме. Ламинэктомия была выполнена в

области 4-го и 5-го поясничных позвонков, так, чтобы открыть доступ к дорсальной поверхности сегментов L5–L7 спинного мозга.

Регистрация ЭМГ проводилась с использованием биполярных электромиографических электродов (провода из нержавеющей стали диаметром 0.2 мм, тефлоновая изоляция), имплантированных билатерально в *m. iliopsoas* (IP, сгибатель бедра), *m. tibialis anterior* (ТА, сгибатель голеностопного сустава), *m. astrocnemius lateralis* (GL, разгибатель голеностопного сустава) обеих задних конечностей.

Анестезия была прекращена после хирургических процедур, и эксперименты были начаты через 2–3 ч после их окончания. В ходе эксперимента непрерывно контролировали температуру в прямой кишке, электрокардиограмму и частоту дыхания животного; они составляли $37 \pm 0.5^\circ\text{C}$, 110–140 ударов/мин и 20–40 вдохов/мин соответственно.

Вызов всех трех рассматриваемых в работе режимов локомоции осуществляли с помощью электрической эпидуральной стимуляции (ЭС) монополярно серебряным шариковым электродом ($d = 0.5$ мм), расположенным в одной и той же точке твердой мозговой оболочки дорсальной поверхности спинного мозга над сегментами L5–L7. Индифферентный электрод располагался в мышцах спины. Выбор этой точки для каждого животного был сделан после предварительного картирования. Точное расположение точки стимуляции в сегменте спинного мозга было определено посмертно на основе бескорешково-корешкового варианта сегментарного деления спинного мозга (Shkorbatova et al., 2019). Была использована стимуляция со следующими параметрами: частота 5 Гц; длительность импульса 0.2–0.5 мс; ток 80–300 мкА (Merkulyeva et al., 2018).

Задние конечности были расположены на отдельных лентах тредбана, движущихся одновременно назад (для ХВ), одновременно вперед (для ХН) (Buford et al., 1990; Musienko et al., 2012) или в противоположных направлениях (для ДХ). “Базовая” скорость обеих лент была изначально равна 0.45 м/с для всех наблюдаемых типов локомоции. Далее скорость одной ленты тредбана уменьшали до 0.2 м/с, в то время как скорость другой ленты увеличивали до 0.7 м/с. Расстояние между лентой беговой дорожки и фиксированным тазом составляло 19–25 см.

Анализ и статистика. Чтобы охарактеризовать кинематику локомоторных движений, на гребне подвздошной кости, головке бедра, латеральном мыщелке бедра, латеральной стороне лодыжки и пятом плюсневом суставе были установлены светоотражающие маркеры, а вид сбоку шагающей кошки был записан на видео (частота 50 кадров/с). Для сравнения кинематики при различных режимах локомоции видеозаписи анализировались покадрово. Углы в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах измеряли в тот момент, когда конечность была максимально согнута во время фазы переноса, и в момент, когда она была максимально вытянута в фазе опоры. Диапазоны изменения углов были рассчитаны как разность между этими значениями для каждого сустава. Кроме того, были записаны движения вперед-назад (А-Р) конечностей (с помощью двух потенциометрических датчиков, прикрепленных к лодыжкам), и силы реакции опоры каждой конечности, которые были синхронизированы с видео. Сигналы от электродов ЭМГ, потенциометрических и силовых датчиков усиливались и оцифровывались с частотой дискретизации 20 кГц.

Чтобы выявить асимметрию локомоторных движений левой и правой задних конечностей, коэффициент асимметрии длины шага вычисляли как $|S_{\text{left}} - S_{\text{right}}| / (S_{\text{left}} + S_{\text{right}})$, где S_{left} и S_{right} — длины шагов левой и правой конечности соответственно. Длина шага рассчитывалась как расстояние между положением лапы в начале и в конце фазы опоры. Коэффициент асимметрии периода шага рассчитывали аналогично: $|T_{\text{left}} - T_{\text{right}}| / (T_{\text{left}} + T_{\text{right}})$, где T_{left} и T_{right} — периоды шагов левой и правой конечности соответственно. Стабильность локомоторных движений отдельной конечности в ростокаудальной плоскости оценивалась с использованием коэффициента самоподобия (амплитуда второго пика автокорреляционной функции временного ряда движений отдельной конечности в А-Р плоскости (Kim et al., 2007)). Для оценки каждого из параметров в анализ брали по 10 последовательных шагов.

Данные представлены как среднее значение $\pm$ стандартное отклонение. Статистическая значимость на уровне 0.05 оценивалась с помощью W-критерия Уилкоксона для отличий силы реакции опоры между шагами конечности, идущей по “быстрой” ленте при

выборе стратегии ХВ 1 : 2, и с помощью критерия Краскела—Уоллиса в иных случаях.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Все пять животных были способны к ХВ, три из них были также способны к ХН и ДХ при базовой скорости лент и при их одновременно различной скорости.

Ходьба вперед. При ХВ были возможны две различных стратегии адаптации к одновременно различной скорости лент. Варьировалась либо длина шага, с сохранением соответствия между числом шагов двух конечностей (стратегия “1 : 1”; показана у 4 из 5 животных), либо длительность шага, тогда на 1 шаг конечности, идущей по “медленной” ленте, конечность, идущая по “быстрой” ленте тредбана, делала 2 шага (стратегия “1 : 2”; показана у 3 из 5 животных) (рис. 1 (а)). Обе эти стратегии, обладающие сходной ростокаудальной стабильностью (рис. 2 (г)) за счет согласованной работы мышц, могли использоваться в рамках одной пробы (рис. 1 (а)). У одного животного также наблюдались кратковременные (менее 5 шагов) эпизоды ХВ со стратегией 1 : 3, когда на 1 шаг конечности, идущей по “медленной” ленте, конечность, идущая по “быстрой” ленте тредбана, делала 3 шага.

В случае стратегии 1 : 2, длины двух последовательных шагов по “быстрой” ленте тредбана, приходящихся на 1 шаг по “медленной” ленте, могли быть равны или значительно отличаться друг от друга; в последнем случае первый из шагов был коротким (рис. 1 (а)). Иногда лапа во время этого первого шага даже не касалась тредбана, а шагала в воздухе. Как следствие этого, в среднем сила реакции опоры для первого шага “быстрой” конечности была меньше, чем для второго (4.5 ± 4.3 Н против 8.7 ± 3.3 Н, $W(6) = 21$, $p = 0.0313$). Эти шаги анализировали отдельно (помечены соответствующим образом на рисунках).

Отметим также, что, несмотря на то, что при стратегии 1 : 2 на потенциометрической кривой “медленной” конечности присутствует только 1 пик (соответствует ее последовательному движению вперед и назад), на кривой силовой платформы можно видеть 2 пика (второй обозначен серой стрелкой), что свидетельствует о переменной нагрузке во время ее фазы опоры, не сопровождающейся активностью сгибателей (“медленная” конечность продолжает находиться в фазе опо-

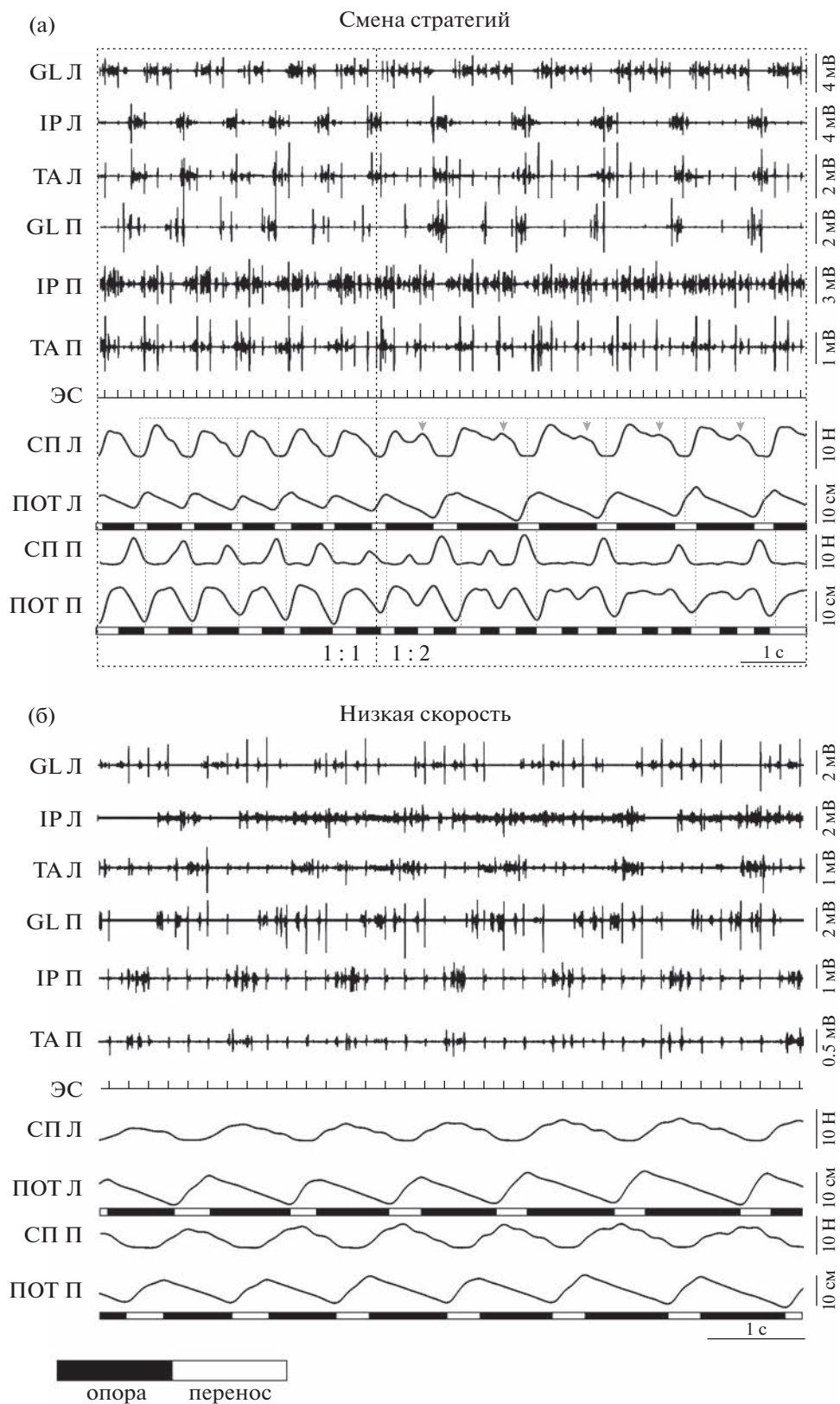


Рис. 1. Ходьба вперед: (а) при одновременно различной скорости лент — показана смена двух стратегий 1 : 1 и 1 : 2, (б) при медленной скорости обеих лент. Л — левая конечность, П — правая, ТА — *tibialis anterior*, GL — *gastrocnemius lateralis*, IP — *iliopsoas*, СП — силы реакции опоры, ЭС — канал эпидуральной стимуляции, ПОТ — траектории движения конечностей, белые прямоугольники — перенос, черные прямоугольники — опора. Серые стрелки — дополнительные максимумы нагрузки на левую конечность, идущую по более медленной ленте.

Fig. 1. Forward stepping: (а) at simultaneously unequal belt speed; the change of strategy is shown (1 : 1 and 1 : 2), (б) at low speed of both belts. Л, П — left and right hindlimb, ТА — *tibialis anterior*, GL — *gastrocnemius lateralis*, IP — *iliopsoas*, СП — ground reaction forces, ЭС — channel of epidural stimulation, ПОТ — trajectories of hindlimb movement, white and black rectangles — swing and stance phases. Gray arrows — additional maxima of load onto left hindlimb stepping at low-speed belt.

ры) (рис. 1 (а)). Оба этих пика реципрокны пикам на силовой платформе “быстрой” конечности. Мы сравнили эти данные с потенциометрическими и силовыми кривыми при ходьбе по тредбану с медленной скоростью движения обеих лент; как можно видеть (рис. 1(б)), появления второго толчка при этом не происходит.

Длительность фазы опоры (рис. 2 (а)), но не переноса (рис. 2 (б)), зависела от стратегии ходьбы (KW = 25.08, $p = 0.0001$). Длительность фазы опоры конечности, идущей по медленной ленте при ходьбе 1 : 1, была

больше, чем для первого шага конечности, идущей с повышенной скоростью при ходьбе 1 : 2 (0.51 ± 0.10 с против 0.29 ± 0.09 с, $p = 0.0495$). Длительность фазы опоры конечности, идущей по медленной ленте при ходьбе 1 : 2, была больше, чем для базовой скорости и для обоих шагов конечности, идущей с повышенной скоростью при ходьбе 1 : 2 (0.98 ± 0.13 с против 0.39 ± 0.10 с, $p = 0.0262$, 0.29 ± 0.09 с, $p = 0.0003$ и 0.34 ± 0.07 с, $p = 0.0026$ соответственно). За счет отличий длительности фазы опоры достоверно различались и периоды шагов (KW = 16.62, $p = 0.0053$): при

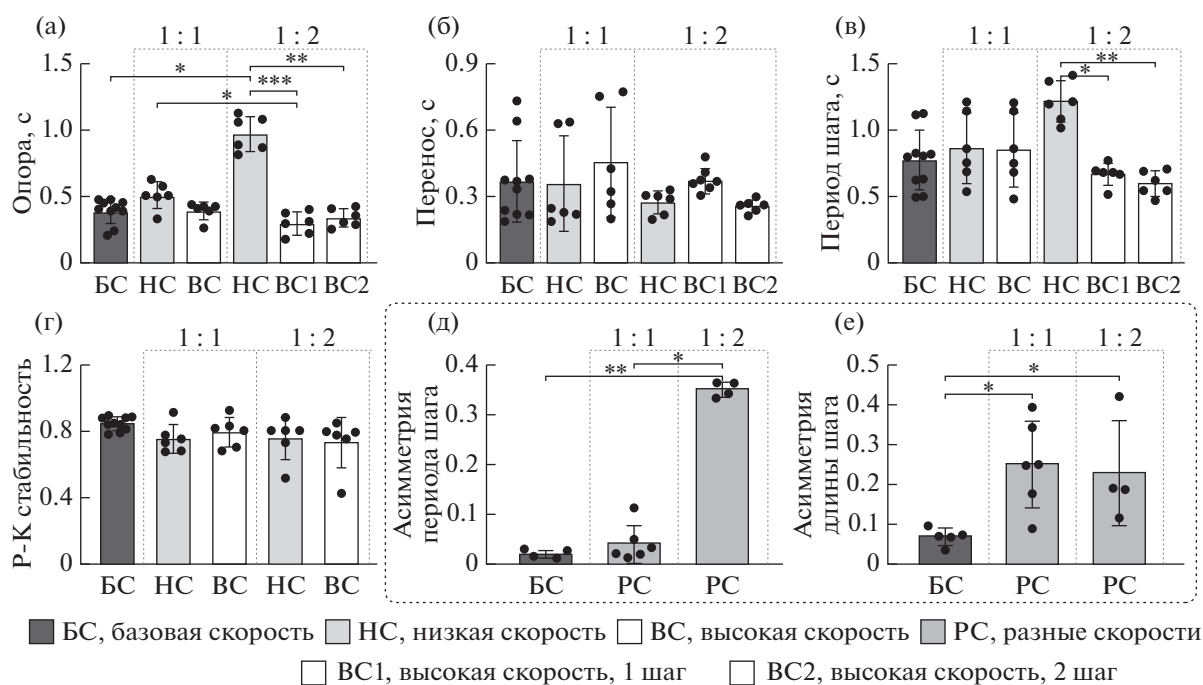


Рис. 2. Зависимость характеристик ходьбы вперед (ХВ) (1 : 1 и 1 : 2) (длительность фазы опоры (а) и переноса (б), период (в) шага, ростокаудальная стабильность (г), асимметрия длительности (д) и длины (е) шага) от скорости лент. Ось абсцисс — группы. Среднее $\pm$ СОТкл.

Fig. 2. The dependence of forward stepping (ХВ) (1 : 1 и 1 : 2) parameters onto the belt speed: (а), (б) — swing and stance duration, (в) — stepping period, (г) — rostrocaudal stability, (д) — stepping period asymmetry, (е) — step length asymmetry. Abscissa: groups (BC — baseline speed, HC — low speed, BC — high speed, PC — different speeds, BC1, BC2 — first and second steps at 1 : 2 strategy). Mean $\pm$ SD.

Таблица 1. Значения суставных углов при разных типах локомоции (среднее $\pm$ станд.отклонение). БС — базовая скорость, НС — низкая скорость, ВС — высокая скорость (ВС1 и ВС2 — первый и второй шаг во время стратегии 1 : 2). *, ** — отличия при уровне значимости $p < 0.05$ и $p < 0.01$ соответственно. После знака “*” следует указание на условие, с которым отличие достоверно

Table 1. Values of hindlimb joint angle ranges for different types of locomotion. БС — base speed, НС — low speed, ВС — high speed (BC1 and BC2 are the first and second steps during the 1 : 2 strategy). *, ** — differences at $p < 0.05$ and $p < 0.01$ levels, respectively. The star sign is followed by denotation of the condition with which the difference is significant. ХВ — forward stepping, ХН — backward stepping. Mean $\pm$ SD

ХОДЬБА ВПЕРЕД						
Сустав	БС	Стратегия 1 : 1		Стратегия 1 : 2		
		НС	ВС	НС	ВС1	ВС2
Бедро°	24.5 ± 6.6	13.2 ± 4.1 **BC2	21.2 ± 6.2	24.1 ± 4.7	17.3 ± 9.9	29.9 ± 6.3
Колено°	30.0 ± 14.6	16.3 ± 8.0	25.3 ± 8.1	19.6 ± 8.2	20.2 ± 10.2	11.7 ± 4.8
Голень°	51.7 ± 17.4	36.4 ± 10.0	52.2 ± 12.9	50.3 ± 11.8	37.2 ± 15.7	55.3 ± 12.8
ХОДЬБА НАЗАД						
Сустав	БС	Стратегия 1 : 1		Стратегия 1 : 2		
		НС	ВС	Нет		
Бедро°	7.6 ± 4.3	6.5 ± 7.9	6.6 ± 5.9			
Колено°	48.2 ± 13.6	41.4 ± 14.1	39.2 ± 13.0			
Голень°	31.2 ± 15.5	34.0 ± 13.7	31.0 ± 7.1			
ДУНАПРАВЛЕННАЯ ХОДЬБА; СТРАТЕГИЯ 1 : 1						
Сустав	ХОДЬБА НАЗАД (ХН)			ХОДЬБА ВПЕРЕД (ХВ)		
	БС	НС	ВС	БС	НС	ВС
Бедро°	3.4 ± 2.4 *ХВ БС **ХВ ВС	6.4 ± 4.3	4.2 ± 3.2 *ХВ БС	17.7 ± 6.9	10.6 ± 6.2	20.7 ± 4.3
Колено°	39.1 ± 10.2	35.6 ± 14.7	44.0 ± 11.0 *ХВ НС	27.3 ± 7.0	20.3 ± 10.1	31.6 ± 8.7
Голень°	23.8 ± 9.0 *ХВ ВС	22.6 ± 11.5 *ХВ ВС	25.1 ± 8.9 *ХВ ВС	51.6 ± 15.2	44.1 ± 10.6	55.1 ± 10.5

ходьбе 1 : 2 период шагов конечности, идущей по медленной ленте, был больше, чем период обоих шагов конечности, идущей по быстрой ленте (1.22 ± 0.16 с против 0.67 ± 0.08 с, $p = 0.0279$ и 0.59 ± 0.09 с, $p = 0.0032$ соответственно) (рис. 2 (в)).

Наблюдались достоверные различия в асимметрии длительности шага ($KW = 11.7$, $p = 0.0002$) за счет отличий в асимметрии периодов для ходьбы 1 : 2 по сравнению с ХВ на базовой скорости и с ХВ 1 : 1 при различной скорости лент (0.34 ± 0.02 против 0.02 ± 0.01 , $p = 0.0036$ и 0.04 ± 0.04 , $p = 0.0357$ соответственно) (рис. 2д), а также достоверные отличия в длине шага ($KW = 9.348$, $p = 0.0036$) за счет отличий в асимметрии длины шага для

ХВ на базовой скорости по сравнению с ходьбой 1 : 1 и 1 : 2 при различной скорости лент (0.07 ± 0.02 против 0.25 ± 0.11 , $p = 0.0199$ и 0.23 ± 0.11 , $p = 0.0235$ соответственно) (рис. 2 (е)).

Сравнение суставных углов конечностей показало, что длина шагов конечности, идущей по более медленной ленте при ходьбе 1 : 1, ниже за счет изменения объема движения в бедре (табл. 1) ($KW = 16.19$, $p = 0.0063$): объем движения в бедре конечности, идущей по более медленной ленте при ходьбе 1 : 1, ниже, чем для второго шага конечности, идущей по более быстрой ленте при ходьбе 1 : 2 ($13.2 \pm 4.1^\circ$ против $30.0 \pm 6.3^\circ$, $p = 0.0040$), а объем движений в колене и голеностопе не зависит от стратегии ХВ (табл. 1).

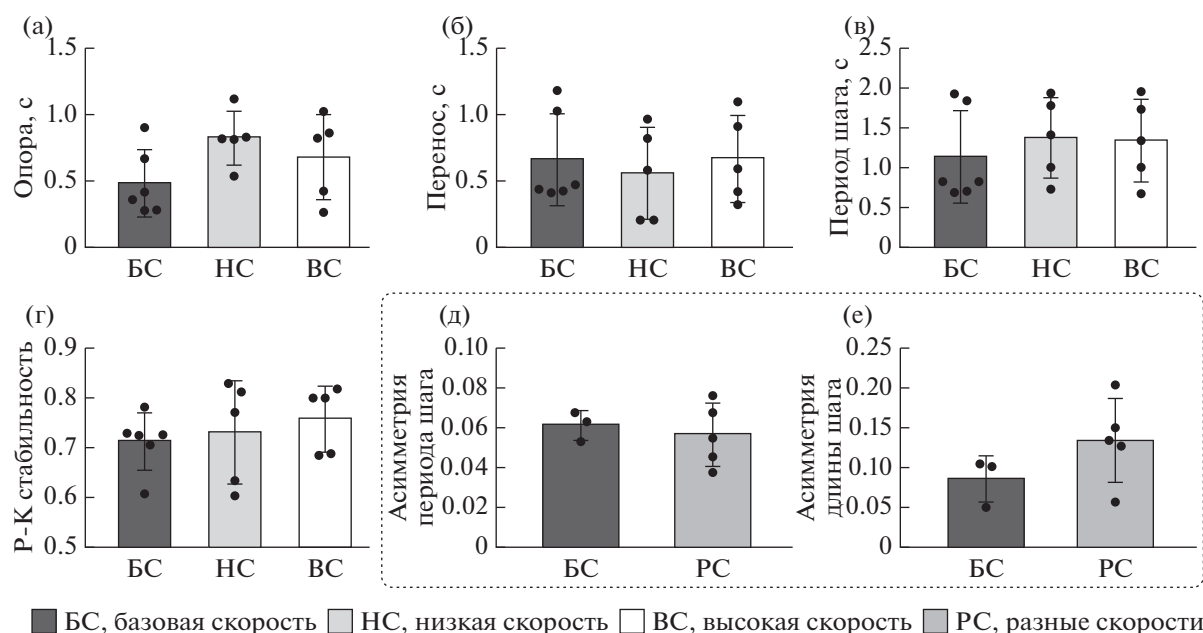


Рис. 3. Зависимость характеристик ходьбы назад (ХН) 1 : 1 (длительность фазы опоры (а) и переноса (б), период (в) шага, ростокаудальная стабильность (г), асимметрия длительности (д) и длины (е) шага) от скорости лент. Ось абсцисс — группы. Среднее $\pm$ СОткл.

Fig. 3. The dependence of backward stepping (ХН) parameters onto the belt speed: (а), (б) — swing and stance duration, (в) — stepping period, (г) — rostrocaudal stability, (д) — stepping period asymmetry, (е) — step length asymmetry. Abscissa: groups (BC — baseline speed, HC — low speed, VC — high speed, PC — different speeds). Mean $\pm$ SD.

Ходьба назад. При ХН во всех опытах при различных скоростях лент у всех трех животных наблюдалась ходьба 1 : 1, причем характеристики ХН не менялись по сравнению с ХН на базовой скорости (рис. 3).

Двунаправленная ходьба. При ДХ при различных скоростях лент тредбана всегда, за исключением одного эпизода, речь о котором пойдет ниже, у всех трех животных наблюдалась ходьба 1 : 1, то есть одному шагу правой конечности соответствовал один шаг левой конечности. При этом сохранялось своеобразие, характерное для ДХ при равных скоростях лент: шаги конечности, идущей вперед, по кинематическим параметрам были подобны шагам при однонаправленной ХВ, а шаги конечности, идущей назад — шагам при однонаправленной ХН (рис. 4). Среди шести вариантов ходьбы (конечность двигалась вперед или назад, при базовой, высокой или низкой скорости соответственно) показано лишь одно достоверное различие по длительности фазы опоры ($KW = 16.07$, $p = 0.0066$): между конечностью, идущей назад при базовой скорости и конечностью, идущей вперед при низкой скорости (0.37 ± 0.10 с против 0.62 ± 0.10 с, $p = 0.0129$) (рис. 4 (а)). При этом при

одновременно различной скорости лент тредбана периоды шагов обеих лап остаются одинаковыми (рис. 4 (в)), с низкой асимметрией длительности шагов и высокой ростокаудальной стабильностью, что свидетельствует о высокой координации движений (рис. 4 (г, д)). Любопытно, что, когда скорость лент становится различной, асимметрия длины шага уменьшается, то есть длина шагов конечностей, идущих одновременно вперед и назад, несколько выравнивается ($KW = 6.34$, $p = 0.0348$) (рис. 4 (е)).

Объем движения в суставах во время двунаправленной ходьбы по тредбану с разными скоростями лент в целом зависит от направления ходьбы ($KW = 22.28$, $p = 0.0005$, $KW = 13.77$, $p = 0.0171$ и $KW = 22.41$, $p = 0.0004$ для тазобедренного, коленного сустава и голеностопа соответственно) (табл. 1). Это выражается в снижении объема движения в бедре для конечности, идущей назад при базовой скорости ленты по сравнению с объемом движения в бедре для конечности, идущей вперед при базовой и повышенной скоростях ленты ($3.43 \pm 2.38^\circ$ против $17.7 \pm 6.93^\circ$, $p = 0.0174$ и $20.72 \pm 4.31^\circ$, $p = 0.0058$ соответственно); а также — для конечности, идущей назад при

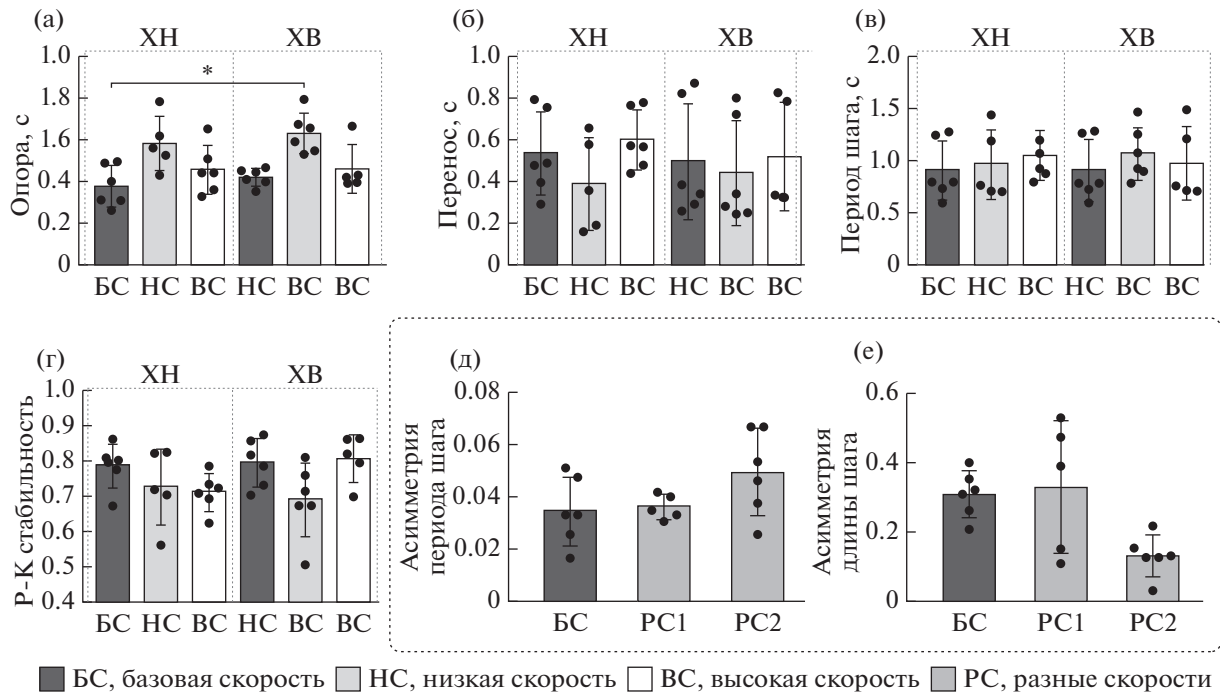


Рис. 4. Зависимость характеристик двунаправленной ходьбы (ДХ) 1 : 1 (длительность фазы опоры (а) и переноса (б), период (в) шага, rostrocaudальная стабильность (г), асимметрия длительности (д) и длины (е) шага) от скорости лент. Ось абсцисс – группы. PC1 – режим различной скорости лент, при котором по медленной ленте конечность движется назад, PC2 – режим различной скорости лент, при котором по медленной ленте конечность движется вперед. Среднее $\pm$ СОТкл.

Fig. 4. The dependence of bidirectional stepping (ДХ) parameters onto the belt speed: (а), (б) – swing and stance duration, (в) – stepping period, (г) – rostrocaudal stability, (д) – stepping period asymmetry, (е) – step length asymmetry. Abscissa: groups (BC – baseline speed, HC – low speed, BC – high speed, PC – different speeds). PC1 – mode of different belt speeds, in which the limb moves backward along the slow belt, PC2 – mode of different belt speeds, in which the limb moves forward along the slow belt. XB – forward stepping, XH – backward stepping. Mean $\pm$ SD.

повышенной скорости ленты по сравнению с объемом движения в бедре для конечности, идущей вперед при базовой и повышенной скоростях ленты ($4.2 \pm 3.23^\circ$ против $17.7 \pm 6.93^\circ$, $p = 0.0487$ и $20.72 \pm 4.31^\circ$, $p = 0.0167$ соответственно). Объем движения в голеностопе для конечности, идущей вперед при повышенной скорости ленты, выше, чем для конечности, идущей назад при базовой, пониженной и повышенной скорости ленты ($55.12 \pm 10.47^\circ$ против $23.77 \pm 9.05^\circ$, $p = 0.022$, $22.64 \pm 11.49^\circ$, $p = 0.0327$ и $25.07 \pm 8.86^\circ$, $p = 0.0335$ соответственно). Напротив, объем движения в коленном суставе выше для конечности, идущей назад при повышенной скорости ленты, по сравнению с конечностью, идущей вперед при пониженной скорости ленты ($44.03 \pm 11^\circ$ против $20.33 \pm 10.12^\circ$, $p = 0.0175$).

В одной пробе у одного из животных удалось вызвать ДХ в стратегии 1 : 2, длящуюся

более 10 шагов “медленной” конечности (рис. 5). При этом ходьба назад осуществлялась по медленной (левой), а ходьба вперед – по быстрой (правой) ленте. Более быстрый шаг правой конечности (помечен стрелками) иногда осуществлялся в воздухе (сила реакции опоры правой конечности отсутствует). Такая ходьба характеризовалась высокой длительностью фазы опоры “медленной” конечности (0.86 ± 0.07 с) и высокой асимметрией длительности шагов (0.30). Между тем наблюдаемая ходьба была координированной, фазы переноса двух конечностей не пересекались, т.е. безопорная фаза ходьбы задних конечностей отсутствовала. Сгибатели левой конечности (IP Л, ТА Л) работали в фазе с разгибателем правой конечности (GL П) и в противофазе с разгибателем левой конечности (GL Л) и со сгибателями правой конечности (IP П, ТА П). Аналогично, сгибатели пра-

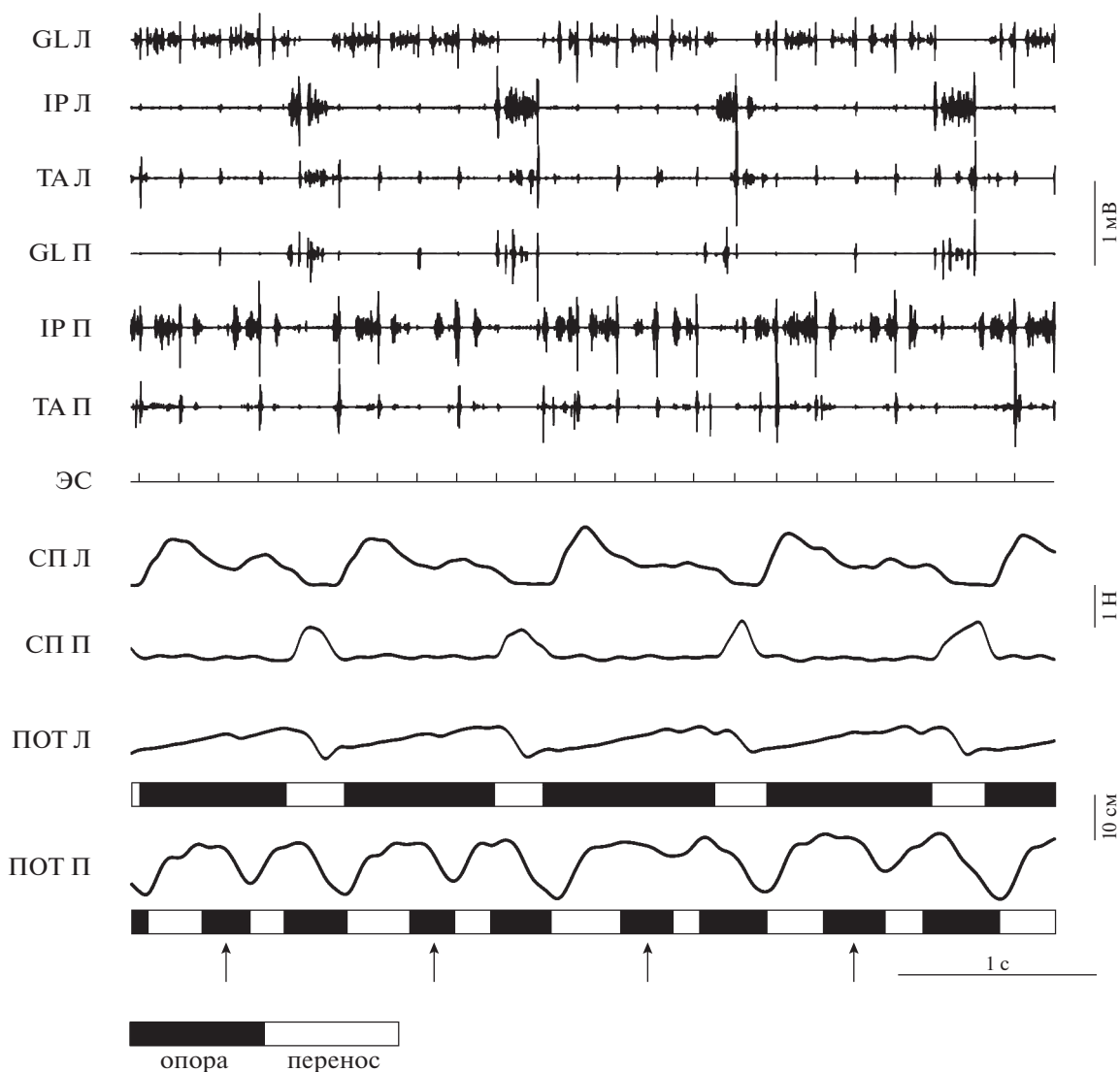


Рис. 5. Двухнаправленная ходьба 1 : 2 при одновременно различной скорости лент (левая конечность идет назад, а правая – вперед). Л – левая конечность, П – правая, ТА – *tibialis anterior*, GL – *gastrocnemius lateralis*, IP – *iliopsoas*, СП – силы реакции опоры, ЭС – канал эпидуральной стимуляции, ПОТ – траектории движения конечностей, белые прямоугольники – перенос, черные прямоугольники – опора. Стрелками помечены более короткие шаги правой конечности.

Fig. 5. Bidirectional 1 : 2 stepping at simultaneously unequal belts speed (left hindlimb moves backward, right hindlimb moves forward). Л, П – left and right hindlimb, ТА – *tibialis anterior*, GL – *gastrocnemius lateralis*, IP – *iliopsoas*, СП – ground reaction forces, ЭС – channel of epidural stimulation, ПОТ – trajectories of hindlimb movement, white and black rectangles – swing and stance phases. Arrows mark shorter steps of the right hindlimb.

вой конечности (IP П, ТА П) работали в фазе с разгибателем левой конечности (GL Л).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Неоднократно показана значительная роль афферентного входа в инициации и модуляции локомоции (см. (Rossignol et al., 2006)). Парадигма “расщепленного” тредбана позволяет изучать последствия модификации

этого входа. Ходьба при одновременно различной скорости лент исследовалась у интактных кошек (Halbertsma, 1983), при стимуляции мезэнцефалической локомоторной области у децеребрированной кошки (Кулагин, Шик, 1970) и у хронических спинальных кошек при спонтанной ходьбе по тредбану (Forssberg et al., 1980) или при стимуляции промежности (Frigon et al., 2017b). По-видимому, в настоящей работе ходьба по расщеп-

ленному тредбану впервые рассмотрена при ЭС децеребрированной кошки.

Мы показали, что при ХВ при одновременно различных скоростях лент тредбана одному шагу конечности, идущей по медленной ленте, может соответствовать или 1 шаг конечности, идущей по быстрой ленте (стратегия 1 : 1), или 2 шага (стратегия 1 : 2). При этом длительность фазы опоры “медленной” конечности максимальна среди всех вариантов ХВ, что хорошо согласуется с литературными данными о ходьбе как спинальных (Forssberg et al., 1980), так и интактных (Halbertsma, 1983) животных. Большее влияние скорости на длительность фазы опоры, а не переноса, хорошо согласуется с предположением, высказанным еще в 1975 S. Grillner, о большем автоматизме фазы переноса по сравнению с фазой опоры (Pearson, Duysens, 1976), подтвержденном позже на примере интактной кошки (Halbertsma, 1983).

Обе эти стратегии (ходьба 1 : 1 и ходьба 1 : 2) могли использоваться в рамках одной пробы, в отличие от хронических спинальных кошек, сразу выбирающих стратегию ходьбы 1 : 2 (Frigon et al., 2017b). Иных кратностей длительности шагов конечностей (помимо кратковременных эпизодов ходьбы 1 : 3 у одного животного) не наблюдалось. Возможно, они могут возникать лишь у спинальных животных (Halbertsma, 1983; Frigon et al., 2017); при электрической стимуляции поясничного утолщения пациентов, страдающих параличом, также изредка вызывались локомоторные движения ног в стратегии 1 : 2 и 1 : 3 (Shapkova, 2004). Длина двух последовательных шагов “быстрой” конечности могла быть различна аналогично наблюдениям Forssberg et al. (1980) и Frigon et al. (2017b), но эти шаги могли и незначительно отличаться друг от друга. Напротив, при ХН стратегии локомоции 1 : 2 не наблюдалось.

Сопоставление данных потенциометрических кривых и силовых платформ при ходьбе 1 : 2 показало, что “медленная” конечность, несмотря на один шаг, совершает при этом не одно, но два толчковых движения; оба они находятся в реципрокных отношениях с двумя шагами “быстрой” конечности. Двойной толчок мы не связываем с медленной скоростью движения тредбана *per se*, поскольку при равной медленной скорости лент с обеих сторон появления второго толчка не происходит. Складывается впечатление, что на “медленной” стороне происходит подавление

второй фазы переноса, с сохранением второй фазы опоры. При этом сила реакции опоры “быстрой” конечности преимущественно выше в том шаге, который приходится на конец фазы опоры “медленной” конечности, предположительно за счет афферентного сигнала растяжения сгибателей, оказывающего дополнительное реципрокное тормозное воздействие на контралатеральный сгибательный полуцентр (Frigon et al., 2017a).

Мы полагали, что более сильная модификация приведет к более мощному воздействию на локомоторный паттерн, и одновременно модифицировали как скорости двух лент тредбана, так и направление их движения (Lyakhovetskii et al., 2021). Однако при ДХ по расщепленному тредбану преимущественно наблюдается стратегия локомоции 1 : 1, а при стратегии локомоции 1 : 2 два шага делает конечность, идущая вперед по более быстрой ленте. При этом межконечностная координация сохраняется, а безопорная фаза ходьбы отсутствует, что свидетельствует о тесной связи между ЦГП обеих конечностей и при таком рассогласовании сенсорных входов. Такая связь может быть объяснена в рамках двухуровневой модели ЦГП, включающей уровень генерации ритма, обеспечивающий стабильный и согласованный период шага конечностей, и уровень генерации паттерна, обеспечивающий мышечную активность, зависящую от направления ходьбы. Сгибательные полуцентры уровня генерации ритма двух ЦГП связаны между собой реципрокными тормозными связями (Вещицкий и др., 2022), вследствие чего при ходьбе 1 : 2 фаза одновременного сгибания обеих задних конечностей не возникает. Во время ДХ по расщепленному тредбану с различными скоростями лент главным образом используется стратегия 1 : 1, характерная для однонаправленной ХН. Предположительно, конечность, идущая назад, затрудняет использование стратегии 1 : 2, поэтому такая ДХ была вызвана лишь в единственном файле у одного животного.

Несмотря на кажущуюся необычность и координационную сложность, ДХ у децеребрированных животных сохраняется (хотя и ухудшается) и при обратимой спинализации путем охлаждения дорсальной поверхности спинного мозга в нижнегрудном отделе, и при остановке одной из лент (в этом случае конечность делает шагательные движения, период которых равен периоду ходьбы вто-

рой конечности, на месте) (Lyakhovetskii et al., 2021). Вместе взятые, работы (Forssberg et al., 1980; Frigon et al., 2017b; Lyakhovetskii et al., 2021) и настоящая работа свидетельствуют о высоком автоматизме нейронных сетей спинного мозга, достаточном для управления локомоцией, в условиях значительного рассогласования афферентных входов от рецепторов конечностей. Выявленные эффекты отражают значительную степень согласованности в работе локомоторных сетей правой и левой половин спинного мозга, реализуемых за счет работы комиссуральных связей. Комиссуральные взаимодействия имеют комплексную природу (Maxwell, Soteropoulos, 2019); данные, полученные в настоящем исследовании, подтверждают это предположение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На острой модели децеребрированной кошки с помощью ЭС вызывали ходьбу вперед, ходьбу назад и двунаправленную ходьбу. Показано, что локомоция во всех рассмотренных режимах сохранна при одновременно различной скорости лент тредбана. Сохранность двунаправленной ходьбы при одновременно различной скорости лент свидетельствует о высокой степени интеграции ЦГП двух конечностей. Конечность, идущая вперед (как при однонаправленной, так и при двунаправленной ходьбе) по более быстрой ленте, способна делать два шага, когда конечность, идущая по медленной ленте, делает один шаг. При однонаправленной ходьбе назад стратегии ходьбы 1 : 2 не наблюдалось. Результаты исследования позволяют предположить, что ходьба вперед обладает большим адаптивным набором паттернов координации конечностей по сравнению с ходьбой назад.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантом РНФ № 21-15-00235 и частично — проектом СПбГУ (№ 73025408, зарплата ОГ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вещицкий А.А., Ляховецкий В.А., Горский О.В., Мусиенко П.Е., Меркульева Н.С. Что может рассказать двунаправленная ходьба о центральных генераторах паттерна? Журнал высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2022. 72 (2): 248–262.

- Кулагин А.С., Шук М.Л. Взаимодействие симметричных конечностей при управляемой локомоции. Биофизика. 1970. 15 (1): 164–170.
- Akay T., McVea D.A., Tachibana A., Pearson K.G. Coordination of fore and hind leg stepping in cats on a transversely-split treadmill. *Exp Brain Res*. 2006. 75 (2): 211–222.
- Buford J.A., Zernicke R.F., Smith J.L. Adaptive control for backward quadrupedal walking. I. Posture and hindlimb kinematics. *J. Neurophysiol.* 1990. 64 (3): 745–755.
- Choi J.T., Bastian A.J. Adaptation reveals independent control networks for human walking. *Nat. Neurosci.* 2007. 10 (8): 1055–1062.
- Forssberg H., Grillner S., Halbertsma J., Rossignol S. The locomotion of the low spinal cat. II. Interlimb coordination. *Acta Physiol. Scand.* 1980. 108 (3): 283–295.
- Frigon A. The neural control of interlimb coordination during mammalian locomotion. *J. Neurophysiol.* 2017. 117 (6): 2224–2241.
- Frigon A., Desrochers E., Thibaudier Y., Hurteau M.F., Dambreville C. Left-right coordination from simple to extreme conditions during split-belt locomotion in the chronic spinal adult cat. *J. Physiol.* 2017. 595 (1): 341–361.
- Gerasimenko Y., Musienko P., Bogacheva I., Moshonkina T., Savochin A., Lavrov I., Roy R.R., Edgerton V.R. Propriospinal bypass of the serotonergic system that can facilitate stepping. *J. Neurosci.* 2009. 29 (17): 5681–5689.
- Halbertsma J. The stride cycle of the cat: the modeling of locomotion by computerized analysis of automatic recordings. *Acta Physiol. Scand. Suppl.* 1983. 521, 1–76.
- Kim S.A., Heinze K.G., Schwille P. Fluorescence correlation spectroscopy in living cells. *Nat. Methods*. 2007. 4 (11): 963–973.
- Kuczynski V., Telonio A., Thibaudier Y., Hurteau M.F., Dambreville C., Desrochers E., Doelman A., Ross D., Frigon A. Lack of adaptation during prolonged split-belt locomotion in the intact and spinal cat. *J. Physiol.* 2017. 595 (17): 5987–6006.
- Lyakhovetskii V., Merkulyeva N., Gorskiy O., Musienko P. Simultaneous bidirectional hindlimb locomotion in decerebrate cats. *Sci. Rep.* 2021. 11 (1): 3252.
- Maxwell D.J., Soteropoulos D.S. The mammalian spinal commissural system: properties and functions. *J. Neurophysiol.* 2020. 123 (1): 4–21.
- Merkulyeva N., Veshchitskii A., Gorskiy O., Pavlova N., Zelenin P.V., Gerasimenko Y., Deliagina T.G., Musienko P. Distribution of spinal neuronal networks controlling forward and backward locomotion. *J. Neurosci.* 2018. 38 (20): 4695–4707.
- Musienko P., Courtine G., Tibbs J.E., Kilimnik V., Savochin A., Garfinkel A., Roy R.R., Edgerton V.R., Gerasimenko Y. Somatosensory control of bal-

- ance during locomotion in decerebrate cat. *J. Neurophysiol.* 2012. 107 (8): 2072–2082.
- Pearson K.G., Duysens J.* Function of segmental reflexes in the control of stepping in cockroaches and cats. *Neural control of locomotion. Advances in behavioral biology.* Eds. Herman R.M., Grillner S., Stein P.S.G., Stuart D.G. Springer US, 1976. 519–537 pp.
- Reisman D.S., Block H.J., Bastian A.J.* Interlimb coordination during locomotion: What can be adapted and stored? *J. Neurophysiol.* 2005. 94 (4): 2403–2415.
- Rossignol S., Dubuc R., Gossard J.-P.* Dynamic sensorimotor interactions in locomotion. *Physiol. Rev.* 2006. 86 (1): 89–154.
- Shkorbatova P.Y., Lyakhovetskii V.A., Merkulyeva N.S., Veshchitskii A.A., Bazhenova E.Y., Laurens J., Pavlova N.V., Musienko P.E.* Prediction algorithm of the cat spinal segments lengths and positions in relation to the vertebrae. *Anat. Rec.* 2019. 302 (9): 1628–1637.
- Shapkova E.Y.* Spinal locomotor capability revealed by electrical stimulation of the lumbar enlargement in paraplegic patients. In: *Latash M, Levin M*, editors. *Progress in Motor Control.* Human Kinetics Publishers; 2004. 253–289.
- Thelen E., Ulrich B.D., Niles D.* Bilateral coordination in human infants: stepping on a split-belt treadmill. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 1987. 13 (3): 405–410.
- Yanagihara D., Udo M., Kondo I., Yoshida T.* A new learning paradigm: adaptive changes in interlimb coordination during perturbed locomotion in decerebrate cats. *Neurosci Res.* 1993. 18 (3): 241–244.
- Yang J.F., Lamont E.V., Pang M.Y.* Split-belt treadmill stepping in infants suggests autonomous pattern generators for the left and right leg in humans. *J. Neurosci.* 2005. 25 (29): 6869–6876.

WALKING OF A DECEREBRATE CAT AT SIMULTANEOUSLY DIFFERENT SPEEDS ON A SPLIT TREDBAN

V. A. Lyakhovetskii^a, P. Y. Shkorbatova^{b, d}, O. V. Gorskii^{c, d}, P. E. Musienko^{c, d}, and N.S. Merkulyeva^{b, #}

^aPavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, Physiology of Movements lab., St. Petersburg, Russia

^bPavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, Neuromorphology lab., St. Petersburg, Russia

^cPavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences,

Neuromodulation of Motor and Visceral Functions lab., St. Petersburg, Russia

^dInstitute of Translational Biomedicine, Saint-Petersburg State University, Neuroprostheses lab., St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: mer-natalia@yandex.ru

The decisive role of sensory input in the initiation and modulation of locomotion has been shown repeatedly. One way to explore this input is the “split” treadmill paradigm. In the present study, a comparative analysis of the walking of a decerebrate cat on a split treadmill was carried out, the belts of which moved not only at different speeds (differed by 3 times), but also in different directions (forward and backward). The reciprocal work of two limbs, as well as the flexor and extensor muscles of each limb, is shown in such a locomotor mode. Two main walking strategies were identified: in response to one step of the limb walking along the slow treadmill belt, the limb walking along the fast belt made either one (1 : 1 mode) or two steps (1 : 2); strategies could interchange. The results of the study suggest the preservation of the integration of the locomotor networks of the two limbs with a significant mismatch of their sensory inputs.

Keywords: bidirectional walking, central pattern generator, split treadmill, spinal cord, decerebration

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПАТОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

УДК 547.436.3:616.8-009.24

ЭФФЕКТ ТАУРИНА НА ПРОЯВЛЕНИЕ АУДИОГЕННОЙ ЭПИЛЕПСИИ У КРЫС С МАЯТНИКООБРАЗНЫМИ ДВИЖЕНИЯМИ

© 2023 г. Т. А. Алехина*

ФГБНУ, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики, Новосибирск, Россия

*e-mail: alek@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.

После доработки 24.05.2022 г.

Принята к публикации 31.10.2022 г.

В линии крыс с маятникообразными движениями (МД), предрасположенными к аудиогенной эпилепсии, показано снижение уровня таурина в гиппокампе. Известно, что таурин (аминоэтансульфоновая кислота) является антисудорожным препаратом. Целью этого эксперимента было проверить прогностическую валидность этого препарата на животных линии МД в разных возрастах. Введение таурина в неонатальном периоде не повлияло на судорожную активность в пролонгированном периоде в 1.5 и в 3 мес. у крыс МД. В подростковом периоде (1.5 мес.) при остром введении таурина было обнаружено увеличение числа стереотипных прыжков и рост выраженности аудиогенных припадков. В дефинитивном возрасте у крыс линии МД при остром введении препарата выявлено снижение abortивных приступов, однако при долгосрочном тестировании (в 4 мес.) произошло восстановление прежнего уровня иктальных и постиктальных показателей. Полученные результаты указывают на отсутствие влияния действия таурина, введенного крысам в неонатальном периоде через длительный период времени, выявлено повышение уровня судорожной активности после введения таурина в подростковый период и была подтверждена прогностическая валидность по влиянию этого препарата во взрослом возрасте у крыс линии МД.

Ключевые слова: селекционная модель, маятникообразные движения, аудиогенные припадки, таурин, онтогенез

DOI: 10.31857/S0044467723010033, **EDN:** GIWJJK

В серии экспериментальных исследований показано, что нейротрансмиттеры являются ключевыми регуляторами в развитии центральной нервной системы, влияя на такие онтогенетические события, как нейрогенез, нейронная миграция, апоптоз и дифференциация клеток (Avanzini, Franceschetti, 2003; Avoli et al., 2005; Holmes, Ben-Ari, 2001; Kilb, Fukuda, 2017). Роль классических нейротрансмиттеров, таких как глутамат и ГАМК (гамма-аминомасляная кислота) в нейрональном развитии достаточно хорошо изучена, включая участие аминоктансульфоновой кислоты — таурина, как возможного нейромодулятора баланса аминокислот в онтогенезе. В литературе имеются данные, по которым таурин влияет на вызванную глутаматом возбудимость нейронов, снижая внеклеточный уровень свободного кальция, тем самым уменьшая ответную возбудимую реакцию

клетки (Chen et al., 2001, Idrissi, 2019). Показано, что таурин может играть терапевтическую роль в регуляции эпилептиформных расстройств у животных и человека (Loscher, Kohling, 2010; Ripps, Shen, 2012; Oja, Saransaari, 2013; Schaffer, Kim, 2018).

Линейные крысы с маятникообразными движениями (МД) могут служить моделью приступов с типичными автоматизмами. Под действием аудиогенного раздражителя крысы МД дают припадки в 90% случаев в отличие от исходной популяции Вистар, в которой развиваются аналогичные припадки у 25–30% животных (Алехина и др., 2007; Алехина и др., 2021). Увеличение доли приступов идет за счет повышения числа abortивных припадков, не заканчивающихся клоникотоническими судорогами и не являющимися генерализованными. По общей поведенческой картине abortивные припадки напоми-

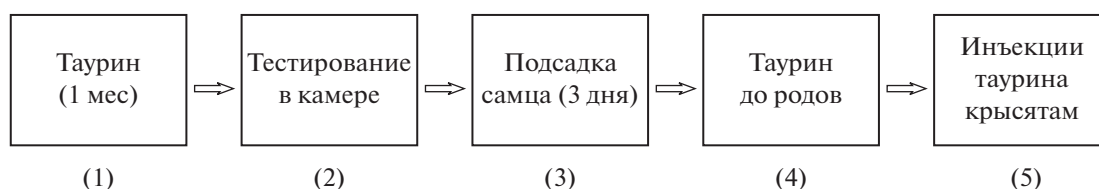


Рис. 1. *Схема опыта:* (1) — прием таурина самками МД; (2) — тестирование в камере с звуковым раздражителем; (3) — подсадка самца на 3 дня; (4) — прием таурина до родов; (5) — инъекции таурина крыскам в 1, 7, 10 и 14 день.

Fig. 1. *Scheme of experiment:* (1) — intake of taurine by MD females; (2) — testing in a chamber with a sound stimulus; (3) — replanting a male for 3 days; (4) — taking taurine before delivery; (5) — injections of taurine to rat pups on days 1, 7, 10 and 14.

нают фокальные приступы с типичными автоматизмами (по классификации 1981 г., Киото, Япония). У крыс МД показано снижение тормозного медиатора таурина в гиппокампе (Акулов и др., 2014). В литературе имеются данные о нестабильном проявлении судорожной активности в неонатальном и подростковом периодах развития, что связано, в частности, с изменением соотношений возбуждающих и тормозных нейротрансмиттеров в раннем онтогенезе у животных (Семиохина и др., 2006; Kohling, 2014).

Линия МД является новой и малоизученной селекционной моделью фокальных приступов. В настоящей работе была поставлена задача проследить влияние введения таурина крысам как антисудорожного препарата при остром введении и при пролонгированном действии на эпилептическую активность в неонатальном, подростковом и дефинитивном возрастах.

МЕТОДИКА

Экспериментальные животные. Исследования выполнены на крысах линии МД ($n = 72$) 47-го поколения селекции. Животных содержали в виварии ИЦиГ СО РАН при свободном доступе к воде и корму. Условия содержания и протоколы работы с животными утверждены Комиссией по биоэтике ИЦиГ СО РАН, все процедуры на крысах проведены в соответствии с рекомендациями Европейского парламента и Совета Европейского Союза (директива 2010/63/EU от 22 сентября 2010 г.).

Тестирование аудиогенной эпилепсии. Использовали камеру из оргстекла с пластиковым полом размером $50 \times 50 \times 50$ см и с закрепленным с внутренней стороны камеры электрическим звонком силой звука 110 дБ и частотой 60 Гц. Время тестирования с вклю-

ченным звуком — в пределах 1 мин. Оценку реакции проводили по фиксации латентного времени (сек), начиная с включения звонка и до первого стереотипного прыжка. Регистрация эпилептических припадков проводилась по балльной системе: 0 баллов — отсутствие двигательного возбуждения; 1 балл — “дикий” бег; 2 балла — abortивный припадок; 3 балла — клонико-тонические судороги. Длительность постиктальной каталепсии (сек) регистрировалась с момента выключения звукового сигнала и до первого движения головой.

Введение таурина.

Последовательность опытов

I серия (рис. 1). Крысам-матерям МД ($n = 12$) давали ежедневно раствор таурина (ООО “Пик-Фарма Лек”, Россия) (в дозе 0.2 г/кг) на сухариках в течение двух месяцев до родов. Контрольным животным давали сухарики с каплей воды.

Родившимся детенышам вводили в/б раствор таурина (в дозе 0.2 г/кг) на 1-й, 7-й, 10-й и 14-й день. В 1.5 и 3 мес. (10 контрольных самцов МД, 10 опытных самцов МД) тестировали крыс в камере со звуковым раздражителем. Использовали видеокамеру Panasonic HDC-SD40.

II серия. Интактным самцам МД (10 контрольных, 10 опытных самцов) в возрасте 1.5 мес. инъецировали в/б раствор таурина (в дозе 0.8 г/кг) в течение 3-х дней. Через 1 ч после введения препарата начинали тестировать крыс в камере со звуковым раздражителем. Регистрировали показатели: длительность латентного времени (сек), количество прыжков (n), число припадков (n), характер припадков (баллы), время постиктальной каталепсии (сек).

Таблица 1. Влияние введения таурина на судорожную активность у самок-матерей крыс МД, получавших таурин (0.2 г/кг) в течение 2-х месяцев

Table 1. Effect of taurine on convulsive activity in female mothers of rats PM treated with taurine (0.2 g/kg) during two months

Условия опыта	Латентное время, сек	Клонико-тонические припадки	Общее количество припадков
Контроль (без таурина) ($n = 5$)	11.8 ± 2.6	60%	100%
Введение таурина ($n = 7$)	26.3 ± 8.9	29%	71%
Достоверность	$p > 0.05$	$p > 0.05$	$p > 0.05$

III серия. Интактным 3-месячным самцам МД (10 контрольных, 10 опытных самцов) вводили в/б таурин (в дозе 0.8 г/кг) в течение 3-х дней. Через 1 ч после введения препарата начинали тестировать крыс в камере со звуковым раздражителем. Регистрировали показатели: длительность латентного времени (сек), количество прыжков (n), число припадков (n), характер припадков (баллы), время постиктальной катаlepsии (сек).

Статистическую обработку проводили с использованием пакета программ “Statistica 10.0”. Различия по иктальным и постиктальным показателям оценивали при помощи однофакторного анализа (таурин и контроль) в программе ANOVA по LSD-критерию. Для каждого параметра вычислялось среднее арифметическое (M) и ошибка среднего ($\pm m$). Сравнение долей (в %) проводилось по критерию Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В I серии после 2х-месячного кормления сухариками с раствором таурина (0.2 мг/г) у самок МД были получены следующие результаты (табл. 1). Эпилептическая активность у них измерялась по следующим параметрам: латентное время до первых стереотипных прыжков увеличилось более, чем в 2 раза, в то время как доля клонико-тонических припадков снизилась наполовину, общее количество припадков уменьшилось на одну треть. Можно предположить, что при значительном и однонаправленном снижении эпилептических показателей у самок-матерей МД уровень спокойствия у них повысился. Однако достоверных результатов не было получено из-за небольшого количества животных в группах и высокого уровня ошибки среднего по латентному времени. При тестировании доросшего потомства до полутора- и трехме-

сячного возраста не было обнаружено различий между группами, принимавшими таурин и воду (рис. 2).

Во II серии в 1.5-месячном возрасте обнаружили противоположный ожидаемому результат при введении таурина. Инъекция этой аминокислоты как препарата, снижающего судорожную активность, вызвала повышение числа и силы судорожных припадков, как в возрасте 1.5 мес., так и в возрасте 3 мес. (рис. 3). Похожий эффект на введение стимулятора эпилептических припадков — кофеина в раннем периоде развития проявился в увеличении латентного периода приступов у взрослых крыс линии Крушинского-Молодкиной (КМ) (Семиохина и др., 2006), т.е. введение стимулятора судорожных припадков в раннем онтогенезе привело к увеличению латентного времени возникновения судорог у взрослых крыс-эпилептиков. Таким образом, судорожная активность снизилась в пролонгированном периоде у крыс КМ, тогда как у особей КМ в дефинитивном периоде введенный кофеин всегда усиливал припадки (Крушинский, 1960; Семиохина и др., 2006). Мы предполагаем, что эффект таурина в подростковом возрасте связан с развитием проводящих путей в ЦНС и с изменчивостью нейротрансмиттерных механизмов при эпилептической патологии (Kubova, Mares, 1995). Этот эффект также может быть последствием влияния вектора селекции у крыс с маятникообразными движениями, который вызывает дестабилизирующее действие как на прямой селекционируемый признак, так и на организм в целом (Алехина, Кожемякина, 2019).

В III партии была подтверждена прогнозическая валидность по введению таурина во взрослом возрасте на модели животных с МД (рис. 4). Показано, что при остром введении таурина на третий день после его инъекции крысам МД было снижено число прыжков и припадков на предъявление аудиоген-

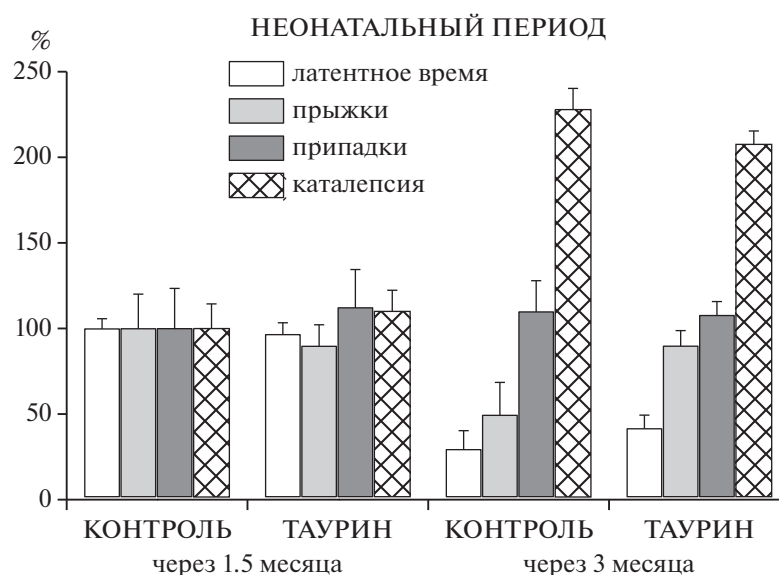


Рис. 2. Показатели судорожной активности и продолжительность постиктальной катаlepsии в пролонгированном периоде (в 1.5 и 3 мес.) у крыс МД, принимавших таурин в неонатальном периоде. За 100% приняты показатели в контроле в 1.5 мес.

Fig. 2. Indicators of seizure activity and duration of postictal catalepsy in long-term period (1.5 and 3 months) in rats MD treated with taurine at neonatal age. Respective indices at 1.5 months were taken as 100%.

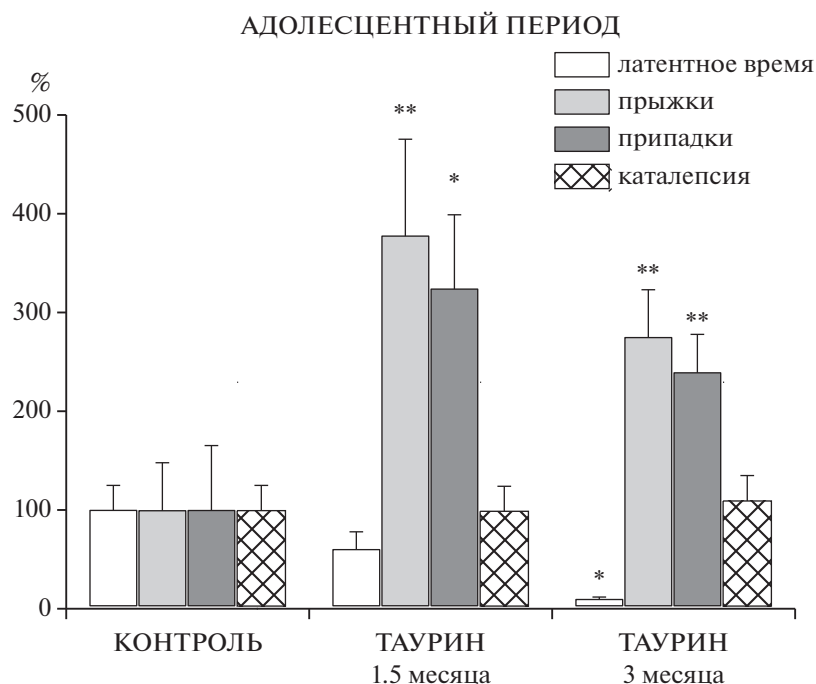


Рис. 3. Влияние введения таурина (0.8 г/кг) на судорожную активность и продолжительность постиктальной катаlepsии в 1.5 и 3 мес. За 100% приняты показатели в контроле. *, ** ($p < 0.05$; $p < 0.01$) различия по сравнению с контролем.

Fig. 3. Effect of taurine injections (0.8 g/kg) on convulsive activity and duration of postictal catalepsy in 1.5 and 3 months. Respective indices were taken as 100%. * $p = 0.05$; ** $p < 0.01$ differences compared to control.

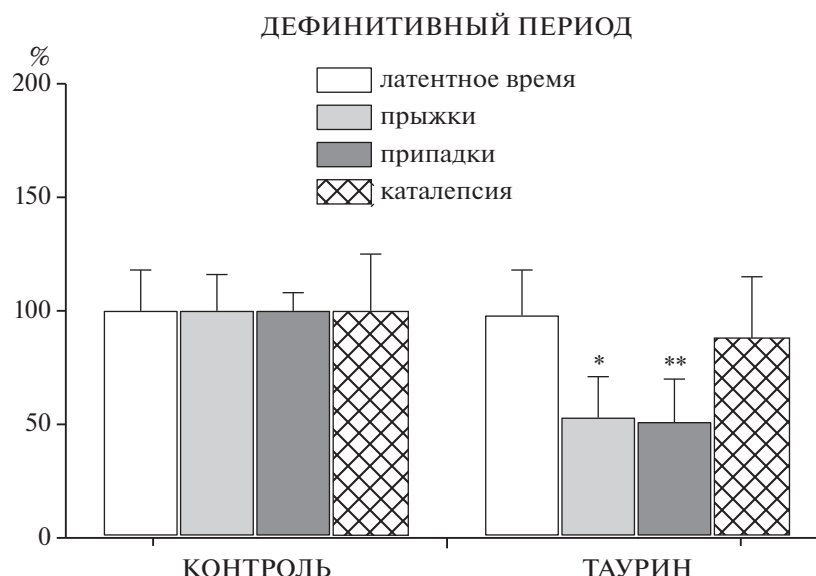


Рис. 4. Влияние введения таурина (0.8 г/кг) на показатели судорожной активности у взрослых крыс МД. * $p = 0.05$; ** $p < 0.01$ различия достоверны по LSD-критерию. За 100% приняты показатели в контроле.
Fig. 4. Effect of taurine (0.8 g/kg) on convulsive activity in adult PM rats. * $p = 0.05$; ** $p < 0.01$ differences compared on LSD-criteria. Respective indices were taken as 100%.

ного раздражителя (рис. 4). Однако через месяц (в 4 мес.) на этих животных выявлена реакция восстановления уровня иктальных показателей.

Таким образом, таурин как нейромодулятор возбудимых и тормозных аминокислот может по-разному влиять на протекание эпиптогенеза в разные периоды развития. В неонатальном периоде, когда мозг находится на стадии созревания проводящей нервной системы, долгосрочный эффект таурина не проявился на крысах линии МД. В подростковом периоде, характеризующемся быстрыми темпами развития мозговых структур и стресс-зависимых систем, наблюдался стимулирующий эффект исследуемого препарата на проявление судорожной активности. В дефинитивном возрасте у крыс МД с предрасположенностью к проявлению аудиогенных припадков был выявлен эффект таурина как противосудорожного препарата. Модель крыс с маятникообразными движениями может быть использована для дальнейших пробных исследований известных и новых препаратов, ассоциированных с эпилептогенными проявлениями.

ВЫВОДЫ

1. В неонатальном периоде при введении таурина крысам из линии МД не было об-

наружено влияния этого препарата в пролонгированном периоде ни в 1.5, ни в 3 мес на проявление эпилептогенной активности.

2. При остром введении таурина в 1.5 мес. крысам МД показано увеличение количества и интенсивность эпилептических приступов.

3. При остром введении таурина в 3-месячном возрасте у крыс линии МД выявлено снижение уровней иктальных показателей при развитии аудиогенной эпилепсии. Этот факт подтверждает прогностическую валидность при введении таурина крысам МД в условиях предъявления аудиогенного раздражителя.

Исследования поддержаны бюджетным проектом FWNР-2022-0019 и выполнены с использованием оборудования ЦКП "Центр генетических ресурсов лабораторных животных" ФИЦ ИЦиГ СО РАН, поддержанного Минобрнауки России (Уникальный идентификатор проекта RFMEFI62119X0023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акулов А.Е., Алехина Т.А., Мешков И.О., Петровский Е.Д., Прокудина О.И., Коптюг И.В., Савелов А.А., Мошкин М.П. Отбор на кататонический тип реагирования у крыс: исследование межлинейных различий методом магнитно-резонансной томографии. Журнал высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2014. 64 (4): 439–447.

- Алехина Т.А., Кожемякина Р.В. Моделирование фокальных приступов с автоматизмами на крысах с маятникообразными движениями. Бюлл. эксп. биол. мед. 2019. 168 (8): 300–303.
- Алехина Т.А., Пλεκандчук В.С., Осадчук Л.В. Прогностические характеристики эпилепсии у крыс с маятникообразными движениями. Ж. эволюц. биохим. физиол. 2021. 57 (3): 240–249. <https://doi.org/10.31857/S0044452921030025>
- Алехина Т.А., Прокудина О.И., Рязанова М.А., Уколова Т.Н., Барыкина Н.Н., Колпаков В.Г. Проявление типологических свойств поведения у линий крыс, селекционированных на усиление и отсутствие маятникообразных движений. Связь с моноаминами мозга. Журнал высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2007. 57 (3): 336–343.
- Семиохина А.Ф., Федотова И.Б., Полетаева И.И. Крысы линии Крушинского-Молодкиной: исследования аудиогенной эпилепсии, сосудистой патологии и поведения. Журнал высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2006. 56 (3): 298–316.
- Avanzini C., Franceschetti S. Cellular biology of epileptogenesis. *Lancet Neurol.* 2003. 2: 33–42.
- Avoli M., Louvel J., Pumain R., Kohling R. Cellular and molecular mechanisms of epilepsy in the human brain. *Prog Neurobiol.* 2005. 77: 166–200.
- Chen W.G., Jin H., Nguyen M., Carr J., Lee Y.J., Hsu C.C., Faiman M.D., Schloss J.W., Wu J.Y. Role of taurine in regulation of intracellular calcium level and neuroprotective function in cultured neurons. *J. Neurosci. Res.* 2001. 66: 612–619.
- Idrissi A. Taurine Regulation of Neuroendocrine Function. *Adv Exp Med Biol.* 2019;1155:977–985. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8023-5_81
- Holmes G.L., Ben-Ari Y. The neurobiology and consequences of epilepsy in the development brain. *Pediatr Res.* 2001. 49: 320–325.
- Loscher W., Kohling R. Functional, metabolic and synaptic changes after seizures as potential targets for antiepileptic therapy. *Epilepsy Behav.* 2010. 19: 105–113.
- Kilb W., Fukuda A. Taurine as an essential neuromodulator during perinatal cortical development. *Front. Cell. Neurosci.* 2017. 11: 328. <https://doi.org/10.3389/fncel.2017.00328>
- Kohling R. Prolong seizures: what are the mechanism that predisposed or cease to be protective? A review of animal data. *Epileptic disorg.* 2014. 16 (Suppl. 1): S23–S36.
- Kubova H., Mares P. Suppression of cortical epileptic after discharges by ketamine is not stable during ontogenesis in rats. *Pharmacol Biochem Behav.* 1995. 52 (3): 489–492.
- Oja S.S., Saransaari P. Taurine and epilepsy. *Epilepsy Res.* 2013. 104: 187–194.
- Ripps H., Shen W. Review: Taurine: a “very essential” amino acid. *Molecular vision.* 2012. 18: 2673–2686. <http://www.molvis.org/molvis/v18/a275>
- Schaffer S., Kim H.W. Effects and Mechanisms of Taurine as a Therapeutic Agent. *Biomol Ther (Seoul).* 2018. 1; 26 (3): 225–241. <https://doi.org/10.4062/biomolther.2017.251>

EFFECT OF TAURINE ON MANIFESTATION OF AUDIOGENIC EPILEPSY IN RATS WITH PENDULUM MOVEMENTS

T. A. Alekhina[#]

Institute of Cytology and Genetics, Novosibirsk, Russia

[#]*e-mail: alek@bionet.nsc.ru*

A decrease of taurine in hippocampus of the line of rats with pendulum movements (PM), predisposed to audiogenic epilepsy, was shown. Taurine (aminoethanesulfonic acid) is known to be an anticonvulsant drug. The aim of the present work was to verify the predictive validity of taurine in rats with pendulum movements (PM). In neonatal period the exogenous taurine administration did not influence a convulsive activity at the age of 1.5 and 3 months in PM rats. The increase in the number of audiogenic seizures after taurine injections was found in adolescent period in 1.5 months and in prolonged point – in 3 months. The number of abortive seizures decreased under acute injection of taurine in adult PM rats, but the level of ictal and postictal indicators restored one month later, at the age of 4 months. Obtained results indicate the absence of effect of taurine administered to rats in the neonatal age, while at the long-term scale, the rats showed the increasing seizure activity under the action of taurine in adolescent period and confirm the predictive validity of this drug in adult PM rats.

Keywords: selective model, pendulum movements, audiogenic seizures, taurine, ontogenesis

УДК 611.81+577.3

ВЛИЯНИЕ ПОДАВЛЕНИЯ ГЛИКОЛИЗА НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ ГИГАНТСКИХ СИНАПСОВ ГИППОКАМПА

© 2023 г. З. Н. Журавлева¹, *, А. Е. Мальков¹, И. Ю. Попова¹

¹Лаб. системной организации нейронов, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, Пущино Московской обл., Россия

*e-mail: zina_zhur@mail.ru

Поступила в редакцию 26.05.2021 г.

После доработки 09.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

Подавление гликолиза в гиппокамповой формации крыс вызывали ежедневным введением 2-деокси-D-глюкозы в боковые желудочки мозга в течение 10 сут. С помощью электронной микроскопии обнаружено нарушение морфологических взаимоотношений аксональных терминалей гранулярных нейронов с перисинаптическими астроцитарными отростками. Однако детерминантные ультраструктурные характеристики гигантских синапсов и два типа функциональных контактов (асимметричные химические активные зоны с дендритными шипиками и симметричные адгезивные соединения с дендритами) были сохранены. В то же время в них было выявлено ослабление синаптических процессов, что выражалось в снижении числа внутритерминальных активных зон, кластеризации синаптических везикул и их отстранении от мест высвобождения нейротрансмиттера. По сравнению с нормой в гигантских терминалях обнаружено увеличение количества мелких митохондрий с электронно-плотным матриксом и морфологические признаки инициации синтеза гликогена в форме гликосом. Полученные данные свидетельствуют о том, что гигантские синапсы мшистых волокон гиппокампа являются пластичной, самокорректирующейся системой, которая способна функционировать при подавлении в мозге гликолиза, адаптируя свой биоэнергетический метаболизм.

Ключевые слова: гиппокамповая формация, ультраструктура, гигантские синаптические окончания, гликолиз, 2-деокси-D-глюкоза, синаптические везикулы, пресинаптические митохондрии, гликосомы

DOI: 10.31857/S0044467723010124, EDN: GJVGFJ

Гигантские синапсы гиппокампа являются окончаниями аксонов гранулярных клеток зубчатой извилины, которые классиками морфологических исследований гиппокамповой формации были названы мшистыми волокнами. Тонкие немиелинизированные аксоны после контактов с полиморфными нейронами хилуса собираются в пучки и следуют вдоль проксимальных отделов апикальных дендритов пирамидных нейронов поля СА3 гиппокампа, образуя четко выраженную зону (*stratum lucidum*). Каждое мшистое волокно дает до 15–20 гигантских бутонов, которые поочередно заканчиваются на дендритах пирамидных нейронов. Их синаптические окончания характеризуются уникально большими размерами пресинаптических тер-

миналей, внутри которых формируются множественные синаптические контакты с разветвленными дендритными шипиками апикальных дендритов. Кроме возбуждающих асимметричных контактов с головками дендритных шипиков, гигантские терминали образуют симметричные адгезивные соединения с поверхностью самих дендритов (Журавлева и др., 2011; Blackstad, Kjarcheim, 1961). В патологических ситуациях, сопровождающихся гибелью нейронов-мишеней мшистых волокон в хилусе, их строго упорядоченная проекционная система нарушается. Особенно это выражено при эпилептизации ткани, когда аксоны гранулярных нейронов активно образуют коллатеральные ветвления и aberrантные синаптические связи во внутреннем мо-

лекулярном слое зубчатой извилины и также на пирамидных нейронах поля СА2 и СА1 гиппокампа, с которыми в норме не контактируют (Freiman et al., 2021). Известно, что гиперактивация нейронов и эпилептические события в мозге сопровождаются метаболическими нарушениями, приводящими к повышенному расходу глюкозы и снижению её запасов в виде гликогена. И наоборот, хронический гипометаболизм глюкозы может быть причиной развития эпилепсии (Samokhina et al., 2017; 2020; Zilberter, Zilberter, 2017; Di-enel et al., 2019). В то же время удивительно, что на фоне падения уровня глюкозы в мозговой ткани усиливается процесс спрутирования мшистых волокон и проецирование их к несвойственным им в норме нейрональным мишеням. Такая патологическая активность аксонов гранулярных нейронов предполагает существование в этой функциональной системе особых биомеханизмов, которые способны поддерживать высокий уровень энергетических затрат.

Целью настоящей работы было изучение ультраструктурной реорганизации гигантских синапсов мшистых волокон на начальной стадии подавления гликолиза и идентификация субмикроскопических органелл, участвующих в компенсаторных биоэнергетических процессах. Для ингибирования гликолиза в гиппокамповой формации применяли синтетический аналог глюкозы 2-деокси-Д-глюкозу (2-ДГ), которая использует те же мембранные транспортеры, что и глюкоза, но не может подвергаться дальнейшему окислительному фосфорилированию для производства АТФ.

МЕТОДИКА

Эксперименты выполнены на крысах породы Вистар с соблюдением требований к работе на лабораторных животных (Директивы 2010/63/EU и ГОСТ Р ИСО 10993-2-2009/РФ). Животные ($n = 5$) содержались в стандартных условиях вивария и получали обычное питание. Для моделирования локального энергетического гипометаболизма животным ($n = 3$) через имплантированную в боковые желудочки мозга канюлю ежедневно в течение 10 дней вводили малые концентрации 2-ДГ (5.0 mM в 2 μ л физиологического раствора). Ранее мы показали, что незначительные количества введенного физиологического раствора не оказывают влияния на клетки мозга

(Samokhina et al., 2020). Контрольные крысы ($n = 2$) не получали инъекций 2-ДГ. Введение 2-ДГ в боковые желудочки было произведено с использованием стереотаксического аппарата к.б.н. А.Е. Мальковым. Такая экспериментальная парадигма создает дефицит глюкозы в мозге при отсутствии системной гипогликемии.

Для электронно-микроскопических исследований животных анестезировали нембуталом (40 мг/кг веса) и перфузировали через восходящую аорту сердца сначала физиологическим раствором и затем 2.5%-м раствором глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере при pH 7.4. Затем мозг выделяли из черепа, целиком оставляли в том же фиксирующем растворе на ночь в холодильнике и на следующий день с помощью вибратора разрезали на фронтальные срезы толщиной 500 мкм. Для дальнейших манипуляций использовали по 5 срезов из области дорсального отдела гиппокамповой формации, из каждого среза вырезали по 4 блока, содержащих поле СА3 гиппокампа, и дофиксировали 1.0%-м раствором четырехокси осмия на том же буфере. Далее материал обезживали в ряду спиртов восходящей крепости и абсолютном ацетоне и заключали в эпоксидную смолу Эпон 812. Точный выбор участка для ультрамикротомирования (*str. lucidum* поля СА3), где аксоны гранулярных нейронов образуют синаптические контакты на проксимальной части апикальных дендритов пирамидных клеток, проводили под световым микроскопом на полутонких 1 мкм срезах, окрашенных смесью метиленовой сини и буры. Ультратонкие срезы, приготовленные на микротоме фирмы LKB (Швеция), контрастировали насыщенным раствором уранил-ацетата и цитратом свинца по Рейнольдсу и просматривали в электронном микроскопе JEOL JEM-100B (Япония). Ориентируясь на собственный опыт и известные из литературы (Blackstad, Kjaerheim, 1961) морфологические критерии гигантских синапсов, выбирали по 30–40 синаптических комплексов из экспериментальных и контрольных образцов, которые фотографировали и сохраняли на фотопластинах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Гигантские синаптические окончания мшистых волокон гиппокамповой формации в контрольных образцах представляли собой огром-

ные аксональные расширения до 5–6 мкм в диаметре. Они широко распластывались по поверхности апикальных дендритов пирамидных нейронов поля СА3 гиппокампа, разветвленные дендритные шипики которых внедрялись в пресинаптические терминалы для формирования интратерминальных активных зон. Гигантские терминальные бутоны плотно прилегали друг к другу, оставляя небольшие пространства для перисинаптических астроцитарных отростков. Терминалы были равномерно и достаточно густо заполнены синаптическими пузырьками, образуя скопления около активных зон, сформированных с головками разветвленных дендритных шипиков (рис. 1). Около постсинаптических мембран наблюдались выраженные постсинаптические осмиофильные уплотнения, характерные для возбуждающих синапсов. Протяженность активных зон варьировала, а некоторые из них имели прерывистый характер. Популяция везикул в гигантских терминалах была неоднородна: кроме обычных сферических (30–40 нм в диаметре) присутствовали более крупные (60–80 нм) гранулярные пузырьки, содержащие нейропептиды. На поперечных срезах через гигантские терминалы, кроме везикул и сечений головок дендритных шипиков, всегда присутствовали 2–4 профиля митохондрий размером от 0.3–0.5 мкм до 0.8–1.0 мкм. С поверхностью дендритов пирамидных нейронов аксональные терминалы образовывали преимущественно короткие десмосомоподобные адгезивные соединения типа *puncta adherentia*.

При электронно-микроскопическом исследовании гиппокампа животных с ежедневным внутрижелудочковым введением 2-ДГ были обнаружены признаки отека ткани, выражающиеся в расширении отростков астроцитов. Особенно заметно это было в астроцитарных ножках стенки кровеносных капилляров. Вместе с тем зона расположения гигантских окончаний мшистых волокон (*str. lucidum*) выглядела достаточно компактно. Отростки астроцитов внутри слоя, как правило, имели узко-пластинчатую форму, частично окружали аксональные бутоны и даже внедрялись в них. В некоторых терминалах такие пластинчатые отростки объединялись в несколько слоев и окружали группы синаптических пузырьков, изолируя их от постсинаптических элементов. По сравнению с нормой гигантские бутоны имели более извитые контуры, не очень плотно прилегали

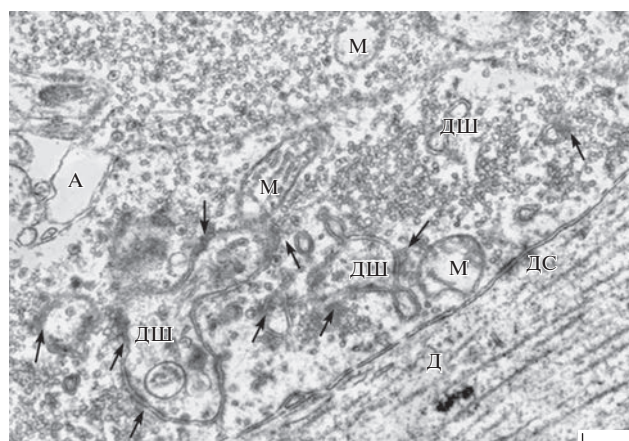


Рис. 1. Ультраструктура гигантского синаптического окончания в контрольном гиппокампе. Синаптические контакты указаны стрелками. А – перисинаптические отростки астроцитов; Д – апикальный дендрит пирамидного нейрона поля СА3 гиппокампа; ДШ – дендритные шипики; ДС – десмосомоподобные соединения; М – митохондрии. Масштаб: 0.5 мкм.

Fig. 1. Ultrastructure of giant synaptic ending in the control hippocampus. Synaptic contacts are marked with arrows. A – perisynaptic astrocytic processes; Д – apical dendrite of the hippocampal CA3 pyramidal neuron; ДШ – dendritic spines; ДС – desmosome-like contacts; М – mitochondria. Bar: 0.5 μ m.

друг к другу и на микрофото их индивидуальные сечения занимали меньшие размеры. Они содержали обычный набор везикул. Однако значительные отличия от нормы наблюдались в характере распределения малых сферических синаптических везикул, которые были сгруппированы в кластеры разного размера, оставляя большие пространства без везикул (рис. 2, 3). При визуальном анализе складывалось впечатление, что в экспериментальном материале многие сечения гигантских терминалей содержали меньше синаптических везикул, чем в норме. Кроме того, их интратерминальные активные зоны с дендритными шипиками были более короткими, а головки шипиков имели простые, мало разветвленные формы. В таких активных зонах никогда не было обширного окружения постсинаптических элементов синаптическими везикулами, а около некоторых из них синаптические пузырьки вообще отсутствовали. Однако некоторые гигантские бутоны формировали химические синапсы с дендритными шипиками, расположенными рядом и, по-видимому, принадлежащими другим типам нейронов (рис. 3). Такие контакты не характерны для гигантских синап-

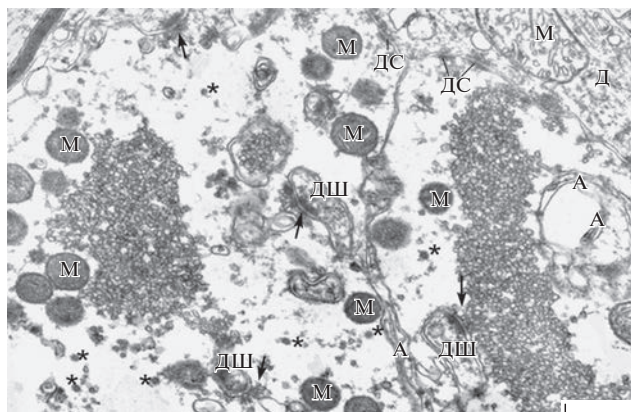


Рис. 2. Гигантские синаптические окончания в гиппокампе после введения 2-деоксиглюкозы. Обратите внимание на то, что митохондрии в гигантских терминалях имеют плотный матрикс, а митохондрия в дендрите (в правом верхнем углу) имеет светлый матрикс. Звездочками обозначены гликосомы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1. Масштаб: 0.5 мкм.

Fig. 2. Giant synaptic endings in the hippocampus after injection of 2-deoxy-D-glucose. Note that mitochondria in the giant terminals have a dense matrix, while mitochondrion in the dendrite (in the upper right corner) has a light matrix. Glycosomes are marked with asterisks. The other marks are the same as in Fig. 1. Bar: 0.5 μ m.

сов в норме. Кроме того, в отличие от контроля гигантские синаптические окончания в экспериментальном материале имели более осмиофильные и протяженные десмосомоподобные адгезивные соединения с поверхностью дендритов (рис. 3).

В пространствах гигантских пресинаптических бутонов, в которых отсутствовали синаптические пузырьки, на фоне филаментозно-зернистого материала выделялись округлые или слегка вытянутые митохондрии диаметром 0.15–0.25 мкм. От митохондрий в контроле они отличались не только меньшими размерами, но и плотным матриксом с множеством густо расположенных крист. В некоторых сечениях через гигантские бутоны число мелких электронно-плотных пресинаптических митохондрий достигало 20 и более. При этом митохондрии в соседних аксональных и дендритных профилях, принадлежащих другим клеточным элементам, сохраняли типичные для контроля размеры и электронную плотность (рис. 2).

Важной особенностью гигантских терминалей мшистых волокон после введения 2-ДГ являлось присутствие внутри них органелло-

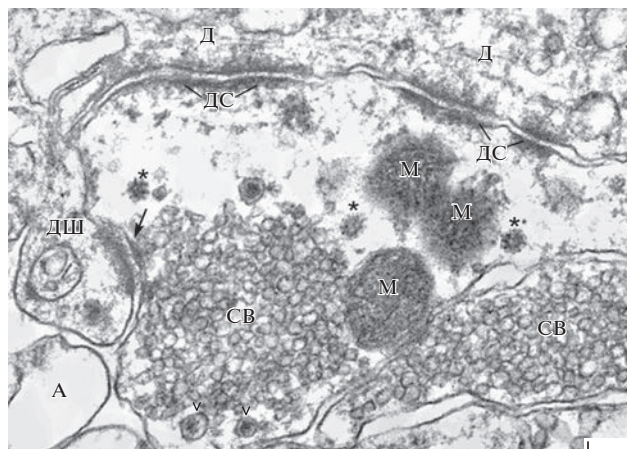


Рис. 3. Разные типы везикул и гликосомы в терминалях гигантских синапсов после введения 2-деоксиглюкозы. Нейропептидные везикулы обозначены головками стрелок. СВ – синаптические везикулы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и рис. 2. Масштаб: 0.2 мкм.

Fig. 3. Different types of vesicles and glycosomes in the giant synapse terminals after injection of 2-deoxy-D-glucose. Neuropeptide vesicles are marked with arrowheads. СВ – synaptic vesicles. The other marks are the same as in Fig. 1 and Fig. 2. Bar: 0.2 μ m.

подобных микроструктур в виде сферических розеток, большинство которых имело диаметр порядка 60–70 нм (рис. 3). Реже встречались аналогичные включения меньшего размера, которые, возможно, являлись их сечениями на других уровнях. Они не были окружены мембраной, а заполнены неоднородным по электронной плотности содержимым: плотные частички порядка 3 нм были как бы залиты в менее осмиофильный однородный матрикс. Особенно отчетливо они распознавались в участках терминалей, которые не содержали синаптические везикулы (рис. 3). Такие розеткоподобные включения были приблизительно соразмерны с большими гранулярными везикулами, однако их внутренняя структура имела явные различия с ними. В то же время эти необычные для нервных клеток микроорганеллы очень напоминали гликоген-белковые комплексы, обнаруженные в скелетных мышцах при высокой нагрузке и названные гликосомы (“glycosomes”) (Rybicka, 1996; Prats et al., 2018; Brewer, Gentry, 2019). В астроцитарных отростках, окружающих гигантские терминали, такие ультраструктурные аналоги гликосом отсутствовали.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнение общей ультраструктуры ткани в зоне окончания аксонов гранулярных нейронов гиппокамповой формации в экспериментальном и контрольном материале показало, что при энергодефиците происходит значительная реорганизация ткани с участием астроцитов. Обнаруженное нами расширение астроцитарных отростков согласуется с данными, полученными на других аксональных системах гиппокампа, где авторы отмечали, что на нарушение энергетического метаболизма первыми реагируют астроциты, увеличивая свой объем, и тем самым контролируют эффективность мозговой деятельности (Lee et al., 2016). В наших экспериментах большое влияние на функционирование системы мшистых волокон, несомненно, должно было оказывать не только разрастание глиоцитов, но и преобразование их перисинаптических астроцитарных концевых веточек в узкие пластинчатые формы, которые внедрялись внутрь гигантских терминалей, иногда окружали группы везикул и, по-видимому, участвовали в разделении терминалей на более мелкие аксональные бутоны. Подобную реакцию астроцитов и увеличение степени окружения их отростками аксо-дендритных синаптических окончаний мы ранее видели в изолированных от мозга нейротрансплантах, нейроны которых формировали преимущественно аномальные функциональные связи (Журавлева, 2020). По-видимому, в условиях биоэнергетической патологии так же снижается строгая специфичность нейронных связей в гиппокамповой формации.

Несмотря на значительную перестройку citoархитектоники *str. lucidum* при ингибировании процесса гликолиза, детерминантные ультраструктурные характеристики самих гигантских синапсов сильно не изменялись. Об этом свидетельствует сохранение, хоть и в несколько трансформированном виде, двух типов функциональных контактов с постсинаптическими нейронными элементами: внутритерминальных синаптических активных зон с дендритными шипиками и адгезивных десмосомоподобных соединений с поверхностью дендритов. При этом визуальный анализ микроизображений демонстрировал увеличение выраженности зон адгезии между аксональными бутонами и постсинаптическими дендритами, что свидетельствует об усилении их функциональной эффективности в условиях сниженного энергетическо-

го метаболизма. На это указывала также концентрация около них пресинаптических митохондрий. Известно, что адгезивные контакты типа *puncta adherentia* в гигантских синаптических окончаниях гиппокампа координируют структурные и нейрохимические процессы при формировании аксо-дендритных синапсов, а также управляют эффективностью нейротрансдачи (Yamada et al., 2003). Мы ранее в экспериментах по гетеротопической нейротрансплантации демонстрировали их участие в адаптации растущих из трансплантатов аксонов гранулярных нейронов зубчатой фации к чужеродным пирамидным нейронам-мишеням в неокортексе реципиента (Журавлева и др., 2011). Возможно, при глюкозной депривации увеличение эффективности адгезивных специализаций также означает готовность гигантских бутонов к формированию синаптических активных зон с несвойственными им в норме постсинаптическими структурами. Неадекватные синаптические связи могут вызывать существенные изменения электрофизиологических параметров системы мшистых волокон гиппокампа по эпилептическому типу. Наблюдаемая нами аномалия в характере распределения синаптических пузырьков и образование компактных кластеров из них после введения 2-ДГ также подтверждает такое предположение. Аналогичное перестраивание везикулярного аппарата было обнаружено в гигантских синапсах крыс и песчанок с генетически детерминированными эпилептическими припадками (Akakin et al., 2011). Более того, эксперименты с введением в головной мозг неметаболизируемого аналога глюкозы 2-ДГ показали, что хроническое угнетение гликолиза в нервной ткани является одним из триггеров инициации эпилептиформной активности у здоровых животных (Samokhina et al., 2017; Zilberter, Zilberter, 2017).

В то же время сравнительный ультраструктурный анализ, проведенный в настоящем исследовании, показал, что гигантские терминали мшистых волокон имели не только деструктивные изменения синаптического аппарата, вызванные процессом эпилептогенеза, но и морфологические свидетельства противодействия развитию гипервозбуждения. Так, в условиях ингибирования метаболизма глюкозы были обнаружены признаки ослабления синаптической передачи, что выражалось не только в уменьшении размеров терминалей и наполняемости их синаптиче-

скими везикулами, но и в количестве аксо-шипиковых активных зон.

Структурные изменения системы мшистых волокон гиппокампа при функционировании в условиях дефицита глюкозы проявились также в трансформации их биоэнергетических механизмов. Во-первых, значительные преобразования произошли с пресинаптическими митохондриями. Возрастание численности митохондрий сопровождалось заметным уменьшением их индивидуальных размеров, увеличением числа крист и повышением электронной плотности матрикса. Кроме того, после воздействия 2-ДГ было нарушено равномерное распределение митохондрий внутри аксональных бутонов; они концентрировались в свободных от синаптических везикул цитоплазматических доменах. Известно, что пресинаптические митохондрии представляют собой особую популяцию и тесно связаны с пластичностью и эффективностью синаптической передачи (Pathak et al., 2015). Имеющиеся литературные данные не позволяют однозначно предположить, какому функциональному состоянию гигантских терминалей соответствует перестройка их митохондриального аппарата при дефиците глюкозы, так как большинство известных исследований касаются соматических митохондрий. В одних исследованиях появление мелких митохондрий связывают с фрагментацией более крупных органелл и рассматривают этот процесс как прелюдию к последующей митофагии. Фрагментация митохондрий вовлекается в патогенез многих нейродегенеративных заболеваний, включая болезнь Альцгеймера и болезнь Паркинсона (Reddy, Oliver, 2019; Shields et al., 2021). В других работах, наоборот, усиление биогенеза и увеличение числа мелких митохондрий рассматривают как показатель возрастания их функциональной активности. Так, обнаружено, что при гипоксическом стрессе именно в малых митохондриях с плотным расположением крист и конденсированным внутренним матриксом синтез ключевых ферментов дыхательной цепи переключается на более эффективный путь окисления субстратов (Mironova et al., 2019).

Мы обнаружили, что в условиях энергодифицита, вызванного введением 2-ДГ, кроме структурно-функциональной перестройки пресинаптических митохондрий существует другой субклеточный механизм поддержания энергетических потребностей в гигантских терминалях. Морфологическим выражением

такого механизма, на наш взгляд, является появление в синаптоплазме частиц гликогена в форме гликосом, которые отсутствуют в гигантских терминалях из контрольной группы животных. Хотя особенности гликогенового метаболизма и организация разных частиц гликогена преимущественно исследованы на печени и мышцах, считается, что многие полученные данные можно экстраполировать на клетки мозга (Prats et al., 2018; Brewer, Gentry, 2019).

Большинство данных литературы свидетельствуют о том, что в головном мозге гликоген в виде цитоплазматических агрегатов существует прежде всего в астроцитах и их отростках. Астроцитарный гликоген играет важную роль в ключевых физиологических процессах, поддерживает нейроны и аксоны при недостатке глюкозы, при гипоксии и ишемии, а также во время интенсивных периодов активации (Dalsgaard et al., 2007; Hertz, Chen, 2018; Wu et al., 2019). Проведенный нами ультраструктурный анализ не обнаружил типичных гранул гликогена в перисинаптических астроцитарных отростках гигантских синапсов как в контрольном гиппокампе, так и в экспериментальном материале. Это, по-видимому, объясняется тем, что гликоген очень быстро деградирует в посмертных условиях и при гистологической обработке даже перфузионно фиксированной ткани (Hertz, Chen, 2018; Duran et al., 2019). Возможно, в условиях хронического гипометаболизма его запасы в астроцитах расходуются еще более интенсивно или полностью истощаются.

Наличие гликогена в нервных клетках до сих пор дискутируется. Ранее присутствие гликогена в нейронах и синаптических бутонах обнаруживали только в эмбриогенезе и в течение первой постнатальной недели (Vaughn, Grieshaber, 1972). В течение долгого времени предполагали, что зрелые нервные клетки в нормальных физиологических условиях не содержат гликоген, так как в них отсутствуют или находятся в неактивном состоянии ферменты для его синтеза и расщепления. Более того, активацию ферментов и последующее накопление гликогена рассматривали как метаболический путь к нейродегенерации и апоптозу (Dienel, Carlson, 2019). Однако при использовании более точных методов идентификации частиц гликогена и ферментов его метаболизма было обнаружено, что нервные клетки неокортекса и

гиппокампа и в норме синтезируют небольшие количества гликогена, что защищает их от гибели при гипоксическом стрессе (Saez et al., 2014). Кроме того, ключевую роль нейронального гликогена показали при формировании моторных и когнитивных перестроек (Duran et al., 2019). В настоящей работе, благодаря ультраструктурной идентификации, частицы гликогена в виде гликосом были обнаружены в гигантских терминалах мшистых волокон гиппокампа после хронического введения 2-ДГ. Мы полагаем, что присутствие гликосом в гигантских терминалах гиппокампа свидетельствует о том, что при хронической депривации глюкозы в них включается автономный процесс синтеза гликогена, который используется в качестве дополнительного источника энергии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение ультраструктуры гигантских синаптических окончаний гранулярных нейронов зубчатой извилины в контроле и в условиях частичного подавления гликолиза показал, что в целом система мшистых волокон устойчива к долговременному дефициту глюкозы. Обнаруженное нарушение коммуникации гигантских бутонов с перисинаптическими астроцитарными отростками не отражалось на сохранении детерминантных ультраструктурных характеристик гигантских синапсов и двух способов функциональных специализаций (химических активных зон и адгезивных соединений). В то же время были выявлены морфологические свидетельства ослабления силы синаптических взаимодействий с дендритными шипиками, отстранение кластеров везикул от активных зон и, наоборот, усиление адгезивных десмосомоподобных соединений с поверхностью дендритов. Подавление гликолиза приводило к возрастанию значимости синаптических органелл, ответственных за энергетический метаболизм. Это выражалось в увеличении численности пресинаптических митохондрий и их реорганизации в более энергоэффективные формы с электронно-плотным матриксом и обилием крист. Кроме того, показателем адаптации биоэнергетических процессов к глюкозной депривации в гигантских синапсах было появление в их синаптоплазме особых микроструктур, аналогичных гликоген-белковым органеллам гликосомам. Важно, что мелкие электронно-плотные митохондрии и глико-

сомы в гигантских бутонах располагались по близости и формировали общие клеточные домены для производства энергии.

Таким образом, полученные данные показали, что мшистые волокна и их синапсы являются пластичной, самокорректирующейся системой, которая при подавлении гликолиза способна адаптироваться и изменять свой биоэнергетический метаболизм. По-видимому, это свойство гигантских синапсов способствует устойчивости гранулярных клеток при нейродегенеративных заболеваниях и эпилептических состояниях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Журавлева З.Н. Сравнение трехчастной организации синаптических окончаний в интракулярных септальных трансплантатах и в септальной области мозга. Журн. высш. нерв. деят. им. И.П. Павлова. 2020. 70 (3): 376–383.
- Журавлева З.Н., Журавлев Г.И., Ермаков А.А. Участие адгезивных соединений типа *Puncta Adherentia* в образовании синаптических связей между трансплантатом зубчатой фасции и мозгом реципиента. Журн. высш. нерв. деят. им. И.П. Павлова. 2011. 61 (2): 236–241.
- Akakin D., Sirvanci S., Gurbanova A., Rezzan Aker R., Onat F., San T. Ultrastructural GABA immunocytochemistry in the mossy fiber terminals of Wistar and genetic absence epileptic rats receiving amygdaloid kindling stimulations. Brain Res. 2011. 1377: 101–108.
- Blackstad T.W., Kjaerheim A. Special axo-dendritic synapses in the hippocampal cortex: electron and light microscopic studies on the layer of mossy fibers. J. Comp. Neurol. 1961. 117 (2): 133–159.
- Brewer M.K., Gentry M.S. Brain glycogen structure and its associated proteins: past, present and future Adv. Neurobiol. 2019. 23: 17–81.
- Dalsgaard M.K., Madsen F.F., Secher N.H., Laursen H., Quistorff B. High glycogen levels in the hippocampus of patients with epilepsy. J. Cereb. Blood Flow Metab. 2007. 27: 1137–1141.
- Dienel G.A., Carlson G.M. Major advances in brain glycogen research: understanding of the roles of glycogen have evolved from emergency fuel reserve to dynamic, regulated participant in diverse brain functions. Adv. Neurobiol. 2019. 23: 1–16.
- Duran J., Gruart A., Varea O., Lopez-Soldado I., Delgado-García J.M., Guinovart J.J. Lack of neuronal glycogen impairs memory formation and learning-dependent synaptic plasticity in mice. Front. Cell. Neurosci. 2019. 13: 374.
- Hertz L., Chen Y. Glycogenolysis, an astrocyte-specific reaction, is essential for both astrocytic and neuronal activities involved in learning. Neurosci. 2018. 370: 27–36.
- Freiman T.M., Häussler U., Zentner J., Doostkam S., Beck J., Scheiwe C., Brandt A., Haas C.A., Puhahn-Schmeiser B. Mossy fiber sprouting into the hippo-

- campal region CA2 in patients with temporal lobe epilepsy. *Hippocampus*. 2021. 31 (6): 580–592.
- Lee C.-Y., Dallerac G., Ezan P., Anderova M., Rouach N. Glucose tightly controls morphological and functional properties of astrocytes. *Front. Aging Neurosci.* 2016. 8: 82.
<https://doi.org/10.3389/fnagi.2016.00082>
- Mironova G.D., Pavlik L.L., Kirova Y.I., Belosludtseva N.V., Mosentsov A.A., Khmil N.V., Germanova E.L., Lukyanova L.D. Effect of hypoxia on mitochondrial enzymes and ultrastructure in the brain cortex of rats with different tolerance to oxygen shortage. *J. Bioenerg. Biomembr.* 2019. 51: 329–340.
- Pathak D., Shields L.Y., Mendelsohn B.A., Haddad D., Lin W., Gerencser A. A., Kim H., Brand M.D., Edwards R.H., Nakamura K. The role of mitochondrially derived ATP in synaptic vesicle recycling. *J. Biol. Chem.* 2015. 290: 22325–22336.
- Prats C., Graham T.E., Shearer J. The dynamic life of the glycogen granule. *J. Biol. Chem.* 2018. 293 (19): 7089–7098.
- Reddy P.H., Oliver D.M.A. Amyloid beta and phosphorylated tau-induced defective autophagy and mitophagy in Alzheimer's disease. *Cells*. 2019. 8: 488–509.
- Rybicka K.K. Glycosomes: the organelles of glycogen metabolism. *Tissue Cell*. 1996. 28: 253–265.
- Saez I., Duran J., Sinadinovs C., Beltran A., Yanes O., Tevy M.F., Martinez-Pons C., Milan M., Guinovart J. Neurons have an active glycogen metabolism that contributes to tolerance to hypoxia. *J. Cereb. Blood Flow Metab.* 2014. 34: 945–955.
- Samokhina E., Malkov A., Samokhin A., Popova I. Selective hippocampal cell damage and mossy fiber sprouting induced by chronic intracerebral injections of 2-deoxy-D-glucose. *Gen. Physiol. Biophys.* 2020. 39: 99–106.
- Samokhina E., Popova I., Malkov A., Ivanov A.I., Papadia D., Osypov A., Molchanov M., Paskevich S., Fisahn A., Zilberter M., Zilberter Y. Chronic inhibition of brain glycolysis initiates epileptogenesis. *J. Neurosci. Res.* 2017. 95: 2195–2206.
- Shields L.Y., Li H., Nguyen K., Kim H., Doric Z., Garcia J.H., Gill T.M., Haddad D., Vossel K., Calvert M., Nakamura K. Mitochondrial fission is a critical modulator of mutant APP-induced neural toxicity. *J. Biol. Chem.* 2021. 296: 100469.
- Vaughn J.E., Grieshaber J.A. An electron microscopic investigation of glycogen and mitochondria in developing and adult rat spinal motor neuropil. *J. Neurocytol.* 1972. 1 (4): 397–412.
- Wu L., Wong C.P., Swanson R.A. Methodological considerations for studies of brain glycogen. *J. Neurosci. Res.* 2019. 97 (8): 914–922.
- Yamada A., Irie K., Deguchi-Tawarada M., Ohtsuka T., Takai Y. Nectin-dependent localization of synaptic scaffolding molecule (S-SCAM) at the puncta adherentia junctions formed between the mossy fibre terminals and the dendrites of pyramidal cells in the CA3 area of the mouse hippocampus. *Genes Cells*. 2003. 8 (12): 985–994.
- Zilberter Y., Zilberter M. The vicious circle of hypometabolism in neurodegenerative diseases: ways and mechanisms of metabolic correction. *J. Neurosci. Res.* 2017. 95: 2217–2223.

EFFECT OF GLYCOLYSIS SUPPRESSION ON ULTRASTRUCTURE OF THE HIPPOCAMPAL GIANT SYNAPSES

Z. N. Zhuravleva^{a, #}, A. E. Malkov^a, and I. Yu. Popova^a

^a*Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow Region, Russia*

[#]*e-mail: zina_zhur@mail.ru*

Suppression of glycolysis in the rat hippocampal formations was induced by daily intracerebroventricular injection of 2-deoxy-D-glucose for 10 days. Using electron microscopy, a disturbance of morphological interactions of axonal terminals of granular neurons with perisynaptic astrocytic processes was found. At the same time, both the determinant ultrastructural characteristics of giant synapses and two types of functional contacts (asymmetric chemical active zones with dendritic spines and symmetric adhesive junctions with dendrites) were retained. However, they showed morphological signs of a weakening of synaptic processes, which were expressed in a decrease in the number of intraterminal active zones, clustering of synaptic vesicles, and their removal from neurotransmitter release sites. Compared to the norm, an increase in the number of small mitochondria with an electron-dense matrix and the evidence of initiation of glycogen synthesis in the form of glycosomes were found in the giant terminals. The data obtained indicate that the giant synapses of the hippocampal mossy fibers are a plastic, self-correcting system that is able to function by adapting its own bioenergetic metabolism, when brain glycolysis is suppressed.

Keywords: hippocampal formation, ultrastructure, giant synaptic endings, glycolysis, 2-deoxy-D-glucose, synaptic vesicles, presynaptic mitochondria, glycosomes

УДК 159.9.01

СМЕНА ПАРАДИГМЫ В КОГНИТИВНЫХ НАУКАХ?

© 2023 г. Г. Г. Князев*

Научно-исследовательский институт нейронаук и медицины, Новосибирск, Россия

*e-mail: knyazevgg@neuronm.ru

Поступила в редакцию 16.03.2022 г.

После доработки 26.04.2022 г.

Принята к публикации 26.04.2022 г.

Начиная с 50-х годов прошлого века доминирующей парадигмой в когнитивных науках был когнитивизм, который возник как альтернатива бихевиоризму и преимущественно рассматривает когнитивные процессы как разного рода “вычисления” наподобие тех, которые выполняет компьютер, принципиально не отличающийся от универсальной машины Тьюринга (МТ). Несмотря на значительные успехи, достигнутые в последней четверти 20-го века в рамках этой парадигмы, она многих не удовлетворяет, так как не может адекватно объяснить некоторые особенности когнитивных процессов. Возникший позднее коннекционизм, хотя и признает роль вычислительных процессов, их основой считает не МТ, а нейронную сеть, которая лучше моделирует работу мозга, чем вычисления по типу МТ. Нейронные сети, в отличие от классического компьютера, демонстрируют устойчивость и гибкость перед лицом проблем, возникающих в реальном мире, таких как увеличение шума на входе или блокировка части сети. Они также хорошо приспособлены для задач, требующих параллельного разрешения множества противоречивых ограничений. Несмотря на это, аналогия между функционированием человеческого мозга и искусственных нейронных сетей все-таки ограничена в силу радикальных различий в конструкции и связанных с этим возможностей системы. Параллельно с парадигмами когнитивизма и коннекционизма развивались представления, согласно которым когниции являются следствием сугубо биологических процессов взаимодействия организма с внешней средой. Эти представления, которые в последние годы становятся все более популярными, оформились в разные течения так называемого энактивизма. В этом обзоре проводится сравнение теоретических постулатов когнитивизма, коннекционизма и энактивизма, а также парадигмы предсказывающего кодирования и принципа свободной энергии.

Ключевые слова: когнитивизм, коннекционизм, энактивизм, воплощенное познание, предсказывающее кодирование

DOI: 10.31857/S0044467723010094, EDN: GJJVJO

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время можно выделить как минимум три конфликтующие парадигмы о природе когнитивных процессов: когнитивизм, коннекционизм и посткогнитивизм. Когнитивизм оформился в 50-х годах прошлого века как альтернатива бихевиоризму и, в противоположность последнему, подчеркивал важность изучения когнитивных процессов. По мере развития когнитивизм оформился в направление, которое преимущественно рассматривает когнитивные процессы как разного рода “вычисления” наподобие тех, которые выполняет компьютер. Соответственно мозг, как орган мышления, рассматривается как

вариант сверхсложного компьютера, по устройству в принципе аналогичного современным компьютерам. Неудовлетворенность такой точкой зрения привела к возникновению альтернативной “коннекционистской” парадигмы, согласно которой мозг похож на искусственные нейронные сети. Принципиально другой подход к интерпретации природы когнитивных процессов развивается в ряде современных, достаточно разнородных направлений, которые объединяют общим термином “посткогнитивизм”. Общим в этих направлениях является то, что они, как правило, отвергают аналогии с компьютером и подчеркивают специфически биологическую

основу когнитивных процессов. Несмотря на растущую популярность этих новых направлений, разные варианты когнитивизма и коннекционизма не утратили своего влияния, поэтому я начну обзор с теорий когнитивизма и коннекционизма, а затем рассмотрю наиболее влиятельные направления посткогнитивизма, включая теории предсказывающего кодирования, Байесовской парадигмы, принципа свободной энергии и разных направлений так называемого энактивизма и воплощенно-го познания.

Когнитивизм

Идеи когнитивизма в наиболее полном виде оформились в направлении, которое обычно описывают термином “вычислительная теория разума” (ВТР, the computational theory of mind). Это направление возникло и развивалось под большим влиянием компьютерных наук и исследований в области искусственного интеллекта (ИИ). Следствием успехов в этой области явилось представление о том, что уже в ближайшем будущем будут созданы компьютеры, ничем не уступающие и даже существенно превосходящие возможности человеческого разума, и что разум вообще — это лишь способность производить вычисления, используя ограниченный набор алгоритмов. Эта идея казалась привлекательной в первую очередь потому, что вычисления, производимые компьютером с использованием алгоритмов, имеют хорошо разработанную математическую базу, которая могла бы позволить описать работу человеческого разума. Прежде чем обсудить основные постулаты ВТР, нужно кратко остановиться на математической теории алгоритмических вычислений.

Алгоритмы, машина Тьюринга и теоремы Геделя

Алгоритм (само слово происходит от имени арабского математика Muḥammad ibn Mūsā al-Khwārizmī, жившего в 9-м веке нашей эры) — это конечная последовательность однозначно интерпретируемых инструкций для решения класса математических проблем или выполнения компьютерных операций (Definition of ALGORITHM. Merriam-Webster Online Dictionary, <https://web.archive.org/web/20200214074446/https://www.merriam-webster.com/dictionary/algorithm>). Если вся ин-

теллектуальная деятельность человека сводится к использованию алгоритмов, то она не требует какой-либо “сообразительности” или способности “интуитивно” выбрать вариант из множества возможных, она требует лишь знания соответствующих инструкций и их скрупулезного выполнения. Эта идея казалась многим соблазнительной, так как она значительно упрощала понимание процесса мышления, устраняя из него такие туманные явления, как “инсайт” или интуиция. В качестве прототипа интеллектуальной деятельности часто рассматривают математическое мышление, поскольку оно наиболее формализовано и в каком-то смысле может считаться квинтэссенцией и образцом мышления вообще. Во всяком случае, наиболее блистательные достижения научной мысли связаны именно с использованием математики в разных сферах науки.

В 1928 году известный немецкий математик Дэвид Гилберт в соавторстве с Вильгельмом Аккерманом сформулировали так называемую “проблему принятия решений” (по-немецки — Entscheidungsproblem) (Hilbert, Ackermann, 1950): можно ли, используя алгоритмы, решить любую математическую задачу, то есть можно ли для любого адекватно сформулированного математического утверждения решить, верно оно или нет, исходя из набора аксиом и используя правила математической логики? Сам Гилберт был уверен в положительном ответе на этот вопрос.

Дальнейшее развитие теория алгоритмических решений получила в работах Алана Тьюринга, которые имели колоссальное значение для всего последующего развития компьютерных наук, ИИ и ВТР. Принципиально важную роль сыграла предложенная Тьюрингом концепция универсальной вычислительной машины. Машина Тьюринга (МТ), описанная в уже упомянутой выше статье (Turing, 1936), — это абстрактная модель идеализированного вычислительного устройства, имеющего в своем распоряжении неограниченные ресурсы времени и памяти. Машина манипулирует символами, природу которых Тьюринг не конкретизирует. Предполагается, что имеется ограниченный набор простых символов, которые машина может писать или стирать в ячейках памяти. Бесконечное количество ячеек памяти (это могут быть клеточки на бумажной ленте или силиконовые чипы) организовано в линейную последовательность. Центральный процессор в

каждый момент времени имеет доступ лишь к одной ячейке, наподобие сканера, который проходит по бумажной ленте, последовательно сканируя каждую ячейку. Сам процессор может быть в одном состоянии из конечного набора состояний. Процессор может совершать одно из четырех действий: записывать символ в ячейку, стирать символ из ячейки, передвигаться к следующей ячейке (“двигаться по ленте направо”), возвращаться к предыдущей ячейке (“двигаться по ленте налево”). Какое из этих действий будет совершать процессор в каждый момент времени, зависит исключительно от текущего состояния машины и от символа, записанного в актуальной ячейке. Определяющие работу машины правила записаны в таблицу, где указано, какие действия выполняет процессор в зависимости от текущего состояния (из конечного набора состояний) и символа (из конечного набора символов). В таблице также указано, как меняется состояние машины исходя из этих же факторов. Таким образом, в таблице дается ограниченный набор рутинных механических инструкций, управляющих вычислениями. Тьюринг представляет это описание в виде строгой математической модели и утверждает, что такая машина, несмотря на ее простоту, способна выполнить любую выполняемую людьми операцию над конфигурациями символов.

Далее Тьюринг доказывает, что может существовать универсальная МТ (УМТ), которая может воспроизводить поведение любой МТ, если в качестве входной информации она получает таблицу, описывающую соответствующее поведение. УМТ, таким образом, является программируемым компьютером общего назначения. В некотором приближении все современные компьютеры являются УМТ, так как могут выполнять операции любой МТ при наличии соответствующей программы, с той оговоркой, что у них, в отличие от МТ, ограниченный ресурс памяти и времени.

Прогресс компьютерных технологий подталкивал многих, включая Тьюринга, к мысли о том, что в недалеком будущем можно будет создать компьютер, способный мыслить. Это означало бы, что мышление человека ничем принципиально не отличается от алгоритмических операций, выполняемых компьютером. Тьюринг, в частности, предложил способ ответить на вопрос, отличается ли мышление человека от “мышления” компьютера. Он предложил заменить вопрос

“может ли компьютер мыслить”, который он считал безнадежно туманным, вопросом, может ли компьютер успешно пройти специфический, предложенный им тест. Этот тест, получивший название теста Тьюринга, состоит в том, что эксперт задает вопросы двум невидимым собеседникам, один из которых человек, а другой компьютер. Предлагается считать, что компьютер прошел тест, если эксперт не сможет различить, кто есть кто (Turing, 1950). Философы, однако, критиковали предложение Тьюринга (Block, 1981; Searle, 1980). В частности, Джон Серл выдвинул в качестве контраргумента модель “китайской комнаты” — человек, не знающий китайского языка, получает таблички с текстами на китайском и должен направлять респонденту ответы на этом же языке, следуя подробным инструкциям (написанным на его родном языке). Если инструкции достаточно хороши, у респондента может создаться впечатление, что он общается с человеком, владеющим китайским языком, хотя в реальности его собеседник не понимает ни слова по-китайски (Searle, 1980). Этот аргумент имеет целью показать, что компьютерная имитация, какой бы искусной она ни была, останется лишь имитацией.

Действительно ли человеческое мышление сводится лишь к выведению аксиом и использованию правил логики? Уже в 1931 году австрийский логик Курт Гедель опубликовал две теоремы (Gödel's incompleteness theorems), которые доказывали ограниченность любой аксиоматической системы в ее способности моделировать даже базовые арифметические операции (Gödel, 1931). В теоремах Геделя рассматриваются формальные системы, которые должны соответствовать требованиям полноты и последовательности. Формальная система — это система конечного количества аксиом и правил логики (алгоритмов), позволяющих выводить из аксиом новые теоремы. Такая система считается полной, если любое утверждение, сформулированное с использованием аксиом в соответствии с правилами, или отрицание этого утверждения могут быть выведены в рамках системы. Система считается последовательной (непротиворечивой), если нельзя одновременно вывести и утверждение, и его отрицание. Первая теорема Геделя утверждает, что любая последовательная система, в которой можно производить элементарные арифметические операции, не может быть пол-

ной, то есть в ней есть утверждения, которые нельзя ни доказать, ни опровергнуть. Вторая теорема утверждает, что непротиворечивость любой системы не может быть доказана в рамках самой системы. Этот негативный ответ на сформулированную Гилбертом проблему принятия решений был в дальнейшем независимо подтвержден Алонсо Чёчем (Church, 1936) и Аланом Тьюрингом (Turing, 1936). Теоретический физик, лауреат Нобелевской премии Пенроуз считает, что человеческое мышление имеет в своей основе неалгоритмическую природу, и это позволяет находить решения в условиях неопределенности для прежде неизвестных задач (Penrose, 1989).

Действительно, первоначальный успех в сфере компьютерного моделирования мышления (например, знаменитая программа Logic Theorist, решившая 38 теорем из 52, описанных в Principia Mathematica) сменился периодом застоя, охладившего энтузиазм конструкторов ИИ. Стало понятно, что даже когнитивные процессы относительно низкого уровня, такие как сенсорное восприятие, требуют операций, недоступных современным компьютерам. Одна из трудных проблем, с которой столкнулись исследователи в области ИИ, — это решение задач в условиях неопределенности. В реальной человеческой жизни принятие практически любого решения происходит в условиях неопределенности. В 80-х и 90-х гг. технологический и концептуальный прогресс позволил в какой-то степени преодолеть эти трудности, однако это произошло благодаря использованию новых теоретических и конструктивных идей, в частности, Байесовской теории принятия решений, в которой неопределенность кодируется в терминах вероятности (Murphy, 2012), а также нейронных сетей и машинного обучения. Эти идеи принципиально отличаются от идей классической ВТР и связаны с использованием парадигмы коннекционизма, о которой мы поговорим позже.

Классическая ВТР-репрезентативная теория разума

Классическая ВТР (КВТР) берет свое начало в работе Уоррена Маккаллока и Вальтера Питтса, которые предположили, что что-то, напоминающее машину Тьюринга, может быть хорошей моделью для человеческого разума (McCulloch, Pitts, 1943). В 60-х годах эта модель стала центральной в когнитивной на-

уке, которая исследовала разум методами психологии, ИИ, лингвистики, философии, экономики (особенно теории игр), антропологии и нейробиологии. Согласно КВТР, человеческий разум — это вычислительная машина, принципиально похожая на МТ, и когнитивные процессы, такие как рассуждение и принятие решений, — это вычисления, похожие на вычисления в МТ. В отличие от господствовавших до 60-х гг. теорий, таких как бихевиоризм, который пытался соотнести ментальные состояния с поведенческими паттернами, или теория идентичности, согласно которой ментальные состояния идентичны нейрофизиологическим состояниям, КВТР использует функциональный подход, согласно которому ментальные состояния — это состояния, соответствующие определенной функциональной организации, независимо от субстрата, на котором эта организация реализована (биологическая ткань или, например, чипы компьютера).

Путнам (Putnam, 1967) предложил версию функционализма, которую стали называть машинным функционализмом. По этой версии отдельные когнитивные состояния — это состояния центрального процессора. Таблица состояний определяет функциональную организацию системы и ту роль, которую отдельные состояния в этой организации играют. В отличие от МТ, переходы от состояния к состоянию не детерминированы, а имеют вероятностный характер, то есть разум представляет собой вероятностный автомат. Критикуя теорию Путнама, Блок и Фодор отмечали, что человеческий разум имеет потенциально бесконечное количество состояний, в отличие от конечного количества состояний вероятностного автомата, определяемого таблицей состояний (Block, Fodor, 1972). В предложенной Фодором версии КВТР, которую он назвал “репрезентативная теория разума”, особое внимание уделяется символам, которыми манипулирует разум в процессе Тьюринг-подобных вычислений (Fodor, 1975). Набор этих символов он называет “языком мысли”. Смысл сложных композиций является функцией смысла отдельных частей и способа их комбинирования, который задается набором алгоритмов. КВТР, в частности теория Фодора, нейтральна в отношении субстрата, производящего вычисления. Она потенциально приложима и к дуалистическим интерпретациям, когда вычисления производит Картезианская душа, и к физикалист-

ским интерпретациям, которые субстратом для вычислений видят мозг. На практике все адепты КВТР являются физикалистами и считают, что символы “языка мысли” закодированы в активности нейронов, а алгоритмические операции над символами представляют собой какие-то нервные процессы, природа которых пока неизвестна. Фодор и многие другие приверженцы КВТР считают, что все ментальные процессы сводятся к Тьюринг-подобным вычислениям с использованием набора символов и правил манипулирования этими символами (Gallistel, King, 2009; Fodor, 2005).

Ранние и влиятельные приложения вычислительного подхода к познанию включают теории овладения языком (Chomsky, 1959), внимания (Broadbent, 1958), решения проблем (Newell et al., 1958), памяти (Sternberg, 1969) и восприятия (Magr, 1982). Общей для всех вычислительно-ориентированных исследований является идея о том, что познание включает в себя поэтапную серию событий, начиная с преобразования энергии стимула в символическое выражение, за которым следуют преобразования этого выражения в соответствии с различными правилами, результатом которых является определенный выход — грамматическое языковое высказывание, выделение одного потока слов из другого, решение логической задачи, идентификация стимула как одного из множества запомненных стимулов или трехмерное восприятие мира (Shapiro, Spaulding, 2021).

Символические выражения, над которыми совершают операции когнитивные процессы, а также правила, по которым эти операции выполняются, появляются как репрезентативные состояния познающего агента. Они индивидуализированы в терминах того, о чем они говорят (фонемы, интенсивность света, края, формы и т.д.). Вся эта когнитивная деятельность происходит в нервной системе агента. Именно благодаря активации нервной системы стимулы кодируются в “язык мысли”, подобный языкам программирования, используемым в обычных компьютерах; точно так же правила, диктующие манипуляции с символами в языке мысли, похожи на инструкции, которые выполняет компьютер в процессе выполнения задачи. Методы вычислительной когнитивной науки отражают приверженность этим представлениям. Эксперименты имеют целью выявление содержания репрезентативных состояний или

раскрытие шагов, с помощью которых ментальные алгоритмы преобразуют входные данные в выходные.

Несмотря на значительные успехи в понимании когнитивных процессов, достигнутые в последней четверти 20-го века благодаря появлению КВТР, отождествление этих процессов с Тьюринг-подобными вычислениями многих не удовлетворяло. Возникшая в 80-х гг. коннекционистская парадигма, хотя и признает роль вычислительных процессов, ставит под сомнение значение постулируемых КВТР символистских репрезентаций. В следующей главе мы разберем основные идеи, лежащие в основе коннекционизма, который, хотя и противопоставляется классической ВТР, берет начало из тех же источников и в некоторых отношениях на нее похож.

Коннекционизм

Альтернативная КВТР коннекционистская теория (КонТ) появилась в 80-х гг., но, так же как и КВТР, она берет начало в классической работе Уоррена Маккаллока и Вальтера Питтса, которые исследовали сети логических операторов, таких как “И” и “ИЛИ” (McCulloch, Pitts, 1943). Эти сети можно рассматривать в качестве прототипа нейронных сетей, в которых уровень активации узла имеет лишь два значения (0 или 1), а функция активации определяется верностью соответствующего выражения. Маккаллок и Питтс считали логические операторы идеализированной моделью нейронов. Современные цифровые компьютеры фактически представляют собой сети, построенные из логических операторов.

Однако создатели КонТ, в отличие от приверженцев КВТР, черпают вдохновение не в компьютерных науках, а в нейрофизиологии. Основой для вычислений они считают не машину Тьюринга, а нейронную сеть, которая существенно отличается от МТ. Создатели искусственных нейронных сетей использовали в качестве прототипа строение мозга, в частности, устройство зрительного анализатора. Искусственная нейронная сеть — это коллекция связанных друг с другом узлов, которые можно разделить на три категории: входные, выходные и скрытые, расположенные между входными и выходными. Каждый узел в каждый момент времени можно охарактеризовать уровнем активации, выраженным реальным числом, и взвешенными свя-

зьями с другими узлами, веса которых (то есть силу связи) можно также выразить реальным числом. Активация входных узлов задается внешним стимулом и служит сигналом для вычислений. Общая активация любого скрытого или выходного узла является функцией суммы взвешенных (на силу связи) активаций питающих его узлов и его собственной активации. Форма этой функции может быть разной для разных сетей. Вычисление в сети представляет собой волну активации, распространяющуюся от входных к выходным узлам в соответствии с весами связей в сети. В прямой сети волна распространяется лишь в одном направлении. В рекуррентных сетях есть петли обратной связи. Рекуррентные сети труднее для математического представления, чем прямые, однако они очень важны для моделирования многих психологических феноменов (Elman, 1990). Веса в нейронной сети обычно могут меняться в соответствии с алгоритмом “обучения”. Описано множество разных алгоритмов, но основная идея состоит в том, чтобы постепенно подстраивать веса так, чтобы результат вычислений в сети приближался к целевому результату, который можно ожидать для соответствующей входной информации. Алгоритм обратного распространения (backpropagation algorithm) является широко используемым примером такого алгоритма (Rumelhart et al., 1986). Таким образом, коннекционистские системы предлагают средства вычислений, которые во многих случаях отказываются от символистских репрезентаций, играющих ключевую роль в КВТР. В отличие от компьютера, который оперирует символами на основе правил, коннекционистские сети преобразуют входные значения активации в выходные значения без использования символов или явных правил, по которым центральный процессор выполняет операции над этими символами.

Сильные стороны коннекционизма

Начиная со второй половины 80-х годов нейронные сети стали привлекать все большее внимание для объяснения разнообразных когнитивных феноменов, включая распознавание объектов, восприятие речи, понимание предложений и так далее (Rumelhart et al., 1986b). Сторонники КонТ обычно подчеркивают, что нейронные сети гораздо лучше моделируют работу мозга, чем вычисления по типу МТ, поэтому нейронные сети

могут обеспечить новую основу для понимания природы разума и его связи с мозгом. Мозг действительно представляет собой нейронную сеть, сформированную из огромного количества единиц (нейронов) и их соединений (синапсов). Более того, некоторые свойства искусственных нейронных сетей позволяют предположить, что коннекционизм может дать гораздо более верное представление о природе когнитивных процессов, чем КВТР.

Устойчивость и гибкость. Нейронные сети демонстрируют устойчивость и гибкость перед лицом проблем, возникающих в реальном мире. Увеличение шума на входе или разрушение части сети приводят к снижению функции, но реакция сети остается адекватной, хотя и несколько менее точной. В отличие от этого в классических компьютерах аналогичные проблемы обычно приводят к катастрофическому отказу.

Параллельное разрешение противоречивых ограничений. Нейронные сети также особенно хорошо приспособлены для решения задач, требующих параллельного разрешения множества противоречивых ограничений. Исследования в области искусственного интеллекта убедительно показывают, что такие когнитивные задачи, как распознавание объектов, планирование и даже координированное движение, представляют собой проблемы такого рода. Модели нейронных сетей обеспечивают гораздо более естественные механизмы для решения таких проблем, чем классические системы (Buckner, Garson, 2019).

Категоризация. На протяжении веков философы пытались понять, как определяются семантические категории. Широко признано, что попытка охарактеризовать их с помощью необходимых и достаточных условий обречена на провал — всегда можно найти исключения практически из любого предложенного определения. Например, можно предположить, что тигр — это большая черно-оранжевая кошка. Но как тогда быть с тиграми-альбиносами? Философы и когнитивные психологи утверждают, что категории разграничиваются более гибкими способами, например, с помощью понятия семейного сходства или сходства с прототипом. Коннекционистские модели кажутся особенно хорошо подходящими для того, чтобы вместить градуированные представления о принадлежности к категориям такого рода. Сети могут научиться оценивать тонкие статистические закономерности, которые очень трудно вы-

разить в виде жестких правил. Коннекционизм обещает объяснить гибкость и проницательность человеческого интеллекта, используя методы, которые не могут быть легко выражены в виде принципов, не допускающих исключений, избегая тем самым ненадежности стандартных форм символического представления (Horgan, Tienson, 1990).

Кодирование смысла в мозге. Коннекционистские модели представляют собой новую парадигму для понимания того, как информация может быть представлена в мозге. Какое-то время назад соблазнительная, но наивная идея заключалась в том, что отдельные нейроны (или небольшие компактные группы нейронов) могут кодировать каждый объект, или концепцию (так называемая “клетка бабушки”, grandmother cell, которая отвечает только на образ бабушки) (Barlow, 1994). Однако эмпирические данные показывают, что любая мысль сопровождается активностью большого количества нейронов, широко распределенных по разным участкам коры головного мозга (см. обзор Князев, 2022). Интересно отметить, что распределенные, а не локальные представления на скрытых единицах нейронных сетей являются естественным продуктом коннекционистских методов обучения (Buckner, Garson, 2019). Распределенные представления (в отличие от символов, хранящихся в отдельных фиксированных местах памяти) относительно хорошо сохраняются при разрушении или перегрузке части сети. Что еще более важно, поскольку представления кодируются в виде паттернов, а не активности отдельных единиц, отношения между представлениями кодируются в сходствах и различиях между этими паттернами. Таким образом, внутренние свойства репрезентации несут информацию о том, что она кодирует (Clark, 1993). В отличие от этого локальная репрезентация является условной. Никакие ее внутренние свойства не определяют ее содержание. В схеме символического представления все представления состоят из символических атомов (как слова в языке). Значения сложных строк символов могут определяться тем, как они построены из своих составляющих, но что фиксирует значения слов? Коннекционистские схемы репрезентации смысла позволяют обойти эту загадку, просто отказавшись от атомов. Каждое распределенное представление — это паттерн активности всех единиц, поэтому нет принципиального способа отличить простые

представления от сложных. Конечно, репрезентации складываются из активности отдельных единиц. Но ни один из этих “атомов” не кодирует какой-либо символ — репрезентации не являются символическими. Более того, наличие самих “репрезентаций” и “языка мысли”, постулируемых КВТР, являются предметом дебатов (Buckner, Garson, 2019). В ряде работ Хорган и Тиенсон (Horgan, Tienson, 1990) отстаивали точку зрения, называемую репрезентациями без правил. Согласно этой точке зрения, классики правы, считая, что человеческий мозг (и его хорошие коннекционистские модели) содержит репрезентации, но они ошибаются, считая, что эти репрезентации подчиняются жестким правилам, как шаги компьютерной программы. Идея о том, что коннекционистские системы могут следовать градуированным или приближенным закономерностям (“мягким законам”, как их называют Хорган и Тиенсон), интуитивно понятна и привлекательна.

Достоинства и недостатки распределенных репрезентаций. Одна из привлекательных черт распределенных репрезентаций в коннекционистских моделях заключается в том, что они предлагают решение проблемы кодирования смысла в активности мозга: сходства и различия между паттернами активации “кодируют” семантическую информацию. Таким образом, сходства нейронных активаций обеспечивают свойства, которые определяют смысл (Buckner, Garson, 2019). Однако развитие теории смысла, основанной на сходстве паттернов активации, сталкивается с серьезными препятствиями (Fodor, Lepore, 1999), поскольку такая теория должна была бы объяснять смысл предложения на основе анализа смысла отдельных его частей, и неясно, как одно лишь сходство паттернов активации способно решать такие задачи в том виде, как этого требует стандартная теория. Тем не менее большинство коннекционистов, которые продвигают основанные на сходстве объяснения смысла, отвергают многие из предпосылок стандартных теорий. Они надеются создать рабочую альтернативу, которая либо отвергает, либо изменяет эти предпосылки, оставаясь при этом способной объяснить данные о лингвистических способностях человека. Кальво (Calvo, 2003) считает, что в этом коннекционисты потерпят неудачу, так как не смогут решить проблему сопутствующей информации. Эта проблема заключается в том, что сходство между паттернами ак-

тивации для какого-то понятия (скажем, “бабушка”) в двух человеческих мозгах наверняка будет очень низким, потому что у двух людей (сопутствующая) информация о бабушках (имя, внешность, возраст, характер) будет очень разной. Если понятия определяются всем, что мы знаем, то паттерны активации этих понятий будут очень далеки друг от друга. Это, однако, большая проблема для любой теории, которая надеется определить смысл концепций через функциональные состояния мозга, будь то традиционная или коннекционистская парадигма.

Слабые стороны коннекционизма

Несмотря на эти интригующие особенности, в коннекционистских моделях есть некоторые недостатки, о которых стоит упомянуть.

Отличие нейронных сетей от мозга. Реальное устройство мозга гораздо сложнее, чем конструкция любой из современных нейронных сетей. Большинство исследований нейронных сетей абстрагируются от многих интересных и, возможно, важных особенностей мозга. Нейроны гораздо более гетерогенны, чем узлы сети, в частности, они имеют разную нейрохимическую природу. Кроме того, они сочетают аналоговый мембранный потенциал с дискретными потенциалами действия. Самое важное отличие состоит в том, что большинство алгоритмов машинного обучения (например, алгоритм обратного распространения) требуют наличия эталона, то есть результата, к которому нужно стремиться в процессе обучения. Этот эталон программа получает от оператора, знающего правильный ответ. Ничего подобного нет в работе мозга. В некоторых нейронных сетях вместо алгоритма обратного распространения используется алгоритм обучения с подкреплением (Pozzi et al., 2019) и другие алгоритмы, для которых не нужен эталон (Krotov, Norfield, 2019), но они пока менее успешны. Кроме того, коннекционистские модели пока не способны предложить правдоподобные механизмы долговременного хранения информации в мозге, кроме петель реверберирующей активности, которые безнадежно неэффективны. Далеко не очевидно также, что мозг содержит такие обратные связи, которые были бы необходимы, если бы мозг обучался с помощью такого процесса, как обратное распространение, а огромное количество повторений, необходимое для таких методов обу-

чения, кажется нереалистичным в приложении к мозгу. Внимание к этим вопросам, вероятно, необходимо, если мы хотим построить убедительные коннекционистские модели человеческих когнитивных процессов.

Моделирование высших когнитивных функций. Более серьезное возражение состоит в том, что, хотя нейронные сети неплохо справляются с моделированием когнитивных процессов нижнего уровня, таких как распознавание и категоризация сенсорной информации, они не особенно хороши для моделирования процессов, которые лежат в основе языка, рассуждений и высших форм мышления (Pinker, Prince, 1988). Критики коннекционизма утверждают, что коннекционистские модели хороши только для обработки ассоциаций, но когнитивные способности высокого уровня, такие как владение языком и рассуждение, не могут быть реализованы с использованием только ассоциативных методов, поэтому коннекционисты вряд ли смогут сравниться с классическими моделями в объяснении этих способностей. Фодор и Пилишин (Fodor, Pylyshyn, 1988) выделяют особенность человеческого интеллекта, называемую систематичностью, которую, по их мнению, коннекционисты не могут объяснить. Систематичность языка относится к тому факту, что способность производить/понимать/думать одни предложения неразрывно связана со способностью производить/понимать/думать другие, имеющие сходную структуру. Например, ни один человек, понимающий фразу “Иван любит Марию”, не может не понимать фразу “Мария любит Ивана”. С классической точки зрения это можно легко объяснить, если предположить, что знание языка предполагает знание смысла слов (“Иван”, “любить” и “Мария”) и грамматику фразы “Иван любит Марию”, и это знание позволяет “вычислить” значение фразы из значений этих составляющих. Если это так, то понимание нового предложения “Мария любит Ивана” может быть объяснено как еще один случай того же символического процесса. Аналогичным образом, символическая обработка объясняет систематичность рассуждений, обучения и мышления. Фодор и Маклафлин (Fodor, McLaughlin, 1990) доказывают, что, хотя коннекционистские модели можно обучить систематичности, их также можно обучить, например, распознавать фразу “Иван любит Марию”, не будучи в состоянии распознать фразу “Мария

любит Ивана”. Поскольку коннекционизм не гарантирует систематичность, он не объясняет, почему систематичность так широко распространена в человеческом познании. Систематичность может существовать в коннекционистских архитектурах, но там, где она есть, это не более чем счастливая случайность. Классическое решение намного лучше, потому что в классических моделях повсеместная систематичность возникает естественно. Дебаты по этому вопросу продолжаются по сей день, но в целом кажется очевидным, что его трудно решить с позиций радикального коннекционизма и более предпочтительны какие-то гибридные варианты (Calvo, Symons, 2014).

Различие стратегий мышления. В 2010-х годах в компьютерных науках особую популярность приобрели модели, известные как “глубокие нейронные сети”, или “сети глубокого обучения”, которые содержат большое количество скрытых узлов (иногда сотни слоев) и тренируются на больших базах данных с использованием того или иного алгоритма обучения (LeCun et al., 2015). Использование этих сетей позволило получить замечательные результаты во многих областях ИИ, таких как распознавание объектов и стратегические игры, и они сейчас широко используются в коммерческих приложениях. Их также используют для моделирования когнитивных процессов (Marblestone et al., 2016). Наиболее значительный прогресс в сфере создания все более эффективных искусственных нейронных сетей связан, в частности, с появлением так называемых глубоких сверточных сетей. Например, программа AlphaZero обыгрывает мировых чемпионов в трех различных играх (шахматы, Сёги и Го) “без знания человеческой стратегии”, то есть используя только информацию о правилах этих игр и стратегии, которые она находит в процессе интенсивной игры сама с собой (Silver et al., 2018). Это достигается с помощью средств, недоступных человеку (например, AlphaZero провела более 100 миллионов партий игры в Го сама с собой), что ставит вопрос о правомерности использования этих сетей в качестве модели человеческого мозга. Необычный подход AlphaZero к стратегии произвел мини-революцию в изучении шахмат и Го (Sadler, Regan, 2019) и вызвал опасения, что решения, которые обнаруживают глубокие сети, для человека являются чуждыми и загадочными. Сложная структура глубоких сверточных сетей затрудняет объяснение их ре-

шений в конкретных случаях. Эта проблема породила движение “объяснимого ИИ”, цель которого — вдохновить разработку инструментов для анализа решений компьютерных алгоритмов, особенно для того, чтобы системы ИИ могли быть сертифицированы на соответствие практическим или юридическим требованиям (Goodman, Flaxman, 2017). Необходимость в объяснимых глубоких сетях становится еще более актуальной в связи с обнаружением так называемых “конфронтационных примеров” (Nguyen et al., 2015). Они бывают как минимум в двух формах: “пертурбированные изображения”, которые представляют собой естественные фотографии, очень незначительно измененные таким образом, что вызывают резкие изменения в классификации глубоких сетей, хотя разница незаметна для человека, и “мусорные изображения”, которые бессмысленны для человека, но классифицируются глубокими сетями с высоким уровнем уверенности. Эти примеры привели некоторых к выводу, что если у сети есть “понимание” объектов, которыми она манипулирует, то это понимание должно радикально отличаться от человеческого. Все это показывает, что вряд ли стоит идти слишком далеко в аналогиях между устройством и функционированием искусственных нейронных сетей и человеческого мозга.

Различия и сходство коннекционизма и КВТР

Таким образом, если согласно КВТР человеческое познание аналогично символическим вычислениям в цифровых компьютерах (информация представлена строками символов, точно так же, как мы представляем данные в памяти компьютера или на листе бумаги), то согласно коннекционизму информация хранится не символически, в весах, или силе связи, между единицами нейронной сети. Классикист считает, что познание похоже на цифровую обработку, где строки создаются последовательно в соответствии с инструкциями символической программы. Коннекционист рассматривает когнитивную обработку как динамическую и градуированную эволюцию активности в нейронной сети, где активация каждой единицы зависит от силы связи и активности ее соседей. На первый взгляд, эти позиции кажутся несовместимыми, однако многие коннекционисты не рассматривают свою работу как вызов классицизму, а некоторые открыто поддер-

живают классическую картину. Они стремятся найти компромисс между двумя парадигмами и считают, что сеть мозга реализует символичный процессор на более высоком и абстрактном уровне описания. Действительно, хотя КВТР и КонТ часто рассматривают как альтернативные теории, они по сути не являются взаимоисключающими — нейронные сети могут моделироваться и классической МТ, как это делается в современных цифровых компьютерах и, с другой стороны, классические вычисления по типу машины Тьюринга могут осуществляться и с использованием нейронных сетей (Graves et al., 2014). Радикальные коннекционисты утверждают, что символическая обработка была с самого начала плохим предположением о том, как работает разум. Они считают, что классическая теория плохо справляется с объяснением гибкости и эффективности человеческого познания, и хотели бы навсегда исключить символическую обработку из когнитивной науки (Buckner, Garson, 2019). Более умеренные коннекционисты предлагают объединить идеи коннекционизма с идеями КВТР, создавая так называемые гибридные коннекционистские архитектуры, включающие в нейронные сети элементы классической символической обработки (Wermter, Sun, 2000).

Вопрос, на который пока не может ответить ни КВТР, ни КонТ, — это как мозг, построенный из относительно гораздо медленнее (по сравнению с компьютером) работающих элементов (достаточно вспомнить время синаптической задержки и время распространения импульса по аксону), может осуществлять такие сложные вычисления так быстро и эффективно (Gallistel, King, 2009). Наконец, пока нет понимания того, как вычислительные теории разума могут объяснить каузальную силу содержания (семантики) сознания. Очевидно, что традиционные вычислительные системы манипулируют символами на основе синтаксических правил, описываемых алгоритмами (например, таблица состояний в машине Тьюринга). Они, таким образом, “слепы” в отношении семантики, то есть смысла символов, наподобие того, как обитатель “китайской комнаты” “слеп” в отношении смысла китайских фраз, которыми он манипулирует. Адепты КВТР настаивают на том, что семантические интерпретации “языка мыслей” не влияют прямо на результаты вычислений, то есть не имеют каузальной силы. Результаты вычис-

лений зависят исключительно от формальных правил манипулирования символами, то есть разум является “синтаксической машиной” (Fodor, 1980). Сторонники КонТ более осторожны в отрицании роли семантики, но в большинстве своем также согласны с тем, что вычисления имеют преимущественно синтаксический характер. Многие философы критикуют этот тезис сторонников КВТР и КонТ и доказывают, что поведение человека и результаты его рассуждений принципиально зависят от семантики его мыслей (Block, 1990; Fodor, 2009; Kazez, 1995). Некоторые критики вычислительных теорий разума доказывают, что возможности человеческого разума превосходят возможности алгоритмических машин (Lucas, 1961; Nagel, Newman, 1958; Penrose, 1989). Интуиция, креативность, инсайт не могут быть смоделированы на основе алгоритмов, так же как и многие другие особенности человеческого познания (Dreyfus, 1992). Даже такие апологеты КВТР, как Фодор, часто выражают (особенно в его последних трудах) скептицизм в отношении того, что КВТР может объяснить все важные свойства человеческого разума (Fodor, 2000).

В целом, вычислительные теории разума представляют интересную попытку формального описания когнитивных операций. Они являются своего рода интерфейсом между когнитивными и компьютерными науками и пока, похоже, более полезны для последних, чем для первых. Появившиеся в процессе развития этих теорий и их приложений разработки, такие как различные варианты нейронных сетей и машинного обучения, получили широкое применение в разных сферах и позволили достичь существенного прогресса в области ИИ. Эти достижения сейчас находят применение в том числе и при изучении и моделировании активности мозга и когнитивных процессов. Успехи, достигнутые при использовании нейронных сетей глубокого обучения в решении таких задач, как классификация объектов по семантическим категориям и распознавание зрительных образов, показывают, что подобные механизмы может использовать и мозг для решения аналогичных задач. Сомнительно, однако, что КВТР, КонТ и их варианты смогут описать и объяснить все особенности человеческого сознания и разума.

“Обработка информации” в мозге

При рассмотрении вычислительных теорий разума нельзя обойти вниманием стандартное среди когнитивных психологов описание активности мозга термином “обработка информации” (information-processing). Понятие информации стало очень популярным начиная с работ Клайда Шеннона, заложившего в 1948 г. основы математической теории коммуникации (Shannon, 1948). Шеннон определял информацию как меру уменьшения неопределенности, которая выражается в виде изменения распределения вероятностей возможных состояний (Cover, Thomas, 2006). Есть и другие определения информации. Фред Дретске определяет информацию, содержащуюся в какой-либо переменной, через ее корреляцию с другой переменной (Dretske, 1981). Например, количество колец на срезе дерева коррелирует с его возрастом, значит, оно содержит информацию о возрасте дерева. Еще одно определение — “семантическая информация” — относится к содержанию репрезентации (например, репрезентация объекта внешнего мира в сознании человека) (Fodor, 1998; Sprevak, 2010). Понятие информации приобрело колоссальное значение в разнообразных науках, включая физику (например, квантовая теория информации), многие разделы инженерных наук, компьютерные науки, ИИ и когнитивные науки (например, теория интегрированной информации). Ряд ученых и философов, начиная, пожалуй, с Джона Уиллера (Wheeler, 1989), предлагают считать информацию одной из основ мироздания, наряду с материей (Chalmers, 1996; Davis, 2010; Gleick, 2011; Lloyd, 2007; Seife, 2007; Vedral, 2010). При этом значение, в котором используется термин “информация”, часто не оговаривается. Можно отметить, что информация, в каком бы смысле она ни определялась, имеет значение лишь для существа, способного ее извлечь и понять. Легко увидеть, что для обладающего сознанием и разумом человека информация в разных ее видах имеет первостепенное значение. Можно думать, что собака, обнюхивающая забор со следами, оставленными другими собаками, извлекает информацию, имеющую для нее значение. Менее очевидно, но потенциально возможно использование понятия информации для объяснения поведения растений или бактерий. В отношении неорганической природы, если речь не идет о ее описании человеком, понятие информации теряет

смысл. Поэтому философ Джон Серл считает объяснение феномена сознания с помощью информации примером циркулярного мышления, поскольку само понятие информации предполагает наличие обладающего сознанием существа, способного ее понять (Searle, 2013).

Предсказывающее кодирование

Далее я кратко опишу основные направления и представления, развиваемые различными вариантами посткогнитивизма, но перед этим необходимо упомянуть об очень влиятельной и амбициозной парадигме “предсказывающего кодирования” (predictive coding). Я не буду здесь подробно останавливаться на этой большой теме. В общих чертах, согласно теории предсказывающего кодирования, восприятие сенсорной информации является активным процессом. Мозг постоянно генерирует и обновляет ментальную модель окружающего мира. На основании этой модели генерируется предсказание (ожидание) сенсорного входного сигнала, которое сравнивается с реальным сигналом, и рассогласование между ожиданием и реальностью (ошибка предсказания) используется для коррекции ментальной модели. Идея предсказывающего кодирования при восприятии внешнего мира высказана Гельмгольцем еще в 1860 году, разрабатывалась американским психологом Джеромом Брюнером в 1940-х гг. и стала предметом экспериментальных исследований после опубликования в 1981 г. статьи МакКлеланда и Румелхарта (McClelland, Rumelhart, 1981).

На интуитивном уровне идею предсказывающего кодирования легко понять из повседневного опыта. Если, например, человек входит в хорошо знакомое помещение, он ожидает увидеть хорошо ему знакомые предметы на привычных местах и, если картина соответствует ожиданию, он ее практически не замечает (нулевая ошибка рассогласования). Если же вопреки ожиданию он обнаружит посреди комнаты новый и неизвестный ему предмет (большая ошибка рассогласования), все внимание будет направлено на то, чтобы понять, что это за предмет и объяснить его появление в этом месте. Современные модели предсказывающего кодирования постулируют механизмы, основанные на Байесовском подходе и воплощенные в мозге в виде иерархических многослойных сетей с

восходящими и нисходящими связями между слоями (Clark, 2013).

Байесовская модель

Байесовские вероятностные модели принятия решений в условиях неопределенности приобретают все большую популярность в когнитивных науках. Можно кратко рассмотреть этот подход на примере сенсорного восприятия, которое лучше других когнитивных процессов соответствует Байесовской модели. Сенсорное восприятие — классический образец принятия решений в условиях неопределенности. Еще Гельмгольц подчеркивал, что проблема неопределенности является эндемической для сенсорного восприятия (Helmholtz, 1867). Например, у зрительного анализатора нет непосредственного доступа к отдаленному окружению, у него есть доступ только к сенсорным стимулам, возникающим в сетчатке. Как зрительный анализатор принимает решение о свойствах отдаленного объекта на основе ограниченной информации, поставляемой сетчаткой? Гельмгольц предполагал, что стимулы, поступающие из сетчатки, запускают неосознаваемый процесс принятия в качестве решения наиболее правдоподобной гипотезы о свойствах отдаленного объекта. Байесовский подход к моделированию сенсорного восприятия основан на этом предположении Гельмгольца. Байесовская модель восприятия включает пространство гипотез, в котором каждая гипотеза h относится к какому-либо аспекту воспринимаемого объекта (форма, размер, цвет и так далее). Исходная вероятность $p(h)$ — это начальное правдоподобие, приписываемое h . Исходная вероятность сенсорного сигнала e в свете гипотезы h оценивается как $p(e|h)$. После получения сигнала e система пересчитывает вероятность h с учетом e . По теореме Байеса апостериорная вероятность рассчитывается как $p(h|e) = \eta p(h)p(e|h)$, где η — это размерностная константа, необходимая для того, чтобы все вероятности суммировались в единицу. На основе апостериорной вероятности система выбирает наиболее правдоподобную гипотезу. Этот выбор управляется функцией максимизации полезности, которая оценивает цену ошибки (Rescorla, 2019).

Сейчас “Байесовскую когнитивную науку” выделяют даже в виде отдельной дисциплины, которая рассматривает Байесовские мо-

дели восприятия, моторного контроля, причинных рассуждений, социального познания, интуиции, навигации и анализа естественного языка. Предполагается, что в основе всех этих процессов лежит вероятностный анализ информации Байесовского типа, который происходит на подсознательном уровне. Критики Байесовской парадигмы указывают, что большое количество ментальных процессов протекает не по Байесовскому типу. Канеман и Тверский доказывают, что рассуждения на сознательном уровне обычно не используют исчисления вероятностей, а при принятии решений часто не учитывается ожидаемая максимизация пользы (Kahneman, Tversky, 1979; Tversky, Kahneman, 1983). Некоторые считают, что и на подсознательном уровне когнитивные процессы часто не подчиняются законам Байесовской парадигмы (Morales et al., 2015). Кроме того, Байесовская модель не объясняет, откуда берутся гипотезы. Можно думать, что гипотезы генерируются с учетом ситуационного контекста (предсказывающее кодирование) на основе информации, хранящейся в памяти, однако, как рассчитывается их исходная вероятность и как все это закодировано в активности мозга, остается неизвестным (Orlandi, 2016). Сторонники Байесовского подхода соглашаются, что конкретные механизмы пока неясны и что вряд ли можно объяснить все когнитивные процессы на основе теории Байеса, но некоторые, особенно сенсорное восприятие и моторный контроль, лучше всего описываются именно в рамках этой теории (Rescorla, 2019). Одна из самых больших проблем теории заключается в смутном понимании того, как именно минимизация ошибок предсказания может быть устроена в мозге. Ключевой нерешенный вопрос — что именно представляет собой сигнал ошибки и как он рассчитывается на каждом уровне обработки сигнала в мозге (Bastos et al., 2012). В некоторых фМРТ-исследованиях увеличение BOLD-сигнала интерпретируется как сигнал ошибки, в других же — как входной сигнал (Kogo, Trengove, 2015). Другая проблема состоит в том, что вычисления, которые согласно модели должны производиться на каждом уровне иерархической сети, могут быть компьютерно неразрешимыми (Kwisthout, van Rooij, 2019).

Принцип свободной энергии

В последние десятилетия, в основном трудами Карла Фристон и соавторов (Friston et al., 2006), идеи предсказывающего кодирования и Байесовская модель были объединены с некоторыми другими идеями в общую теорию, названную “принцип свободной энергии” (ПСЭ, free energy principle). Эта теория предлагается как “объединяющая теория мозга”, способная интегрировать экспериментальные данные, относящиеся к восприятию, действию и обучению, и даже еще шире — как теория поведения любой биологической системы. ПСЭ постулирует, что любая самоорганизующаяся система, которая находится в равновесии с окружающей средой, должна минимизировать свою свободную энергию. По сути, это математическая формулировка того, как адаптивная система (то есть любая биологическая система) противостоит естественной тенденции к увеличению энтропии (в соответствии со вторым законом термодинамики). Согласно ПСЭ, поведение биологического агента направлено на уменьшение “удивления”, то есть рассогласования между ожидаемой и реальной сенсорной стимуляцией. Это рассогласование, которое и называется свободной энергией, является функцией сенсорных состояний и так называемой “плотности узнавания” (вероятностная репрезентация возможных причин, вызвавших сенсорную стимуляцию). Агенты могут уменьшать свободную энергию, изменяя две вещи, от которых она зависит: они могут изменять сенсорную информацию, воздействуя на окружающий мир, или они могут изменить свою плотность узнавания, изменив внутреннюю модель мира. Математически в основе ПСЭ лежит Байесовская модель мозга, описывающая восприятие как конструктивный процесс, опирающийся на внутреннюю генеративную модель мира, которую мозг старается оптимизировать, используя входные сенсорные сигналы.

Посткогнитивизм

Несмотря на теоретическую плодovitость и впечатляющие успехи на ранних этапах своего существования, когнитивистская парадигма столкнулась с некоторыми трудно-разрешимыми проблемами. Кажущиеся интуитивно наиболее простыми когнитивные способности, такие как контроль моторики и восприятие, оказались наименее податливы-

ми для объяснения в рамках этой парадигмы. Кроме того, среди философов отсутствовал консенсус по поводу понятия “репрезентация”, лежащего в основе когнитивизма. Неудовлетворенность когнитивизмом была причиной возникновения альтернативных теорий, которые явились предтечей современных направлений посткогнитивизма (смотри Ward et al., 2017).

Предтечи посткогнитивизма

Работы коннекционистов с нейронными сетями показывают, что объяснение разумного поведения не нуждается в обращении к серийному производству и манипулированию дискретными репрезентативными состояниями — адаптивное поведение может возникать из активности сети взаимодействующих единиц. Важно отметить, что паттерны связности, которые определяют структуру сети коннекционистов, необязательно должны быть жесткими или заранее заданными. Вместо этого коннекционистские сети могут быть самоорганизующимися системами; структура, лежащая в основе их разумного поведения, может возникать в результате обучения сети и ее интерактивной истории. Коннекционистские модели имели заметный успех в областях, которые для когнитивистов представляли особую проблему, таких как распознавание образов и сенсомоторный контроль.

Для объяснения организации когнитивных процессов стали привлекать теорию динамических систем (ТДС), которая предоставляет формальный концептуальный аппарат для описания развертывания операций сложных систем, состоящих из нескольких тесно взаимодействующих частей, включая самоорганизующиеся системы, такие как (некоторые) сети коннекционистов (Horgan, Tienson, 1992). Язык ТДС характеризует системы с точки зрения многомерного пространства возможных состояний, в которых система может находиться, уравнений, описывающих способы, которыми система может переходить от одной точки в пространстве состояний к другой, и теоретически значимые точки в этом пространстве, такие как аттракторы — стабильные состояния, к которым система стремится. Эти характеристики не привлекают понятия дискретных, статических репрезентаций в пользу глобального описания состояния системы и ее активности.

Параллельно с этим работы в области экологической психологии развивали альтернативный когнитивизму взгляд на природу сенсорного восприятия (Chemero, 2011). Согласно экологической психологии Гибсона (Gibson, 1979), зрительное восприятие окружающей среды является “прямым”, в том смысле, что его не следует понимать в терминах репрезентативных состояний или вычислительных операций, восстанавливающих информацию об окружающей среде, которая теряется при сенсорной трансдукции. Одной из причин, почему такие состояния не нужны, является активность восприятия. Сенсорное воздействие окружающей среды разворачивается во времени и может модулироваться нашей собственной деятельностью (прищуривание, более внимательное рассматривание, перемещение). Когнитивистская концепция зрительного восприятия как восстановления детальной информации из статического и обедненного восприятия недооценивает ресурсы, доступные нашим сенсорным системам. Во-вторых, то, что мы воспринимаем, связано с нашими целями и возможностями. Мы воспринимаем “аффордансы” — возможности взаимодействовать с окружающей средой таким образом, чтобы это отражало наши потребности и планы, а не практически нейтральную информацию, которую наши системы восприятия должны интерпретировать и уже потом сопоставлять с нашими способностями к действию. Эта концепция восприятия представляет воспринимающего и окружающую среду как созависимые системы. Окружающей средой для воспринимающего субъекта является тот набор свойств окружения, которые могут направлять его текущую деятельность, и быть таким субъектом — значит быть существом, которое может руководствоваться этими свойствами окружения.

С практической точки зрения представления экологической психологии развивали энтузиасты так называемой “локальной” робототехники (situated robotics), пионером которой был Родни Брукс (Brooks, 1991). Брукс отмечал, что построенные на принципах когнитивизма роботы не могут даже приблизиться к воспроизведению адаптивного поведения простых насекомых. Брукс создал серию роботов, которых он назвал “Существа” (Creatures), способных производить набор простых адаптивных действий в процессе взаимодействия с реальным окружением. В отличие от когнитивистского принципа мо-

делирования процесса постоянно обновляемой детальной репрезентации окружающей обстановки, Брукс снабдил свои Существа набором специализированных подсистем, большинство из которых управляли простым сенсомоторным поведением. Вместо того чтобы соединять эти подсистемы с центральным процессором, который должен вычислять единый план действий робота и управлять его поведением в соответствии с этим планом, подсистемы были взаимосвязаны таким образом, чтобы деятельность каждой могла подавлять деятельность других способами, которые инженер мог легко подстраивать под текущие нужды. Существа Брукса предоставили, таким образом, доказательство того, что простые варианты осмысленного поведения можно воспроизвести с помощью нескольких взаимодействующих сенсомоторных модулей, не прибегая к детальной репрезентации окружающей среды и централизованного контроля (замечу в скобках, что для осмысленности поведения тут все-таки потребовалось участие инженера).

В философии истоки когнитивизма совпадают с истоками “аналитической философии”, согласно которой логические построения, лежащие в основе мышления, можно описать в терминах формальных правил манипулирования синтаксическими структурами, и мысль конструируется в виде пропозициональной установки. Работы некоторых феноменологов, однако, предложили альтернативную концепцию мышления. Так, Хайдеггер (Heidegger, 1927/1962) считал, что способность мыслителя представлять элементы своего окружения (как в пропозициональной установке) зависит от предшествующей способности умело взаимодействовать с окружающей средой способами, которые подчиняются нормативным ограничениям. Мерло-Понти (Merleau-Ponty, 1945/2012) аналогичным образом утверждал, что способность поддерживать осмысленные когнитивные отношения с окружающей средой зависит от способности к телесному взаимодействию с ней, и детали этого взаимодействия вносят решающий вклад в структуру мысли и субъективного опыта. Все эти идеи витали в воздухе, когда разрабатывался первый манифест энактивизма. В противовес акценту когнитивизма на конструкции и манипуляции дискретными внутренними репрезентациями, каждое из этих направлений по-разному подчеркивало объяснительную силу взаимо-

действия со средой и важность внешних факторов и факторов реализации поведения, которые могут включать свойства тела познающего, его окружение и динамику взаимодействий между этими факторами.

Энактивизм

Программа энактивизма в целостном виде впервые была представлена в книге Френсиса Варелы с соавторами в 1991 году (Varela et al., 1991). В двух предложениях, авторы так описывают эту программу: “энактивистский подход состоит из двух пунктов: (1) восприятие состоит в действии, управляемом восприятием, и (2) когнитивные структуры возникают из повторяющихся сенсомоторных паттернов, которые позволяют действовать, руководствуясь восприятием” (Varela et al., 1991, стр. 173). Для понимания отличия между когнитивизмом и энактивизмом второй пункт особенно важен. Для когнитивизма когнитивные структуры являются внутренними состояниями, которые представляют определенные свойства окружающей среды. Энактивизм вместо этого делает упор на эмерджентные когнитивные структуры, которые самоорганизуются в результате взаимодействия между организмом и окружающей средой. Ключевым для энактивизма является представление об организме как об “аутопоэтической” системе, которая “генерирует и определяет свою собственную организацию, действуя как система, производящая собственные компоненты” (Maturana, Varela, 1980, стр. 79). Таким образом, единство биологической системы возникает и поддерживается в процессе взаимодействий с окружающей средой. Детали этих взаимодействий (их отличительная динамика) зависят от устройства организма и от свойств окружающей среды, способствующих процветанию организма. Например, хотя сахароза является реальным компонентом физико-химической среды бактерии, ее статус пищи таковым не является. То, что сахароза является питательным веществом, не присуще статусу молекулы сахарозы как таковой; это свойство сахарозы является следствием взаимоотношения бактерии со средой и связано с метаболизмом бактерий. Значение сахарозы как пищи создается самим организмом (Thompson, 2007). Энактивистский подход, таким образом, подразумевает, что и сам организм, и значимые структуры в его окруже-

нии возникают из набора самоорганизующихся динамических процессов. Эти структуры окружающей среды значимы лишь постольку, поскольку они влияют на успех или неудачу организма в самосохранении как аутопоэтической целостности, и в этом смысле имеют значение для существования организма. В силу этого структуры, участвующие в таких взаимодействиях, могут считаться когнитивными (Ward et al., 2017). Именно такой взгляд на совместное производство познающего и окружающей среды посредством динамического взаимодействия определяет взгляд на восприятие как действие, управляемое восприятием. Варела и соавторы считают, что “Существа” Брукса дают наглядный пример энактивистской когнитивной науки (Varela et al., 1991) в силу акцента Брукса на взаимодействии с окружающей средой, в противовес построению детальных внутренних репрезентаций. Точно так же очевидно сходство между энактивизмом и экологическим подходом Гибсона, который делает упор на взаимозависимости организма и окружающей среды и на способности организма к прямому взаимодействию со структурами, которые влияют на успех его деятельности.

Акцент энактивизма на вовлеченной деятельности, а не на отстраненном представлении, и способ, которым детали устройства организма определяют детали познавательного отношения к окружающей среде — две точки соприкосновения с описанной выше феноменологической традицией. Другая — это отказ от реалистической и объективистской концепции мира, в пользу концепции мира как продукта и отражения нашей деятельности. Энактивизм провозглашается как современное продолжение феноменологической традиции Мерло-Понти в стремлении найти золотую середину между реалистическими и идеалистическими концепциями взаимоотношений между разумом и миром (Varela et al., 1991). Энактивисты считают, что отстраненное постфактум теоретизирование может исказить переживания, которые оно стремится анализировать. Они ратуют за внедрение в когнитивную науку Буддийской практики медитации и внимательности (*mindfulness*), чтобы увести разум от его теорий и предвзятостей к непосредственной ситуации самого чувственного опыта. Ключевое утверждение Варелы (Varela et al., 1991) состоит в том, что различные когнитивные научные тенденции, синтезированные в энактивизме, поддер-

живают видение ментальности как эмерджентной, воплощенной и вовлеченной сущности, которое было замечено феноменологами, такими как Мерло—Понти, и занимает центральное место во многих буддийских традициях. Различные варианты энактивизма включают аутопоэтический энактивизм (Thompson, 2007), сенсомоторный энактивизм (O'Regan, 2011), радикальный энактивизм (Hutto, Myin, 2012) и различные попытки понять ментальное как нечто воплощенное (*embodied*, вовлекающее не только мозг, а все телесные структуры и процессы), встроенное (*embedded*, функционирующее только в соответствующей внешней среде), действенное (*enacted*, вовлекающее не только нервные процессы, но и то, что организм делает), расширенное (*extended*, в окружающую среду организма) и аффективное (*affective*) (Rowlands, 2010). Энактивисты утверждают, что любая система, которая имеет автономию, самореференцию и способность себя создавать и поддерживать, обладает когнитивными способностями. Следовательно, познание присутствует во всех живых системах. Радикальные энактивисты делают упор на отрицании ментальной репрезентации внешнего мира. Они приходят к выводу, что базовые когниции, а также когниции простых организмов, таких как бактерии, лучше всего охарактеризовать как нерепрезентативные. Что касается сложных форм познания у человека, таких как язык, они появились в полной форме только с созданием социокультурных когнитивных ниш в человеческом обществе (Hutto, Myin, 2012).

Одно из возражений энактивистскому подходу к познанию состоит в том, что он не может объяснить более сложные формы когнитивных способностей, такие как человеческие мысли, которые чрезвычайно трудно объяснить без репрезентаций (Clark, Toribio, 1994). Сторонники энактивизма пытаются ответить на это возражение с помощью интеграции концепций энактивизма и предсказывающего кодирования (ПК). Теория ПК, которую мы рассмотрели выше, утверждает, что любое познание регулируется необходимостью свести к минимуму ошибку предсказания. Сами предсказания, как правило, основываются на эволюционных потребностях, так что организмы ожидают получения сенсорной информации, которая помогает им поддерживать гомеостатическую жизне-способность. Например, люди ожидают, что они окажутся в ситуациях, когда получаемые

данные помогают им поддерживать температуру тела, процент воды, уровень кислорода и т.д., необходимые для сохранения жизни (Downey, 2020). Если они окажутся в среде, в которой эти ожидания не оправдываются — например, у жерла извергающегося вулкана — они используют когнитивные способности, чтобы снизить расхождение между ожидаемыми и фактическими сенсорными данными. Например, они могут задерживать дыхание, чтобы не вдыхать вулканический пепел и газ, и стремиться удалиться как можно дальше от вулкана. В двух словах, согласно теории ПК, организмы поддерживают гомеостаз, предпринимая действия, необходимые для снижения отклонений от ожидаемого положения дел. Важным следствием ПК является то, что исчезают традиционные различия между когнитивными категориями, такими как “восприятие”, “аффект” и “действие”, — все познание направляется стремлением уменьшить ошибки рассогласования, а перцептивные, аффективные и поведенческие стратегии считаются разными способами достижения этого (Downey, 2020). Вместо того чтобы говорить о различных перцептивных, аффективных и поведенческих системах, мы должны говорить об одной общей когнитивной системе, которая позволяет организму обладать ориентированной на действие и аффективно нагруженной перцептивной связью со своим окружением.

Попытаемся суммировать основные области расхождения между когнитивистской и энактивистской парадигмами. В значительной степени отличия обусловлены тем, что используется в качестве парадигмального прототипа когнитивной системы. Когнитивизм рассматривает разум или мозг, с которым он, как правило, идентифицируется, как компьютер, который получает информацию о внешнем мире через сенсорные системы и на основе этой информации строит модели внешнего мира (репрезентации), которые затем уже используются для управления поведением в соответствии с текущими потребностями организма. Важно подчеркнуть, что репрезентации создаются независимо от потребностей организма. Они могут быть ложными или односторонними в силу несовершенства органов чувств и доступности информации, и задачей центрального процессора является их исправление для уменьшения рассогласования с реальной картиной мира, но само создание репрезентаций не ограни-

чивается уже на входе потребностями организма. В этой схеме можно выделить отдельные относительно независимые компоненты. Прежде всего, это организм и внешний мир, который считается объективно существующим и независимым от организма. В организме можно выделить мозг (управляющий орган) и остальное тело, подчиняющееся мозгу и выполняющее функции снабжения мозга информацией и выполнения его команд — для поддержания гомеостаза и осуществления необходимого поведения. В мозге, соответственно, тоже есть блоки переработки сенсорной информации, регуляции движения и вегетативной регуляции и центральный процессор, осуществляющий координацию на основе создаваемых им репрезентаций внешнего мира. Это, естественно, грубая и утрированная схема, но она отражает общий подход когнитивизма.

Отправной пункт энактивизма — это биологический организм, являющийся аутопоэтической системой. Парадигмальным прототипом когнитивной системы в энактивизме является бактерия. Различие между биологическим организмом и компьютером очевидно. У компьютера нет собственных эгоистических интересов — он создан человеком для выполнения его заданий. Соответственно, создаваемая им “модель мира” в общем-то объективна (в меру доступности информации, несовершенства воспринимающих систем и ошибок центрального процессора). Аутопоэтическая система, в отличие от компьютера, сама себя создает и поддерживает. Поскольку система эта находится в неравновесном состоянии, она должна прикладывать постоянные усилия для его сохранения и противостояния физическим силам, спонтанно направленным на ее разрушение. У этой системы поэтому есть свой интерес, и он состоит не в создании объективной модели мира, а в успешном взаимодействии с этим миром, позволяющем сохранить собственную целостность. Предполагается, что сама эта система формировалась в процессе эволюции как продукт взаимодействия с внешним миром (с той его частью, которая является экологической нишей для данного организма). В этом смысле “модель” внешнего мира запечатлена в самом строении организма — “организм является воплощенной теорией своего окружения” (Munz, 2002). Эта модель мира, выраженная в анатомической структуре организма и его инстинктивных

поведенческих паттернах, накладывает жесткие ограничения на вид, объем и качество получаемой через сенсорные каналы информации. Например, информация о мире радикально различна у дождевого червя, не имеющего зрения, кошки, способной видеть в темноте, летучей мыши, обладающей эхолокацией, и человека. Но это не все. Согласно энактивизму, организм не получает пассивно всю информацию, доступную его органам чувств, а активно выбирает лишь то, что необходимо для поддержания его жизнедеятельности (аффордансы). Сам процесс получения информации неразрывно связан с поведенческим взаимодействием с миром. Собственно, термин “информация” в представлении энактивистов по сути лишен смысла в приложении к сенсорному восприятию. Этот процесс жизнедеятельности невозможно разбить на компоненты — традиционное различие между восприятием, аффектом и действием исчезает и заменяется единой когнитивной системой, обеспечивающей ориентированную на действие и эмоционально нагруженную перцептивную “хватку”. В качестве метафоры такой когнитивной системы используют образ спагетти Эшера, представляющих собой нити, концы которых возвращаются в их собственные начала, превращая “вход” и “выход”, а также “ранний” и “поздний” в неточные и вводящие в заблуждение понятия (Clark, 2009).

В этом представлении понятие репрезентации теряет смысл, и отрицание репрезентации как когнитивного состояния является основным посылом радикального энактивизма. По сути, теряет смысл понятие внешнего мира вообще, так как организм имеет дело лишь с аффордансами. Что собой представляет “реальный” независимый от организма мир — остается за пределами рассмотрения. Мы, как биологические организмы, имеем дело лишь с результатами нашего взаимодействия с избранными в соответствии с нашими возможностями и потребностями аспектами этого мира. В этом смысле энактивизм напоминает прагматику Копенгагенской интерпретации квантовой механики. Для радикального энактивизма отрицание репрезентации является принципиальным в его борьбе с когнитивизмом, что особенно заметно в том, как трактуются концепция предсказывающего кодирования (ПК) и принцип свободной энергии. Эти концепции постулируют наличие в мозге моделей, таких как ге-

неративная Байесовская модель, на основе которых мозг делает предсказания предстоящего сенсорного входа. Эти модели апостериорно усовершенствуются для уменьшения рассогласования между предсказанием и реальным сенсорным входом. Почему мы не можем считать эти модели репрезентацией, с той поправкой, что они моделируют не собственно реальный внешний мир, а сенсорное отражение этого мира? Апологеты энактивизма настаивают, однако, что нет необходимости в наличии внутренней модели для осуществления ПК. Оно может происходить на основе “чувства” рассогласования (Downey, 2020), или оценки корреляции между ожидаемой и реальной сенсорной стимуляцией (Kirchhoff, Robertson, 2018), и динамического корректирования соответствия действий организма его потребностям при взаимодействии с окружающей средой (Gallagher, Bower, 2013). На основе чего, однако, возникает “чувство” рассогласования и делается предсказание в Байесовском ПК — остается неясным.

Биологизм энактивизма, его упор на сенсомоторное взаимодействие с окружением для поддержания собственной жизнедеятельности хорошо подходит для описания поведения бактерии — излюбленного объекта в ранних трудах энактивистов, но труднее прилагается к описанию когнитивных процессов человека (Clark, Toribio, 1994). В более поздних трудах идеи энактивизма распространили на когнитивную активность высшего уровня, присущую человеку, которую энактивисты рассматривают как взаимодействие с социальной средой (Di Paolo et al., 2014). Это распространяется на мысли и знание, в том числе научное знание. “С энактивистской точки зрения ... знание конструируется: оно конструируется агентом посредством его сенсомоторных взаимодействий с окружающей средой, совместно конструируется между и внутри каждого человека посредством их значимого взаимодействия друг с другом. В своей наиболее абстрактной форме знание конструируется между людьми в социалингвистических взаимодействиях ... Наука — это особая форма конструирования социальных знаний ... [которая] позволяет нам воспринимать и предсказывать события за пределами нашего непосредственного познавательного понимания ... а также для построения дальнейших, еще более мощных научных знаний” (Rohde, 2010, стр. 30). В этом взгляде на знание энактивизм сближается с конструктивизмом.

Однако конструктивизм рассматривает интерактивность как радикальный, творческий, ревизионистский процесс, в котором знающий конструирует личную “систему знаний” на основе своего опыта и проверяет ее жизнеспособность в практических встречах с окружающей средой. Обучение является результатом воспринимаемых аномалий, вызывающих неудовлетворенность существующими представлениями (Von Glasersfeld, 1989). Можно ли считать, что человеческое знание, в том числе научное знание, формировалось исключительно потребностью самосохранения человека как биологической системы? Безусловно, практический (как говорят, прикладной) аспект неизбежно есть в этом знании, однако есть и то, что называют фундаментальной наукой, непосредственная связь которой с биологическими потребностями человека не так очевидна. В целом, энактивизм представляется прагматически полезным пересмотром традиционного когнитивизма при условии смягчения его наиболее радикальных постулатов.

В настоящее время накоплен уже немалый объем эмпирических данных, в целом согласующихся с постулатами энактивизма, в частности, с его вариантом, получившим название “воплощенная когниция” (*embodied cognition*). Концепция воплощенной когниции (КВК) постулирует, что смысл символов и концепций имеет корни в нашем опыте взаимодействия с внешним миром, и предсказывает, что доступ к концептуальному знанию должен задействовать те же процессы, которые активны при получении или непосредственном использовании этого знания (Shapiro, 2019). Эти предсказания хорошо согласуются с данными фМРТ-исследований кодирования конкретных концепций в активности мозга. Меньше пока уверенности в том, что КВК сможет адекватно объяснить кодирование абстрактных концепций (для обзора этих работ см. (Князев, 2022)).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно отметить общую тенденцию эволюции представлений о природе ментальных процессов при переходе от когнитивизма к коннекционизму и далее к энактивизму. Когнитивизм рассматривает их в виде формальных операций над символами, которые принципиально не отличаются от операций компьютера на основе жестко прописанных

алгоритмов. В основе своей эта точка зрения является редукционистской: наши ментальные состояния — это состояния центрального процессора, их можно описать последовательностью вычислительных операций, как это прописано в программе, выполняемой компьютером. Реальное устройство мозга и его биологическая основа в расчет не берутся. Да, мы пока не знаем, как конкретно вычислительные операции закодированы в активности мозга, но, по большому счету, это не имеет значения. Такой подход позволяет описать некоторые особенности когнитивных процессов человека, но в целом построенные на его основе модели далеки от реальности.

Коннекционизм пытается отойти от этой схемы и строит модели когнитивных операций на основе формализованных представлений об устройстве мозга. Этот шаг позволяет обойти многие трудности, непреодолимые для КВТР, и создать модели, гораздо более похожие на реальность, хотя некоторые их свойства продолжают казаться чужеродными. Энактивизм идет еще дальше по пути “биологизации” когнитивных процессов, постулируя, что суть когнитивных состояний неразрывно связана с процессом взаимодействия организма с окружающей средой. Отметим, что ни коннекционизм, ни энактивизм не тяготеют к редукционизму. Содержание ментальных состояний человека невозможно вывести, или свести к распределенной активности нейронных сетей, или к сенсомоторным взаимодействиям организма с окружением для поддержания собственной жизнедеятельности. Оно в данном случае рассматривается как эмерджентная сущность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

При написании этой статьи автор получал финансовую поддержку Российского научного фонда (проект № 22-15-00142).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Князев Г.Г. Кодирование смысла в активности мозга. Журнал высшей нервной деятельности им. И.П.Павлова. 2022. В печати.
- Barlow H.B. The neuron doctrine in perception. In M. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*. 1994. Boston: MIT Press.
- Bastos A.M., Usrey W.M., Adams R.A., Mangun G.R., Fries P., Friston K.J. Canonical microcircuits for predictive coding. *Neuron*. 2012. 76: 695–711.
- Block N. Psychologism and Behaviorism. *Philosophical Review*. 1981. 90: 5–43.
- Block N. Can the Mind Change the World? in *Meaning and Method: Essays in Honor of Hilary Putnam*. G. Boolos (ed.), 1990. Cambridge: Cambridge University Press.
- Block N., Fodor J. What Psychological States Are Not. *The Philosophical Review*. 1972. 81: 159–181.
- Broadbent D.E. *Perception and Communication*. 1958. New York: Pergamon Press.
- Brooks R.A. Intelligence without representation. *Artificial Intelligence*. 1991. 47 (1): 139–159.
- Buckner C., Garson J. Connectionism. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2019. E.N. Zalta (ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/fall2019/entries/connectionism/>>.
- Calvo G.F. Connectionist Semantics and the Collateral Information Challenge. *Mind & Language*. 2003. 18 (1): 77–94.
- Calvo P., Symons J. *The Architecture of Cognition: Rethinking Fodor and Pylyshyn's Systematicity Challenge*. 2014. Cambridge: MIT Press.
- Chalmers D.J. *The Conscious Mind*. 1996. Oxford University Press.
- Chemero A. *Radical Embodied Cognitive Science*. 2011. Cambridge, MA: MIT Press.
- Chomsky N. On Certain Formal Properties of Grammars. *Information and Control*. 1959. 2 (2): 137–167.
- Church A. An unsolvable problem of elementary number theory. *American Journal of Mathematics*. 1936. 58: 345–363.
- Clark A. *Associative Engines: Connectionism, Concepts, and Representational Change*. 1993. Cambridge, MA: MIT Press.
- Clark A. Spreading the joy? Why the machinery of consciousness is (probably) still in the head. *Mind*. 2009. 118 (472): 963–993.
- Clark A. Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science. *Behavioral and Brain Sciences*. 2013. 36 (03), 181–204.
- Clark A., Toribio J. Doing without representing. *Synthese*. 1994. 101 (3): 401–434.
- Cover T., Thomas J. *Elements of Information Theory*. 2006. Hoboken: Wiley.
- Davis P. *Information and the Nature of Reality*. 2010. Cambridge, MA: MIT Press.
- Di Paolo A.E., Rohde M., De Jaegher H. Horizons for the enactive mind: Values, social interaction, and play. In J. Stewart, O. Gapenne & E.A Di Paolo (eds.). *Enaction: Toward a New Paradigm for Cognitive Science*. 2014. Cambridge, MA: MIT Press.
- Downey A. It Just Doesn't Feel Right: OCD and the 'Scaling Up' Problem. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*. 2020. 19 (4): 705–727.

- Dretske F.* Knowledge and the Flow of Information. 1981. Oxford: Blackwell.
- Dreyfus H.* What Computers Still Can't Do. 1992. Cambridge, MA: MIT Press.
- Elman J.* Finding Structure in Time. *Cognitive Science*. 1990. 14: 179–211.
- Figdor C.* Semantic Externalism and the Mechanics of Thought. *Minds and Machines*. 2009. 19: 1–24.
- Fodor J.* The Language of Thought. 1975. New York: Thomas Y. Crowell.
- Fodor J.* Methodological Solipsism Considered as a Research Strategy in Cognitive Psychology. *Behavioral and Brain Science*. 1980. 3: 63–73.
- Fodor J.* Concepts. 1998. Oxford: Clarendon Press.
- Fodor J.* The Mind Doesn't Work That Way. 2000. Cambridge, MA: MIT Press.
- Fodor J.* Reply to Steven Pinker 'So How Does the Mind Work?'. *Mind and Language*. 2005. 20: 25–32.
- Fodor J., Lepore E.* Holism: A Shopper's Guide. 1992. Cambridge: Blackwell.
- Fodor J., McLaughlin B.P.* Connectionism and the Problem of Systematicity: Why Smolensky's Solution Doesn't Work. *Cognition*. 1990. 35 (2): 183–204.
- Fodor J.A., Pylyshyn Z.W.* Connectionism and Cognitive Architecture: A Critical Analysis. *Cognition*. 1988. 28 (1–2): 3–71.
- Friston K., Kilner J., Harrison L.* A free energy principle for the brain. *Journal of Physiology, Paris*. 2006. 100 (1–3): 70–87.
- Gallagher S., Bower M.* Making enactivism even more embodied. *Avant: Trends in Interdisciplinary Studies*. 2013. 2.
- Gallistel C.R., King A.* Memory and the Computational Brain. 2009. Malden: Wiley-Blackwell.
- Gibson J.J.* The Senses Considered as Perceptual Systems. 1966. Boston: Houghton Mifflin.
- Gibson J.J.* The Ecological Approach to Visual Perception. 1979. Boston: Houghton Mifflin.
- Gleick J.* The Information. 2011. Pantheon.
- Gödel K.* Über formal unentscheidbare Sätze der Principia Mathematica und verwandter Systeme, I. *Monatshefte für Mathematik und Physik*. 1931. 38: 173–198.
- Goodman B., Flaxman S.* European Union Regulations on Algorithmic Decision-Making and a 'Right to Explanation'. *AI Magazine*. 2017. 38 (3): 50–57.
- Graves A., Wayne G., Danihelko I.* Neural Turing Machines. *arXiv preprint*. 2014. arXiv:1410.5401.
- Heidegger M.* Being and time. Translated by J. Macquarrie and E. Robinson. 1927/1962. Basil Blackwell: Oxford.
- Helmholtz H. von.* Handbuch der Physiologischen Optik. 1867. Leipzig: Voss.
- Hilbert D., Ackermann W.* Principles of Mathematical Logic. 1950. AMS Chelsea Publishing, Providence: Rhode Island, USA.
- Horgan T.E., Tienson J.* Soft Laws. *Midwest Studies in Philosophy*. 1990. 15: 256–279.
- Horgan T.E., Tienson J.L.* Cognitive systems as dynamic systems. *Topoi*. 1992. 11 (1): 27–43.
- Hutto D., Myin E.* Radical Enactivism: Basic Minds Without Content. 2012. Cambridge, MA: MIT Press.
- Kahneman D., Tversky A.* Prospect theory: An analysis of decision under risk. *Econometrica*. 1979. 47: 263–291.
- Kazez J.* Computationalism and the Causal Role of Content. *Philosophical Studies*. 1995. 75: 231–260.
- Kirchhoff M.D., Robertson I.* Enactivism and predictive processing: A non-representational view. *Philosophical Explorations*. 2018. 21(2): 264–281.
- Kogo N., Trengove C.* Is predictive coding theory articulated enough to be testable? *Frontiers in Computational Neuroscience*. 2015. 9: 111.
- Krotov D., Hopfield J.* Unsupervised Learning by Competing Hidden Units. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2019. 116: 7723–7731.
- Kwisthout J., van Rooij I.* Computational Resource Demands of a Predictive Bayesian Brain. *Computational Brain & Behavior*. 2019. 3 (2): 174–188.
- LeCun Y., Bengio Y., Hinton G.* Deep Learning. *Nature*. 2015. 521: 436–444.
- Lloyd S.* Programming the Universe. 2007. Vintage.
- Lucas J.R.* Minds, Machines, and Gödel. *Philosophy*. 1961. 36: 112–137.
- Marblestone A., Wayne G., Kording K.* Toward an Integration of Deep Learning and Neuroscience. *Frontiers in Computational Neuroscience*. 2016. 10: 1–41.
- Marr D.* Vision: A Computational Investigation into the Human Representation and Processing of Visual Information. 1982. San Francisco: W.H. Freeman.
- Maturana H.R., Varela F.J.* Autopoiesis and cognition: the realization of the living. 1980. Kluwer: Dordrecht.
- McClelland J.L., Rumelhart D.E.* An interactive activation model of context effects in letter perception: I. An account of basic findings. *Psychological Review*. 1981. 88 (5): 375–407.
- McCulloch W., Pitts W.* A Logical Calculus of the Ideas Immanent in Nervous Activity. *Bulletin of Mathematical Biophysics*. 1943. 7: 115–133.
- Merleau-Ponty M.* Phenomenology of perception. Translated by D.A. Landes. 1945/2012. Routledge: London.
- Morales J., Solovey G., Maniscalco B., Rahnev D., de Lange F., Lau H.* Low attention impairs optimal incorporation of prior knowledge in perceptual

- decisions. *Attention, Perception, and Psychophysics*. 2015. 77: 2021–2036.
- Munz P. *Philosophical Darwinism: On the Origin of Knowledge by Means of Natural Selection*. 2002. Routledge: London.
- Murphy K. *Machine Learning: A Probabilistic Perspective*. 2012. Cambridge, MA: MIT Press.
- Nagel E., Newman J.R. *Gödel's Proof*. 1958. New York: New York University Press.
- Newell A., Shaw J.C., Simon H.A. *Elements of a Theory of Human Problem Solving*. *Psychological Review*. 1958. 65 (3): 151–166.
- Nguyen A., Yosinski J., Clune J. *Deep Neural Networks Are Easily Fooled: High Confidence Predictions for Unrecognizable Images*. *Proceedings of the 28th IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR 2015)*. 2015. 427–436.
- O'Regan J.K. *Why red doesn't sound like a bell. Explaining the feel of consciousness*. 2011. Oxford University Press: Oxford.
- Orlandi N. *Bayesian perception is ecological perception*. *Philosophical Topics*. 2016. 44: 327–351.
- Penrose R. *The Emperor's New Mind: Concerning Computers, Minds and The Laws of Physics*. 1989. Oxford University Press, UK.
- Pinker S., Prince A. *On Language and Connectionism: Analysis of a Parallel Distributed Processing Model of Language Acquisition*. *Cognition*. 1988. 28 (1–2): 73–193.
- Pozzi I., Bohté S., Roelfsema P. *A Biologically Plausible Learning Rule for Deep Learning in the Brain*. *arXiv preprint*. 2019. arXiv:1811.01768.
- Putnam H. *Psychophysical Predicates*. In *Art, Mind, and Religion*, W. Capitan and D. Merrill (eds), Pittsburgh: University of Pittsburgh Press. 1967, 429–440.
- Rescorla M.A. *Realist Perspective on Bayesian Cognitive Science*. In: T. Chan and A. Nes (Eds) *Inference and Consciousness*. 2019. Routledge: London.
- Rohde M. *The scientist as observing subject. Enaction, Embodiment, Evolutionary Robotics: Simulation Models for a Post-Cognitivist Science of Mind*. 2010. Atlantis Press. pp. 30.
- Rowlands M. *The new science of the mind: from extended mind to embodied phenomenology*. 2010. MIT Press: Cambridge.
- Rumelhart D., Hinton G., Williams R. *Learning Representations by Back-propagating Errors*. *Nature*. 1986. 323: 533–536.
- Rumelhart D., McClelland J., and the PDP Research Group. *Parallel Distributed Processing*. Vol. 1. 1986b. Cambridge: MIT Press.
- Sadler M., Regan N. *Game Changer: AlphaZero's Groundbreaking Chess Strategies and the Promise of AI*. 2019. Alkmaar: New in Chess.
- Searle J. *Minds, Brains and Programs*. *Behavioral and Brain Sciences*. 1980. 3: 417–457.
- Searle J. *Can Information Theory Explain Consciousness?* *The New York Review*. 2013. 10.
- Seife C. *Decoding the Universe*. 2007. Penguin.
- Shapiro L. *Embodied cognition*. 2019. Routledge: London.
- Shapiro L., Spaulding S. *Embodied Cognition*. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2021. E.N. Zalta (ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/win2021/entries/embodied-cognition/>>.
- Silver D., Hubert T., Schrittwieser J., Antonoglou I., Lai M., Guez A., Lanctot M., Sifre L., Kumaran D., Graepel T., Lillicrap T., Simonyan K., Hassabis D. *A General Reinforcement Learning Algorithm That Masters Chess, Shogi, and Go through Self-Play*. *Science*. 2018. 362 (6419): 1140–1144.
- Sprevak M. *Computation, Individuation, and the Received View on Representation*. *Studies in History and Philosophy of Science*. 2010. 41: 260–270.
- Sternberg S. *Memory-Scanning: Mental Processes Revealed by Reaction-Time Experiments*. *American Scientist*. 1969. 57 (4): 421–457.
- Thompson E. *Mind in Life: Biology, Phenomenology, and the Sciences of Mind*. 2007. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Tversky A., Kahneman D. *Extension versus Intuitive Reasoning: The Conjunction Fallacy in Probability Judgment*. *Psychological Review*. 1983. 90: 293–315.
- Turing A. *On Computable Numbers, with an Application to the Entscheidungsproblem*. *Proceedings of the London Mathematical Society, Series 2*. 1936. 42: 230–265.
- Turing A. *Computing Machinery and Intelligence*. *Mind*. 1950. 49: 433–460.
- Varela F.J., Thompson E., Rosch E. *The embodied mind*. 1991. MIT Press: Cambridge.
- Vedral V. *Decoding Reality*. 2010. Oxford University Press, UK.
- Von Glasersfeld E. *Cognition, construction of knowledge and teaching*. *Synthese*. 1989. 80 (1): 121–140.
- Ward D., Silverman D., Villalobos M. *Introduction: The varieties of enactivism*. *Topoi*. 2017. 36 (3): 365–375.
- Wermter S., Sun R. (eds.). *Hybrid Neural Systems*. (Lecture Notes in Computer Science 1778). 2000, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Wheeler J.A. *Information, physics, quantum: the search for links*. *Proceedings III International Symposium on Foundations of Quantum Mechanics*, Tokyo. 1989, 354–368.

PARADIGM CHANGE IN COGNITIVE SCIENCES**G. G. Knyazev[#]***Federal State Budgetary Scientific Institution "Scientific Research Institute of Neurosciences and Medicine,
Novosibirsk, Russia**[#]e-mail: knyazevgg@neuronm.ru*

Since the 1950s, the dominant paradigm in the cognitive sciences has been cognitivism, which emerged as an alternative to behaviorism, and predominantly views cognitive processes as various kinds of "computations" similar to those performed by the computer. Despite significant advances made in the last quarter of the 20th century within this paradigm, it does not satisfy many scientists because it could not adequately explain some features of cognitive processes. Connectionism, which emerged somewhat later, recognizes the role of computational processes, but as their basis considers a neural network, which is a much better model of brain functioning than Turing-type computations. Neural networks, unlike the classical computer, demonstrate robustness and flexibility in the face of real-world problems, such as increased input noise, or blocked parts of the network. They are also well suited for tasks requiring the parallel resolution of multiple conflicting constraints. Despite this, the analogy between the functioning of the human brain and artificial neural networks is still limited due to radical differences in system design and associated capabilities. Parallel to the paradigms of cognitivism and connectionism, the notions that cognition is a consequence of purely biological processes of interaction between the organism and the environment have developed. These views, which have become increasingly popular in recent years, have taken shape in various currents of the so-called enactivism. This review compares the theoretical postulates of cognitivism, connectionism, and enactivism, as well as the predictive coding paradigm and the free energy principle.

Keywords: cognitivism, connectionism, enactivism, embodied cognition, predictive coding

УДК 612.82

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПУТЬ СОЗНАНИЯ И РАЗУМА: КОГНИТОМ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ФИЛОСОФИИ

© 2023 г. И. А. Канаев¹, *, Э. Д. Дряева², **

¹Философский факультет университета Сунь Ятсена, Гуанчжоу, КНР

²Философский факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: kanaev@qq.com

**e-mail: dryaeva.ella@gmail.com

Поступила в редакцию 26.03.2022 г.

После доработки 26.04.2022 г.

Принята к публикации 26.04.2022 г.

Объяснение способности организма к переживанию субъективных состояний является предметом научного поиска многих дисциплин. В данной статье мы предлагаем рассмотрение проблемы сознания на основании достижений нейрофизиологии, когнитивной науки, антропологии и философии. Особое внимание мы уделяем обсуждению философских предпосылок концепции “когнитома”, которую отстаивает К.В. Анохин. Мы согласны с пониманием деятельности сознания как активности сложной живой системы, которая не может быть редуцирована к сумме действия систем низшего порядка. Вместе с тем мы убеждены, что способность к познанию или “опережающему отражению” окружающего мира должна рассматриваться в соответствии с ходом естественной эволюции и не может быть основным системообразующим принципом. Мы предполагаем, что интерференция активности компонентов нервной системы могла стать основой для повышения эффективности функциональной системы, которая проявляется как уникальное состояние субъективной реальности и предпосылка развития способности организма к познанию мира. Данная теория согласуется с получившимися подтверждениями теориями сознания и объясняет прямое соответствие динамики высшей нервной деятельности состоянию субъективной реальности.

Ключевые слова: мозг, сознание, познание, эволюционный отбор, рабочая память, интерференция

DOI: 10.31857/S0044467723010082, **EDN:** GJNBWP

ВВЕДЕНИЕ

Современная философия не может существовать в отрыве от научного прогресса. Однако очень часто достижения науки вырываются из контекста и используются как дополнительный аргумент для оправдания фантазий собственного ума, от классического рационализма вплоть до мистицизма и антинаучности, а радикальное изменение современной геополитической обстановки способствует идеологизации и радикализации всех сфер общественной жизни (см. B  langer, 2021). Постоянное накопление научного знания раскрывает новые горизонты возможностей, которые ошеломляют и бросают вызов познавательной способности человека (см. Дубровский, 2018, сс. 274–348). Поэтому исследование поведения организма

и сопутствующей активности нервной системы является одним из наиболее актуальных и проблемных направлений современной науки (Barack, Krakauer, 2021; Barron et al., 2021; Cisek, Hayden, 2022; Feinberg, Mallatt, 2019; Krakauer et al., 2017). Однако ученый-специалист не может уделить должное внимание смежным дисциплинам, иначе он вряд ли достигнет прогресса в своей области исследования. Поэтому стоит задача проведения подлинно междисциплинарного исследования, для чего необходима должная компетенция как минимум в нескольких областях знания (Велихов и др., 2018; Дубровский, 2022). Философия может стать основой теоретического синтеза достижений науки и способна предложить новый взгляд на традиционное реше-

ние проблем. Однако без конструктивной критики со стороны научного сообщества всякое теоретизирование имеет склонность превращаться в оторванные от реальности идеалистические пожелания о том, как оно должно бы быть.

К.В. Анохин является одним из наиболее известных отечественных специалистов в вопросе исследования сознания, неоднократно выступал с докладами в Институте философии РАН, в ходе которых искал диалога с представителями философии. Мы убеждены, что предлагаемая концепция “когнитома” (Анохин, 2021) является одним из наиболее перспективных направлений развития современной нейрофизиологии. Мы принципиально согласны с тем, что сознание может быть понято только как собственное свойство функциональной системы, которое не может быть редуцировано к сумме свойств систем низшего порядка (также см. (Черниговская, 2021)). В этой статье мы хотим обратить внимание автора и научного сообщества на некоторые аспекты и пути понимания того, что такое сознание. Мы надеемся, что наша работа станет ответным шагом на пути взаимодействия науки и философии.

В первой части статьи мы даем уточнение понятия сознания и дополнительно акцентируем внимание на том, что сознание может быть понято только в динамике взаимодействия с окружающим миром. Вторая часть посвящена рассмотрению вопроса появления сознания в ходе естественной эволюции и правомерности определения познания как первичной функции субъективной реальности. Мы утверждаем, что активность познания и, тем более, структура разума является эволюционным достижением и не может быть основополагающим системообразующим принципом появления субъективной реальности. В третьей части представлена концептуализация субъективной реальности как предмета изучения нейрофизиологии, а также осуществлено критическое рассмотрение наиболее популярных современных представлений о возникновении момента сознательного опыта. В четвертой части статьи дан краткий анализ исследований рабочей памяти и собственной активности нервной системы, моделирования деятельности нервной системы и достижений в области транскраниальной магнитной стимуляции. Теоретический синтез указанных достижений позволил нам предположить тождество момента субъективной реальности

текущему состоянию динамики нервной системы, объединенной по принципу интерференционного наложения автономных процессов, происходящих в отделах нервной системы. Предложенное объяснение механизма возникновения субъективного опыта соответствует данным наиболее разработанных теорий сознания и ясно очерчивает контуры проверки теории и ее практического применения. Данная работа является продолжением авторского исследования концепции идентичности (Dryaeva, Kanaev, 2020; Дряева, Канаев, 2020) и реализует междисциплинарный подход в изучении сознания (Kanaev, 2022; Канаев, Дряева, 2022).

1. МИР И СОЗНАНИЕ

Индивидуальное сознание существует в широком спектре состояний удовольствия, агрессии, возбуждения и подавленности; человек способен к абстрактному мышлению, с помощью которого можно частично объективировать собственные переживания и попытаться передать полученный опыт и знание другим людям. Однако субъективный опыт всегда уникален, не только в пространстве, но и во времени. Это является серьезным вызовом для научного изучения сознания и причиной наличия конкурирующих теорий сознания (см. (Schneider, Velmans, 2017)). Достижения научно-технического прогресса в создании искусственного интеллекта и органоидов мозга лишь ставят новые теоретические и этические проблемы перед научным сообществом (Reardon, 2020; Yuste, Goering, 2017).

В своей статье К.В. Анохин (2021) предложил интересную параметризацию распространенных на данный момент определений сознания и определил “качественность” как наиболее общий момент в описании состояний субъективной реальности, который является развитием свойства “специфичности” живого организма. Это должно способствовать пониманию субъективной реальности в линии естественной эволюции. Такой подход по праву можно считать развитием естественнонаучного изучения природы и жизни в их неразрывной взаимосвязи. Он находит подтверждение со стороны обширного теоретического рассмотрения базовых свойств познавательной деятельности и поиска ее фундаментальных биологических основ, в ходе которого было высказано предположение, что процессы индивидуации, восприятия,

памяти, обучения и принятия решений присутствуют уже на уровне простейших организмов (см. (Lyon et al., 2021)). Таким образом, подтверждается глубина эволюционных корней субъективной реальности и наличие прямых коррелятов действий сознания на базовом уровне организации жизни. При рассмотрении сложных форм сознания и самосознания, особенно заслуживает внимания указание на присутствие уже в наиболее простых организмах иерархичных систем контроля поведения и модели окружающей среды (Bechtel, Bich, 2021), а также необходимость отделения “себя” от окружающей среды (Jékely et al., 2021; Wagensberg, 2000). Поэтому следует искать именно такое понимание сознания и субъективной реальности, которое не только встраивает их в линию эволюционного развития как особую разновидность более общих свойств живой системы, но и объясняет их принципиальное отличие.

Однако определение “качественности” сознания вызывает трудности, зачастую используемые для оправданий дуализма (см. Chalmers, 2020). Все указания на то, “каково” это — быть иной формой жизни или просто другим человеком — наталкиваются на прекрасно отмеченное К.В. Анохиным различие зеркального и научного познания. Каждый понимает, что имеется в виду, когда говорится о некоем качестве сознательного опыта, которое невозможно точно передать кроме как посредством указания на аналогичный, но всегда иной опыт Другого (Дряева, Канаев, 2020, сс. 82–101). Возможно, понимание качественности как крайней формы специфичности состояний данного организма с учетом временной динамики его существования является верным путем описания сознания, ведь даже самое точное переживание прошедшего опыта всегда несет печать настоящего (Mahr, Csibra, 2018; Schreiner, Staudigl, 2020). Однако без установления закономерных взаимосвязей с осмысленным поведением организма данная концептуализация лишена смысла. Поэтому научное понимание качеств сознания будет достигнуто только тогда, когда будут раскрыты механизмы причинной связи состояний сознания с поведением организма (Pessoa et al., 2022). Иначе концепция “иллюзии” субъективной реальности (Dennett, 2018; Frankish, 2017) оказывается наиболее удобной.

Для понимания сознания как причины поведения организма критически важно то, что

действие сознания является процессом во времени, и предлагаемая К.В. Анохиным (2021) на рис. 1 концептуализация эпизода сознания “Кто(t_0 – t_1)” отражает понимание сущностной процессуальности сознания. В первую очередь необходимо отметить, что временной аспект состояний сознания необходимо должен быть учтен в исследовании работы нервной системы. Концепция “когнитума” очевидно основывается на теории функциональных систем П.К. Анохина, который утверждал, что “пространственно-временная структура мира является тем фундаментом, на котором первичная жизнь приобретала свои основные свойства, а живые существа — приспособительные качества в процессе своей эволюции вплоть до высшего ее этапа — человека” (Анохин, 1978, с. 7). Более того, именно зарождение жизни привнесло в материю активное отношение к происходящим процессам, что предопределило особое отношение ко времени: только периодические процессы могли быть встроены в структуру организма и учтены в ходе естественной эволюции. В основе активного отношения к окружающей действительности необходимо лежит наличие автономной деятельности организма, направленной на отбор поддерживающих его существование и воспроизводство процессов. Способность предвосхищения событий окружающего мира основана на эволюции благоприятных и существенных для организма циклов реагирования на определенные регулярные события окружающей среды (там же, сс. 8–11). Постепенно отбор удачных химических реакций привел к появлению субъективной реальности и человеческой форме познания мира (см. там же сс. 7–48). Таким образом, эволюция успешных форм взаимодействия со средой необходимо основана на способности организма к автономной деятельности.

Новейшие исследования демонстрируют, что деятельность сознания, хотя бы даже как простое реагирование на внешний стимул, возможна только при согласованности внешнего воздействия и внутренней динамики нервной системы. Данный аспект был концептуализирован как “окно восприимчивости” или “временное гнездо” (temporal nestedness) сознательного опыта (Northoff, Huang, 2017; Northoff, Lamme, 2020; Wolff et al., 2019). Безусловно, эти и другие данные были учтены при разработке концепции “когнитума”. Однако они также послужили основой для

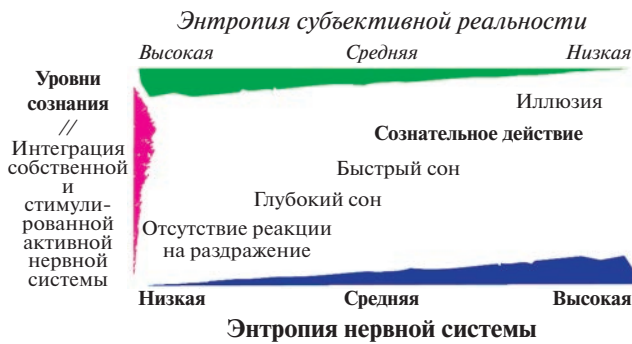


Рис. 1. Обратная зависимость энтропии нервной системы и субъективной реальности. Энтропия отражает меру (не)упорядоченности и предсказуемость динамики нервной системы (измеренной объективными методами (см. Alu et al., 2020) и субъективной реальности (переживаемой индивидуально). Чем ниже предсказуемость динамики нервной системы с точки зрения от третьего лица, тем более упорядоченной оказывается субъективная реальность. Чем более предсказуема динамика нервной системы (в основном, следующая прямым связям между областями головного мозга с относительно слабым процентом реакций торможения (см. Huang et al., 2020)), тем более фрагментарна и неупорядоченна субъективная реальность. Уровень сознания отражает конкретное состояние слаженности динамики нервной системы с окружающей средой и может быть сопоставлен со специфическим значением энтропии нервной системы и субъективной реальности.

Fig. 1. Inverse dependence of the entropy of the nervous system and subjective reality. Entropy reflects the measure of (un)orderliness and predictability of the dynamics of the nervous system (measured by objective methods (see Alu et al., 2020)) and subjective reality (experienced individually). The lower the predictability of nervous system dynamics from a third-person perspective, the more ordered subjective reality appears. The more predictable the dynamics of the nervous system (mostly following direct connections between brain regions with a relatively weak percentage of inhibition reactions (see Huang et al., 2020)), the more fragmented and disordered subjective reality is. The level of consciousness reflects the specific state of coherence of the dynamics of the nervous system with the environment and can be compared with the specific value of the entropy of the nervous system and subjective reality.

отстаиваемой Г. Нортхофом пространственно-временной теории сознания (Northoff et al., 2020), которая уделяет наибольшее внимание именно вопросу о том, “Кто” является субъектом действия, и прояснению онтологического статуса сознания (Northoff, 2018). В свете сказанного выше был бы крайне интересен критический анализ теории Г. Нортхофа с точки зрения и с использованием пред-

ложенного К.В. Анохиным концептуального аппарата оценки силы данной теории.

Разрабатываемая Г. Нортхофом пространственно-временная теория сознания акцентирует внимание на том, что каждый эпизод сознания необходимо сопровождается изменением собственной активности нервной системы под воздействием стимула окружающей реальности (в некоторых случаях источником стимуляции может быть исключительно собственное тело). Соответственно, состояния сознания могут быть классифицированы по степени согласованности активности нервной системы с окружающим миром. Отсутствие согласованности собственной динамики нервной системы и стимулированной активности характерно для отсутствия сознательного взаимодействия: излишняя лабильность или автономность нервной системы характеризует бессознательное состояние. По мере повышения согласованности становится возможным взаимодействие и сознательное поведение. В подтверждение данного тезиса недавно была продемонстрирована возможность коммуникации с человеком во время фазы быстрого сна, во время которого также наблюдается соответствие собственной динамики нервной системы полученной стимуляции (Konkoly et al., 2021). Таким образом, нормальное функционирование сознания предполагает удержание гармоничной согласованности между собственной динамикой нервной системы и ее открытостью окружающему миру (Northoff, 2018; Northoff, Tumati, 2019).

Бессознательные состояния характеризуются более предсказуемой динамикой мозговой активности, которая следует по наиболее простым маршрутам нейронных связей, тогда как состояния сознательного бодрствования, наоборот, менее предсказуемы и в равной степени задействуют функции торможения (Huang et al., 2020). Эти наблюдения были суммированы в различных методиках измерения энтропии нервной системы для предсказания субъектных состояний сознания (Alu et al., 2020; Carhart—Harris et al., 2014; Pezzulo et al., 2021). Соотнесение энтропии организма и среды позволяет предположить, что “живой индивид — это часть мира, ведомая принципом самоидентичности и направленная на обретение независимости от неопределенности остального мира” (Wagensberg, 2000). В развитие данной концепции нами была предложена принципиальная возможность соотнесения энтропии нервной

системы и энтропии субъективной реальности: относительная предсказуемость динамики нервной системы означает фрагментарность субъективной реальности; тогда как чем выше упорядоченность сознания, тем более сложно предсказать состояние нервной системы при измерении от третьего лица (Канаев, 2022, Fig. 2). При этом чрезмерная предсказуемость субъективной реальности также является ненормальным состоянием, так как не учитывает состояний окружающей реальности. Как ранее отметил В.А. Лекторский (2017), именно возможность открывать “новое” является критерием восприятия реального окружающего мира. Данные нейробиологии свидетельствуют о критической важности процесса самообучения для формирования мозга человека и многих других животных с адаптивным поведением (Leopold, Averbeck, 2022). Таким образом, сознательное состояние требует именно гармоничной согласованности динамики нервной системы и окружающего мира (также см. (Черниговская, 2021)). Графическое изображение взаимосвязи предсказуемости динамики нервной системы и упорядоченности субъективной реальности представлено на рис. 1.

2. ПОЗНАНИЕ И РАЗУМ В ХОДЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ.

К.В. Анохин утверждает, что “успех понимания природы сознания критически зависит от создания развернутой нейронаучной теории носителя сознательного опыта — того, что веками называлось “разум” (mind)” (Анохин, 2021, с. 40). В то же время Г. Нортхофф последовательно отстаивает точку зрения, что “онтологически, взаимное соотношение мир—мозг должно взять на себя роль концепции ума (mind) в нашем поиске сущности и реальности сознания” (Northoff, 2018, p. 270), и призывает полностью отказаться от понятия ума (mind) при исследовании сознания. В данной цитате мы намеренно интерпретировали “mind” как “ум”, а не “разум”, чтобы прояснить различие подразумеваемых смыслов. Используя понятие “mind”, Г. Нортхофф в большей мере говорит о совокупности психических состояний, свойства которых были суммированы К.В. Анохиным (2021) в табл. 1, то есть о частных проявлениях принципа субъективной реальности, обозначаемого как “разум” или “когнитом” (гиперсеть познавательных элементов/структур). Такое понима-



Рис. 2. Схема координат, совмещающая объективное и субъективное представление процессов высшей нервной деятельности. Каждый воспринятый стимул может либо соответствовать, либо противоречить собственной динамике нервной системы в данный момент времени, повышая или понижая интегрированность системы. Данные состояния динамического взаимодействия со средой переживаются как чувства удовольствия, агрессии, возбуждения и подавленности. Эффект “a” поддерживает интегрированность посредством регулярного чередования соответствия и противоречия собственной активности системы. Это может испытываться как чувство умеренного удовольствия, приводящее к сильному возбуждению с последующим чередованием возбужденного удовольствия и агрессии. Эффект “b” изначально полностью соответствует собственной динамике и стремится повысить интегрированность системы, однако приходит к противоречию и провоцирует дезинтеграцию. Это может переживаться как всеохватное удовольствие, которое ведет к возбуждению, но оказывается болезненным, трансформируется между подавленной и возбужденной злобой и завершается печалью.

Fig. 2. A coordinate scheme that combines objective and subjective representations of higher nervous activity processes. Each perceived stimulus can either match or contradict the nervous system’s own dynamics at a given moment in time, increasing or decreasing the system’s integration. These states of dynamic interaction with the environment are experienced as feelings of *pleasure, aggression, excitement and depression*. Effect “a” maintains integration by regularly alternating between conformity and contradiction of the system’s own activity. This can be experienced as feelings of moderate pleasure leading to intense arousal followed by alternating between aroused pleasure and aggression. Effect “b” is initially fully consistent with its own dynamics and seeks to increase the integration of the system, but comes to a contradiction and provokes disintegration. This can be experienced as all-encompassing pleasure, which leads to excitement but turns out to be painful, transformed between repressed and excited anger, and culminating in sadness.

ние разума отчасти совпадает с тем смыслом, который Нортхоф вкладывает в задачу “коперниканского переворота” в нейронауке, отбрасывания понятия ума как совокупности индивидуальных психических состояний и обращения к исследованию соотношения “мир—мозг” в их динамике (Northoff, 2018, pp. 349–438). Вместе с тем привычные категории, например, “восприятие”, “внимание”, а также функциональное разделение на “эмоции” и “познание” восходят к наивной интерпретации мира по образу психики человека, поэтому неадекватны для описания комплекса процессов высшей нервной деятельности и поведения организма (LeDoux, 2022; Pessoa et al., 2022). Поэтому необходимо обратить пристальное внимание на выбор познавательной активности и понятия “разума” как фундаментальной основы и причины существования субъективной реальности.

Внимание к познавательной способности обусловлено необходимостью объяснить механизмы упорядочивания поведения организма со стороны его субъективной реальности, которые надстраиваются на физиологических процессах более низкого уровня. В свое время П.К. Анохин отстаивал концепцию “опережающего отражения” будущих соотношений организма со средой, которое “определяет поведение когнитивных организмов и влияет таким образом на их адаптивную эволюцию” ((Анохин, 2021, с. 64); также см. (Анохин, 1978, сс. 7–26)). Данная трактовка субъекта познания — разума/когнитивного — практически полностью снимает замечания о недопустимости сведения всего богатства субъективной реальности к деятельности сознательного познания (см. Дубровский, 2018, сс. 232–248).

Переживание любого опыта (чувства, эмоции, волнение и пр.) формирует субъективную реальность в соответствии с формулой “Кто(t_0 – t_1)” и тем самым изменяет адаптивную приспособленность организма. При этом даже наличие специализированной системы сохранения информации не является необходимым, так как любой акт взаимодействия со средой может изменить структуру тела и субъективной реальности (начиная с уровня химических реакций), тем самым влияя на будущее поведение. Например, демонстрируемое простейшими организмами бегство от опасности (LeDoux, 2022) или даже кооперация колонии бактерий для создания плодового тела, которое ценой жизни

большинства позволяет популяции пережить нехватку ресурсов и демонстрирует способность различения других колоний по принципу родства (Wielgoss et al., 2019). Разделение роящихся насекомых на стерильных и способных к воспроизводству особей допускает возможность рассмотрения роя по аналогии с телом организма и его делением на клетки сомы и репродукции (Pen, Flatt, 2021). Такой коллективный организм является настоящим субъектом познания и накопления эволюционного опыта, а адаптация популяции может быть рассмотрена как форма познания или даже опережающего отражения окружающего мира. Однако эти и другие примеры накопления коллективного опыта ни в коей мере не могут быть приравнены к наличию аналогичного знания на уровне индивидуального организма. На данном этапе смешение индивидуального и коллективного субъекта приведет лишь к неясности. Более того, качество специфичности присуще любому конкретному материальному предмету — но в таком случае пропадает способность субъективной реальности быть причиной поведения организма. Поэтому необходимо прояснить: когда правомерно говорить о способности к познанию?

Ответ на поставленный вопрос будет зависеть от широты трактовки концепции “опережающего отражения”. В своих работах П.К. Анохин аргументированно отстаивает укорененность данной способности в базовых химических реакциях простейшего организма: обретение возможности поддерживать определенную упорядоченность системы стало основой для отбора эффективных ответных реакций на повторяющиеся события окружающего мира. Критически важным является ограничение избыточных степеней свободы системы, что достигается при помощи постоянного соотношения собственной активности системы с целью ее существования (Анохин, 1978, сс. 59–69). Именно конкретный результат деятельности определяется автором как системообразующий фактор; тогда как первичной целью любого живого организма является выживание и воспроизводство. Долгий процесс эволюции жизни привел к тому, что сначала химические реакции, упреждающие регулярные события мира, а затем и системы нервной деятельности отбираются по их способности к верному отражению “мелодии” пространственно-временного континуума внешнего мира в струк-

туре данной системы (Анохин, 1978, с. 37). Наиболее вероятно именно данная концептуализация стала основой для отстаиваемого К.В. Анохиным понимания “разума” как основополагающего компонента в деятельности сознания и концептуализации “познания” как определяющего процесса в ограничении степени свободы системы.

Трудно не согласиться с тем, что любая система должна иметь в своей основе совершенно конкретный системообразующий фактор, который действительно может быть осмыслен как цель существования данной системы и результат эффективной деятельности. Однако необходимо быть крайне осторожным и не упустить из виду тонкую грань между “опережающим отражением” мира как результата естественного отбора наиболее эффективных в данных условиях способов реагирования и поведения — и концепции идеальной “энтелехии” как предзаданной цели системы.

Тело любого организма является наследием миллионов поколений эволюции, в ходе которых выживают наиболее эффективные способы реагирования и поведения. “Каждый организм должен управлять ресурсами энергии, регулировать межклеточное взаимодействие, защищаться от вреда и воспроизводиться — но способ, которым каждый организм это осуществляет, обусловлен приобретенным в ходе эволюции типом тела” (LeDoux, 2022). В концепции “аллостазиса”, как способности активного поддержания заданной упорядоченности, отражено сложное переплетение процессов, которые устанавливают пределы реализации друг для друга (Wilson, Prescott, 2022). Поэтому любой сложный организм содержит в себе определенный набор целевых установок, которые ограничивают степени свободы и являются начальной целью его жизни. Однако эти цели предопределены абсолютно конкретными условиями филогенеза — а у видов с развитой системой высшей нервной деятельности дополнены условиями прохождения онтогенеза (см. Snell-Rood, Snell-Rood, 2020; Uomini et al., 2020). На определенном этапе развития жизни медленные процессы филогенеза сделали возможными более быстрые процессы адаптивного обучения в ходе онтогенеза, которые, в свою очередь, способны направлять эволюцию всей популяции (см. Wilson, Prescott, 2022; Leopold, Averbek, 2022), — но

только при условии значимости их результата для естественного отбора.

Таким образом, все цели, предзаданные в структуре тела организма, являются продуктом его приспособления и выживания в определенных условиях и не могут нести в себе ничего иного. Если познание и стремление к поиску истинного положения дел в мире повышает эволюционные шансы данного организма (мерой которых является количество и жизнеспособность потомства), то будет вестись отбор по улучшению возможностей организма к познанию. Но может быть и так, что данные способности, наоборот, дают избыточные степени свободы, что оказывает негативное влияние на эволюционную успешность организма. В таком случае ценность познания в данных условиях будет снижаться, а построение адекватной картины мира уже не будет целью деятельности и системообразующим фактором. В онтогенезе данные процессы проявляются при создании условий “сверхопеки” над неразвитым потомством (см. Канаев, 2022; Uomini et al., 2020); в истории современного общества также несложно заметить тенденции виртуализации реальности (см. Дряева, Канаев, 2020, сс. 153–197); а обострение межгосударственной конфронтации и активное использование средств информационной войны лишь углубляют степень идеологизации всех слоев общества (Bélanger, 2021).

Правоммерно ли рассматривать снижение ценности объективного и всестороннего взгляда на мир как реализацию “познания” и принципов “разума”? В конкретных условиях такая трансформация системы действительно может повысить способность организма к выживанию и размножению, что очевидно является адаптивным преимуществом и будет закреплено в ходе естественного отбора. Насколько устойчивой будет такая структура? Нам бы хотелось предположить, что усугубление оторванности от реальности неизбежно приводит к понижению способности системы к выживанию и ее деградации. Это бы означало высшую ценность объективного познания мира и правомочность рассмотрения эволюционной истории жизни как процесса “саморазвития” разума. Но именно такая концептуализация и была представлена в свое время Г.Ф. Гегелем, а затем критически переработана диалектическим материализмом, который и должен воплощать принципы научного познания реальности. Эволюцион-

ный успех человеческого вида, который используется в виде финального аргумента сторонниками объективного идеализма и метафизической первичности принципов познания и разума, является не более чем единичным случаем и не может быть основанием для формулирования закономерности развития природы.

Не представляет сомнения, что способности человека к познанию не только превосходят все известные виды живых существ, но и являются прямым следствием эволюции жизни. Современные исследования демонстрируют, что основные принципы устройства нервной системы позвоночных уже присутствовали до разделения на челюстных и бесчелюстных животных более 500 млн лет назад (Suryanarayana et al., 2022). В общих чертах имеется представление об эволюционном развитии нервной системы хордовых (Cisek, 2022). Однако сам факт того, что эволюционный путь человечества настолько уникален, должен стать предметом внимательного рассмотрения. Развитие системы высшей нервной деятельности необходимо сталкивается с принципом эффективности расхода энергии (см. Palmer, 2020; Popiel et al., 2020). В сочетании с пониманием системообразующего принципа как ограничения степеней свободы данной системы (Wilson, Prescott, 2022) это означает наличие некоторого оптимума способности организма к познанию реальности, который также проявляется в виде средних значений согласованности собственной активности нервной системы (см. рис. 1). Оптимум познавательных способностей организма должен соответствовать усредненному значению возможностей к “опережающему отражению” действительности среди всех известных видов в соотношении с их эволюционным успехом. Один вид, даже добившийся доминирования на коротком периоде истории развития жизни, не может быть признан в качестве ориентира для понимания природы субъективной реальности. По всей видимости, выдающиеся познавательные способности человека являются следствием сочетания уникальных условий окружающей среды и счастливой случайности, которая позволила выжить виду с экстраординарными системообразующими целями (см. (Канаев, 2022; Snell-Rood, Snell-Rood, 2020; Канаев, Дряева, 2022)).

На основании приведенных выше аргументов мы убеждены, что расширение концепции

познания до любого взаимодействия организма со средой приведет лишь к размытию смысла и потере конкретного содержания понятий познания и разума. Все доступные данные о процессе эволюции жизни свидетельствуют о том, что главным системообразующим принципом является успешность выживания и размножения: в тех случаях, когда “опережающее отражение” оказывается полезным для достижения этих целей, происходит отбор по данному признаку и повышение способности индивидуального организма к познанию. Предзаданные в структуре тела организма цели появляются в итоге естественного отбора наиболее приспособленных к конкретным условиям принципов упорядоченности. Поэтому субъективная реальность может быть понята только как продукт конкретного процесса исторического развития.

3. МЕХАНИЗМЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ МОМЕНТА СОЗНАНИЯ

В своей статье К.В. Анохин справедливо отмечает, что основополагающие принципы субъективной реальности необходимо “принадлежат сугубо биологическому уровню, но при достаточном времени их действия неизбежно приводят к возникновению нередуцируемой специфики когнитивных систем и субъективных явлений” (Анохин, 2021, с. 54). Поэтому необходимо найти фундаментальную основу процесса познания, которая присутствует у живого организма и чье дальнейшее развитие в ходе эволюции способно привести к появлению способности познания в собственном смысле. Для отражения динамики субъекта познания в рамках текущего момента была рассмотрена предложенная концептуальная структура “Кто(t_0-t_1)”. Так как уже на простейшем уровне организации жизни собственное состояние оказывается причиной активного действия данного организма как целого (см. Cisek, 2022; Cisek, Hayden, 2022; LeDoux, 2022; Lyon et al., 2021), то именно такие простые в своей основе реакции и должны быть определены как фундаментальная форма или биологическая основа дальнейшего усложнения субъективной реальности.

Изменение структуры организма в течение одного момента опыта по формуле Кто(t_0-t_1) не требует наличия централизованной системы обработки информации. Однако проведенный нами анализ показывает, что при

рассмотрении такой системы неправомерно говорить о целенаправленной деятельности познания, так как это приведет к потере собственного смысла данного понятия. Мы убеждены, что речь о познавательной активности должна идти только тогда, когда субъективная реальность является значимым модификатором поведения организма. То есть когда возможно “опережающее отражение” окружающей реальности до наступления полной причинной силы предвосхищаемой ситуации. В этом случае субъективная реальность связывает поведение организма в двух отдельных моментах опыта: Кто(t_0-t_1) — Кто(t_2-t_3). Это возможно только при наличии специализированной системы, которая среди известных организмов реализована в форме нервной деятельности, которая и является предметом рассмотрения нейрофизиологии и смежных дисциплин.

В современной науке сохраняет свою популярность объяснение деятельности сознания как продукта синтеза бессознательных вычислений, осуществляемых на базе нервной системы. Однако попытка объяснить функциональное свойство системы как следствие объединения более простых каузальных взаимодействий не может быть успешной (Frégnas, 2017; Черниговская, 2021). Несмотря на текущее банкротство амбициозного проекта построения коннектома головного мозга человека, он все-таки может быть реализован в среднесрочной перспективе (Abbott, 2020, 2021). Но такой подход упускает из виду процессуальность сознания и смещает акцент на необходимый, но недостаточный материальный субстрат действия (Frégnas, 2017), а также не дает удовлетворительного объяснения акту поведения организма как системы, выживающей в мире (Krakauer et al., 2017).

Тем не менее неразумно отрицать достижения нейронауки, полученные на пути исследования причинных взаимосвязей элементов нервной системы. Теория глобального рабочего пространства (Baars, Franklin, 2003; Dehaene, Changeux, 2011; Dehaene et al., 2017; Demertzi et al., 2019) предлагает одно из наиболее последовательных и экспериментально подтвержденных описаний возникновения момента сознания. Плюсы и минусы данной теории рассмотрены в литературе достаточно подробно. Достоинство данной теории, которое состоит в указании критической важности определенных регионов головного мозга для возникновения сознательного

опыта, в то же время радикально сужает количество организмов, признаваемых носителями сознания (Канаев, 2022), и противоречит свидетельствам о наличии ассоциируемых с сознанием способностей у организмов иных видов (Feinberg, Mallatt, 2019; Fishbein et al., 2020; Gurven et al., 2020). Указанный аспект отмечает и К.В. Анохин (2021, с. 50, 59). Более того, предположение о том, что префронтальная кора головного мозга (prefrontal cortex) является одной из ключевых областей для появления момента сознания, может быть предопределено экспериментальной методикой, которая полагается на отчет субъекта о переживаемом опыте, тем самым смешивая физиологические корреляты базовой способности к субъективному переживанию и навыка саморефлексии, который очевидно присутствует у очень ограниченного числа организмов (Argu et al., 2012). Исследования рабочей памяти говорят в пользу того, что префронтальная кора мозга задействуется именно при самопознании и представлении объектов, но не для удержания информации в рабочей памяти (Barbosa et al., 2020; Hasson et al., 2015; Maniscalco, Lau, 2015; Nakano, Ishihara, 2020).

Несмотря на указанные выше аспекты, локализация коррелятов субъективного опыта является предметом научного поиска. Наиболее важным аспектом для объяснения субъективной реальности является предположение теории глобального рабочего пространства, что слияние множества автоматических и автономных бессознательных процессов обработки информации в глобальном рабочем пространстве позволяет осуществлять их сопоставление и контроль, который проявляется в степени уверенности в достоверности доминирующего потока (Dehaene, 2018; Shea, Frith, 2019). Это позволяет распределить мощности вычислительной системы и контролировать большой объем информации, а также соответствует предложенному Дубровским объяснению причины возникновения субъективной реальности как баланса между автономностью процессов и их централизованным контролем (Дубровский, 2018).

В недавней публикации Ж.-П. Шанже с соавторами рассмотрели механизмы развития коннектома головного мозга, которые могли привести к появлению человеческого сознания в процессе биологической эволюции (Changeux et al., 2021). Авторы предполагают, что рост объема головного мозга неиз-

бежно приводит к дифференцированности и увеличению репертуара возможных состояний системы в целом. Это могло оказаться решающим преимуществом для повышения объемов рабочей памяти, к чему мы обратимся в дальнейшем. Любопытно, что акцентирование внимания на архитектуре головного мозга отчасти сближает теорию глобального рабочего пространства с теорией интегрированной информации (Koch, 2018; Tononi, 2008; Tononi, Koch, 2015), особенно в аспекте утверждения о том, что интегрированная архитектура головного мозга обладает решающим фактором при формировании момента сознательного опыта, в том числе и когда некоторые области не активны в данный момент времени, однако вносят вклад в способ интеграции информации в данной системе, которая тем самым не может быть редуцирована к сумме информации активных подсистем (Tononi et al., 2016). Однако, как неоднократно отмечалось ранее, в том числе и К.В. Анохиным (2021, сс. 59–61), математический аппарат теории интегрированной информации способен работать лишь с очень ограниченным числом элементов и не применим к реальной сложности мозга человека (см. Deweerdt, 2019).

Ограниченность теорий глобального рабочего пространства и интегрированной информации укоренена именно в их базовой установке редуцировать свойство системы более высокого порядка к действию ее элементов. Тогда как описать функционал организма можно только при рассмотрении его поведения в окружающем мире, которое совершается именно всей системой в целом (Cisek, Hayden, 2022; Koban et al., 2021). В западной нейрофизиологии наиболее разработанное объяснение взаимодействия с миром способной к высшей нервной деятельности системы представлено авторами пространственно-временной теории сознания (Northoff, 2018; Northoff, Lamme, 2020; Northoff et al., 2020). Наибольшее достижение данной теории — в описании конкретных механизмов динамики нервной системы в пространстве (активизируемые области) и времени (взаимосвязь изменения паттерна нервной активности с состояниями сознания). Не менее важно указание на то, что система высшей нервной деятельности не может быть пассивным преобразователем полученного от внешней стимуляции сигнала: собственная активность нервной системы является

одним из наиболее важных условий взаимодействия с миром и наличия сознательных состояний. В мозге человека одним из главных источников собственной активности является сеть пассивного режима работы мозга (default mode network), которая уже давно привлекла внимание исследователей (Raichle, 2015; Smallwood et al., 2021), а недавние достижения в исследовании процесса коммуникации позволяют предварительно понять механизмы кодирования содержания моментов сознания (Yeshurun et al., 2021). В среднесрочной перспективе это дает новые возможности для предсказания состояний субъективной реальности на основании объективного наблюдения за активностью нервной системы.

При этом было продемонстрировано, что, наряду с сетью пассивного режима работы мозга (default mode network), передняя поясная кора (anterior cingulate) и миндалевидное тело (amygdala) также оказывают значимый вклад в собственную активность нервной системы (Paradiso et al., 2021; Smith et al., 2021). Более того, вентромедиальная префронтальная кора (vmPFC) и дорсолатеральная префронтальная кора (DLPFC), определяемые как компоненты сети пассивного режима работы мозга (default mode network), вносят больший вклад в собственную активность нервной системы у представителей западной культуры, ориентированных на индивидуалистичное и самодостаточное поведение. В то же время среди представителей восточноазиатской культуры, ориентированных на поддержание социальной сплоченности, сравнительно более значимую роль играет активность миндалевидного тела и других механизмов контроля эмоционального состояний (He et al., 2021; Qu et al., 2021). Также было продемонстрировано, что культурные ценности обуславливают проявление эмоциональных состояний на уровне всего тела и встроены в систему социальных взаимодействий (von Suchodoletz, Nepach, 2021). Критическая роль полученного опыта для формирования структуры сознания подтверждается данными о высокой пластичности нервной системы в ответ на условия взросления. Враждебность окружения повышает восприимчивость к угрозе и способствует большему индивидуализму поведения (Snell-Rood, Snell-Rood, 2020); тогда как высокая социальная сплоченность способствует удлинению периода взросления и роли обу-

чения в формировании поведенческих стратегий (Uomini et al., 2020).

Рассмотренное различие в специфике динамики мозговой активности среди представителей разных культур и в зависимости от полученного опыта предлагает решающие аргументы против попытки объяснить работу сознания на основании детального описания механизмов низшего порядка без учета всего “контекста” окружающего мира (см. Han, 2017; Han, Northoff, 2008; Koban et al., 2021). По этой причине мы не рассматриваем теории мыслей высшего порядка (higher order thought theories of consciousness, см. (Brown et al., 2019; Graziano et al., 2019; Rolls, 2020; Rosenthal, 2020), – но см. (Cisek, 2022)). Попытка свести все богатства видов субъективного опыта к когнитивным схемам западной культуры не может быть верным направлением развития нейрофизиологии. Только на основании учета специфики и сравнительного анализа познавательных структур представителей различных культур можно получить реалистичные представления о познавательной способности человека и подойти к пониманию системообразующих принципов субъективной реальности. Однако на данный момент сравнительная нейрофизиология находится лишь в начале своего пути, поэтому все попытки описать структуру разума на основании изучения тотального доминирования данных, полученных при изучении представителей западной культуры, могут привести лишь к построению идеалистической конструкции, наподобие множества предложенных ранее в философии рационализма. Далее мы представим концептуализацию возникновения момента субъективного опыта, которая не исключает, но синтезирует большинство известных теорий сознания.

4. ИНТЕРФЕРЕНЦИОННАЯ ТЕОРИЯ СОЗНАНИЯ

Научная теория сознания должна предоставлять действенный метод описания и предсказания состояний субъективной реальности: если понимание сознания как суммы вычислительной деятельности детерминистских или рекурсивных систем не является плодотворным, какими понятиями должна оперировать научная теория? В ходе проведенного выше анализа было установлено, что субъективная реальность должна быть осмыслена как особое и нередуцируе-

мое качество живого организма, проявляемое в пространственно-временной динамике нервной системы и существующее в контексте “мир – мозг” (Cisek, Hayden, 2022; Northoff, 2018; Анохин, 2021; Черниговская, 2021), что соответствует традиции деятельностного подхода отечественной науки и философии (Lektorsky, 2021; Анохин, 1978; Лекторский, 2017).

В нейрофизиологии способность организма к активной деятельности связана с концепцией “рабочей памяти” (working memory), которая является отражением функциональной способности субъективной реальности к целенаправленному поведению в рамках данной ситуации (ср. (Pessoa et al., 2022)). Несмотря на продолжающиеся дискуссии об объемах рабочей памяти, четко установлено ее распределение по нервной системе в зависимости от решаемой задачи и вида сенсорной стимуляции (Christophel et al., 2017; Hasson et al., 2015; Ma et al., 2014; Masse et al., 2019; Quentin et al., 2019). Это дало возможность предположить, что ограниченный объем рабочей памяти является платой за ее высокую пластичность (Maniscalco, Lau, 2015). Технически это может быть обусловлено интерференцией сигналов (Bouchacourt, Buschman, 2019). Предложенное объяснение моделирует интерференцию между ограниченным числом механизмов, поэтому представляет собой аналогию не клеточного, но функционального строения головного мозга. Высокая дифференцированность коннектома мозга человека (Changeux et al., 2021) может являться основанием высокой способности различения аспектов состояния субъективной реальности, что соответствует более высоким объемам оперативной памяти человека, что ранее уже было осмыслено как возможная причина эволюционной специфики человека (Balter, 2010; Carruthers, 2013; Coolidge, Wynn, 2020). Наиболее значимы сообщения о прямой связи способности к самоконтролю с загруженностью рабочей памяти (Groß, Kohlmann, 2020): это устанавливает зависимость между способностью к высшей нервной деятельности и поддержанием высокой социальной сплоченности, которая могла стать решающим преимуществом в процессе естественной эволюции человеческого вида (Dunbar, 2020; Dunbar, Shultz, 2021; Tomasello, 2020). Таким образом, наиболее вероятно, что именно повышение объемов рабочей памяти стало ключевым фактором в появлении культурных

практик и формировании современного человечества (Канаев, 2022; Канаев, Дряева, 2022).

Предложенная модель рабочей памяти (Bouchacourt, Buschman, 2019) предполагает интерференцию между функциональными отделами нервной системы. Однако имеющиеся достижения нейрофизиологии позволяют расширить данную теорию. Успехи в предсказании содержания субъективной реальности (Yeshurun et al., 2021) основаны на методе исследования (fMRI), который позволяет локализовать лишь относительно крупные участки нервной системы на уровне функциональных областей, но никак не отдельных нейронов (Barron et al., 2021): именно динамика всей системы (в контексте “мир – мозг”) позволяет описать субъективную реальность. Другое принципиальное направление экспериментальных исследований – транскраниальная магнитная стимуляция, которая оказывает влияние на еще большие участки головного мозга и демонстрирует проверяемые результаты по изменению состояний сознания и частичному улучшению когнитивных функций, в частности временного возвращения утраченной пластичности рабочей памяти у лиц пожилого возраста (Iimori et al., 2019; Reinhart, Nguyen, 2019; Xia et al., 2019). Проведенное нами обобщение указанных свидетельств с данными о соответствии энтропии нервной системы и субъективной реальности (Huang et al., 2020) и концепцией стохастической природы нервной деятельности (Friston et al., 2020; Palmer, 2020; Popiel et al., 2020) дает возможность предположить порожденную электромагнитной динамикой нервной системы волновую интерференцию как прямое соответствие моменту субъективной реальности (Канаев, 2022).

Предложенная гипотеза охватывает практически все разработанные в нейрофизиологии теории сознания. Не представляет сомнения критическая роль активизации нейронных групп и отделов головного мозга для формирования определенного паттерна интерференции, который, как мы считаем, является прямым соответствием момента сознательного опыта. При этом интерференция электромагнитной активности автономных процессов в отделах головного мозга может оказаться средством глобального распределения информации и объединения рабочего пространства в единое целое (см. (Changeux et al., 2021; Dehaene, 2018; Dehaene et al., 2001; Dehaene et al., 2017)). Мы предполагаем, что в

некоторых случаях и пороговых состояниях данный способ объединения автономных вычислительных процессов может оказаться достаточным и не требовать прямой связи на уровне коннектома нервной системы. Это может объяснить уникальное явление сохранения единства сознания и объемов рабочей памяти у субъектов с “разделенным мозгом” (split-brain case), то есть при отсутствии прямой связи в мозолистом теле (corpus callosum, см. (Volz, Gazzaniga, 2017)). Наряду с возможностью объединения рабочего пространства в единое целое, интерференция в каждом случае создает специфичный узор (interference pattern), информация в котором не может быть редуцирована к сумме информации составляющих его процессов, а значит, может являться простым и эффективным механизмом появления “избыточной информации” (см. (Tononi, 2008; Tononi et al., 2016; Tononi, Koch, 2015, а также Palmer, 2020; Popiel et al., 2020)). Мы убеждены что рассмотрение волновой интерференции, возникающей в результате взаимодействия нервной системы со средой как прямого аналога “эпизода сознания”, полностью соответствует пониманию того, что “каждый элементарный эпизод субъективного опыта – это всплеск специфической по своему субъективному качеству глобальной активности в когнитивном агенте, независимо, порожден ли он внешними или внутренними условиями” (Анохин, 2021, с. 48).

Ранее нами была предложена концептуальная схема, способная объединить описание динамики нервной системы от третьего и от первого лица (Канаев, 2022, Fig. 3). Анализ предлагаемой Анохиным концепции “когнитомы” позволяет предложить использование данной схемы в виде фундаментального принципа субъективной реальности. Несмотря на то, что конкретные механизмы до сих пор являются предметом научной дискуссии, живой организм принято считать самоподдерживающейся функциональной системой, действующей вдали от равновесного состояния (Wagensberg, 2000; Wilson, Prescott, 2022). В соответствии с предложенным П.К. Анохиным определением, “системой можно назвать только комплекс таких избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношения принимают характер взаимодействия компонентов для получения фокусированного полезного результата” (Анохин, 1978, с. 72). Такая система обладает собственной динамикой и упорядоченно-

стью, которую стремится поддерживать максимально долгое время, что и является действием выживания. В ходе данного процесса некоторые взаимодействия со средой находятся в согласии с упорядоченностью данной системы (благоприятны для выживания), некоторые им противоречат (неблагоприятны для выживания). В итоге взаимодействия со средой энергетическая насыщенность системы может либо повышаться (интеграция), либо понижаться (дезинтеграция). Мы предполагаем, что двух указанных измерений достаточно для описания динамики развития самоподдерживающейся системы, способной ко взаимодействию со средой (см. (Le-Doux, 2022; Pessoa et al., 2022)). С точки зрения субъективной реальности согласованность динамики системы со стимуляцией может быть описана как чувство удовольствия, тогда как противоречие предвосхищаемой ситуации вызывает агрессию; повышение и понижение энергетической насыщенности системы порождает соответствующие состояния возбуждения и подавленности. На рис. 2 предлагаемая концептуализация представлена графически.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Объединение рассмотренных теорий и достижений нейрофизиологии предполагает изучение сознания как собственного свойства системы высшей нервной деятельности, которое не может быть редуцировано к активности компонентных систем низшего порядка. Мы убеждены в том, что именно такой подход отстаивает К.В. Анохин (2021). В то же время мы уверены, что в ходе естественной эволюции познание не могло быть основанием и предзаданной целью появления системы высшей нервной деятельности и функции “опережающего отражения”. Более реальной нам представляется концептуализация “мозг как барокко”, предложенная Т.В. Черниговской (2021): способность человека к познанию и творчеству является неоспоримым эволюционным преимуществом, которое было достигнуто на долгом пути стохастических изменений структуры организма и субъективной реальности. Это предопределяет наличие множества подсистем, большинство из которых взаимно согласуются, но могут вступать и в противоречие (Cisek, 2022), формируя причудливые проявления и давая возможность творческого преображе-

ния действительности. Естественный отбор происходит по критерию эффективности данной системы в данных условиях среды, но отнюдь не по ее разумности: структура мозга и субъективной реальности каждого человека является продуктом его собственной жизни, а также эволюционной истории не только человеческого вида, но и всей жизни. Поэтому сознание и самосознание — это не данность, но достижение (Канаев, Дряева, 2022).

Предложенное нами понимание субъективной реальности как прямого соответствия порожденной динамикой нервной системы интерференции предполагает постепенное развитие данного качества “специфичности” в ходе случайных изменений структуры живых организмов (стохастичность мутаций), что сделало возможным интеграцию системы на более высоком уровне. В первую очередь это сказалось на способности организма к движению в рамках данной ситуации. В соответствии с представленной на рис. 2 концептуализацией, субъективная реальность представляет в уникальном качественном переживании согласие и противоречие динамики организма внешней стимуляции, а также тенденцию к повышению или понижению общей интегрированности системы (совокупной энергии). Данные взаимодействия переживаются организмом как соответствующие состояния удовольствия и агрессии, возбуждения и подавленности. Наличие двух указанных векторов состояний организма обеспечивает стремление системы к поддержанию внутренней упорядоченности и является условием собственного движения организма. В соответствии с данным определением, организмы, способные к поведению в рамках ситуации “Кто(t_0 – t_1)”, обладают зачатками субъективной реальности и способны к переживанию качественных состояний. Демонстрируемое ими рефлекторное стремление к поиску благоприятной среды обитания и избегание неблагоприятного окружения оказывается эволюционным предшественником способности к познанию.

Наличие субъективной реальности качественно повысило эффективность живых организмов, что стало преимуществом в ходе естественного отбора и дальнейшей эволюции по пути развития функций контролирующей системы вплоть до появления способности к опережающему отражению состояний окружающей среды, которая является способностью познания в собственном

смысле: Кто(t_0-t_1) — Кто(t_1-t_2). Взаимное сотрудничество увеличивает степень независимости от неопределенности среды для каждого вовлеченного организма (Wagensberg, 2000) и открывает возможности социального отбора. Последовательное усложнение и увеличение объемов рабочей памяти в итоге привело к появлению культурных практик и человеческого сознания как способности контролировать собственное поведение на уровне стремлений (Канаев, 2022; Канаев, Дряева, 2022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохин К.В. Когнитом: В поисках фундаментальной нейронаучной теории сознания. Журн. высш. нерв. деят. им. И.П.Павлова. 2021. 71 (1): 39–71.
- Анохин П.К. Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем. М.: Наука. 1978.
- Велихов Е.П., Котов А.А., Лекторский В.А., Величковский Б.М. Междисциплинарные исследования сознания: 30 лет спустя. Вopr. Филос. 2018. 12.
- Дряева Э.Д., Канаев И.А. Я и Другой: факторы формирования идентичности в информационном обществе. М.: Издательство МГУ. 2020.
- Дубровский Д.И. Проблема сознания. Теория и критика альтернативных концепций. URSS+. 2018.
- Дубровский Д.И. Значение нейронаучных исследований сознания для разработки общего искусственного интеллекта (методологические вопросы). Вopr. Филос. 2022. 2: 83–93.
- Канаев И.А., Дряева Э.Д. Эволюционный подход в определении сознания в современной философии и междисциплинарных исследованиях. Вopr. Филос. 2022. 2: 106–116.
- Лекторский В.А. Познание, действие, реальность. Вopr. Филос. 2017. 9: 5–23.
- Черниговская Т.В. Нейронаука в поисках смыслов: мозг как барокко? Вopr. Филос. 2021. 1: 17–26.
- Abbott A. Documentary follows implosion of billion-euro brain project. Nature. 2020. 588 (7837): 215–216.
- Abbott A. Billion-dollar brain maps: What we've learnt. Nature. 2021. 598 (7879).
- Alu F., Miraglia F., Orticoni A., Judica E., Cotelli M., Rossini P.M., Vecchio F. Approximate Entropy of Brain Network in the Study of Hemispheric Differences. Entropy. 2020. 22 (11): 1220.
- Aru J., Bachmann T., Singer W., Melloni L. Distilling the neural correlates of consciousness. Neurosci. and Biobehav. Rev. 2012. 36 (2): 737–746.
- Baars B.J., Franklin S. How conscious experience and working memory interact. Trends in Cognitive Sciences. 2003. 7 (4): 166–172.
- Balter M. Evolution of behavior. Did working memory spark creative culture? Science. 2010. 328 (5975): 160–163.
- Barack D.L., Krakauer J.W. Two views on the cognitive brain. Nature Rev. Neurosci. 2021, 6: 359–371.
- Barbosa J., Stein H., Martinez R.L., Galan-Gadea A., Li S.H., Dalmau J., Adam K.C.S., Valls-Sole J., Constantinidis C., Compte A. Interplay between persistent activity and activity-silent dynamics in the prefrontal cortex underlies serial biases in working memory. Nature Neurosci. 2020. 23 (8): 1016–1024.
- Barron H. C., Mars R. B., Dupret D., Lerch J. P., Sampaio-Baptista C. Cross-species neuroscience: Closing the explanatory gap. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences. 2021. 376 (1815): 20190633.
- Bechtel W., Bich L. Grounding cognition: heterarchical control mechanisms in biology. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 2021. 376 (1820): 20190751.
- Bélanger J.J. The sociocognitive processes of ideological obsession: review and policy implications. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 2021. 376 (1822): 20200144.
- Bouchacourt F., Buschman T.J. A flexible model of working memory. Neuron. 2019. 103 (1): 147–160.e148+.
- Brown R., Lau H., LeDoux J.E. Understanding the higher-order approach to consciousness. Trends Cogn. Sci. 2019. 23 (9): 754–768.
- Carhart-Harris R.L., Leech R., Hellyer P.J., Shanahan M., Feilding A., Tagliazucchi E., Chialvo D.R., Nutt D. The entropic brain: a theory of conscious states informed by neuroimaging research with psychedelic drugs. Front. Hum. Neurosci. 2014. 8, Article 20.
- Carruthers P. Evolution of working memory. P. Natl. Acad. Sci. USA. 2013. 110: 10371–10378.
- Chalmers D. J. Is the Hard Problem of Consciousness Universal? Journ. Conscious. Stud. 2020. 27 (5-6): 227–257.
- Changeux J.-P., Goulas A., Hilgetag C.C. A Connectomic Hypothesis for the Hominization of the Brain. Cereb. Cortex. 2021. 31 (5): 2425–2449.
- Christophel T.B., Klink P.C., Spitzer B., Roelfsema P.R., Haynes J.D. The distributed nature of working memory. Trends Cogn. Sci. 2017. 21 (2): 111–124.
- Cisek P. Evolution of behavioural control from chor-dates to primates. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences. 2022. 377 (1844): 20200522.
- Cisek P., Hayden B.Y. Neuroscience needs evolution. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences. 2022. 377 (1844): 20200518.

- Coolidge F.L., Wynn T. The evolution of working memory. *Ann. Psychol.* 2020. 120 (2): 103–134.
- Dehaene S. The Error-Related Negativity, Self-Monitoring, and Consciousness. *Persp. Psychol. Sci.* 2018. 13 (2): 161–165.
- Dehaene S., Changeux J.P. Experimental and Theoretical Approaches to Conscious Processing. *Neuron.* 2011. 70 (2): 200–227.
- Dehaene S., Kerszberg M., Changeux J.P. A neuronal model of a global workspace in effortful cognitive tasks. *Cajal and Consc.* 2001. 929: 152–165.
- Dehaene S., Lau H., Kouider S. What is consciousness, and could machines have it? *Science.* 2017. 358 (6362): 486–492.
- Demertzi A., Tagliazucchi E., Dehaene S., Deco G., Barttfeld P., Raimondo F., Martial C., Fernandez-Espejo D., Rohaut B., Voss H.U., Schiff N.D., Owen A.M., Laureys S., Naccache L., Sitt J.D. Human consciousness is supported by dynamic complex patterns of brain signal coordination. *Sci. Adv.* 2019. 5 (2): aat7603.
- Dennett D.C. Facing up to the hard question of consciousness. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences.* 2018. 373 (1755): 20170342.
- Deweerd S. Deep connections. *Nature.* 2019. 571 (7766): S6–S8.
- Dryaeva E.D., Kanaev I.A. Individual and social determinants for the formation of identity: A comparative analysis of research strategies. *Vest. Sankt-Peterb. Univ. Filosof Konfl.* 2020. 36 (4): 621–633.
- Dunbar R.I.M. Religion, the social brain and the mystical stance. *Arch. Psychol. Relig.* 2020. 42 (1): 46–62.
- Dunbar R.I.M., Shultz S. Social complexity and the fractal structure of group size in primate social evolution. *Biol. Rev.* 2021. 96 (5): 1889–1906.
- Feinberg T.E., Mallatt J. Subjectivity 'demystified': neurobiology, evolution, and the explanatory gap. *Front. Psychol.* 2019. 10: 1686.
- Fishbein A.R., Fritz J.B., Idsardi W.J., Wilkinson G.S. What can animal communication teach us about human language? *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2020. 375 (1789): 20190042.
- Frankish K. Illusionism: As a theory of consciousness. *Andrews UK.* 2017.
- Frégnac Y. Big data and the industrialization of neuroscience: A safe roadmap for understanding the brain? *Science.* 2017. 358 (6362): 470–477.
- Friston K.J., Wiese W., Hobson J.A. Sentience and the Origins of Consciousness: From Cartesian Duality to Markovian Monism. *Entropy.* 2020. 22 (5).
- Graziano M.S.A., Guterstam A., Bio B.J., Wilterson A.I. Toward a standard model of consciousness: Reconciling the attention schema, global workspace, higher-order thought, and illusionist theories. *Cogn. Neuropsychol.* 2019. 37: 155–172.
- Groß D., Kohlmann C.W. Predicting self-control capacity – Taking into account working memory capacity, motivation, and heart rate variability. *Acta Psychol.* 2020. 209: 103131.
- Gurven M., Davison R.J., Kraft T. The optimal timing of teaching and learning across the life course. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2020. 375 (1803): 20190500.
- Han S. The sociocultural brain: A cultural neuroscience approach to human nature. *Oxford University Press.* 2017.
- Han S.H., Northoff G. Culture-sensitive neural substrates of human cognition: A transcultural neuroimaging approach. *Nature Rev. Neurosci.* 2008. 9 (8): 646–654.
- Hasson U., Chen J., Honey C.J. Hierarchical process memory: memory as an integral component of information processing. *Trends Cogn. Sci.* 2015. 19 (6): 304–313.
- He Z., Muhler N., Elliott R. Emotion regulation of social exclusion: A cross-cultural study. *Hum. Soc. Sci. Comm.* 2021. 8 (1): 173, Article 173.
- Huang Z., Zhang J., Wu J., Mashour G.A., Hudetz A.G. Temporal circuit of macroscale dynamic brain activity supports human consciousness. *Sci. Adv.* 2020. 6 (11): eaaz0087.
- Iimori T., Nakajima S., Miyazaki T., Tarumi R., Ogyu K., Wada M., Tsugawa S., Masuda F., Daskalakis Z.J., Blumberger D.M., Mimura M., Noda Y. Effectiveness of the prefrontal repetitive transcranial magnetic stimulation on cognitive profiles in depression, schizophrenia, and Alzheimer's disease: A systematic review. *Prog. Neuro-Psychoph.* 2019. 88: 31–40.
- Jékely G., Godfrey-Smith P., Keijzer F. Reafference and the origin of the self in early nervous system evolution. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2021. 376 (1821): 20190764.
- Kanaev I.A. Evolutionary origin and the development of consciousness. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2022. 133: 104511.
- Koban L., Gianaros P.J., Kober H., Wager T.D. The self in context: brain systems linking mental and physical health. *Nature Rev. Neurosci.* 2021. 22 (5): 309–322.
- Koch C. What is consciousness? *Nature.* 2018. 557 (7704): S8–S12.
- Konkoly K.R., Appel K., Chabani E., Mangiaruga A., Gott J., Mallett R., Caughran B., Witkowski S., Whitmore N.W., Mazurek C.Y., Berent J.B., Weber F.D., Turker B., Leu-Semenescu S., Maranci J.-B., Pipa G., Arnulf I., Oudiette D., Dresler M., Paller K.A. Real-time dialogue between experimenters and dreamers during REM sleep. *Curr Biol: CB.* 2021. 1–11.
- Krakauer J.W., Ghazanfar A.A., Gomez-Marin A., MacIver M.A., Poeppel D. Neuroscience Needs Behavior: Correcting a Reductionist Bias. *Neuron.* 2017. 93 (3): 480–490.

- LeDoux J.E.* As soon as there was life, there was danger: the deep history of survival behaviours and the shallower history of consciousness. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2022. 377 (1844): 20210292.
- Lektorsky V.A.* The human being in the context of contemporary cognitive studies and the Russian tradition. *Stud. East Eur. Thought.* 2021. 73 (1): 19–35.
- Leopold D.A., Averbach B.B.* Self-tuition as an essential design feature of the brain. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2022. 377 (1844): 20200530.
- Lyon P., Keijzer F., Arendt D., Levin M.* Reframing cognition: getting down to biological basics. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2021. 376 (1820), Article 20190750.
- Ma W.J., Husain M., Bays P.M.* Changing concepts of working memory. *Nature Neurosci.* 2014. 17 (3): 347–356.
- Mahr J.B., Csibra G.* What is it to remember? *Behav. Brain Sci.* 2018. 41, Article e35.
- Maniscalco B., Lau H.* Manipulation of working memory contents selectively impairs metacognitive sensitivity in a concurrent visual discrimination task. *Neurosci. Conscious.* 2015. (1): niv002.
- Masse N.Y., Yang G.R., Song H.F., Wang X.J., Freedman D.J.* Circuit mechanisms for the maintenance and manipulation of information in working memory. *Nature Neurosci.* 2019. 22 (7): 1159+.
- Nakano S., Ishihara M.* Working memory can compare two visual items without accessing visual consciousness. *Conscious. Cogn.* 2020. 78: 102859, Article 102859.
- Northoff G.* The Spontaneous Brain: From the Mind–Body to the World–Brain Problem. The MIT Press. 2018.
- Northoff G., Huang Z.R.* How do the brain's time and space mediate consciousness and its different dimensions? Temporo-spatial theory of consciousness (TTC). *Neurosci. and Biobehav. Rev.* 2017. 80: 630–645.
- Northoff G., Lamme V.* Neural signs and mechanisms of consciousness: Is there a potential convergence of theories of consciousness in sight? *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2020. 118: 568–587.
- Northoff G., Tumati, S.* “Average is good, extremes are bad” - Non-linear inverted U-shaped relationship between neural mechanisms and functionality of mental features. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2019. 104: 11–25.
- Northoff G., Wainio-Theberge S., Evers K.* Is temporo-spatial dynamics the “common currency” of brain and mind? In *Quest of “Spatiotemporal Neuroscience”*. *Phys. Life Rev.* 2020. 33: 34–54.
- Palmer T.* Human creativity and consciousness: Unintended consequences of the brain's extraordinary energy efficiency? *Entropy.* 2020. 22 (3): 281.
- Paradiso E., Gazzola V., Keysers C.* Neural mechanisms necessary for empathy-related phenomena across species. *Cur. Opin. Neurobiol.* 2021. 68: 107–115.
- Pen I., Flatt T.* Asymmetry, division of labour and the evolution of ageing in multicellular organisms. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2021. 376 (1823): 20190729.
- Pessoa L., Medina L., Desfilis E.* Refocusing neuroscience: moving away from mental categories and towards complex behaviours. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2022. 377 (1844): 20200534.
- Pezzulo G., Zorzi M., Corbetta M.* The secret life of predictive brains: what's spontaneous activity for? *Trends Cogn. Sci.* 2021. 25 (9): 730–743.
- Popiel N.J.M., Khajehabdollahi S., Abeyasinghe P.M., Riganello F., Nichols E.S., Owen A.M., Soddu A.* The emergence of integrated information, complexity, and “consciousness” at criticality. *Entropy.* 2020. 22 (3): 339.
- Qu Y., Jorgensen N.A., Telzer E.H.* A Call for Greater Attention to Culture in the Study of Brain and Development. *Perspect. Psychol. Sci.* 2021. 16 (2): 275–293.
- Quentin R., King J. R., Sallard E., Fishman N., Thompson R., Buch E.R., Cohen L.G.* Differential Brain Mechanisms of Selection and Maintenance of Information during Working Memory. *J. Neurosci.* 2019. 39 (19): 3728–3740.
- Raichle M.E.* The Brain's Default Mode Network. *Annual Review of Neuroscience*, 2015. 38: 433–447.
- Reardon S.* Can lab-grown brains become conscious? *Nature.* 2020. 586 (7831): 658–661.
- Reinhart R.M.G., Nguyen J.A.* Working memory revived in older adults by synchronizing rhythmic brain circuits. *Nature Neurosci.* 2019. 22 (5): 820–827.
- Rolls E.T.* Neural computations underlying phenomenal consciousness: A higher order syntactic thought theory. *Front. Psychol.* 2020. 11: 655.
- Rosenthal D.* Competing models of consciousness. *Cogn. Neuropsychol.* 2020.
- Schneider S., Velmans M.* The Blackwell companion to consciousness. John Wiley & Sons Inc. 2017.
- Schreiner T., Staudigl T.* Electrophysiological signatures of memory reactivation in humans. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2020. 375 (1799): 20190293.
- Shea N., Frith C. D.* The global workspace needs meta-cognition. *Trends Cogn. Sci.* 2019. 23 (7): 560–571.
- Smallwood J., Bernhardt B. C., Leech R., Bzdok D., Jefferies E., Margulies D.S.* The default mode network in cognition: a topographical perspective. *Nature Rev. Neurosci.* 2021. 22 (8): 503–513.
- Smith M.L., Asada N., Malenka R.C.* Anterior cingulate inputs to nucleus accumbens control the social transfer of pain and analgesia. *Science.* 2021. 371 (6525): eabe3040.
- Snell-Rood E., Snell-Rood C.* The developmental support hypothesis: Adaptive plasticity in neural de-

- velopment in response to cues of social support. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2020. 375 (1803): 20190491.
- Suryanarayana S.M., Robertson B., Grillner S.* The neural bases of vertebrate motor behaviour through the lens of evolution. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2022. 377 (1844): 20200521.
- Tomasello M.* The adaptive origins of uniquely human sociality. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2020. 375 (1803): 20190493.
- Tononi G.* Consciousness as integrated information: A provisional manifesto. *Bio. Bul.* 2008. 215 (3): 216–242.
- Tononi G., Boly M., Massimini M., Koch C.* Integrated information theory: from consciousness to its physical substrate. *Nature Rev. Neurosci.* 2016. 17 (7): 450–461.
- Tononi G., Koch C.* Consciousness: here, there and everywhere? *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2015. 370 (1668): 20140167.
- Uomini N., Fairlie J., Gray R.D., Griesser M.* Extended parenting and the evolution of cognition. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2020. 375 (1803): 20190495.
- Volz L.J., Gazzaniga M.S.* Interaction in isolation: 50 years of insights from split-brain research. *Brain.* 2017. 140 (7): 2051–2060.
- von Suchodoletz A., Hepach R.* Cultural values shape the expression of self-evaluative social emotions. *Sci. Rep. UK.* 2021. 11 (1): 13169.
- Wagensberg J.* Complexity versus uncertainty: The question of staying alive. *Biol. Philos.* 2000. 15 (4): 493–508.
- Wielgoss S., Wolfensberger R., Sun L., Fiegna F., Velicer G.J.* Social genes are selection hotspots in kin groups of a soil microbe. *Science.* 2019. 363+ (6433): 1342–1345.
- Wilson S.P., Prescott T.J.* Scaffolding layered control architectures through constraint closure: insights into brain evolution and development. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2022. 377 (1844): 20200519.
- Wolff A., Di Giovanni D.A., Gomez-Pilar J., Nakao T., Huang Z., Longtin A., Northoff G.* The temporal signature of self: Temporal measures of resting-state EEG predict self-consciousness. *Hum. Brain Mapp.* 2019. 40 (3): 789–803.
- Xia X.Y., Wang Y., Li C., Li X.L., He J.H., Bai Y.* Transcranial magnetic stimulation-evoked connectivity reveals modulation effects of repetitive transcranial magnetic stimulation on patients with disorders of consciousness. *Neuroreport.* 2019. 30 (18): 1307–1315.
- Yeshurun Y., Nguyen M., Hasson U.* The default mode network: where the idiosyncratic self meets the shared social world. *Nature Rev. Neurosci.* 2021. 22 (3): 181–192.
- Yuste R., Goering S.* Four ethical priorities for neurotechnologies and AI. *Nature.* 2017. 551 (7679): 159–163.

EVOLUTIONARY PATH OF CONSCIOUSNESS AND REASON: COGNITOME FROM A PHILOSOPHICAL PERSPECTIVE

I. A. Kanaev^{a, #} and E. D. Dryaeva^{b, ##}

^a*Sun Yat-sen University, Dept. Philosophy, Guangzhou, Peoples R. China*

^b*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

[#]*e-mail: kanaev@qq.com*

^{##}*e-mail: dryaeva.ella@gmail.com*

The ability of an organism to experience subjective states is an object of research for many disciplines of science. This article seeks to consider consciousness on the foundation of advances in neuroscience, cognitive science, anthropology, and philosophy. Particular attention is given to the concept of “cognitome” suggested by K.V. Anokhin. We agree with understanding conscious activity as a particular ability of an organism, which cannot be reduced to a mass of simpler systems. However, we believe that subjective ability for the cognition or “anticipatory reflection” of the environment must be considered under the history of natural evolution. We suggest that a particular interference pattern that emerges from the activity of neural domain systems can be a foundation for a critical enhancement of a system’s efficiency and cause further evolution of cognitive systems. This theory is coherent with the most elaborated neuroscientific explanations of consciousness and can explain the direct match between the neural system’s dynamics and states of subjective reality.

Keywords: brain, consciousness, cognition, evolutionary selection, working memory, interference

ИНФОРМАЦИЯ

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ, ТОМ 72, 2022

DOI: 10.31857/S0044467722060090, EDN: CGMYUT

<i>Moiseenko O.E., Bredikhin D.O., Herrojo Ruiz M., Moiseeva V.V., Shestakova A.N.</i> MEG study of somatosensory MMN evoked by electrical stimulation	5	697
<i>Александров Ю.И., Булава А.И., Бахчина А.В., Гаврилов В.В., Колбенева М.Г., Кузина Е.А., Знаменская И.И., Русак И.И., Горкин А.Г.</i> Стресс и индивидуальное развитие	4	437
<i>Алексеева М.А., Мячиков А.В., Штыров Ю.Ю.</i> Нейрофизиологические корреляты автоматической обработки нулевой морфемы: данные вызванных потенциалов	5	666
<i>Алексеев С.В., Шкорбатова П.Ю.</i> Микроструктура нейронных связей между зрительными полями коры разных уровней иерархии	2	250
<i>Благовещенский Е.Д., Агранович О.Е., Корякина М.М., Бредихин Д.О., Шестакова А.Н.</i> Динамика альфа-ритма ЭЭГ как биомаркер обучения новым двигательным навыкам после операции по аутотрансплантации мышц у детей больных артрогрипозом	5	690
<i>Вешицкий А.А., Ляховецкий В.А., Горский О.В., Мусиенко П.Е., Меркульева Н.С.</i> Что может рассказать двунаправленная ходьба о центральных генераторах паттерна?	2	259
<i>Вигасина К.Д., Прошина Е.А., Готовцев П.М., Шарова Е.В., Бордюг В.А., Машеров Е.Л., Князев Г.Г.</i> Подходы к применению графового анализа для исследования ЭЭГ человека в норме и при церебральной патологии	6	741
<i>Вольф Н.В., Приводнова Е.Ю.</i> Ассоциации между полиморфизмом STIN2VNTR гена транспортера серотонина и характеристиками внимания при старении зависят от интеллектуальной среды профессиональной деятельности	1	77
<i>Вольф Н.В., Приводнова Е.Ю., Базовкина Д.В.</i> Ассоциации между эффективностью полушарных процессов вербальной памяти и BDNF VAL66MET полиморфизмом у мужчин и женщин	6	826
<i>Воробьева А.Н., Феделе Т., Павоне Э.Ф., Зарнтайн Й., Имбах Л., Феурра М.</i> Скорость обработки гиппокампом контекстуальной информации связана с ее конгруэнтностью ранее сформированным схемам	3	360
<i>Гедзун В.Р., Хухарева Д.Д., Сарычева Н.Ю., Котова М.М., Кабиольский И.А., Дубынин В.А.</i> Перинатальные стрессорные воздействия как фактор нарушения развития и функций нервной системы: обзор моделей <i>in vivo</i>	4	457
<i>Горин А.А., Ключников В.А., Дутов И.И., Моисеева В.В., Ключарев В.А., Шестакова А.Н.</i> Транскраниальная электростимуляция постоянным током модулирует компонент негативности результата действия в монетарной игре	5	678
<i>Давыдова А.Г., Шеронова Ю.П., Косоногов В.В., Шестакова А.Н., Ключарев В.А.</i> Использование транскраниальной магнитной стимуляции в исследованиях когнитивного диссонанса при принятии решений	5	651
<i>Дорохов В.Б., Пучкова А.Н.</i> Нейротехнологии нефармакологической терапии нарушений сна	1	55
<i>Зайченко М.И., Шаркова А.В., Павлова И.В., Григорьян Г.А.</i> Половые различия во влиянии раннего провоспалительного стресса на обучение и память взрослых крыс в водном лабиринте Морриса	2	233
<i>Зюзина А.Б., Балабан П.М.</i> Вклад транслутаминазы в индукцию и поддержание долговременной синаптической потенциации в нейронах виноградной улитки	6	851
<i>Ивлиева Н.Ю.</i> Роль стриатума в двигательном научении	2	159
<i>Игонина Т.Н., Воронкова О.М., Рагаева Д.С., Брусенцев Е.Ю., Рожкова И.Н., Колосова Н.Г., Амтиславский С.Я.</i> Влияние материнской среды на раннее постнатальное развитие крыс линии OXYS	3	421
<i>Исаев М.Р., Бобров П.Д.</i> Влияние выбора стратегии формирования обучающего множества и способа фильтрации на эффективность ИМК, основанного на спектроскопии в ближнем инфракрасном диапазоне	5	728
<i>Канцерова А.О., Окнина Л.Б., Пицхелаури Д.И., Подлепич В.В., Машеров Е.Л., Вологодина Я.О., Зибер И.А.</i> Вызванные потенциалы среднего мозга человека, появляющиеся после окончания звучания простого тона	5	707
<i>Кичигина В.Ф., Шубина Л.В., Попова И.Ю.</i> Роль зубчатой извилины в осуществлении функций гиппокампа: здоровый мозг	3	317

Кичигина В.Ф., Шубина Л.В., Попова И.Ю. Роль зубчатой извилины в осуществлении функций гиппокампа: эпилептический мозг	3	343
Князев Г.Г., Бочаров А.В., Савостьянов А.Н., Прошина Е.А. Влияние стресса и генетической предрасположенности на симптомы психопатологии	4	471
Князев Г.Г. Кодирование смысла в активности мозга	6	800
Кожухов С.А., Салтыков К.А., Бондарь И.В. Оптическое картирование зрительной коры: спектральные и амплитудные характеристики вазомоторных колебаний	6	880
Коришунов В.А., Узаков Ш.С. Дефицит гиппокамп-зависимого обучения не коррелирует с подавлением долговременной посттетанической потенциации при системной блокаде НМДА-рецепторов	3	405
Косоногов В.В., Ефимов К.В., Рахманкулова З.К., Зябрева И.А. Обзор психофизиологических и психотерапевтических исследований стресса с помощью технологий виртуальной реальности	4	487
Криволапчук И.А., Чернова М.Б., Мышьяков В.В. Функциональное состояние подростков 15–16 лет при когнитивных нагрузках разной интенсивности	2	201
Кузнецова А.А., Осадчий А.Е. Анализ локальной динамики распространения межприступных разрядов с помощью модели бегущих волн	3	370
Кулева А.Ю., Шарова Е.В., Болдырева Г.Н., Струнина Ю.В., Ярец М.Ю., Галкин М.В., Бычкова А.С., Смирнов А.С., Кроткова О.А. Особенности функциональной коннективности головного мозга в состоянии покоя у пациентов с латерализованным поражением медиобазальных отделов височной доли (данные ФМРТ и ЭЭГ)	2	187
Курганский А.В., Ломакин Д.И., Корнеев А.А., Мачинская Р.И. Мозговая организация рабочей памяти при отсроченном копировании ломаной линии: анализ потенциалов, связанных с императивным сигналом	3	387
Ларионова Е.В., Гарах Ж.В., Зайцева Ю.С. Мю-ритм в современных исследованиях: теоретические и методологические аспекты	1	11
Малышевская А.С., Галло Ф., Ефремов А.А., Мячиков А.В., Штыров Ю.Ю. Роль билингвизма в формировании нейрокогнитивного резерва	5	591
Манченко Д.М., Глазова Н.Ю., Себенцова Е.А., Андреева Л.А., Долотов О.В., Каменский А.А., Мясоедов Н.Ф., Левицкая Н.Г. Влияние фрагмента АКТГ _{15–18} и его аналога АКТГ _{15–18} PRO-GLY-PRO на последствия острого стрессогенного воздействия	4	561
Меркульева Н.С. Модули первичной зрительной коры млекопитающих	6	768
Михайлова А.А., Орехова Л.С., Махин С.А., Павленко В.Б. Реактивность сенсомоторных ритмов ЭЭГ при наблюдении за про- и антисоциальными действиями у детей в раннем возрасте	2	217
Михайлова Е.С., Майорова Л.А., Герасименко Н.Ю., Кушнир А.Б., Салтыков К.А. Половые различия в рабочей памяти на простые зрительные признаки. Анализ связанных с событием потенциалов в пространстве сенсоров и дипольных источников	6	836
Морозова М.В., Бражник Е.С., Мысин И.Е., Попова Л.Б., Новиков Н.И. Вклад наружной части бледного ядра в осцилляторную активность моторных нейросетей в экспериментальной модели болезни Паркинсона	1	100
Никитин Е.С., Рошин М.В., Бородин А.А., Зюзина А.Б., Балабан П.М. Применение оптических зондов для визуализации внутриклеточного кальция и регистрации потенциалов действия нейронов	2	149
Никитина Е.А., Васильева С.А., Щеголев Б.Ф., Савватеева-Попова Е.В. Слабое статическое магнитное поле: воздействие на нервную систему	6	783
Окотруб С.В., Рожкова И.Н., Брусенцев Е.Ю., Горностаева А.М., Рагаева Д.С., Чуйко Э.А., Амстиславский С.Я. Эффекты пренатального воздействия экзогенного гонадотропина на развитие мозга у мышей	1	117
Павлова И.В., Брошевицкая Н.Д., Зайченко М.И., Григорьян Г.А. Влияние овариэктомии на тревожно-депрессивное поведение самок крыс в норме и после раннего провоспалительного стресса	2	274
Павлова И.В., Зайченко М.И., Брошевицкая Н.Д., Сидорина В.В., Шаркова А.В., Григорьян Г.А. Влияние овариэктомии на обучение крыс в норме и после раннего провоспалительного стресса	4	543
Переверзева Д.С., Тюшкевич С.А., Улас Е.В., Горбачевская Н.Л. Спектр синдромальных нарушений при экспансии CGG-повторов промотора гена FMR1: патогенетические механизмы и клинические проявления	3	293
Петелин Д.С., Безруков В.Е., Шишиорин Р.М., Волель Б.А. Сравнение эффективности протоколов транскраниальной магнитной стимуляции в качестве дополнения к медикаментозной терапии резистентной депрессии с коморбидной хронической болью	5	717

<i>Попыванова А.В., Корякина М.А., Помелова Е.Д., Илюкина Н.А., Агранович О.Е., Шестакова А.Н., Благовещенский Е.Д.</i> Возможность повышения эффективности коррекции двигательных навыков и когнитивных функций с помощью неинвазивной стимуляции мозга у человека	5	623
<i>Портнова Г.В., Левкович К.М., Васильева Л.Н., Альшанская Е.И.</i> Вегетативные и поведенческие показатели при увеличении когнитивной нагрузки у здоровых добровольцев	4	504
<i>Портнова Г.В., Окнина Л.Б., Машеров Е.Л., Слезкин А.А., Подлепич В.В.</i> Различия ЭЭГ при восприятии своего и чужого лица: применение комплексного подхода к анализу данных ЭЭГ	4	576
<i>Походай М.Ю., Бермудес-Маргаретто Б., Штыров Ю.Ю., Мячиков А.В.</i> Методика айттрекинга в психолингвистике и параллельная регистрация с ЭЭГ	5	609
<i>Семина И.И., Валеева Е.В., Никитин Д.О., Байчурина А.З., Никитина А.В., Шиловская Е.В., Кравцова О.А.</i> Половые различия у крыс в вальпроатной модели аутизма: нарушение социального поведения и изменение экспрессии гена <i>Drd1</i> в различных структурах мозга	6	862
<i>Сергин В.Я.</i> Субъективное время: природа и нейробиологические механизмы	1	130
<i>Силькис И.Г.</i> Механизмы функционирования коннектома, включающего неокортекс, гиппокамп, базальные ганглии, мозжечок и таламус	1	36
<i>Федотова И.Р., Бобров П.Д.</i> Предпосылки и особенности использования воображения движения и интерфейса мозг-компьютер в реабилитации при детском церебральном параличе	1	87
<i>Федотчев А.И.</i> Коррекция стресс-индуцированных состояний сенсорными воздействиями, автоматически модулируемыми эндогенными ритмами человека	1	3
<i>Филиппова М.Г., Перикова Е.И., Благовещенский Е.Д., Щербакова О.В., Кирсанов А.С., Штыров Ю.Ю.</i> Неспецифическое положительное воздействие транскраниальной электрической стимуляции постоянным током на усвоение новых слов	2	227
<i>Шепеленко А.Ю., Косоногов В.В.</i> Мозговое обеспечение принятия решений о пожертвованиях из альтруистических и эгоистических побуждений	5	643
<i>Ширенова С.Д., Хлебникова Н.Н., Крупина Н.А.</i> Изменения социальности и предпочтения социальной новизны у самок крыс в условиях пролонгированной социальной изоляции	4	520

===== **ИНФОРМАЦИЯ** =====

**ОПЕЧАТКИ, ЗАМЕЧЕННЫЕ В “ЖУРНАЛЕ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ИМ. И.П. ПАВЛОВА”, ТОМ 72, № 1, 2022**

DOI: 10.31857/S00444467723010136, **EDN:** CAQTQR

Страница	Столбец	Строка	Напечатано	Следует читать
113	левый	БЛАГОДАРНОСТЬ	Работа поддержана грантом РФФИ № 20-015-0048.	Работа поддержана грантом РФФИ № 20-015-00482.