

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН

**ОБРАБОТКА
И ИНТЕГРАЦИЯ ИНФОРМАЦИИ
В СЕНСОРНЫХ СИСТЕМАХ:
ОТ ВНЕШНЕГО СИГНАЛА
К СЛОЖНОМУ ОБРАЗУ**

Тезисы докладов научной конференции,
посвященной 90-летию
со дня рождения академика И.А. Шевелева
(29–30 сентября 2022 года)

Текстовое электронное издание

Москва
Квант Медиа
2022

УДК 612.8
ББК 28.707.391
О-23

Содержание

О-23 **Обработка и интеграция информации в сенсорных системах: от внешнего сигнала к сложному образу: тезисы докладов научной конференции, посвященной 90-летию со дня рождения академика И.А. Шевелева (29–30 сентября 2022 г.);** Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН. – Москва: Квант Медиа, 2022. – 130 с. – Загл. с титул. экрана. – Текст: электронный.

ISBN 978-5-6047449-0-1.

Конференция, прошедшая 29-30 сентября 2022 г. в ИВНД и НФ РАН, была посвящена 90-летию со дня рождения академика РАН И. А. Шевелева, который внес огромный вклад в развитие детекторной теории зрения, успешно развил и дополнил новыми открытиями исследования Нобелевских лауреатов Хьюбела и Визеля. И. А. Шевелев был блестящим экспериментатором, создал немало новаторских подходов к исследованию механизмов зрения, в том числе метод термоэнцефалоскопии, впервые в России запустил установку оптического картирования по внутреннему сигналу, что позволило получить уникальные экспериментальные данные. Он был мастером собирания и анализа фактов, которые очень ценил и называл «золотым колечком». Создал огромное творческое наследие и воспитал много ученых, которые не только продолжают его научное направление, но сохраняют и передают своим ученикам основные принципы работы настоящего ученого-исследователя.

Сборник содержит материалы, отражающие современные тенденции развития в России экспериментальной сенсорной физиологии и смежных областей, которые будут интересны исследователям из разных областей нейронауки.

УДК 612.8
ББК 28.707.391

Системные требования:

Internet Explorer 7, 8, 9 или 10; Firefox Extended Support Release; Chrome.

ISBN 978-5-6047449-0-1

© Коллектив авторов, 2022
© ИВНД и НФ РАН, 2022
© Оформление. ООО «Квант Медиа», 2022

Астахова Л. А., Ротов А. Ю., Чербунин Р. В., Горяченков А. А., Фирсов М. Л., Чернецов Н. С. МАГНИТОРЕЦЕПТИВНАЯ ФУНКЦИЯ СЕТЧАТКИ ПТИЦ: ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МИКРОСПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ	7
Бабенко В. В., Алексеева Д. С., Явна Д. В. КАТЕГОРИЗАЦИЯ ЭМОЦИЙ НА ОСНОВЕ ИНФОРМАЦИИ ИЗ ОБЛАСТЕЙ ЛИЦА С НАИБОЛЬШИМ НЕЛОКАЛЬНЫМ КОНТРАСТОМ.....	12
Бельтюкова А. В., Лебедева А. В., Мищенко М. А., Герасимова С. А., Федулина А. А., Белов А. И., Михайлов А. Н., Казанцев В. Б. ИССЛЕДОВАНИЕ ИНТЕГРАЦИИ ИСКУССТВЕННЫХ АДАПТИВНЫХ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ С НЕЙРОНАЛЬНЫМИ СЕТЯМИ ГИППОКАМПА МЫШЕЙ	19
Бойцова Ю. А., Медведев С. В. АНАЛИЗ СЕНСОРНОЙ ИНФОРМАЦИИ ВО ВРЕМЯ БУДДИЙСКИХ МЕДИТАЦИЙ.....	27
Верхлютов В. М., Соколов П. А., Прокофьев А. О. 2, Николаева А. Ю. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЫЗВАННОЙ МАГНИТОЭНЦЕФАЛОГРАММЫ ПРИ ПРЕДЪЯВЛЕНИИ РЕШЕТОК ГАБОРА С РАЗЛИЧНЫМИ УГЛАМИ НАКЛОНА.....	34
Жукова О. В., Шелепин Ю. Е., Васильев П. П., Фокин В. А. 2, Соколов А. В. 2, Малахова Е. Ю. РАСПОЗНАВАНИЕ МИМИКИ В ПОРОГОВЫХ УСЛОВИЯХ НАБЛЮДЕНИЯ.....	40
Карпинская В. Ю., Ляховецкий В. А., Зеленская И. С. СЕНСОМОТОРНАЯ ОЦЕНКА ЗРИТЕЛЬНЫХ ИЛЛЮЗИЙ ПРИ УТОМЛЕНИИ И ГРАВИТАЦИОННОЙ РАЗГРУЗКЕ: КОРРЕЛЯЦИОННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ	46
Кушнир А. Б., Михайлова Е. С., Мошникова Н. Ю. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОПОЗНАНИЯ ОРИЕНТАЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК В ЗАДАЧЕ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ У МУЖЧИН И ЖЕНЩИН	51

Лизункова К. В., Шурупова М. А., Айзенштейн А. Д., Иванова Г. Е., Латанов А. В. ОСОБЕННОСТИ ДВИЖЕНИЙ ГЛАЗ У ПАЦИЕНТОВ С СИНДРОМОМ ОДНОСТОРОННЕГО ПРОСТРАНСТВЕННОГО ИГНОРИРОВАНИЯ: ПИЛОТНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ.....	57
Меркульева Н.С., Михалкин А.А., Никитина Н.И. ПОСТНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ПЕРИГЕНИКУЛЯТНОГО ЯДРА	62
Михалкин А. А., Никитина Н. И., Меркульева Н. С. ГЕТЕРОХРОННОСТЬ СОЗРЕВАНИЯ НЕЙРОНОВ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ АНАЛИЗ ДВИЖЕНИЯ ЗРИТЕЛЬНЫХ ОБЪЕКТОВ.....	66
Мошникова Н. Ю., Кушнир А. Б., Михайлова Е. С. СРАВНЕНИЕ БАЗОВОЙ И СУПЕРОРДИНАТНОЙ КАТЕГОРИЗАЦИИ ПРЕДМЕТОВ, ОСЛОЖНЕННОЙ ПРЕДШЕСТВУЮЩИМ НЕЗНАЧИМЫМ ИЗОБРАЖЕНИЕМ	73
Некрасова М. А., Ротов А. Ю., Николаева Д. А., Астахова Л. А. ФЕНОМЕН АДАПТАЦИОННОЙ ПАМЯТИ И НЕИЗВЕСТНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ФОТОРЕЦЕПТОРОВ СЕТЧАТКИ.....	80
Окнина Л. Б., Подлепич В. В., Вологодина Я. О., Зибер И. А., Машеров Е. Л., Забодаев С. В. 4, Стрельникова Е. В., Канцерова А. О., Пицхелаури Д. И. К ВОПРОСУ О НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ ОСОЗНАНИЯ СОБСТВЕННОГО ИМЕНИ: ФАКТОРНЫЙ АНАЛИЗ ПОТЕНЦИАЛОВ, СВЯЗАННЫХ С СОБЫТИЯМИ (ПСС)	84
Ротов А. Ю., Астахова Л. А., Новоселов А. Д., Ермолаева М. Э., Фирсов М. Л. АНАЛИЗ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ ЗЕЛЕННЫХ И КРАСНЫХ ПАЛОЧЕК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ.....	90
Кожухов С. А., Салтыков К. А., Бондарь И. В. ХАРАКТЕРИСТИКИ ВАЗОМОТОРНЫХ КОЛЕБАНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЯХ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ ПРИ АНАЛИЗЕ ДАННЫХ, ПОЛУЧЕННЫХ МЕТОДОМ ОПТИЧЕСКОГО КАРТИРОВАНИЯ ПО ВНУТРЕННЕМУ СИГНАЛУ.....	94
Субач О. М., Власкина А. В., Агапова Ю. К., Самыгина В. Р., Субач Ф. В. ХИМИЧЕСКИ СТАБИЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ КОДИРУЕМЫЕ КРАСНЫЕ ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ БЕЛКИ С БОЛЬШИМ СТОКСОВЫМ СДВИГОМ.....	100

Хайруллина Г. М., Панфилова Е.А., Мартынова О. В. СВЯЗЬ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНЫХ ПАТТЕРНОВ С ИНДИВИДУАЛЬНЫМ УРОВНЕМ ИМПУЛЬСИВНОСТИ У ВЫСОКОТРЕВОЖНЫХ ДОБРОВОЛЬЦЕВ	103
Шелепин Ю. Е., Хараузов А. К., Жукова О. В. ВОСПРИЯТИЕ НЕОСОЗНАВАЕМЫХ ЗРИТЕЛЬНЫХ СИГНАЛОВ	111
Шкорбатова П. Ю., Ляховецкий В. А., Меркульева Н. С., Алексеенко С. В. АВТОМАТИЗИРОВАННОЕ ВЫДЕЛЕНИЕ РЕТИНОТОПИЧЕСКИХ ЗОН НА ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ СРЕЗАХ СЛОИСТЫХ СТРУКТУР	118
Эрнстон И. М., Адамович Т. В. РЕКОНФИГУРАЦИЯ СЕТЕЙ МОЗГА ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ СОСТОЯНИЯ ПОКОЯ КАК ФАКТОР УСПЕШНОСТИ ВЫПОЛНЕНИЯ ЗАДАЧИ НА РАБОЧУЮ ПАМЯТЬ.....	123

**МАГНИТОРЕЦЕПТИВНАЯ ФУНКЦИЯ СЕТЧАТКИ
ПТИЦ: ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ,
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
И МИКРОСПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ**

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-7-11

**Астахова Л. А.¹, Ротов А. Ю.¹, Чербунин Р. В.^{1,2},
Горяченков А. А.¹, Фирсов М. Л.¹, Чернецов Н. С.^{1,2,3}**

¹ Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН,

² С.-Петербургский государственный университет,

³ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: lubkins@yandex.ru

Аннотация: В данной работе мы исследовали магнитный компас зарядок и показали, что изменение направления магнитного поля влияет на амплитуду ЭРГ в ответ на синий свет, но только в назальном квадранте сетчатки. Также мы показали, что масляные капли двойных колбочек в назальном квадранте отличаются по спектру, что, возможно, связано с магнитоцепцией.

Ключевые слова: сетчатка; птицы; магнитный компас; магнитоцепция; масляные капли

Птицы используют магнитное поле (МП) Земли для ориентации и навигации. Имеются данные поведенческих экспериментов, согласно которым магнитный компас птиц может работать только при освещении коротковолновым светом [1,2], и предполагается, что он локализован в сетчатке глаза. В настоящее время наиболее популярной является гипотеза, согласно которой у птиц рецепторной молекулой для восприятия магнитного поля является белок из семейства криптохромов [3]. Криптохромная гипотеза не противоречит большинству экспериментальных данных по магнитному компасу птиц и может объяснить его инклинационную природу, чувствительность к слабым осциллирующим МП и зависимость от длины волны света [3]. Тем не менее, ранее не было опубликовано никаких успешных попыток изучить влияние магнитного поля на сетчатку электрофизиологическими методами. В настоящем исследовании мы изучали модуляцию зрительного сигнала в сетчатке

диких мигрирующих птиц — зарянок (*Erithacus rubecula* L.), постоянным МП и дополнили свое исследование поиском морфологических коррелятов с нашими электрофизиологическими данными.

Электрическая активность сетчатки регистрировалась методом электроретинографии *ex vivo*. Типичная экспериментальная установка для регистрации фотоответов от изолированной сетчатки теплокровных животных была дополнена системой компенсации и модуляции МП. Три пары колец Гельмгольца, окружающие препарат сетчатки в перфузионной камере, позволяли изменять направление вектора МП и прикладывать в ходе экспериментального протокола МП под разным углом к плоскости сетчатки (мы сравнивали ответы при приложении вектора МП под углом 0° и 90° к плоскости сетчатки, рис. 1). Использовалась стимуляция вспышками синего (470 нм) и красного (630 нм) света, поскольку результаты поведенческих экспериментов показывают, что мигрирующие птицы могут использовать магнитный компас при освещении ультрафиолетовым, синим и зелёным, но не красным светом. В экспериментах по записи суммарного электрического ответа сетчатки — электроретинограммы (ЭРГ) мы по отдельности анализировали препараты назального, дорзального, темпорального и вентрального квадрантов сетчатки (рис. 1).

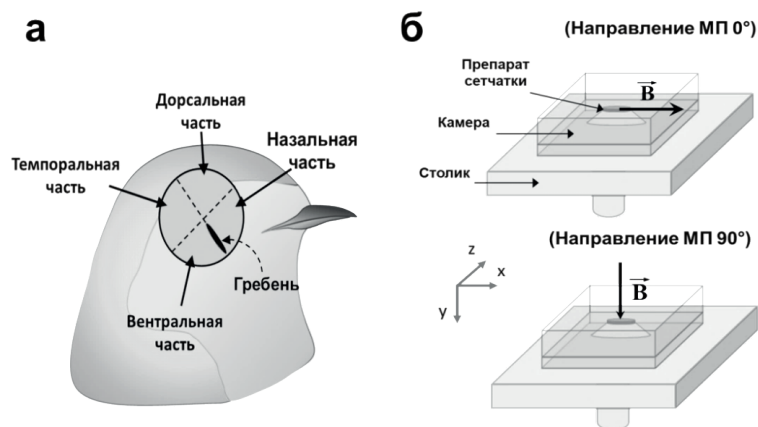


Рис. 1. (а) Схема разделения глазного бокала зарянки на препараты для электрофизиологических, микроскопических и микроспектрофотометрических экспериментов. (б) Два направления вектора магнитного поля, прикладываемые и сравниваемые в наших экспериментах к каждому квадранту изолированной сетчатки зарянки. Система координат xyz показывает ориентацию осей датчика магнитометра в установке.

Сравнение а- и б-волн ЭРГ в ответ на стимуляцию синим светом при перпендикулярных друг к другу направлениях магнитного поля показало небольшие, но статистически значимые различия в амплитуде а-волны, но не б-волны (рис. 2 а и б), и только в назальном квадранте сетчатки. Амплитуды ответов ЭРГ на стимуляцию вспышками красного света не показали значимого влияния направления магнитного поля ни для а-волны, ни для б-волны ни в одном из квадрантов.

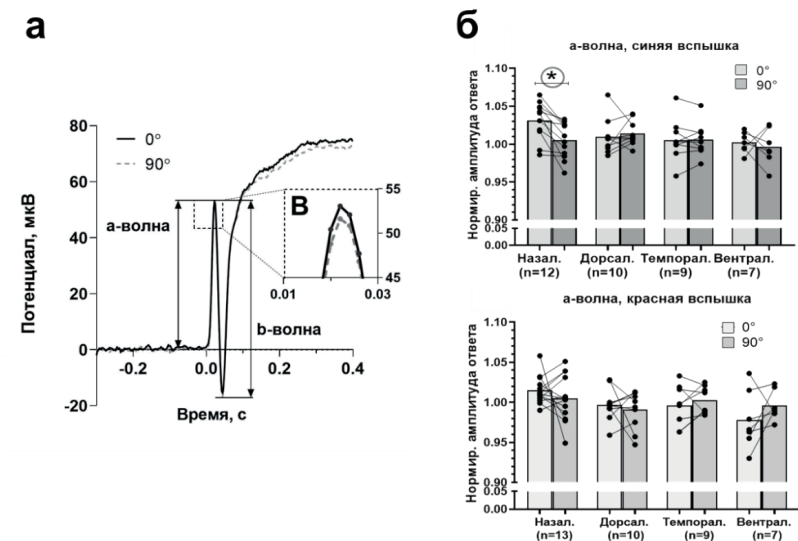


Рис. 2. (а) Сравнение усредненных ЭРГ-ответов препарата назального квадранта сетчатки зарянки на 10-мс вспышку синего света при двух направлениях МП — 0° и 90° к плоскости сетчатки. (б) Анализ потенциального эффекта направления МП на максимум а-волны ЭРГ-ответа. Ось Y показывает нормированную амплитуду а-волны, регистрируемой при определенном направлении МП (0° или 90°) в ответ на синие или красные стимулы.

Таким образом, мы показали, что направление МП может модулировать ответы сетчатки зарянки на вспышки синего, но не красного света. Этот результат полностью соответствует результатам поведенческих экспериментов по изучению ориентации зарянок, согласно которым птицы неспособны использовать магнитный компас при освещении длинноволновым светом [2]. Поскольку данный эффект был зарегистрирован только в назальном квадранте, мы предположили, что магнитоцепторные особенности этой

зоны сетчатки могут быть связаны с ее морфологией, в частности, с распределением разных типов колбочек, с которыми ряд исследователей и связывают механизм магнитного компаса в сетчатке птиц [3]. Анализ так называемых масляных капель — фильтрующих и фокусирующих свет структур внутри колбочек, характерных для птиц и некоторых других животных, — позволяет судить о распределении колбочек разных спектральных типов. При помощи такого подхода мы проанализировали плотность нескольких типов колбочек и оптические свойства масляных капель в четырех квадрантах сетчатки зарянки и неожиданно обнаружили, что назальный квадрант содержит двойные колбочки с наиболее интенсивно окрашенными масляными каплями по сравнению с остальной частью сетчатки, что может быть связано с ее магнитосенсорной функцией.

*Исследование поддержано грантами РФФИ 16—14—10159
и 21—14—00158.*

Список литературы:

1. Rappl, R., Wiltschko, R., Weindler, P., Berthold, P., Wiltschko, W. Orientation behavior of garden warblers (*Sylvia borin*) under monochromatic light of various wavelengths. *Auk*. 2000, 117, 256—260.
2. Muheim, R., Bäckman, J., Åkesson, S. Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light. *J. Exp. Biol.* 2002, 205, 3845—3856.
3. Hore, P.J., Mouritsen, H. The radical-pair mechanism of magnetoreception. *Annu. Rev. Biophys.* 2016, 45, 299—344.

MAGNETORECEPTIVE FUNCTION OF THE AVIAN RETINA: ELECTROPHYSIOLOGICAL, MORPHOLOGICAL AND MICROSPECTROPHOTOMETRIC EVIDENCE

Astakhova L. A.¹, Rotov A. Yu.¹, Cherbunin R. V.^{1,2},
Goriachenkov A. A.¹, Firsov M. L.¹, Chernetsov N.^{1,2,3}

¹ Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences,

² St. Petersburg State University,

³ Zoological Institute RAS, 199034 St. Petersburg, Russia

e-mail: lubkins@yandex.ru

Abstract: In present work, we investigated the magnetic compass of European robins and showed that change of the direction of the magnetic field affects the ERG amplitude in response to blue light, but only in the nasal quadrant of the retina. We have also shown that double cone oil droplets in the nasal quadrant differ in spectrum, possibly due to magnetoreception.

Key words: retina; birds; magnetic compass; magnetoreception; oil droplets

КАТЕГОРИЗАЦИЯ ЭМОЦИЙ НА ОСНОВЕ ИНФОРМАЦИИ ИЗ ОБЛАСТЕЙ ЛИЦА С НАИБОЛЬШИМ НЕЛОКАЛЬНЫМ КОНТРАСТОМ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-12-18

Бабенко В. В., Алексеева Д. С., Явна Д. В.

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия
e-mail: babenko@sfedu.ru

Аннотация: Обнаружено, что чем выше контраст областей лица, из которых сформирован стимул, тем точнее определяется экспрессия. Распознавание эмоций в лицах, сформированных из областей с наибольшим контрастом, приближается к показателям категоризации эмоциональных выражений в изображениях реальных лиц.

Ключевые слова: лицо, эмоция, категоризация, нелокальный контраст.

Введение.

Оптимизация процесса зрительного восприятия предполагает нахождение и обработку наиболее информативных областей входного изображения. Считается, что именно те его участки, которые сильнее всего отличаются по физическим параметрам от окружения, представляют для зрительной системы наибольший интерес и притягивают внимание наблюдателя [1—4].

Целью нашей работы было определить роль областей изображения с наибольшим приростом суммарного нелокального контраста по сравнению с окружением при решении задачи категоризации на примере лиц с разной экспрессией. Проверялась гипотеза, согласно которой информация из этих областей изображения наиболее полезна при категоризации.

Суммарный контраст определяется двумя переменными: контрастом отдельных градиентов яркости и количеством градиентов в данной области изображения. Поскольку вторая переменная вносит большой вклад в суммарную энергию сигнала, области изображения с наибольшим суммарным контрастом — это фактически участки с наибольшим скоплением градиентов яркости. Это дало нам основание предположить, что именно эти области изображения отличаются наибольшей информативностью.

Для решения поставленной задачи мы использовали разработанную нами компьютерную программу, вычисляющую карту мгновенных значений функции модуляции нелокального контраста по всему изображению. Благодаря такой карте появляется возможность создавать стимулы, используя области исходного изображения, которым соответствуют те или иные значения модуляции контраста.

Методика.

В экспериментах в общей сложности приняли участие 87 испытуемых обоего пола, европейцев, в возрасте от 18 до 30 лет. Все участники имели нормальное или скорректированное до нормы зрение и не имели в анамнезе неврологических и психических заболеваний. Исследование было одобрено местной комиссией по этике и выполнялось с соблюдением этических норм.

Подбор лиц с разным эмоциональным выражением был произведен из свободно распространяемых баз данных. Отобрано 70 исходных фотографий мужских и женских лиц европейской расы анфас с выражением 6 базовых эмоций по П. Экману, а также с нейтральным выражением. Для разных экспрессий использовались разные лица.

Каждое исходное изображение подверглось обработке с помощью градиентного оператора суммарного нелокального контраста, представляющего собой концентрическую область с профилем разности двух Гауссиан, диаметр центра которой («окно») равняется ширине окружающего кольца. Величина прироста нелокального контраста в каждой позиции рассчитывалось как разница между суммарной энергией в центре оператора и на его периферии. Оператор сканирует все изображение и строит двумерную карту распределения амплитуды модуляции суммарного контраста. Изменение размера оператора позволяло строить карты для разных пространственных частот (в циклах на градус). При этом частота фильтрации в окнах разного диаметра была постоянной и составляла 4 цикла на окно. Полоса всех фильтров была одинаковой и равнялась 1 октаве.

Для каждого исходного изображения было построено 5 карт амплитуды модуляции (для 5 пространственных частот: 0,5, 1, 2, 4 и 8 цикл./град.). На каждой карте локальные максимумы прироста контраста ранжировались в порядке убывания значения амплитуды. Сначала определялось положение локальных максимумов, имеющих наибольшие и наименьшие значения амплитуды.

ды модуляции контраста. При двукратном уменьшении диаметра оператора (и, соответственно, двукратном увеличении пропускаемой пространственной частоты), число выделяемых локальных максимумов увеличивалось вдвое. Затем между ближайшими минимумами и максимумами определялся локальный максимум, имеющий промежуточное значение амплитуды. В отобранные позиции помещалась круглая апертура с гауссовой передаточной функцией. Через нее пропускалось изображение, отфильтрованное на данной пространственной частоте. Диаметр апертуры равнялся диаметру центральной области градиентного оператора. Лицевые стимулы формировались путем объединения изображений, пропущенных апертурой из разных диапазонов пространственных частот. В результате формировалось 3 набора стимулов: изображения лиц, состоящие из областей с максимальным (Max), минимальным (Min) и промежуточным (Med) приростом нелокального контраста.

Перед началом эксперимента каждый испытуемый знакомился с примерами реальных лиц, выражающих базовые эмоции. В эксперименте стимулы предъявлялись в случайной последовательности, а их длительность не ограничивалась. Размер изображений составлял 8,5 угл.град. Наблюдатели решали задачу распознавания выражений лица, выбирая 1 из 7 возможных вариантов ответа, характеризующих эмоциональную экспрессию. Ответы давались устно. Определялся процент правильных ответов для каждого типа стимула.

Результаты.

В эксперименте 1, в котором приняло участие 38 испытуемых, ставилась задача сравнить точность распознавания экспрессий для стимулов, сформированных из областей с разным приростом нелокального контраста (был возможен ответ «не знаю»).

Обнаружено, что в задаче категоризации лицевой экспрессии результат существенно улучшается при увеличении амплитуды модуляции суммарного контраста фрагментов, из которых синтезирован стимул (рис. 1).

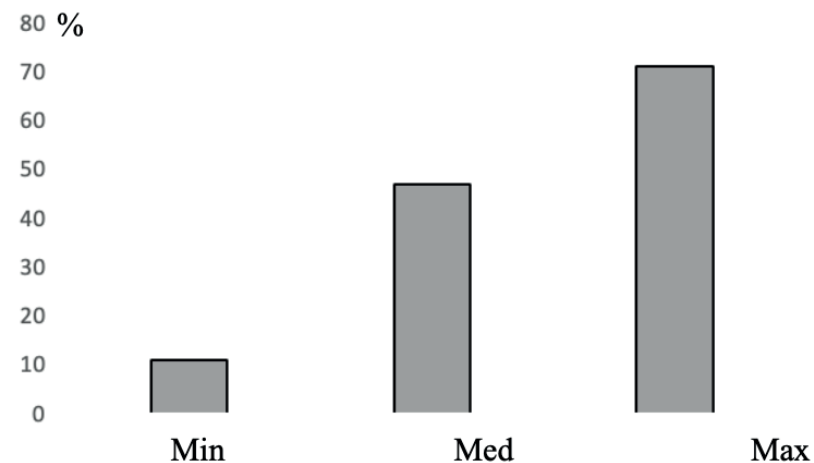


Рис. 1. Зависимость точности категоризации эмоционального выражения лица от амплитуды модуляции нелокального контраста областей, из которых сформирован стимул.

Использование ANOVA доказало статистическую значимость полученной зависимости ($F(2,35) = 30.332, p < 0.001$). Последующий анализ с использованием теста Тьюки с поправками Бонферони и Холма также показал, что точность, с которой испытуемые различают эмоции в лицах, сформированных из областей с разной амплитудой модуляции контраста, значимо возрастает при увеличении амплитуды. Полученные результаты указывают на то, что информативность областей изображения для зрительной системы человека тем выше, чем больше суммарный контраст этих областей отличается от окружения.

В эксперименте 2, в котором приняли участие 49 испытуемых, использовались стимулы, сформированные только из областей с наибольшим приростом контраста, а также изображения реальных лиц. Данные наборы стимулов не пересекались. Всего было использовано по 70 синтезированных и нефильТРованных лицевых изображений (10 лиц x 7 экспрессий x 2 набора). Стимулы предъявлялись в случайной последовательности и не ограничивались по времени. От испытуемых требовался вынужденный выбор из 7 возможных вариантов ответа.

Результаты, полученные в эксперименте 2, отражены на рисунке 2.

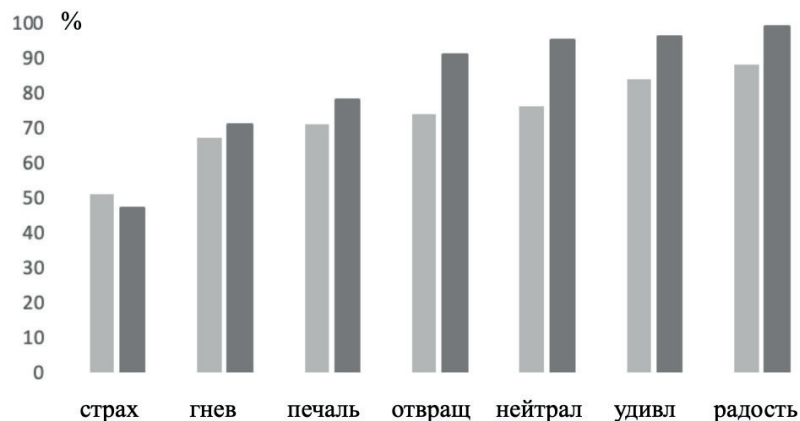


Рис. 2. Точность распознавания экспрессий в реальных (темно-серые столбики) и синтезированных (светло-серые столбики) лицах.

В среднем результат категоризации экспрессий был ожидаемо несколько выше (примерно на 10 %) при восприятии естественных изображений лиц по сравнению с синтезированными стимулами. При этом, если для эмоций отвращения, удивления, радости, а также нейтрального выражения точность распознавания была выше для изображений реальных лиц, то страх, гнев и печаль распознаются в реальных изображениях фактически с той же точностью, что и в синтезированных.

Важно отметить, что в ряду постепенного увеличения точности решения задачи экспрессии сформировали одинаковую последовательность как в случае реальных, так и в случае синтезированных лиц. Статистическая обработка с использованием ранговых коэффициентов корреляции показала, что речь идет о схожих зависимостях (Kendall's $\tau_b(47) = 1$, $p = 0.000$). Это может означать, что естественный ход процесса обработки информации не нарушается при замене реального лица изображением, созданным из фрагментов с наибольшим приростом контраста.

Обсуждение результатов. Считается, что для восходящего управления зрительным вниманием используются преаттентивные механизмы, обнаруживающие во входном изображении области неоднородностей его физических характеристик. Действительно, в зрительной системе человека имеются так называемые зрительные фильтры второго порядка [5], которые способны находить про-

странственные модуляции контраста. В конструкции созданного нами оператора отражены свойства этих фильтров. Фактически они находят во входном изображении области с наибольшим скоплением градиентов яркости.

Многочисленные исследования продемонстрировали, что разные экспрессии распознаются людьми с разной эффективностью, формируя определенную последовательность. В нашем эксперименте такая последовательность также имела место. Причем она сохранялась и при восприятии изображений, сформированных только из областей с наибольшим приростом контраста. Это может говорить о том, что при некотором общем снижении точности решения задачи, замена реального изображения на фрагментарное не нарушает общую логику процесса обработки.

Потенциально точность распознавания экспрессий в изображениях, сформированных из областей с наибольшим приростом контраста, может быть повышена внесением некоторых усовершенствований в параметры градиентного оператора.

Заключение.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что информативность областей изображения может определяться отличием этих областей от окружения по такому физическому параметру, как суммарный нелокальный контраст. При этом зрительные фильтры второго порядка, выделяющие области изображения с наибольшим скоплением градиентов яркости, являются подходящими кандидатами на роль механизма поиска «областей интереса» и могут играть роль окон, через которые информация из этих участков изображения передается на последующие уровни обработки.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 20—64—47057).

Список литературы:

1. Bruce N.D.B., Tsotsos J.K. Saliency, attention, and visual search: An information theoretic approach//Journal of Vision.- 2009.- 9 (3):5, P. 1—24.
2. Marat S., Rahman A., Pellerin D., Guyader N., Houzet D. Improving Visual Saliency by Adding 'Face Feature Map' and 'Center Bias'// Cognitive Computation.- 2013.- Vol. 5, No 1.- P. 63—75.
3. Perazzi F., Krahenbuhl P., Pritch Y., Hornung A. Saliency Filters: Contrast Based Filtering for Salient Region Detection//IEEE

Conference on Computer Vision and Pattern Recognition.- 2012.- P. 733—740.

4. Xia C., Qi F., Shi G., Wang P. Nonlocal center-surround reconstruction-based bottom-up saliency estimation//Pattern Recognition.- 2015.- Vol. 48, No 4.- P. 1337—1348.
5. Graham N. V. Beyond Multiple Pattern Analyzers Modeled as Linear Filters (as Classical V1 Simple Cells): Useful Additions of the Last 25 Years//Vision Research.- 2011.- 51 (13):1397—1430.

CATEGORIZATION OF EMOTIONS BY INFORMATION FROM THE FACE AREAS WITH THE HIGHEST NON-LOCAL CONTRAST

Babenko V. V., Alekseeva D. S., Yavna D. V.

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

Abstract: It was found that the higher the contrast of the face areas from which stimuli are formed, the more accurately the expression is determined. Recognition of emotions in faces formed from areas with the highest contrast is close to the performance of expression categorization in real face images.

Key words: face, emotion, categorization, non-local contrast

УДК 57.013

ИССЛЕДОВАНИЕ ИНТЕГРАЦИИ ИСКУССТВЕННЫХ АДАПТИВНЫХ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ С НЕЙРОНАЛЬНЫМИ СЕТЯМИ ГИППОКАМПА МЫШЕЙ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-19-26

Бельтюкова А. В.¹, Лебедева А. В.¹, Мищенко М. А.¹, Герасимова С. А.¹, Федулина А. А.¹, Белов А. И.¹, Михайлов А. Н.¹, Казанцев В. Б.^{1,2}

¹ ННГУ им. Н.И. Лобачевского

² Балтийский федеральный университет им. И. Канта

beltyukovann.anna@gmail.com

Аннотация: Исследование направлено на разработку и изучение взаимодействия гибридной мемристивной нейроморфной системы с живыми нейрональными сетями гиппокампа с целью замещения утраченных функций его отдельных участков, что может считаться технологией создания интерфейса мозг-компьютер.

Ключевые слова: искусственная нейронная сеть, мемристор, гиппокамп, память

I. ОСНОВНАЯ ИДЕЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

В условиях быстро стареющего населения слабоумие и потеря памяти становятся все более злободневными для наших глобальных систем здравоохранения [1]. Создание искусственных нейроморфных имплантатов, нейроморфных мемристивных устройств, позволяющих регулировать и модулировать электрически возбудимые клетки, а также замещать поврежденные участки мозга, в настоящее время является одним из прорывных направлений в нейропротезировании и регенеративной медицине [2—7]. Также популярным направлением является использование таких устройств в информационных и телекоммуникационных технологиях — разработка автоматических интеллектуальных нейроморфных систем синхронизации и управления, систем распознавания, кодирования и декодирования информации [8]. Таким об-

разом, исследование взаимодействия искусственных нейронных сетей и мемристов с живыми нейронами гиппокампа грызунов является актуальной проблемой в нейробиологии и технологиях.

II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

А. Этическое заявление

Все протоколы экспериментов в этом исследовании были рассмотрены и одобрены Комитетом по биоэтике Национального исследовательского института биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского.

Б. Подготовка среза гиппокампа

Все эксперименты проводились на мышах линии C57BL/6 в возрасте 60—70 дней.

1. Для регистрации нейрональной активности единичных нейронов были приготовлены переживающие срезы гиппокампа мыши толщиной 300 мкм, полученных с использованием вибратора (MicromHM 650 B; Thermo Fischer Scientific). Срезы постоянно находятся в нарезочном растворе (sACSF) составом (в мМ): NaCl 85, KCl 2.5, NaH₂PO₄ 1, NaHCO₃ 26, Sucrose 50, D-Glucose 10, CaCl₂ 0.5, MgCl₂ 7 (температура +4 оС) (pH 7,3—7,4; Осмолярность 295 ±5 мОсм). Далее срезы помещаются в тот же раствор на 30 минут (температура +34 оС). Срезы инкубируются в растворе HEPES составом (в мМ): NaCl 92, KCl 2.5, NaH₂PO₄ 1.2, NaHCO₃ 30, HEPES 20, D-Glucose 25, sodium ascorbate 5, Thiourea 2, sodium pyruvate 3, CaCl₂ 2H₂O 2, MgSO₄ 7H₂O 2 (температура +21 оС) (pH 7,3—7,4; осмолярность 305±5 мОсм). Растворы постоянно насыщаются газовой смесью, содержащей 95 % O₂ и 5 % CO₂. Через час после приготовления, срез помещается в рабочую камеру микроскопа и усилителя Нека EPC 10 USB с 40-кратным объективом. Срез в камере постоянно суперперфузируется раствором, замещающим цереброспинальную жидкость (ACSF) составом (в мМ): NaCl 127, KCl 1, KH₂PO₄ 1.2, NaHCO₃ 26, D-Glucose 10, CaCl₂ 2.4, MgCl₂ 1.3 (pH 7,3—7,4; осмолярность 300±10 мОсм), который постоянно насыщается карбогеном. Регистрирующий и стимулирующий микроэлектроды — стеклянные, вытягивались с помощью Sutterinstruments ModelP-97. Регистрирующий заполнялся внутриклеточным раствором составом (в мМ): D-Glucose 105, KCl 30, Mg-ATP 4, EGTA 0.3, Na-GTP 0.3, phosphocreatine 10, HEPES 10

(pH 7,3; осмолярность 285±5 мОсм), сопротивление наконечника пипетки составляло 4—7 МОм. Стимулирующий микроэлектрод заполнялся раствором ACSF, подключался к стимулятору. Стимулирующий электрод помещается на участке CA1 в относительно удаленном окружении от пирамидальных нейронов, регистрирующий электрод присасывается к подходящему пирамидальному нейрону в участке CA1. Исследовались изменения амплитуды ответа при изменении амплитуды и длительности стимуляции. В течение всего эксперимента поддерживался один протокол стимуляции. Он состоял из 5 последовательных стимулов с увеличивающейся длительностью стимуляции (0.2, 0.5, 1, 2, 5 мс). Последовательности стимулов подается с постоянной амплитудой стимула (15—20 мА, 30—40 мА, 60—80 мА). Каждый нейрон стимулировался со всеми тремя амплитудами стимула. Запись данных осуществляется с помощью программного обеспечения PatchMaster.

2. Для регистрации локальных полевых потенциалов были приготовлены переживающие срезы гиппокампа мыши толщиной 350 мкм. Для нарезки срезов использовался вибратор (MicromHM 650 B; Thermo Fischer Scientific). Срезы помещаются в раствор ACSF. Этот раствор постоянно насыщается карбогеном. Для морфологического анализа использовали микроскоп Olympus BX51W1 с 10X объективом. Внеклеточный потенциал регистрировали с помощью стеклянного микроэлектрода. Электрод был заполнен раствором ACSF. Сопротивление наконечника пипетки составляло 4—8 МОм. Электрод был установлен в держатель головки предусилителя Axon Instruments CV-7B, подключенной к плате преобразования сигналов National Instruments и усилителю биосигналов Axon 700B. Для электростимуляции областей гиппокампа использовался биполярный электрод из нержавеющей стали. Этот электрод был подключен к стимулятору (Digitimer Ltd., Англия). Визуализация и запись данных проводились с использованием программного обеспечения MultiClamp 700B и WinWCP. В течение эксперимента поддерживалось несколько протоколов стимуляции, составленных по распределению Пуассона. Протоколы включают в себя различное количество стимулов (8—10), последовательность стимулов идет с различной длительностью стимуляции (0.500—0.865 мс), с различной длительностью интервала между стимулами (0.01—0.5 мс). Последовательности стимулов подается с различной амплитудой стимула (0.03—0.500, 1 мА). Каждый срез стимулировался случайно составленным протоколом.

3. Для регистрации локальных полевых потенциалов были приготовлены переживающие срезы гиппокампа мыши толщиной 400 мкм. Для нарезки срезов использовался вибратор MicromHM 650V (Германия) и нарезочный раствор составом (в мМ): K-gluconate 140, Na-gluconate 15, HEPES 10, NaCl 4, EGTA 0.2 (температура +4 оС) (рН 7,2—7,3; осмолярность 305±5 мОсм). Срезы помещаются в раствор ACSF. Через 30 минут после приготовления, срез помещается в рабочую камеру микроскопа и усилителя HeKa EPC 10 USB с 10X объективом. Срез в камере постоянно суперперфузируется раствором ACSF. Регистрирующие — два стеклянных микроэлектрода, заполнились раствором ACSF. Сопротивление наконечника пипетки составляло 4—7 МОм. Для стимуляции использовался стимулирующий биполярный электрод из нержавеющей стали. Эти электроды были размещены в разные участки гиппокампа в соответствии с двумя протоколами (рис. 1). Исследовалась изменения амплитуды ответа при изменении амплитуды стимуляции и при наличии механического повреждения в СА3 области.

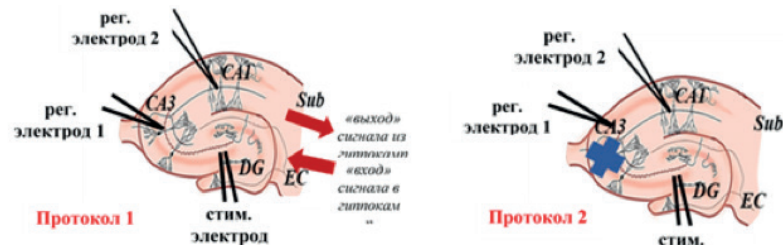


Рис. 1. Протоколы регистрации локальных полевых потенциалов в целях обучения мемристивного устройства в составе ИНС модели Ходжкина–Хаксли

В течение всего эксперимента поддерживался один протокол стимуляции. Он состоял из 6 последовательных стимулов с увеличивающейся амплитудой стимуляции (0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 1 мА). Протокол применялся на здоровый и поврежденный срез. Запись данных осуществляется с помощью программного обеспечения PatchMaster.

В. Интеграция записанных электрофизиологических данных в мемристивное устройство.

Для интеграции записанных электрофизиологических данных был использован интегральный чип с мемристивными устрой-

ствами, описанный в статье Mikhaylov et. al., 2019, сконструирован на основе стабилизированного иттрием оксида циркония (Au/ZrO₂ (Y)/TiN/Ti).

Электрофизиологические данные предварительно обрабатываются в программе для исключения артефакта стимула на базе программного обеспечения MATLAB. Во всех случаях для достоверной регистрации реакции мемристора требуется дополнительное усиление нейрональных ответов математическими методами.

При оценке резистивного переключения мемристора в ответ на нейрональную активность единичного нейрона максимальная (по модулю) амплитуда входного электрофизиологического сигнала нормировалась на несколько значений от -0,5 В до 1,3 В. Частоты генерации и дискретизации составляли 1e4 Гц. Нагрузочное сопротивление R_n=1 кОм в течение 18 сек по 2—3 раза. При оценке резистивного переключения мемристора в ответ на локальные полевые потенциалы группы нейронов электрофизиологический сигнал еще дополнительно нормировался на максимальную амплитуду 0,5 В и 0,4 В (исходный сигнал был с максимальной амплитудой 0,63 В). Каждый сигнал подавался на мемристор по 5 раз. Затем каждый из этих сигналов подавался на модель электронного нейрона, находящегося в возбужденном режиме.

Экспериментальный отклик мемристивных устройств на сигналы живых нейронов мозга был использован для возбуждения активности и синхронизации в ансамблях электронных нейронов ФАПЧ с пластичными мемристивными связями. С этой целью отклик мемристивного устройства на сигналы живых нейронов мозга был использован как связь между электронными нейронами, которые находились в возбужденном режиме.

III. РЕЗУЛЬТАТЫ

1. В зависимости от полярности входного сигнала и конкретной комбинации стимулов на основе ответов единичного нейрона отклик мемристора соответствует потенциации или депрессии синаптической связи (рис. 2). Экспериментальный отклик мемристора был использован для возбуждения активности и синхронизации в ансамблях электронных нейронов ФАПЧ с пластичными мемристивными связями. Электронные нейроны, находящиеся в возбужденном режиме, под воздействием сигналов мемристора генерировали отклики при достаточной амплитуде воздействия.

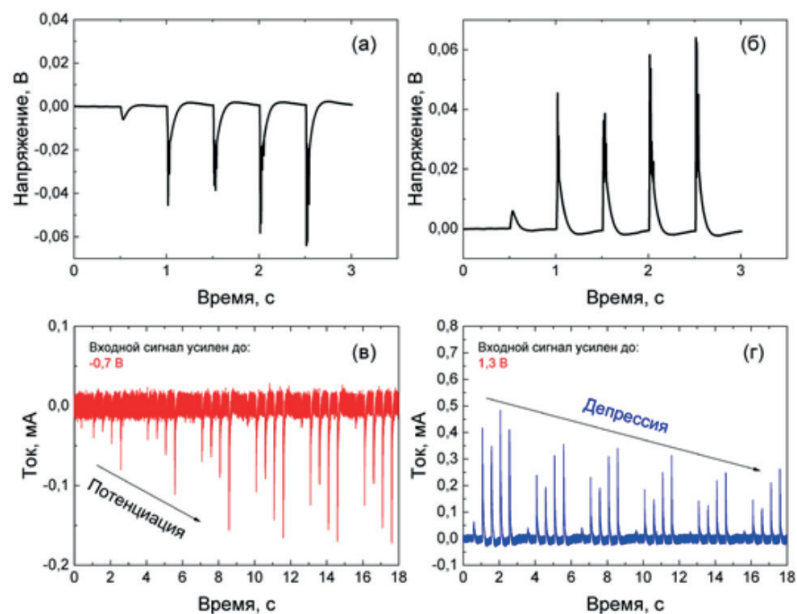


Рис. 2. Примеры отклика мемристивного устройства в режимах потенциации (в) и депрессии (г) на входные электрофизиологические сигналов (а, б).

По мере изменения состояния мемристора отклики электронных нейронов появлялись синхронно на всех нейронах при увеличении амплитуды и исчезали при снижении амплитуды воздействия. Показано, что сила связи, являющаяся ключевым параметром в динамике нейронных сетей, позволяет добиться синхронизации электронных нейронов. При этом мемристивное устройство позволяет изменять силу связи в зависимости от активности нейронов.

2. При оценке резистивного переключения мемристора в ответ на ВПСП группы нейронов электрофизиологический сигнал еще дополнительно нормировался на максимальную амплитуду 0,5 В и 0,4 В (исходный сигнал был с максимальной амплитудой 0,63 В). Каждый сигнал подавался на мемристор по 5 раз. Затем каждый из этих сигналов подавался на модель электронного нейрона, находящегося в возбудимом режиме. Было показано, что при подаче сильного сигнала производилось переключение мемристора, вследствие чего искусственный нейрон генерировал ПД. По мере увеличения проводимости и амплитуды сигналов, а также улучше-

ния плавности переключения мемристора на его выходе, на электронных нейронах наблюдалась генерация ПД.

3. При анализе локальных полевых потенциалов в целях обучения мемристора в составе ИНС модели Ходжкина–Хаксли были исследованы изменения амплитуды ответа при изменении амплитуды стимуляции и при наличии механического повреждения в СА3 области. При наличии механического разрушения в СА3 области амплитуда и угол наклона откликов в той же области значительно уменьшалась, либо отклик вовсе отсутствовал. Амплитуда и угол наклона откликов в СА1 области также уменьшалась, но была различима. На данный момент идет процесс обучения мемристора сопряженного с ИНС.

IV. ВЫВОДЫ

По мере увеличения проводимости мемристора и амплитуды сигналов на его выходе, на электронном нейроне наблюдалась генерация потенциала действия. Было показано, что при подаче сильного сигнала производилось переключение мемристора, вследствие чего искусственный нейрон генерировал ПД. Проводится обучение искусственных нейронных сетей на основе набранных ответов сетевой нейрональной активности. Таким образом, на данном этапе был организован интерфейс между живыми нейронами и электронным устройством и успешно показана возможность стимуляции электронного нейрона через перестройку мемристора.

Список литературы:

1. Patel, B. et al. Deep brain stimulation programming strategies: segmented leads, independent current sources, and future technology. Expert Review of Medical Devices, (2021).
2. Borton, D. A. An implantable wireless neural interface for recording cortical circuit dynamics in moving primates/D. A. Borton, M. Yin, J. Aceros, A. Nurmikko//Journal of neural engineering. — 2013. — V. 10.2. — P. 026010.
3. Borton, D. Personalized neuroprosthetics/D. A. Borton, S. Micera, J. D. R. Millán, G. Courtine//Science translational medicine. — 2013. — V. 5.210. — P. 210rv2—210rv2.
4. T. W. Berger, M. Baudry, R. D. Brinton, J. Liaw, V. Z. Marmarelis, A. Y. Park, B. J. Sheu, A. R. Tanguay, “Brain-implantable biomimetic electronics as the next era in neural prosthetics,” Proceedings of the IEEE, vol. 89 (7), pp. 993-10-12, 2001.

5. T. W. Berger, R. E. Hampson, D. Song, A. Goonawardena, V. Z. Marmarelis, and S. A. Deadwyler, "A cortical neural prosthesis for restoring and enhancing memory," *J. Neural Eng.*, vol. 8, p. 046017, 2011.
6. S. A. Deadwyler, R. E. Hampson, D. Song, I. Opris, G. A. Gerhardt, V. Z. Marmarelis, T. W. Berger, "A cognitive prosthesis for memory facilitation by closed-loop functional ensemble stimulation of hippocampal neurons in primate brain," *Exp Neurol.*, vol. 287 (4), pp. 452—460, 2016.
7. R. E. Hampson, D. Song, B. S. Robinson, D. Fetterhoff, A. S. Dakos, B. M. Roeder, X. She, R. T. Wicks, M. R. Witcher, D. E. Couture, A. W. Laxton, H. Munger-Clary, G. Popli, M. J. Sollman, C. T. Whitlow, V. Z. Marmarelis, T. W. Berger, S. A. Deadwyler, "Developing a hippocampal neural prosthetic to facilitate human memory encoding and recall," *J Neural Eng.*, vol. 15 (3), p. 036014, 2018.
8. Serb A. et al. A geographically distributed bio-hybrid neural network with memristive plasticity//arXiv preprint arXiv:1709.04179. — 2017.
9. Mikhaylov A., et al. Multilayer Metal-Oxide Memristive Device with Stabilized Resistive Switching//Adv.Mater. Technol. 2019. V. 5. P. 1– 9.
10. Gerasimova S. A. et al. Simulation of synaptic coupling of neuron-like generators via a memristive device//Technical Physics. 2017. V. 62 (8). P. 1259– 1265.
11. Mishchenko M. A. et al. Optoelectronic system for brain neuronal network stimulation//PloS ONE. 2018. V. 13 (6).

INVESTIGATION OF THE ARTIFICIAL NEURAL NETWORK WITH MEMRISTIVE COMMUNICATION INTERACTION WITH BRAIN LIVING NEURAL NETWORKS

**Beltyukova A. V.¹, Lebedeva A. V.¹, Mischenko M. A.¹,
Gerasimova S. A.¹, Fedulina A. A.¹, Belov A. I.¹,
Mikhaylov A. N.¹, Kazantsev V. B.^{1,2}**

¹ N. I. Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod

² Immanuel Kant Baltic Federal University

Abstract: The study aims to develop and study the interaction of a hybrid memristive neuromorphic system with living neural networks of the hippocampus in order to replace the lost functions of its individual sections, which can be considered a technology for creating a brain-computer interface.

Key words: artificial neuronal network, memristor, hippocampus, memory.

УДК

АНАЛИЗ СЕНСОРНОЙ ИНФОРМАЦИИ ВО ВРЕМЯ БУДДИЙСКИХ МЕДИТАЦИЙ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-27-33

Бойцова Ю. А.¹, Медведев С. В.¹

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Государственный научный центр Российской Федерации Институт медико-биологических проблем РАН
e-mail: Boytsova.ihb@gmail.com

Аннотация: Потенциалы, связанные с событиями, анализировались в пассивной oddball парадигме в группе из 140 Буддийских монахов. Во время медитаций, относительно контрольного состояния покоя, показано уменьшение амплитуды негативности рассогласования, амплитуды компонента N1 на девиантные стимулы и P3 а-амплитуды на девиантные и новые стимулы.

Ключевые слова: потенциалы, связанные с событиями, Буддийские медитации, негативность рассогласования, внимание.

Исследования медитации проводятся уже более 50 лет, тем не менее, у исследователей нет чёткого консенсуса относительно нейрофизиологических изменений, возникающих во время медитативных практик. Основная причина этого может заключаться в том, что термин «медитация» обычно используется для определения множества различных практик в разных культурах. Поэтому исследование разных медитаций остаётся актуальным и по сей день.

Нейрофизиологические механизмы внимания и восприятия во время медитаций, в основном, исследуют методом потенциалов, связанных с событиями (ПСС) в пассивной oddball парадигме [1, 2]. Основное внимание здесь уделяется таким компонентам ПСС как: N1, P2, P3а и негативность рассогласования (mismatch negativity, MMN). В основном отмечается увеличение амплитуды MMN во время медитаций [3, 4] или сразу после медитаций [5]. Во время медитаций отмечается снижение амплитуды компонента N1 на редкие девиантные стимулы [6, 7] и увеличение амплитуды компонента P2 на стандартные и девиантные стимулы [7, 8]. Но также есть данные о снижении амплитуды компонента P2 и амплитуды компонента P3 а на девиант-

ные и новые стимулы [3, 6]. Эти данные одними авторами интерпретируются как повышенная чувствительность к внешним сенсорным стимулам во время медитации [3, 4, 5, 7], тогда как другие авторы отмечают снижение оценочной обработки и концентрации внимания на сенсорных стимулах во время медитаций [6]. Таким образом, выводы достаточно противоречивы. Более того, недавняя попытка воспроизвести ранее полученные результаты на большей выборке медитирующих показала, что амплитуда MMN не изменялась во время медитации концентрации внимания по сравнению с контрольным состоянием, опыт практиков и тип медитации также не влиял на амплитуду MMN [9]. Это заставило вообще усомниться, в том, что амплитуда MMN является показательной для исследования нейрофизиологических изменений при медитации.

Данное исследование проведено на достаточно большой группе испытуемых — 140 практиков медитации — монахов из Буддийских монастырей юга Индии и Дхарамсалы (*гелуг-на традиция*) в возрасте от 25 до 80 лет (средний возраст 42 года). Во время исследования монахи практиковали медитации однонаправленной концентрации, аналитическую медитацию и тантрическую медитацию (Гухьясамаджа-тантра). Согласно буддийской философской традиции, рассматриваемые медитативные практики характеризуются постепенным «растворением грубых уровней» сознания, связанных с пятью органами чувств [10]. Можно предположить, что с психофизиологической точки зрения такое «растворение» сенсорного сознания может сопровождаться снижением сенсорной и когнитивной обработки внешних стимулов и отключением внимания от внешнего мира.

Для проверки данного предположения использовался трехстимульный тест в пассивной oddball парадигме [11]. Предъявлялась последовательность слуховых стимулов, состоящих из стандартных тонов частотой 1000 Гц (вероятность появления, $p = 0,80$), девиантных тонов частотой 1300 Гц ($p = 0,10$) и сложных новых звуков ($p = 0,10$), которые состояли из 5 тонов длительностью 20 мс с частотами 500, 1000, 1500, 2000 и 2500 Гц, которые были рандомизированы в пределах каждого нового звука. Всего предъявлялось 2000 стимулов и порядок их предъявления также был рандомизирован. Испытуемые сидели в позе для медитации с закрытыми глазами и пассивно прослушивали звуки во время медитации и в контрольном состоянии (расслабленное бодрствование). Порядок следования заданий (медитация/контроль) был рандомизирован.

Регистрацию электроэнцефалограммы (ЭЭГ) в монополярном монтаже с референтным электродом на кончике носа проводили с помощью электроэнцефалографа «Мицар ЭЭГ-202» (НПО «Мицар», Санкт-Петербург, Россия), с 19 электродов по международной системе 10—20 и от 2-х электродов на левом и правом сосцевидных отростках. При обработке ЭЭГ использовался программный пакет WinEEG (Авторские права В. А. Пономарев, Ю. Д. Кропотов, РФ2001610516, 08.05.2001). Для каждого испытуемого были рассчитаны ПСС в ответ на каждый тип стимула (стандартный, девиантный и новый). Далее ПСС усреднялись для каждого типа стимула в пределах всей группы испытуемых. Electroды F3, Fz, F4, C3, Cz, C4 были выбраны в качестве областей интереса. На основе полученных изображений суммарных ПСС методом визуальной инспекции определялось в каких временных интервалах существуют различия в амплитудах ПСС при сравнении двух состояний (медитация/контроль). Таким образом, анализ различий в амплитудах MMN проводился на временном интервале 90—140 мс, анализ различий в амплитудах компонента N1 — на интервале 80—130 мс, анализ различий в амплитудах компонента P2 — на интервале 140—200 мс. Компонент P3a может рассматриваться как ответ на новые или девиантные стимулы, но чаще компонент P3 а рассматривается на разностных кривых при вычитании реакции на стандартный стимул из реакции на девиантный или новый стимулы [12]. Поэтому амплитуда компонента P3 а на разностной кривой «новый стимул минус стандартный стимул» анализировалась на интервале 250—340 мс, а на разностной кривой «девиантный минус стандартный стимул» — на интервале 250—300 мс.

Для статистического анализа средних значений амплитуд ПСС использовался двухфакторный анализ ANOVA с факторами: Состояние (медитация/контроль) и Зоны (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4), с поправкой Гринхауза-Гейссера. Топография значимых различий средних величин выявлялась с использованием критерия Тьюки. Нулевая гипотеза об отсутствии достоверных различий между средними значениями отвергалась, если $p < 0,05$.

Для MMN статистический анализ выявил эффект фактора Состояние ($F(1,139) = 14,1$ $p = 0,002$ $\eta^2 = 0,09$). Апостериорный анализ показал, что амплитуда MMN уменьшается ($p < 0,0001$) во всех шести отведениях во время медитации по сравнению с контролем. Для компонента N1 на девиантный стимул также выявлен эффект фактора Состояние ($F(1,139) = 8,2$ $p = 0,004$ $\eta^2 = 0,05$). Амплитуда ком-

понента N1 на девиантный стимул уменьшается ($p < 0,0001$) во всех шести отведениях во время медитации по сравнению с контролем. Для компонента P3 а на разностной кривой «девиантный стимул — стандартный стимул» выявлен эффект взаимодействия факторов Состояние \times Зоны ($F(5,695) = 3,2$ $p = 0,016$ $\eta^2 = 0,02$). Во время медитации амплитуда компонента P3 а уменьшается ($p < 0,0001$) в отведениях C3 и Cz. Для компонента P3 а на разностной кривой «новый стимул — стандартный стимул» показан эффект фактора Состояние ($F(1,139) = 4,6$ $p = 0,032$ $\eta^2 = 0,03$) и эффект взаимодействия факторов Состояние \times Зоны ($F(5,695) = 7,7$ $p = 0,00003$ $\eta^2 = 0,05$). Во время медитации P3 а-амплитуда также уменьшается ($p < 0,0001$) в отведениях C3, Cz и C4.

Известно, что MMN представляет собой нейрофизиологическую реакцию в ответ на внезапное изменение потока повторяющихся сенсорных стимулов. Современное понимание механизмов MMN, основано на гипотезе прогнозирующего кодирования (predictive coding), которая объединяет ранее высказанные гипотезы: гипотезу адаптации и гипотезу корректировки модели. В рамках гипотезы прогнозирующего кодирования MMN описывается как показатель сигналов об ошибках прогнозирования, участвующих в процессах перцептивного обучения [13]. Это объяснение MMN было подтверждено нейроанатомическими моделями, описывающими восходящие и нисходящие нервные пути, передающие предсказания и сигналы об ошибках предсказания в сложной иерархической структуре, которая охватывает слуховую кору и префронтальные области мозга [13]. Гипотеза прогнозирующего кодирования также может объяснить уменьшение амплитуды MMN во время медитаций [14]. Основная идея здесь заключается в том, что медитации постепенно погружают практикующего в состояние «пребывания в настоящем моменте». В результате на опыт практика меньше влияет то, что уже произошло или может произойти в будущем. Следовательно, у медитирующих не возникает сильных ожиданий и прогнозов, искажающих восприятие, снижается развитие новых предсказаний и снижается качество сигналов об ошибках восприятия, то есть снижается амплитуда MMN.

Сравнение состояний медитация и контроль не выявило различий между амплитудами компонента P2, но показало уменьшение амплитуды компонента N1 на девиантные стимулы во время медитаций. Этот потенциал состоит из двух перекрывающихся субкомпонентов, считается, что субкомпонент N1 височной слуховой

коры отражает сенсорную обработку стимулов в первичной слуховой коре и модулируется физическими характеристиками стимулов, тогда как фронтальный субкомпонент N1 связан с механизмами автоматического переключения внимания [15, 16].

Если компоненты N1 и MMN традиционно связывается с первичной автоматической обработкой сенсорной информации, то компонент P3а в слуховой модальности отражает направление внимания на неожиданные звуки и зависит от нисходящих влияний [17]. Снижение P3а-амплитуды может считаться психофизиологическим показателем снижения ориентировочной реакции на неожиданные стимулы и снижения их оценки [18, 19].

Таким образом, исследование, проведённое на достаточно большой группе практиков, все же показало во время медитаций достоверное уменьшение амплитуды MMN и уменьшение амплитуд компонента N1 на девиантные стимулы и компонента P3 а на девиантные и новые стимулы. Эти данные согласуются с Буддийскими представлениями о рассматриваемых медитациях как сопровождающихся постепенным «растворением грубых уровней» сознания, связанных с пятью органами чувств, и согласуются с предположениями гипотезы прогнозирующего кодирования. На основе полученных данных можно предполагать, что во время рассматриваемых медитаций происходит снижение оценочной сенсорной обработки, дифференцировки потока сенсорных стимулов и ориентировочной реакции на неожиданные отвлекающие стимулы.

Список литературы:

1. Cahn, B.R., Polich, J., 2006. Meditation States and Traits: EEG, ERP, and Neuroimaging Studies. *Psychological Bulletin*. 132 (2), 180—211.
2. Singh, N., Telles, S., 2015. Neurophysiological Effects of Meditation Based on Evoked and Event Related Potential Recordings. *BioMed Research International*. Article ID 406261, 1—11.
3. Braboszcz, C., 2012. Study of the electroencephalographic correlates of mind wandering and meditation. (*Neurons and Cognition [q-bio. NC]*, Universite Paul Sabatier — Toulouse III).
4. Fucci, E., Abdouna, O., Caclina, A., Francisc, A., Dunne, J.D., Ricard, M., 2018. Regulation of perceptual learning by mindfulness meditation: experiential and neurophysiological evidence. *Neurophysiologia*. 119, 92—100.
5. Srinivasan, N., Baijal, S., 2007. Concentrative meditation enhances preattentive processing: a mismatch negativity study. *Neuroreport*. 18 (16), 1709—1712.

6. Cahn, B.R., Polich, J., 2009. Meditation (Vipassana) and the P3a Event-Related Brain Potential. *Int. J. Psychophysiol.* 72 (1), 51—60.
7. Biedermann, B., Lissa, P., Mahajan, Y., Polito, V., Badcock, N., Connors, M. H., et al., 2016. Meditation and auditory attention: An ERP study of meditators and non-meditators. *Int. J. Psychophysiol.* 109, 63—70.
8. Lutz, A., Slagter, H. A., Rawlings, N. B., Francis, A. D., Greischar, L. L., Davidson, R. J., 2009. Mental Training Enhances Attentional Stability: Neural and Behavioral Evidence. *The Journal of Neuroscience.* 29 (42), 13418—13427.
9. Fucci, E., Poublan-Couzardot, A., Abdoun, O., A., Lutz. 2022. No effect of focused attention and open monitoring meditation on EEG auditory mismatch negativity in expert and novice practitioners. *Int J Psychophysiol.* 176, 62—72.
10. Dalai Lama XIV, Kamalashila, Geshe Lobsang Jordhen, Losang Chopel Ganchenpa, Jeremy Russell, 2019. *Stages of Meditation: The Buddhist Classic on Training the Mind (Core Teachings of Dalai Lama Book 5)*. Colorado: Shambala Publications, Inc., Boulder.
11. Alho, K., Winkler, I., Escera, C., Huotilainen, M., Virtanen, J., Jaaskelainen, I. P., et al., 1998. Processing of novel sounds and frequency changes in the human auditory cortex: Magnetoencephalographic recordings. *Psychophysiology.* 35, 211—224.
12. Correa-Jaraba, K. S., Lindin, M., Diaz, F., 2018. Increased Amplitude of the P3a ERP Component as a Neurocognitive Marker for Differentiating Amnesic Subtypes of Mild Cognitive Impairment. *Frontiers in Aging Neuroscience.* 10 (19), 1—13
13. Garrido, M. I., Kilner, J. M., Stephan, K. E., Friston, K. J., 2009. The mismatch negativity: a review of underlying mechanisms. *Clin. Neurophysiol.* 120, 453—463.
14. Laukkonen, R. E., Slagter H. A., 2021. From many to (n)one: Meditation and the plasticity of the predictive mind. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews.* 128, 199—217.
15. Alho, K., Woods, D. L., Algazi, A., 1994. Processing of auditory stimuli during auditory and visual attention as revealed by event-related potentials. *Psychophysiology.* 31, 469—479.
16. Naatanen, R., Picton, T., 1987. The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: a review and an analysis of the component structure. *Psychophysiology.* 24, 375—425.
17. Escera, C., Corral, M. J., 2007. Role of Mismatch Negativity and Novelty-P3 in Involuntary Auditory Attention. *Journal of Psychophysiology.* 21 (3—4), 251—264.
18. Polich, J., 2007. Updating P300: An Integrative Theory of P3a and P3b. *Clin Neurophysiol.* 118 (10), 2128—2148.
19. Correa-Jaraba, K. S., Lindin, M., Diaz, F., 2018. Increased Amplitude of the P3a ERP Component as a Neurocognitive Marker for Differentiating Amnesic Subtypes of Mild Cognitive Impairment. *Frontiers in Aging Neuroscience.* 10 (19), 1—13.

ANALYSIS OF SENSOR INFORMATION DURING BUDDHIST MEDITATIONS

Boytsova Yu. A. ¹, Medvedev S. V. ¹

¹Institute of Biomedical Problems of the Russian Academy of Sciences (IBMP RAS), Moscow, Russia.

e-mail: Boytsova.ihb@gmail.com

Abstract: Auditory event-related potentials were analyzed in a passive oddball paradigm with a group of 140 Buddhist monks. It was shown that during meditation, relative to the control state of relaxed wakefulness, MMN amplitudes, amplitudes of N1 component to deviant stimuli, and the amplitudes of the P3a component to deviant and novel stimuli all decrease.

Key words: Auditory event-related potentials, Buddhist meditations, mismatch negativity, attention.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЫЗВАННОЙ МАГНИТОЭНЦЕФАЛОГРАММЫ ПРИ ПРЕДЪЯВЛЕНИИ РЕШЕТОК ГАБОРА С РАЗЛИЧНЫМИ УГЛАМИ НАКЛОНА

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-34-39

Верхлютов В. М.¹, Соколов П. А.¹, Прокофьев А. О.²,
Николаева А.Ю.²

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия

² МЭГ-центр, Московский психолого-педагогический университет, Москва, Россия
e-mail: verkhliuov@ihna.ru

Аннотация: Получены вызванные ответы МЭГ на предъявление решеток Габора кардинальных и косых ориентаций у здоровых праворуких испытуемых. При анализе индивидуальных данных компоненты вызванного магнитного ответа по времени и локализации, совпадающие с активностью ориентационных колонок, достоверно различались при предъявлении каждого из 4 видов стимулов (0°, 90°, 45°, 135°).

Ключевые слова: магнитоэнцефалограмма, ориентационная чувствительность, зрительная кора, решетки Габора

В психофизиологических экспериментах показана большая чувствительность зрительной системы испытуемых к кардинальным направлениям (0°/90°), чем к косым (45°/135°) при предъявлении контрастных решеток [1—3]. Этот эффект, получивший название «oblique effect», был подтвержден на одиночных нейронах [4,5], исследованиях ВП [6—8] и фМРТ [9]. Предложены сетевые и математические модели первичной зрительной коры [10—12], объясняющие это явление.

Показана связь ориентационной чувствительности с бегущими волнами в зрительной коре [13]. Бегущие волны обнаружены, как для спонтанного альфа-ритма в корковых зонах V1 и V2 [14], так и для зрительных ВП [15]. Мы предполагаем, что корковые бегущие волны являются феноменом, вносящим основной вклад в ЭЭГ, поэтому их взаимодействие с функциональной микроструктурой ориентационных колонок [12] окажет существенное влияние на форму

вызванных электрических и магнитных полей и позволит предсказать вид предъявляемого стимула по данным регистрируемых электрических и магнитных полей мозга.

В наших экспериментах приняли участие 3 женщины и 2 мужчин. Все они были праворукими неврологически здоровыми добровольцами со средним возрастом $23,8 \pm 2,5$ года. Эксперименты были одобрены этической комиссией ИВНД и НФ РАН.

МЭГ регистрировали с помощью 306-канального аппаратно-программного комплекса «VectorView» (Elekta Neuromag Oy, Финляндия), сенсорный массив которого покрывает всю поверхность головы и состоит из 102 триплетов, каждый из которых содержит один магнитометр и два планарных градиентометра, измеряющих взаимно ортогональные компоненты магнитного поля.

В настоящем исследовании анализировали данные от 204 планарных градиентометров и 102 магнитометров. Это позволяло регистрировать активность как поверхностных, так и глубоких токовых источников в зрительной коре, расположенных в шпорной и теменно-затылочной бороздах и их окрестностях [14].

Для регистрации глазодвигательной активности использовали два биполярных отведения электроокулограммы (ЭОГ), состоявших из четырех электродов, расположенных на внешних орбитах обоих глаз (горизонтальная составляющая), а также над и под орбитой левого глаза (вертикальная составляющая).

Запись сигналов МЭГ и ЭОГ производили с частотой дискретизации 1000 Гц при полосе пропускания 0.1—330 Гц. Положение головы относительно массива сенсоров в ходе эксперимента отслеживалось в реальном времени с помощью индикаторных катушек индуктивности. Длительность экспериментальной сессии составляла около 8 минут. После завершения сессии проводили МЭГ-МРТ-коррекцию (наложение системы координат МЭГ на индивидуальные МРТ-изображения мозга). Удаление артефактов записи и коррекцию положения головы проводили с помощью метода пространственно-временного разделения сигналов, реализованного в программе «MaxFilter» (Elekta Neuromag Oy, Финляндия).

Перед началом эксперимента с помощью устройства трехмерной оцифровки «FASTRACK» (Polhemus, США) определяли координаты реперных анатомических точек (левая и правая преаурикулярные точки и nasion), а также индикаторных катушек индуктивности, прикрепленных к поверхности скальпа испытуемого в верхней части лба и за ушными раковинами. Во время экспери-

мента испытуемый находился в магнитоэкранированной камере из многослойного пермаллоя (AK3b, Vacuumschmelze GmbH, Германия), а его голова была помещена в стеклопластиковый шлем, являющийся частью стеклопластикового сосуда Дьюара с погруженным в жидкий гелий сенсорным массивом МЭГ — установки. Испытуемого усаживали таким образом, чтобы поверхность головы находилась максимально близко к сенсорам. Его просили расслабиться, смотреть на точку фиксации и стимулы, проецируемые на экран. Он должен был нажимать указательным или средним пальцем на одну из 2 кнопок пульта в зависимости от вида предъявляемого стимула

Зрительные стимулы (рис. 1) в виде контрастных решеток Габора (1,9 цикла на угловой градус) [16] размерами 5,25 угловых градуса и средней яркостью 4 лк проецировали на экран, находящийся на расстоянии 95 см от глаз испытуемого, стимулирующим проектором Panasonic PT-D7700E-K, входящим в состав МЭГ — установки «Neuromag Vector View» (Elekta Oy, Финляндия). Параметры стимула обеспечивали близкую к максимальной контрастную чувствительность [17]. Стимулятор программировали при помощи программы Presentation (США, Neurobehavioral Systems, Inc).

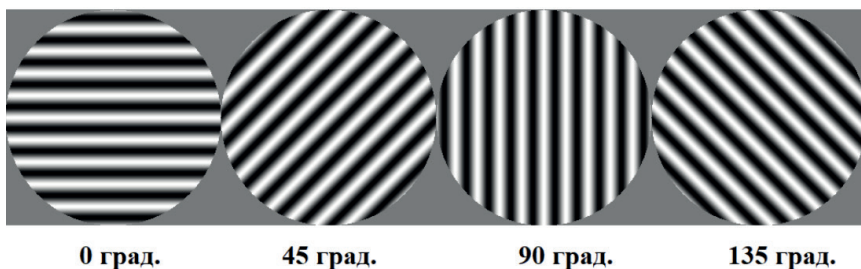


Рис. 1. Виды стимулов в виде решеток Габора с пространственной частотой 1,9 цикла на угловой градус с наклоном линий 0, 45, 90 и 135 градусов соответственно.

Перед началом регистрации вызванной МЭГ записывали спонтанную активность в течение 3 минут с закрытыми глазами. Затем следовала команда открыть глаза и реагировать вид стимула. Через 15—20 сек начинали стимуляцию и получали ответы испытуемого в виде нажатия на кнопку. В ответ на кардинальные стимулы 0 и 90 градусов испытуемый должен был нажать кнопку указательным пальцем, а на наклонные стимулы 45 и 135 градусов на сосед-

нюю кнопку средним пальцем. Стимулы длительностью 100 мсек предъявлялись в случайном порядке каждые 3000 ± 100 мсек (интервалы между стимулами случайным образом изменялись). В двух сериях предъявляли по 42 стимула каждой ориентации. Между сериями испытуемый отдыхал в течение 2—3 мин.

Записанные данные фильтровали в диапазоне 1—40 Гц с крутизной характеристики подавления 40 дБ и затем усредняли с учетом параметров для последующей индивидуальной статистики. При сравнении вызванных магнитных полей проверку нормальности распределения выборок производили с использованием теста Шапиро-Уилка. Различие средних значений двух выборок для каждого испытуемого определяли с использованием парного t-критерия Стьюдента (функция ttest из библиотеки Matlab). Для локализации источников использовали метод LCMV beamformer.

Выделенные компоненты вызванной МЭГ, соответствующие по времени компонентам ВП P1 и N1, можно было статистически достоверно различить, попарно сравнивая их для каждого испытуемого. Первый компонент был локализован в шпорных бороздах обоих полушарий зоны V1 зрительной коры. Таким образом, и по времени возникновения, и по локализации данный компонент отражал активность ориентационных колонок [18,19]. Ранее обнаруженный обратный «oblique effect» при регистрации МЭГ подтверждает нашу гипотезу о взаимодействии бегущих волн с ориентационными колонками [20].

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20—015—00475

Список литературы:

1. Campbell F. W. The effect of orientation on the visual resolution of gratings/Campbell F. W., Kulikowski J. J., Levinson J.//The Journal of Physiology — 1966. — Т. 187 — № 2 — С. 427—436.
2. Orban G. A. Human orientation discrimination tested with long stimuli/Orban G. A., Vandenbussche E., Vogels R.//Vision Research — 1984. — Т. 24 — № 2 — С. 121—128.
3. Heeley D. W. Meridional anisotropies of orientation discrimination for sine wave gratings/Heeley D. W., Timney B.//Vision Research — 1988. — Т. 28 — № 2 — С. 337—344.
4. Mansfield R. J. W. Neural Basis of Orientation Perception in Primate Vision/Mansfield R. J. W.//Science — 1974. — Т. 186 — № 4169 — С. 1133—1135.

5. Valois R. L. De The orientation and direction selectivity of cells in macaque visual cortex/Valois R. L. De, William Yund E., Hepler N.//Vision Research — 1982. — Т. 22 — № 5 — С. 531—544.
6. Maffei L. Neurophysiological Localization of the Vertical and Horizontal Visual Coordinates in Man/Maffei L., Campbell F.W.//Science — 1970. — Т. 167 — № 3917 — С. 386—387.
7. Михайлова Е. С. Механизмы ориентационной чувствительности зрительной системы человека. Сообщение II. Кортиковые механизмы ранних этапов переработки информации об ориентации линий/Михайлова Е. С., Герасименко Н. Ю., Крылова М. А., Изъюргов И. В., Славуцкая А. В.//Физиология человека — 2015. — Т. 41 — № 3 — С. 5—18.
8. Крылова М. А. Моделирование источников компонентов зрительных вызванных потенциалов человека в задаче определения ориентации отрезков линий/Крылова М. А., Изъюргов И. В., Герасименко Н. Ю., Чайанов Н. В., Михайлова Е. С.//Журнал высшей нервной деятельности им. И. В. Павлова — 2015. — Т. 65 — № 6 — С. 685—698.
9. Furmanski C.S. An oblique effect in human primary visual cortex/Furmanski C.S., Engel S.A.//Nature Neuroscience — 2000. — Т. 3 — № 6 — С. 535—536.
10. Bressloff P.C. Spatiotemporal dynamics of continuum neural fields/Bressloff P.C.//Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical — 2012. — Т. 45 — № 3 — С. 033001.
11. Bressloff P.C. Laminar Neural Field Model of Laterally Propagating Waves of Orientation Selectivity/Bressloff P.C., Carroll S.R.//PLoS Comput Biol — 2015. — Т. 11 — № 10 — С. 1004545.
12. Burlakov E. Assessment of Cortical Travelling Waves Parameters Using Radially Symmetric Solutions to Neural Field Equations with Microstructure/Burlakov E., Verkhlyutov V., Malkov I., Ushakov V.//Studies in Computational Intelligence — 2021. — Т. 925.
13. Heitmann S. Direction-selective motion discrimination by traveling waves in visual cortex/Heitmann S., Ermentrout G.B.//PLOS Computational Biology — 2020. — Т. 16 — № 9 — С.e1008164.
14. Verkhlyutov V. Comparison of Simulated Macro- and Mesoscopic Cortical Traveling Waves with MEG Data/Verkhlyutov V., Burlakov E., Ushakov V.//Advances in Intelligent Systems and Computing — 2021. — Т. 1358 — С. 700—708.
15. Muller L. The stimulus-evoked population response in visual cortex of awake monkey is a propagating wave/Muller L., Reynaud A., Chavane F., Destexhe A.//Nature Communications — 2014. — Т. 5 — № 1 — С. 3675.
16. Online Gabor-patch generator — <http://www.cogsci.nl/gabor-generator>
17. Schade O.H. Optical and Photoelectric Analog of the Eye/Schade O.H.//Journal of the Optical Society of America — 1956. — Т. 46 — № 9 — С. 721.
18. Sharon D. Dynamics and Constancy in Cortical Spatiotemporal Patterns of Orientation Processing/Sharon D., Grinvald A.//Science — 2002. — Т. 295 — № 5554 — С. 512—515. N100 orient column
19. Li Y. Biased Orientation and Color Tuning of the Human Visual Gamma Rhythm/Li Y., Bosking W., Beauchamp M.S., Sheth S.A., Yoshor D., Bartoli E., Foster B.L.//The Journal of Neuroscience — 2022. — Т. 42 — № 6 — С. 1054—1067.
20. Koelewijn L. Orientation selectivity in primary visual cortex using MEG: an inverse oblique effect?/Koelewijn L., Dumont J.R., Muthukumaraswamy S.D., Rich A.N., Singh K.D.//Journal of Vision — 2010. — Т. 10 — № 7 — С. 928—928.

PRELIMINARY ANALYSIS OF THE EVENT MAGNETOENCEPHALOGRAM WHEN PRESENTING GABOR GRIDS WITH DIFFERENT TILT ANGLES

Verkhlyutov V. M.¹, **Sokolov P. A.**¹,
Prokofyev A. O.², **Nikolaeva A. Yu.**²

¹ Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia

² MEG Center, Moscow City University of Psychology and Education, Moscow, Russia

Abstract: Evoked MEG responses to presentation of Gabor grids of cardinal and oblique orientations were obtained in healthy right-handed subjects. When analyzing individual data, the components of the evoked magnetic response in time and localization, coinciding with the activity of the orientation columns, significantly differed upon presentation of each of the 4 types of stimuli (0°, 90°, 45°, 135°).

Key words: magnetoencephalogram, orientation sensitivity, visual cortex, Gabor grids.

РАСПОЗНАВАНИЕ МИМИКИ В ПОРОГОВЫХ УСЛОВИЯХ НАБЛЮДЕНИЯ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-40-45

Жукова О. В.¹, Шелепин Ю. Е.¹, Васильев П. П.¹,
Фокин В. А.², Соколов А. В.², Малахова Е. Ю.¹

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

² ФГБУ «НМИЦ им. В. А. Алмазова» Минздрава России, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: volgazhukova@gmail.com

Аннотация: Проведено сравнение динамики кровотока в пороговых и надпороговых условиях предъявления стимулов. Результаты показали увеличение уровня кровотока в областях периренальной (ВА35) и поясной (ВА25) коры головного мозга в пороговых в сравнении с надпороговыми условиями. Рассмотрена роль передней височной коры в задачах распознавания лиц.

Ключевые слова: распознавание, мимика, порог, фМРТ, крупномасштабные нейронные сети

Введение.

Распознавание лиц в пороговых условиях наблюдения это комплексная проблема, которая требует ответов на множество вопросов. Например, в пороговых условиях восприятия мимики меняется только небольшой процент пикселей изображения, связанных с какой-либо конкретной мимической деформацией мышц (зоной интереса). Каким образом мозг выделяет значимые признаки на изображении лица, когда каждый последующий стимул практически полностью идентичен предыдущему стимулу? Какие зоны больше всего «включаются» в обработку и фильтрацию «зрительного шума»? Меняется ли динамика кровотока в процессе распознавания от полностью неопределенной до очевидной мимики? Будут ли пороговые условия вызывать большую активацию мозга в сравнении с другими условиями? Как процесс обучения влияет на изменение динамики кровотока? Для ответов на данный вопрос больше подходит метод функциональной магнитно-резонансной томографии (далее по тексту фМРТ).

Цель данной работы — исследовать методом фМРТ особенности распознавания мимики в пороговых условиях наблюдения на примере синтезированных лиц.

В исследовании приняло участие 14 испытуемых (10 мужчин и 4 женщины), возрастной диапазон и мужчин, и женщин от 21 до 27 лет (средний возраст мужчин $24,4 \pm 2,1$ года, средний возраст женщин $22,5 \pm 1,3$ средний возраст по группе $23,9 \pm 2,1$).

В процессе подготовки стимулов применили методику непрерывного 3D морфинга лица на базе программного обеспечения FaceGen (Singular Inversions, Canada). Было синтезировано изображение лица одного человека с различными степенями выраженности мимики радости и грусти (от минимальной до максимальной) и нейтральным выражением лица. Проведено предварительное психофизическое исследование для моделирования пороговых и надпороговых условий предъявления.

Использовали четыре фазы стимуляции фМРТ. Фаза, в течение которой предъявлялись изображения нейтральных лиц (базовое условие, фаза 1), фаза, в течение которой предъявляли изображения лиц с мимикой радости и печали в пороговых условиях наблюдения (фаза 2) и две фазы — изображения лиц с мимикой радости и грусти в надпороговых условиях наблюдения (фаза 3 и 4).

Зрительные стимулы предъявляли с помощью мультимедийного проектора BENQ PB 8250 XGA, размещенный вне камеры (частота кадровой развертки 85 Гц) на полупрозрачный экран, находящийся на расстоянии 3.72 м от глаз испытуемого. Лежа в томографе, испытуемые могли наблюдать изображения на экране с помощью системы зеркал, закрепленных на катушке над его головой. Компьютерную мышь испытуемые держали в правой руке.

Испытуемый фиксировал взор в центре экрана и был проинструктирован, нажимать левую клавишу мыши в случае его решения о доминировании мимики грусти и правую — мимики радости на лице предъявляемого на изображениях лица человека. Необходимо отметить, что испытуемые не были проинструктированы о наличии изображения с нейтральной мимикой. Данный стимульный материал воспринимался как изображения с «незаметной для глаза» минимальной степенью выраженности признака. Каждое тестирование начиналось с предъявления слайда с точкой фиксации. Через 30 секунд происходила смена стимуляции — предъявление одной из четырех фаз. Для того чтобы выявить статистические различия между фазами, каждую фазу повторяли по 10 раз. Все фазы

предъявлялись в случайном порядке. Напомним, что на протяжении всего исследования на экране предъявляли изображение одного и того же лица. Менялась только сложность задания (разный угол поворота). Другие переменные, такие как инструкция и основные физические характеристики стимула (яркость, контраст, размер) оставались неизменными. Таким образом, при сравнении активности мозга в разных фазах мы должны наблюдать отличия, вызываемые исключительно степенью изменения индифферентной части лица: лоб, нос, положение глаз.

Использовали высокопольный магнитно-резонансный томограф “Siemens-Symphony” (1,5 Тл), с градиентами 40 мТл/м. Исследование проводили с использованием приемно-передающей матричной радиочастотной головной катушки. Для получения изображений карт активации использовали методику эхопланарной томографии (echo planar imaging — EPI), которая позволяла получить изображение всего головного мозга (36 срезов) с матрицей 64x64 пикселя в течение 3 секунд. Для цифрового анализа изображений отклика мозга использовали методику измерения уровня оксигенации гемоглобина — BOLD (Blood Oxygenation Level Dependent). Различие магнитных свойств оксигемоглобина и дезоксигемоглобина позволяет локализовать наиболее активные участки мозга в момент стимуляции. Получаемые карты активации обрабатывали в программе SPM8, работающей в среде Matlab. Постпроцессорная обработка включала в себя: устранение артефактов связанных с возможным движением головы во время сканирования; статистическую обработку с построением статистических карт на основе различия содержания оксигемоглобина и дезоксигемоглобина (t-критерий Стьюдента, $p < 0.01$); совмещение статистических карт с анатомическим изображением; усреднение и трансформация полученных результатов в MNI пространстве. Совмещение статистических карт с анатомическим изображением позволяло точно локализовать выявленные зоны активации.

Для оценки динамики кровотока в различных фазах стимуляции уровень BOLD-сигнала в фазу 4, в течение которой предъявляли стимулы с максимально очевидным выражением лица (90 % правильных ответов испытуемых), был принят за 0 %. Далее была рассчитана разница уровня кровотока между данным уровнем и уровнем кровотока в других фазах стимуляции. Проведено попарное сравнение кровотока в разных фазах стимуляции с использованием непараметрического критерия Вилкоксона ($p < 0.05$).

Были получены следующие результаты.

1. Результаты ожидаемо показали, что в пороговых условиях наблюдения наблюдается значимое увеличение количества активированных вокселей в областях премоторной (BA6), фронтальной (BA8, BA9, BA10, BA13), в областях лимбической (BA24) коры головного мозга в сравнении с надпороговыми условиями наблюдения мимики (критерий Вилкоксона $p < 0.05$). Полученные результаты согласуются с предыдущими наблюдениями о том, что лобная и лимбическая кора играют важную роль в распознавании лиц в пороговых условиях наблюдения [1—2].

2. В целом, уровень кровотока в пороговых условиях (60 % правильных ответов) в сравнении с надпороговыми условиями (90 % правильных ответов испытуемых) предъявления стимулов увеличивается незначительно, на уровне 0,5—1 %. Только в некоторых областях коры диапазон значимых отличий шире: 2—4 % в периренальной (BA35) и поясной (BA25) коре головного мозга человека (критерий Вилкоксона, $p < 0.05$). Представляет интерес, что области, где были зарегистрированы максимальные отличия между пороговыми и надпороговыми условиями, пролегают вдоль крючковидного пути (UF stem) — длинного ассоциативного проводящего пути головного мозга человека, что позволяет предположить его значимую роль при распознавании стимулов в пороговых условиях наблюдения.

3. Согласно представленным данным большинство отличий на уровне 1 % в кровотоке выявлено в передней височной коре. В ряде исследований [1—4] показано, что эффект инсайта — момент перехода неосознаваемого явления в осознаваемое характерен для передней височной коры (BA21, BA22, BA38). Это подтверждается и полученными данными BOLD-сигнала в наших условиях (при пороговом восприятии). При этом BA37 (фузиформная кора) в отличии от данных, полученных ранее [1—2] не играет ключевой роли (непараметрический критерий попарного сравнения Вилкоксона не выявил значимых отличий между пороговыми и надпороговыми условиями стимуляции, $p > 0.05$). Можно предположить, что это связано со спецификой экспериментальной парадигмы, так как в каждый момент предъявления стимулов по факту предъявлялось изображение одного и того же лица человека, но с разным выражением лица. Вероятно, наблюдаем проявление эффекта адаптации к изображению лица.

Обсуждается и другая гипотеза. В BA37 и, даже в более ростральных отделах, есть модули, настроенные на разные характери-

стики лица, например повороты [5]. В них воспринимаемое изображение сравнивается со всеми. Возможно, именно поэтому разница не видна, и она становится видна лишь на следующем уровне. Предложена модель, которая была экспериментально проверена [6].

Заключение

В исследовании рассмотрены особенности восприятия и распознавания мимики в пороговых условиях наблюдения. Результаты показали особенности перестройки крупномасштабный нейронных сетей головного мозга при переходе от нейтральной мимики к пороговым и надпороговым условиям. Наибольшие изменения были показаны в пороговых условиях, когда статистика изображения была изменена на 5% в сравнении с изображением нейтрального лица. Максимальный уровень отличия кровотока между условиями достигает 2—4% в периринальной и поясной коре, что, вероятно, отражает функциональный вклад данных областей мозга в распознавание стимулов в пороговых условиях наблюдения.

Список литературы:

1. Shelepin K.Yu., Pronin S.V., Shelepin Yu.E. Recognizing fragmented images and the appearance of “Insight”//Journal of Optical Technology. — 2015.- Т. 82, № 10.- С. 700—706
2. Shelepin K. Y., Vasilev P. P., Trufanov G. E., Fokin V. A., Sokolov A. V. Digital visualization of the activity of neural networks of the human brain before, during, and after Insight when images are being recognized//Journal of Optical Technology. — 2018.- Т. 85, № 8.- С. 468—475.
3. Kounios, J., Beeman, M. The Cognitive Neuroscience of Insight//J. Kounios, M. Beeman//Annu. Rev. Psychol. — 2014. — Vol. 65. — P.71—93.
4. Subramaniam, K., Kounios, J., Parrish, T.B., Jung-Beeman, M. A brain mechanism for facilitation of insight by positive affect//K. Subramaniam, J. Kounios, T.B. Parrish M. Jung-Beeman//J. Cogn. Neurosci. — 2009. — Vol. 21. — P.415—432.
5. Nam Y., Sato T., Uchida G., Malakhova K., Ullman S., Tanifuji M. View-tuned and view-invariant face encoding in IT cortex is explained by selected natural image fragments//Scientific Reports. 2021. V. 11, 7827. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86842-7>
6. Малахова Е.Ю. Представление категорий посредством прототипов согласованной активности нейронов в свёрточных нейронных сетях//Оптический журнал. 2021. Т. 88. № 12. С. 36—41

MIMICS RECOGNITION UNDER THRESHOLD CONDITIONS OF OBSERVATION

Zhukova O. V., Shelepin Yu. E.¹, Vasiliev P. P.¹,
Fokin V. A.², Sokolov A. V.²

¹ I. P. Pavlov Institute of Physiology Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

² Almazov National Medical Research Centre, St. Petersburg, Russia

e-mail: volgazhukova@gmail.com

Abstract: A comparison was made of the dynamics of BOLD-signal under threshold and suprathreshold conditions of stimulus presentation. The results showed an increase in the level of blood flow in the areas of the perirenal (BA35) and cingulate (BA25) cortex in threshold versus suprathreshold conditions. The role of the anterior temporal cortex in face recognition tasks is considered.

Key words: recognition, facial expressions, threshold, fMRI, large-scale neural networks

СЕНСОМОТОРНАЯ ОЦЕНКА ЗРИТЕЛЬНЫХ ИЛЛЮЗИЙ ПРИ УТОМЛЕНИИ И ГРАВИТАЦИОННОЙ РАЗГРУЗКЕ: КОРРЕЛЯЦИОННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-46-50

Карпинская В. Ю.¹, Ляховецкий В. А.¹, Зеленская И. С.^{1,2}¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия² Институт медико-биологических проблем РАН, Москва, Россияe-mail: karpinskaya78@mail.ru

Аннотация: В группах контроля, физической нагрузки и иммерсии определяли сенсомоторную оценку иллюзий Понзо и Мюллер-Лайера. Корреляция между этими оценками после воздействия растет в контрольной группе и группе иммерсии, что позволяет предположить общность механизмов формирования иллюзий в дорсальном потоке.

Ключевые слова: иллюзия Мюллер-Лайера, иллюзия Понзо, “сухая” иммерсия, утомление.

Зачастую об особенностях работы сложной системы можно узнать по ее ошибкам. Так, зрительную систему человека и животных изучают при помощи изображений, содержащих геометрические зрительные иллюзии, — стимулы, вызывающие неверную оценку некоторых соотношений между частями изображения. Опыты со многими такими иллюзиями проводятся на протяжении более чем сотни лет. Между тем механизмы возникновения иллюзий остаются предметом обсуждения. Можно предположить, что если некоторые иллюзии обязаны своему возникновению одинаковому набору факторов, то корреляция между их силой будет высока [4, 5]. Однако в более современных работах были найдены преимущественно слабые корреляции между широко известными зрительными иллюзиями при их зрительной оценке [2, 7, 9]. При этом были показаны значимые корреляции между значениями силы одной и той же иллюзии (Мюллер-Лайера [5], Понзо [3]) при ее зрительной и моторной оценке, несмотря на то, что существует много данных в поддержку отдельных внутренних репрезентаций для вос-

приятия (вентральный поток) и действия (дорсальный поток) [6]. Целью настоящей работы являлось изучение взаимосвязи между моторными оценками иллюзий Понзо и Мюллер-Лайера как при обычных условиях наблюдения, так и при изменении параметров внешней среды (гравитационная разгрузка за счет “сухой” иммерсии) или же физиологических характеристик (утомление). Иные результаты этих исследований были представлены прежде [1, 8].

В эксперименте участвовали три группы испытуемых — контрольная (23 человека), физической нагрузки (28 человек) и “сухой” иммерсии (12 человек). Утомление в группе “физической нагрузки” вызывали с помощью 5-минутного Гарвардского степ-теста. Испытуемые группы “сухой” иммерсии были погружены на свободно плавающей водонепроницаемой ткани в ванну, наполненную теплой водой. В каждом опыте сначала предъявляли пять изображений, вызывающих иллюзию Мюллер-Лайера (верхняя стрелка кажется более длинной), затем — пять изображений, вызывающих классическую иллюзию Понзо (длины центральных отрезков 4.5 см, 6 см, 7.5 см, 9 см и 11.5 см). Задачей испытуемого было провести указательным пальцем ведущей руки сначала по верхнему центральному отрезку, а затем по нижнему (при наличии зрительной обратной связи). Фиксировали начальную и конечную точку касания. На основе их координат вычисляли длины проведенных отрезков.

Силу иллюзий определяли в процентах как различие между полученными длинами отрезков, приведенными к истинной длине отрезков. Измерения проводили дважды: в контрольной группе до и после 5-минутного отдыха, в группе физической нагрузки до и после степ-теста, в группе сухой иммерсии до погружения и в первый день пребывания в иммерсии. Для каждого измерения определяли корреляцию Пирсона в разрезе испытуемых между полученными средними значениями силы иллюзий.

Показано, что сила иллюзии Мюллер-Лайера была выше нуля во всех трех группах, а сила иллюзии Понзо не отличалась от нуля (контрольная группа и группа физической нагрузки) или же испытуемые переоценивали нижний отрезок (группа иммерсии). Собственно воздействие (физическая нагрузка, начало иммерсии) не меняло силу иллюзий в этой задаче ни в одной из групп (подробнее см. [1, 8]). До воздействия во всех трех группах корреляция между иллюзиями Мюллер-Лайера и Понзо была невелика (кружки — индивидуальные значения, сплошная линия — линейная регрессия на рисунке). Повторное измерение (ромбы — индивидуаль-

ные значения, пунктир — линейная регрессия на рисунке) в контрольной группе показало, что данная корреляция значительно увеличилась до 0.57 ($p=0.007$). В группе иммерсия корреляция также увеличилась до 0.56 ($p=0.06$, высоковероятная тенденция). Напротив, в группе физической нагрузки корреляция снизилась до 0.1.

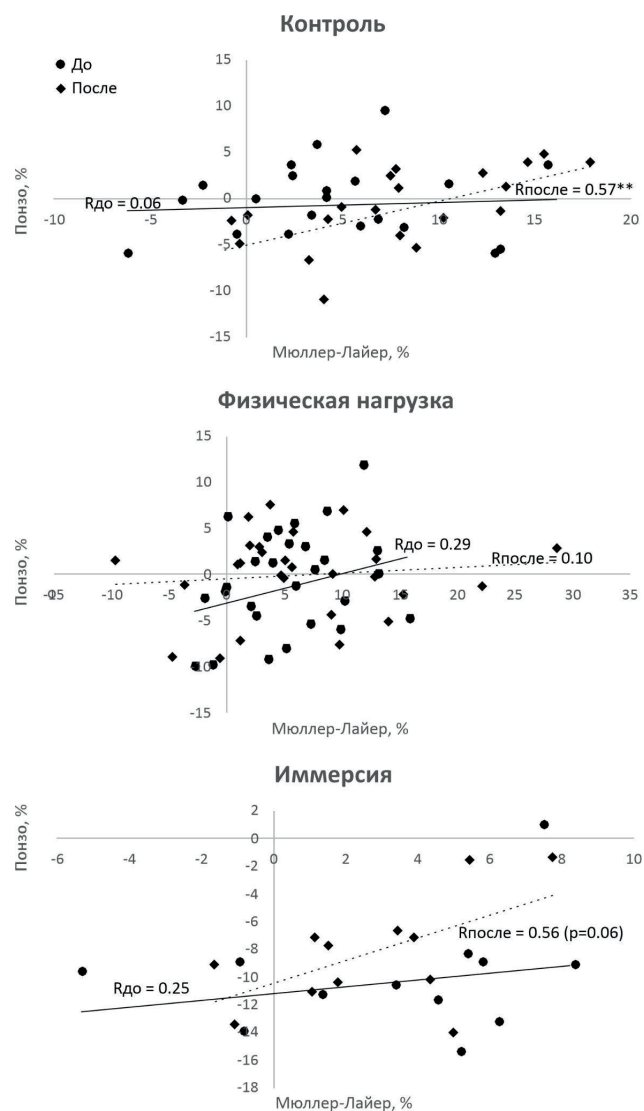


Рис. Сила иллюзий Мюллер-Лайера и Понзо до и после воздействия.

Отсутствие корреляций между силой иллюзий при их зрительной оценке косвенно свидетельствует о том, что они возникают в различных структурах, принадлежащих зрительной системе. Результаты исследования позволяют предположить, что внутренние репрезентации информации в дорсальном потоке более просты по сравнению с внутренними репрезентациями вентрального потока. Повторное выполнение моторной задачи реактивирует некоторые структуры дорсального потока, которые отвечают за организацию моторного ответа как для иллюзии Понзо, так и для иллюзии Мюллер-Лайера. При этом кратковременное физическое утомление значительно снижает вероятность такой реактивации, в то время как изменение параметров среды за счет гравитационной разгрузки практически не мешает реактивации.

Работа поддержана грантом РФФ № 22—18—00074.

Список литературы:

1. Соснина И. С., Ляховецкий В. А., Зеленский К. А., Карпинская В. Ю., Томиловская Е. С. Влияние 5-суточной “сухой” иммерсии на силу иллюзий Понзо и Мюллер-Лайера. Ж. Высш. Нерв. Деят. 68 (3), 313—326 (2018).
2. Axelrod V., Schwarzkopf D. S., Gilaie-Dotan S., Rees G. Perceptual similarity and the neural correlates of geometrical illusions in human brain structure. Sci Rep. 7:39968 (2017).
3. Cesanek E., Campagnoli C., Taylor J. A., Domini F. Does visuomotor adaptation contribute to illusion-resistant grasping? Psychon Bull Rev. 25 (2), 827—845 (2018).
4. Coren S., Girgus J. S., Erlichman H., Hakstian A. R. An empirical taxonomy of visual illusions. Percept. Psychophys. 20, 129—137 (1976).
5. Gentaz E., Camos V., Hatwell Y., Jacquet A-Y. The Visual and the haptic Müller-Lyer illusions: correlation study. Current psychology letters. 13 (2), online (2004).
6. Goodale M. A. Milner A. D. Separate visual pathways for perception and action. Trends in Neuroscience. 15, 20—25 (1992).
7. Grzeczowski L., Clarke A. M., Francis G., Mast F. W., Herzog M. H. About individual differences in vision. Vision Res. 141, 282—292 (2017).
8. Karpinskaia V., Lyakhovetskii V., Shoshina I. The estimation of Muller-Lyer and Ponzo illusions under the influence of physical fatigue induced by Harvard step test. Proc. Comp. Sci. 169, 869—875 (2020).
9. Song C., Schwarzkopf D. S., Rees G. Interocular induction of illusory size perception. BMC Neuroscience. 12:27 (2011).

SENSORIMOTOR ESTIMATION OF VISUAL ILLUSIONS AT PHYSICAL FATIGUE AND GRAVITATIONAL UNLOAD: CORRELATION STUDY.

Karpinskaia V. Ju. ¹, Lyakhovetskii V. A. ¹,
Zelenskaya I. S. ^{1,2}

¹ Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia
² Institute of Biomedical Problems RAS, Moscow, Russia

Abstract: The sensorimotor evaluation of Ponzo and Muller-Lyer illusions was determined in the control, physical activity and immersion groups. The estimates' correlation after exposure increases in the control and the immersion groups, suggesting a common mechanism of illusion formation in the dorsal stream.

Keywords: Muller-Lyer illusion, Ponzo illusion, "dry" immersion, physical fatigue.

УДК: 612.821 + 612.014.423 + 843.7

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОПОЗНАНИЯ ОРИЕНТАЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК В ЗАДАЧЕ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ У МУЖЧИН И ЖЕНЩИН

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-51-56

Кушнир А. Б., Михайлова Е. С., Мошникова Н. Ю.

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

e-mail: naya.kushmir@gmail.com

Аннотация: Обнаружена связь времени реакции выполнения задачи рабочей памяти на ориентации и стратегий навигационного поведения по данным опросников. Предполагается, что связанные с полом особенности зрительно-пространственной рабочей памяти на ориентации являются одним из факторов, лежащих в основе предпочтения мужчинами и женщинами различных навигационных стратегий.

Ключевые слова: зрение, пол, ориентации, зрительная рабочая память, ориентация в пространстве.

Текст сообщения.

Зрительно-пространственные способности являются той частью поведения человека, где различия между мужчинами и женщинами проявляются наиболее отчетливо. Преимущество мужчин экспериментально подтверждено как для базовых характеристик зрительного восприятия, таких как острота, порог контрастной чувствительности, оценка направления движения, ориентационная чувствительность, так и для более сложных действий [1]. Половые различия в пространственном поведении также обнаружены у различных видов млекопитающих. Самки и самцы не только по-разному используют пространство, но привлекают для навигационного поведения разную информацию. Так, например, самки диких кенгуровых крыс более чувствительны к отдельным уникальным характеристикам объектов, а самцы чаще обращаются к геометрии окружающего пространства [2].

Для понимания нейронных механизмов половых различий поведения в пространстве интересна модель «параллельных карт» («parallel map model»), предложенная Джейкобсом и Шенком [3]. Эта модель постулирует, что когнитивная карта представляет собой интеграцию двух параллельных компонентов: сигналов направления («directional cues») и позиционных сигналов («positional cues»). Эти два вида карт поддерживаются различными субобластями гиппокампа и связанными с ними структурами головного мозга [4]. К сигналам направления относятся градиентные сенсорные сигналы, такие как запах и свет, географическая информация, геометрические подсказки и отдаленные ориентиры, которые хоть и описывают окружающую среду, но не предоставляют точной информации о местоположении. Позиционные сигналы — ближайшие точечные объекты, которые могут предоставить более точную информацию о расположении. Пространственное представление об окружающей среде формируется путем объединения локальных позиционных карт в более крупные карты, построенные на основе информации о направлениях. Таким образом, ориентационная чувствительность является важной составляющей навигационного поведения и может определять его стратегию.

В исследовании участвовали 38 испытуемых (19 мужчин и 19 женщин, 24.29 ± 0.13 года) с нормальным или скорректированным до нормы зрением. Все испытуемые были правшами, согласно самоотчету. От испытуемых получено добровольное информированное согласие. В качестве стимулов использовали черно-белые высококонтрастные прямоугольные двумерные решетки с горизонтальной, вертикальной и наклонной (45 град.) ориентацией линий. В ходе эксперименте испытуемым последовательно предъявляли 2 эталонные решетки разной ориентации. Далее следовал ключ, указывающий, какой из этих эталонов надо будет сравнить с последующим тестовым стимулом (2-back task) и нажатием на клавишу ответить на вопрос, совпадают или не совпадают эти ориентации. Предъявление стимулов, регистрацию времени реакции (ВР) и точность ответов испытуемого осуществляли с помощью программы E-Prime 2.0. По завершении эксперимента испытуемые заполняли Шкалу стратегии навигации [5] для оценки использования испытуемым двух типов стратегий — стратегии «ориентирования» ('orientation strategy') и стратегии «маршрута» ('route strategy').

Статистический анализ поведенческих и психометрических показателей проводили с использованием дисперсионного анали-

за ANOVA RM с учетом факторов Условие (2 уровня: совпадение или несовпадение эталонной и тестовой ориентаций) и Стратегия (2 уровня: стратегии «ориентирования» и «маршрута»). Для межгрупповых post-hoc сопоставлений использовали T-test. Для определения связи между поведенческими характеристиками и оценками по шкалам стратегий навигации применяли корреляционный анализ Пирсона в связи с нормальностью распределения полученных значений и их принадлежности к категории величин, оцениваемых в интервальной шкале.

Установлено, что ВР больше при несовпадении эталонной и тестовой ориентаций, эффект Условие: $F(1,36) = 41.06$, $p = 0.0001$, $\eta^2_p = 0.053$. Влияние Пола статистически незначимо, хотя приведенные средние по группам значения ВР свидетельствуют о тенденции к более низким значениям у мужчин (725.68 ± 39.53 и 844.41 ± 43.35 мс при совпадении и несовпадении, соответственно) по сравнению с женщинами (810.56 ± 55.67 и 952.15 ± 73.25 мс). Для точности не было выявлено значимого влияния фактора Пола. И у мужчин, и у женщин точность выполнения задания достаточно высокая: в группе мужчин — 0.95 ± 0.02 , в группе женщин — 0.91 ± 0.02 (рис. 1, А).

При анализе психометрических данных показаны большие оценки для стратегии «ориентирования» (31.86 ± 1.27) по сравнению со стратегией «маршрута» (22.13 ± 0.63), $F(1,36) = 42.79$, $p = 0.0001$, $\eta^2_p = 1$. Для стратегии «ориентирования» средние показатели выше у мужчин (33.95 ± 1.76) по сравнению с женщинами (29.79 ± 1.76), $T = 1.62$, $df = 36$, $p = 0.10$; для стратегии «маршрута» средние показатели выше у женщин (23.32 ± 0.86), чем у мужчин (20.95 ± 0.86), $T = -1.95$, $df = 36$, $p = 0.06$.

Проведен корреляционный анализ поведенческих характеристик выполнения задачи сличения эталонной и тестовой ориентаций и оценок стратегий навигации. В группе мужчин коэффициенты корреляции Пирсона между ВР и оценками стратегии «ориентирования» были отрицательными, то есть, при более высоких баллах для стратегии «ориентирования» задание выполнялось быстрее, чем при более низких ($r = -0.63$, $p = 0.004$ для совпадения эталона и теста, и $r = -0.53$, $p = 0.02$ для несовпадения); рис. 1, Б, фрагмент а. ВР выполнения задания (для совпадения эталона и теста) положительно коррелировала с оценками по шкале стратегии «маршрута» ($r = 0.474$, $p = 0.04$); рис. 1, Б, фрагмент в. То есть, чем выше значения по шкале стратегия «маршрута», тем медленнее выполняется

задание. В группе женщин значимые корреляции между оценками шкал навигации и ВР выполнения задания отсутствовали (рис. 1, Б, фрагменты б и г).

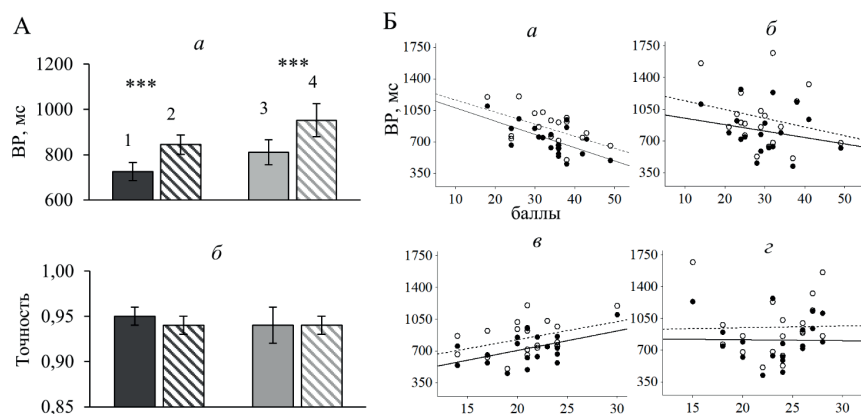


Рис. 1. Поведенческие характеристики выполнения задачи сопоставления тестовой и эталонной ориентаций в группах мужчин и женщин и их связь со стратегиями навигации. А — усредненные по группам ВР и точность. Обозначены: 1 — черные закрашенные столбики — значения в группе мужчин при условии совпадения эталонной и тестовой ориентаций, 2 — черные заштрихованные — значения в группе мужчин при несовпадении, 3 — серые закрашенные — значения в группе женщин при совпадении, 4 — серые заштрихованные — значения в группе женщин при несовпадении. Приведены средние по группе значения и ошибки среднего. Б — связь ВР (мс) выполнения задания и оценок по шкалам стратегий навигации (а, б — стратегия «ориентирования»; в, г — стратегия «маршрута») в группах мужчин (а, в) и женщин (б, г). Закрашенные кружки и сплошная линия — условие совпадения эталонной и тестовой ориентаций, светлые кружки и штриховая линия — несовпадение эталонной и тестовой ориентаций.

Для обсуждения полученных данных интересны сведения, приведенные в обзоре [6], о биологических и социально-культурных факторах половых различий ориентационного поведения, а также о связи этих различий с разными стратегиями решения навигационных задач. Известно, что мужчины полагаются на глобальные контрольные точки и конфигурационные средовые характеристики, тогда как для женщин важны локальные ориентиры, они используют «стратегию маршрута», опираясь на инструкции

о том, как добраться от места до места [5, 7]. В исследовании [7] участников попросили пройти по четырем неизвестным направлениям. Местоположение каждого пункта назначения определялось, следуя инструкциям. В инструкции «на основе Евклидовых характеристик» необходимо указать направления (например, север или запад) и метрические расстояния (например, 100 м). В «ориентировочной» инструкции просили указать заметный ориентир (например, фиолетовые двери) и эгоцентрические (вправо или влево) направления поворота. Обнаружено, что мужчины лучше всего справляются с навигационными задачами, когда их предоставляют в евклидовых координатах, тогда как женщины справляются лучше, когда им предоставляется информация об ориентирах. По данным исследования [8], в ситуации, когда доступны лишь локальные ориентиры, половые различия не обнаруживаются. Мужчины, предпочитающие конфигурационные стратегии, при необходимости используют и локальные ориентиры, т. е., они могут менять стратегии, адаптируясь к доступной информации из окружающей среды. Женщины, предпочитающие использовать локальные ориентиры, испытывают больше трудностей при перестройке стратегий.

Полученный нами результат о связи психофизических характеристик выполнения задачи сличения ориентаций в модели РП с оценками стратегий навигации, находится в соответствии с представлениями, что поиск пути является специфической нагрузкой на зрительно-пространственную РП [9]. Поэтому люди с высокими баллами в тесте Корси, оценивающим краткосрочную зрительно-пространственную память, имеют оптимальную память на описание маршрута [10]. Более того, авторы исследования [11], используя регрессионный подход, обнаружили, что результативность зрительно-пространственной РП прогнозирует успешность навигационного поведения.

Список литературы:

1. Shaqiri A., Roinishvili M., Grzeczowski L., et al. Sex-related differences in vision are heterogeneous//Sci. Rep. 2018. V. 8, № 1. P. 7521.
2. Barkley C. L., Jacobs L. F. Sex and species differences in spatial memory in food-storing kangaroo rats//Anim. Behav. 2007. V. 73, № 2. P. 321—329.
3. Jacobs L. F., Schenk F. Unpacking the cognitive map: the parallel map theory of hippocampal function//Psychol. Rev. 2003. V. 110, № 2. P. 285—315.

4. Kemp A., Manahan-Vaughan D. The hippocampal CA1 region and dentate gyrus differentiate between environmental and spatial feature encoding through long-term depression//Cereb. Cortex. 2008. V. 18, № 4. P. 968—977.
5. Lawton C. A., Kallai J. Gender differences in wayfinding strategies and anxiety about wayfinding: A cross-cultural comparison//Sex Roles. 2002. V. 47, № 9—10. P. 389—401.
6. Coluccia E., Louse G. Gender differences in spatial orientation: A review//J. Environ. Psychol. 2004. V. 24, № 3. P. 329—340.
7. Saucier D. M., Green S. M., Leason J., et al. Are sex differences in navigation caused by sexually dimorphic strategies or by differences in the ability to use the strategies?//Behav. Neurosci. 2002. V. 116, № 3. P. 403—410.
8. Sandstrom N. J., Kaufman J., Huettel S. A. Males and females use different distal cues in a virtual environment navigation task//Brain Res. Cogn. Brain Res. 1998. V. 6. № 4. P. 351—360.
9. Garden S., Cornoldi C., Logie R. H. Visuo-spatial working memory in navigation. Appl. Cogn. Psychol. 2002. V. 16, № 1. P. 35—50.
10. Pazzaglia F., Cornoldi C. The role of distinct components of visuo-spatial working memory in the processing of texts. Memory. 1999. V. 7, № 1. P. 19—41.
11. Bosco A., Longoni A. M., Vecchi T. Gender effects in spatial orientation: Cognitive profiles and mental strategies. Appl. Cogn. Psychol. 2004. V. 18, № 5. P. 519—532.

PSYCHOPHYSIOLOGICAL CORRELATES OF ORIENTATION SELECTIVITY IN THE WORKING MEMORY TASK. ASSESSMENT OF SEX DIFFERENCES

Kushnir A. B. ¹, Mikhailova E. S. ¹, Moshnikova N. Y. ¹

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

Abstract: It was found a statistically significant relationship between the reaction time of the working memory performance and assessments of navigational behavior strategies according self-report questionnaires. It is assumed that the features of visuospatial working memory for orientation are one of the important biological factors underlying the preference of males and females for different navigational strategies.

Key words: vision, gender, orientations, visual working memory, navigation in space.

УДК 159.931 612.846.1 612.846.7

ОСОБЕННОСТИ ДВИЖЕНИЙ ГЛАЗ У ПАЦИЕНТОВ С СИНДРОМОМ ОДНОСТОРОННЕГО ПРОСТРАНСТВЕННОГО ИГНОРИРОВАНИЯ: ПИЛОТНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-57-61

**Лизункова К. В. ¹, Шурупова М. А. ^{1,2,3}, Айзенштейн А. Д. ²,
Иванова Г. Е. ², Латанов А. В. ¹**

¹ МГУ имени М. В. Ломоносова, Биологический факультет, Москва

² ФГБУ «Федеральный центр мозга и нейротехнологий» ФМБА России, Москва

³ НМИЦ ДГОИ им. Дмитрия Рогачева, Москва

e-mail: shurupova.marina.msu@gmail.com

Аннотация: Исследование глазодвигательных нарушений у пациентов с синдромом неглекта является актуальным как для исследователей, так и для клиницистов. В нашей работе мы решили исследовать особенности движений глаз пациентов с неглектом и здоровых респондентов методом айтрекинга на нашей модели зрительного поиска, которая может стать применимой в клинической практике.

Ключевые слова: одностороннее пространственное игнорирование, неглект, движения глаз, инсульт

Текст сообщения. Введение.

Синдром одностороннего пространственного игнорирования (англ. — unilateral spatial neglect, неглект) является частым неврологическим расстройством после повреждения одного из полушарий головного мозга, как правило, правого, вследствие ишемического или геморрагического инсульта. Неглект характеризуется недостаточной осведомленностью о зрительных событиях в противоположном поражению полушарии зрения (например, в левом полушарии зрения после поражения правого полушария), вместе с потерей ориентировочного поведения, зрительного поиска и других действий [1]. При сохранности первичных сенсорных путей для обработки проигнорированной информации, пациент проявляет «пренебрежение» к зрительным, а также и слуховым или тактильным стимулам на пораженной стороне.

Исследование движений глаз у таких пациентов методом видеоокулографии (айтрекинга) позволяет изучать особенности распределения внимания и саккадических реакций у таких пациентов. В ряде работ была показана феноменология движений глаз у пациентов с неглектом [2, 3], например, отсутствие саккадической реакции в левую сторону и саккадический шаговый паттерн.

Параметры движений глаз являются объективным физиологическим показателем, дополняющим психофизиологическую картину состояния пациента. В то же время, на данный момент, в клинической практике неглект и его степень диагностируется нейропсихологом во время качественного осмотра и с помощью весьма грубых шкал с низким числом градаций симптоматики, таким образом, в значительной степени подвергаясь субъективной оценке.

Целью данной работы являлось изучение особенностей движений глаз у пациентов с неглектом в разработанной авторами поисковой парадигме «Звезда» для выявления показателей, имеющих диагностическое значение в клинике, а также сопоставление полученных результатов с результатами нейропсихологического теста «Apple Test».

Материалы и методы.

В исследовании приняли участие 6 пациентов (54.5 ± 19.7 , 5 мужчин, 1 женщина), перенесшие ишемический инсульт менее чем, за 18 месяцев до исследования. Контрольную группу составили 12 здоровых респондентов (50.5 ± 23.5 , 6 мужчин, 6 женщин). Исследование проводили в отделении медицинской реабилитации ФГБУ «ФЦМН» ФМБА России в соответствии с разрешением локального этического комитета и нормами Хельсинской декларации.

Стимульный материал представлял собой поисковую парадигму, в которой респонденту нужно было найти синюю звездочку (диаметр $\approx 1^\circ$), расположенную в одном из полуполей монитора, при одновременном наличии дистрактора (черная точка, диаметр $\approx 1^\circ$) в другом полуполе монитора (условие «Дистрактор») или по центру монитора (условие «Стандарт») в 40 тестовых пробах (длительность каждой пробы 5000 мс), разбитых на две сессии. Перед каждой пробой предъявлялся фиксационный стимул длительностью 1300—2500 мс. Движения глаз регистрировали с частотой 250 Гц, респонденты находились в лобно-подбородной опоре.

Дополнительно проводился нейропсихологический тест «The Apple test», представляющий собой компьютеризированную форму

бумажной версии методики, где пациенту необходимо вычеркнуть все круги, имеющие замкнутый контур, расположенные в псевдослучайном порядке среди кругов, имеющих незамкнутый контур слева или справа.

Статистический анализ данных осуществляли с использованием Python 3.9.7, Statistica 10. Распределения исследуемых показателей были проверены на нормальность с помощью критерия Колмогорова-Смирнова. Все значения были распределены ненормально, поэтому для сравнения выборок использовали непараметрические односторонние критерии Манна-Уитни и Вилкоксона, а также использовали поправку Бонферони на множественные сравнения.

Результаты.

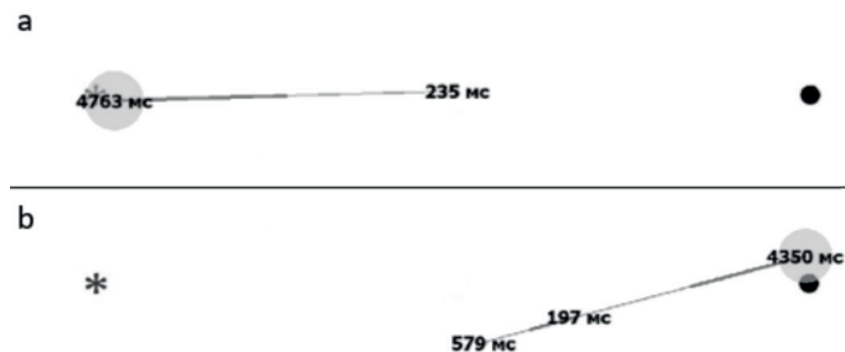


Рис. 1. Запись данных движений глаз здорового респондента (а) и пациента (б) в условии «дистрактор».

Пациенты продемонстрировали ошибки в 7—88 % проб, когда цель (синяя звездочка) появлялась слева, в отличие от здоровых участников исследования, тем самым не справляясь с задачей в условии «Дистрактор» (рис. 1 б).

В условии «стандарт» пациенты демонстрировали удлинение латентного периода саккады при появлении целевого стимула слева при сравнении с правой стороной пространства (рис. 2 а). Всем пациентам требовалось совершить больше одной саккады для фиксации взгляда на цели, в то время как контрольная группа совершала в среднем одну саккаду (рис. 2 б).

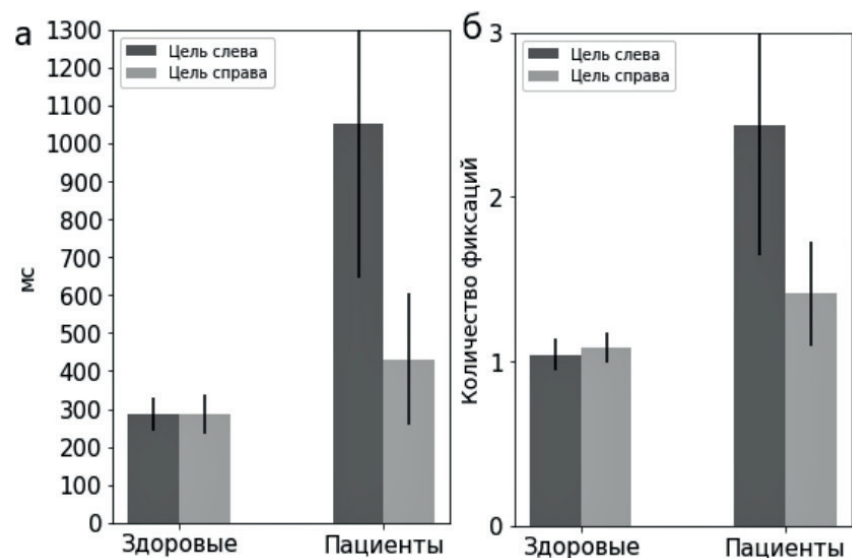


Рис. 2. Средняя латентность саккады (а) и среднее количество фиксации (б) у здоровых респондентов и пациентов. Вертикальная полоса обозначает стандартное отклонение. Условие «стандарт».

Наша экспериментальная парадигма выявила неглект у 5 пациентов, в то время как стандартизированный нейропсихологический «The Apple test» выявил неглект у 3 пациентов, поэтому он оказался менее чувствительным при выявлении одностороннего пространственного игнорирования.

Заключение.

Наши экспериментальные результаты продемонстрировали глазодвигательные нарушения при одностороннем пространственном игнорировании. Также по результатам сравнения выполнения двух тестов, тест «Звезда» более эффективно выявляет неглект, чем «The Apple test». Будущие исследования добавят больше количественных результатов и могут быть применимы в клинической практике.

Список литературы:

1. Heilman K. M., Valenstein E. Mechanisms underlying hemispatial neglect//Annals of Neurology. 1979. V. 5. № 2. P. 166—170. DOI: 10.1002/ana.410050210.

2. Malhotra P, Coulthard E, Husain M. Hemispatial neglect, balance and eye-movement control//Curr Opin Neurol. 2006. V. 19. № 1. P.14—20. DOI: 10.1097/01.wco.0000198101.87670.7e.
3. Elshout J. A., Nijboer T. C., Van der Stigchel S. Impaired pre-saccadic shifts of attention in neglect patients//Cortex. 2021. V. 142. P. 213—220. DOI: 10.1016/j.cortex.2021.05.019

EYE MOVEMENT CHARACTERISTICS IN PATIENTS WITH UNILATERAL SPATIAL NEGLECT: A PILOT STUDY

Lizunkova K. V.¹, Shurupova M. A.^{1,2,3}, Aizenshtein A. D.², Ivanova G. E.², Latanov A. V.¹

¹ Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Moscow

² FGBU “FCBN” FMBA of Russia, Moscow

³ Dmitry Rogachev National Medical Research Center Of Pediatric Hematology, Oncology and Immunology, Moscow

e-mail: shurupova.marina.msu@gmail.com

Abstract: The study of oculomotor disorders in patients with neglect is relevant for both researchers and clinicians. In our work, we decided to investigate eye movement characteristics in patients with neglect and healthy adults by eye tracking method on our visual search paradigm, which can become applicable in clinical practice.

Key words: unilateral spatial neglect, eye movements, stroke.

ПОСТНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ПЕРИГЕНИКУЛЯТНОГО ЯДРА

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-62-65

Меркульева Н.С., Михалкин А.А., Никитина Н.И.

ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: mer-natalia@yandex.ru

Аннотация: Перигеникулятное ядро (ПГЯ) — модулирующий зрительный центр, осуществляющий возвратное торможение зрительного таламуса. Исследовано постнатальное развитие нейрхимического статуса нейронов ПГЯ. Выявлена новая популяция кальретиин-позитивных нейронов, не синтезирующих GAD67 и существующих лишь в период с рождения по пятую неделю жизни.

Ключевые слова: Ca²⁺-связывающие белки, GAD67, перигеникулятное ядро, постнатальное развитие

Таламическое ретикулярное ядро (ТРЯ) — важный модулирующий центр между дорзальным наружным коленчатым телом (НКТд) и зрительной корой [1; 2]. У хищных часть этого ядра — перигеникулятное ядро (ПГЯ), представленное тормозными нейронами, обеспечивает возвратное торможение нейронов НКТд [3; 4]. До сих пор онтогенетическое развитие ПГЯ оставалось слабо изученным. В данной работе мы исследовали постнатальное развитие нейрхимического статуса популяций ПГЯ, используя иммуномечение к Ca²⁺-связывающим белками парвальбумину, кальбиндину, кальретиину, общему нейрональному маркеру NeuN и глутамат декарбоксилазе (GAD67). Изучали образцы таламуса от 18 животных в возрасте 0—123 дня, находящихся на разных стадиях развития: новорождённые (0—4 дня), на момент полного открытия глаз (10—14 дней), в начале (21 день), на пике (28—35 дней) и на исходе критического периода (62—123 дня), а также 4 взрослых.

Основная популяция нейронов ПГЯ ко-экспрессирует парвальбумин и GAD67 [5]. Ко-экспрессия выявлена во всех возрастах, её уровень составил 92—100 %, вне зависимости от возраста. При этом с возрастом происходило значительное сокращение по-

пуляции парвальбумин-позитивных нейронов (от 800±120 клеток/мм² у новорождённых, до 180±32 клеток/мм² — у взрослых. Использование NeuN указывает на сходное снижение объёма популяции нейронов ПГЯ: с 1117±191 клеток/мм² у новорождённых до 229±70 клеток/мм² — у взрослых. Факт снижения общей популяции нейронов ПГЯ, как и парвальбумин-позитивных нейронов, соответствует имеющимся данным [5;6].

В единичных работах указывают на экспрессию нейронами ПГЯ кальбиндина и кальретиина [7; 8]; мы также выявили подобное иммуномечение. Однако, если кальбиндин-позитивные нейроны сильно напоминают парвальбумин-позитивные клетки: имеют сому от чечевицевидной до полигональной и множественные радиально отходящие дендриты, то кальретиин-позитивные нейроны главным образом треугольной формы с редкими длинными отростками. Двойное иммуномечение показало, что 71—81 % кальбиндин-позитивных нейронов ко-экспрессируют парвальбумин, т.е. относятся к основной популяции нейронов ПГЯ. При этом лишь незначительный процент кальретиин-позитивных нейронов (0,9—3,0) ко-экспрессирует кальбиндин, и лишь доля процента GAD67-нейронов ко-экспрессирует кальретиин (0,2—0,5 %). Таким образом, выявленная популяция кальретиин-позитивных нейронов не является тормозной. Небольшая популяция возбуждающих глутаматергических нейронов показана в пределах ТРЯ у грызунов [9; 10], однако информации о наличии подобных нейронов в ТРЯ хищных (как и приматов) до сих пор не было. Возможно, кальретиин-позитивные нейроны как раз относятся к такой популяции.

С возрастом происходит резкое падение популяции нейронов, экспрессирующих кальбиндин и кальретиин. При этом у взрослых популяция кальбиндин-позитивных нейронов сохраняется, хоть и в незначительном объёме (21±10 клеток/мм², по сравнению с 650±128 клеток/мм² — у новорождённых), тогда как популяция кальретиин-позитивных нейронов исчезает полностью (0±0,9 клеток/мм², по сравнению с 175±18 клеток/мм² — у новорождённых). Таким образом, обе популяции являются временными, при этом сравнение формы сомы и дендритного дерева этих популяций позволяют предположить, что вторая элиминируется полностью.

Таким образом, во-первых, показано, что популяция нейронов ПГЯ не является однородной, во-вторых, выявлена транзиторные субпопуляций нейронов, экспрессирующих кальретиин и исчезающих в середине критического периода.

Список литературы:

10. Guillery, R. W., & Harting, J. K. (2003). Structure and connections of the thalamic reticular nucleus: Advancing views over half a century. *Journal of Comparative Neurology*, 463 (4), 360—371. <https://doi.org/10.1002/cne>.
11. Steriade, M., & Deschenes, M. (1984). The thalamus as a neuronal oscillator. *Brain Research Reviews*, 8 (1), 1—63. [https://doi.org/10.1016/0165—0173 \(84\)90017—1](https://doi.org/10.1016/0165—0173 (84)90017—1)
12. Dubin, M. W., & Cleland, B. G. (1977). Organization of visual inputs to interneurons of lateral geniculate nucleus of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 40 (2), 410—427. <https://doi.org/10.1152/jn.1977.40.2.410>
13. Fitzgibbon, T. (2002). Organization of reciprocal connections between the perigeniculate nucleus and dorsal lateral geniculate nucleus in the cat: A transneuronal transport study. *Visual Neuroscience*, 19 (4), 511—520. <https://doi.org/10.1017/S0952523802194120>
14. Mitrofanis, J. (1994). Development of the thalamic reticular nucleus in ferrets with special reference to the perigeniculate and perireticular cell groups. *European Journal of Neuroscience*, 6 (2), 253—263. <https://doi.org/10.1111/j.1460—9568.1994.tb00268.x>
15. Murakami, D. M., Condo, G. J., & Wilson, P. D. (1987). The development of neurons in the cat perigeniculate nucleus and reticular nucleus of the thalamus. *Brain Research*, 432 (2), 225—237. [https://doi.org/10.1016/0165—3806 \(87\)90047—2](https://doi.org/10.1016/0165—3806 (87)90047—2)
16. Mitrofanis, J. (1992). Calbindin immunoreactivity in a subset of cat thalamic reticular neurons. *Journal of Neurocytology*, 21 (7), 495—505. <https://doi.org/10.1007/BF01186953>
17. Pillay, S., Bhagwandin, A., Bertelsen, M. F., Patzke, N., Engler, G., Engel, A. K., & Manger, P. R. (2021). The diencephalon of two carnivore species: The feliform banded mongoose and the caniform domestic ferret. *Journal of Comparative Neurology*, 529 (1), 52—86. <https://doi.org/10.1002/cne.25036>
18. Gonzalo-Ruiz, A., Sanz, J. M., & Lieberman, A. R. (1996). Immunohistochemical studies of localization and co-localization of glutamate, aspartate and GABA in the anterior thalamic nuclei, retrosplenial granular cortex, thalamic reticular nucleus and mammillary nuclei of the rat. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 12 (2), 77—84. [https://doi.org/10.1016/S0891—0618 \(96\)00180—9](https://doi.org/10.1016/S0891—0618 (96)00180—9)
19. Ottersen, O. P., & Storm-Mathisen, J. (1984). Glutamate- and GABA-containing neurons in the mouse and rat brain, as demonstrated with a new immunocytochemical technique. *The Journal of Comparative Neurology*, 229 (3), 374—392. <https://doi.org/10.1002/cne.902290308>

POSTNATAL DEVELOPMENT OF PERIGENICULATE NUCLEUS

Merkulyeva N. S., Mikhalkin A. A., Nikitina N. I.

Pavlov Institute of Physiology RAS, Saint-Petersburg, Russia

Abstract: Perigeniculate nucleus is modulating visual center responsible for the recurrent inhibition of the visual thalamus. We investigated a postnatal development of the neurochemical status of the perigeniculate nucleus. We revealed new population of the calretinin-positive and GAD67-immunobnegative neurons disappeared up to the critical period.

Key words: Ca²⁺-binding proteins, GAD67, perigeniculate nucleus, postnatal ontogeny.

ГЕТЕРОХРОННОСТЬ СОЗРЕВАНИЯ НЕЙРОНОВ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ АНАЛИЗ ДВИЖЕНИЯ ЗРИТЕЛЬНЫХ ОБЪЕКТОВ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-66-72

Михалкин А. А.¹, Никитина Н. И.¹, Меркульева Н. С.¹

¹ ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: mikhalkin@infran.ru

Аннотация: При анализе постнатального развития зрительного Y проводящего канала, ответственного за восприятие движения и пространственных взаимоотношений предметов, на уровне таламуса и коры выявлено гетерохронное созревание разных субпопуляций Y нейронов.

Ключевые слова: наружное коленчатое тело, зрительная кора, кошка, постнатальное развитие, Y клетки.

Текст сообщения

Зрительное восприятие у большинства млекопитающих сочетает элементы иерархической и параллельной обработки информации. Передача от сетчатки — через элементы среднего и промежуточного мозга — в зрительную кору происходит согласно иерархическому принципу, при этом разные параметры зрительного сигнала передаются по параллельно организованным проводящим каналам. Параллельные проводящие каналы наиболее хорошо изучены у животных с высокоорганизованной зрительной системой — хищных и приматов, у которых выделяют Y, X, W и Магно, Парво и Конио каналы соответственно. В целом, в обработке информации о движении зрительных объектов и пространственных отношений между ними главную роль играет Магно/Y проводящий канал; в анализе мелких деталей изображения и цвета — Парво/X проводящий канал; Конио/W проводящему каналу отводят роль в механизмах зрительно-глазодвигательной интеграции и циркадной ритмики. Нейроны Магно/Y канала рассматривают как целостную структуру; при этом множество данных указывают на гетерогенность его клеточных популяций в НКТ: множественные пространственно-частотные каналы, популяции клеток, реагирующих или на включение

или выключение света, популяции клеток с разной задержкой ответа на предъявляемые стимулы. Синхронно или гетерохронно развиваются эти субпопуляции — вопрос открытый. Всестороннее изучение различных субпопуляций в составе проводящих каналов имеет не только фундаментальный интерес, но и перспективу клинического применения. Целью настоящего исследования является изучение постнатального развития Y проводящего канала.

Материалы и методы.

Исследование проведено на дорзальном наружном коленчатом теле (НКТд) и первичной зрительной коре (полях 17 и 18) кошки — классических модельных объектах для изучения зрительной системы. Y клетки выделяли при помощи специфичного маркера — антител SMI-32. Анализировали плотность залегания SMI-32-позитивных (+) нейронов в иммунопозитивных слоях А, А1 и См НКТд, при этом слои А и А1 дополнительно разделяли на три подслоя параллельно межслойным границам, а также представительства центра (Ц), верхней (ВП) и нижней (НП) периферии — на сагиттальных и бинокулярной (БП) и монокулярной (МП) периферии — на фронтальных срезах. В поле 18 и представительствах центра и периферии поля зрения в поле 17 (17ц, 17п) оценивали плотность SMI-32 (+) нейронов и долю общего SMI-32 (+) мечения в слоях II—III, V и VI. Были взяты возрастные группы, включающие основные этапы развития зрительной системы, от новорождённых (0 Д) до 4 месяцев (123 Д) постнатального развития, а также взрослые животные (по 2—5 животных в группе). Статистические анализ проводили с помощью Nested ANOVA (где N — количество животных, n — количество срезов) и последующим post-hoc тестом Tukey. Статистически достоверными считали различия при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение.

Мы показали восходящий дорзовентральный градиент плотности SMI-32 (+) нейронов в НКТд: она минимальна в слое А, и максимальна в слое См; градиент наиболее выражен в первые 3 недели развития. Отметим, что до 3-й недели плотность нейронов в слое А1 больше таковой в слое А, после чего значения плотности для двух слоёв выравниваются. Дорзовентральный градиент и подтверждается при рассмотрении подслоёв и снижается с возрастом: отношение плотности SMI-32 (+) нейронов в верхней части слоя А к слою См составляет у групп 0—4 Д, 10—14 Д, 21—34 Д, 62—

123 Д и взрослых 4,3—5,2 ($p < 0,0001$), 2,1—2,6 ($p < 0,0001$), 1,4—1,5 ($p < 0,0001$), 1,1—1,4 ($p < 0,01$) и 1,5—1,8 ($p < 0,05$) соответственно. При этом во всех возрастных группах в слое А выявлен U-профиль нейрональной плотности, в слое А1 — линейный. Паттерн распределения SMI-32 (+) нейронов по подслоям НКТд у взрослых животных повторяет паттерн распределения Y нейронов из электрофизиологических работ.

Распределение SMI-32 (+) нейронов НКТд относительно ретинотопики анализировали в наиболее широких слоях А и А1. В слое А у животных в возрасте 0—4 дней плотность распределения нейронов выше в представительстве центра поля зрения (Ц vs БП/МП, $p < 0,05$; Ц vs ВП, $p < 0,05$; Ц vs НП, $p < 0,01$). У животных старше 2 недель выявлена обратная картина: в представительстве периферии плотность нейронов, хоть и не достоверно, но выше, чем в центре поля зрения. В совокупности эти данные демонстрируют нисходящий центропериферический градиент развития SMI-32 (+) нейронов. В слое А1 на сагиттальных срезах динамика плотности нейронов повторяет таковую для слоя А, а на фронтальных срезах плотность клеток в периферии всегда больше, чем в центре поля зрения (0—4 Д, $p < 0,0001$; 10—14 Д, $p < 0,05$; 21—34 Д, $p < 0,01$; 62—123 Д, $p < 0,0001$).

Наблюдаемая нами динамика развития SMI-32 (+) нейронов в онтогенезе может быть объяснено опережающим созреванием одной из субпопуляций Y нейронов, паттерн распределения которой мы видим у новорождённых животных. Паттерн распределения SMI-32 (+) нейронов у новорождённых: (1) совпадает с описанием распределения геникулятных Y нейронов, вовлечённых в геникуло-кортико-колликкулярные сети в противовес Y нейронам, вовлечённым в геникуло-кортико-кортикальные сети; (2) повторяет распределение Y клеток, реагирующих на выключение света (Y-OFF), но не Y клеток, реагирующих на включение света (Y-ON); (3) лучше соответствует описанию распределения элементов геникулятных Y нейронов, принимающих участие во взаимодействиях НКТд с полем 18, но не 17.

В первичной зрительной коре новорождённых животных SMI-32 (+) нейроны выявлены только в V слое, при этом показаны региональные отличия в интенсивности мечения: самые тёмные нейроны локализуются в поле 18, самые светлые — в поле 17, в представительстве дальней периферии поля зрения. Начиная с 10 Д, иммунопозитивные нейроны появляются во II—III слоях; к концу

второй недели — в VI слое; выраженность метки выше в поле 18. К 5 неделе мечение нейропиля во всех слоях и мечение сомы нейронов в VI слое становятся более ярким, особенно в поле 18. После этого срока мечение нейропиля усиливается, а мечение сомы нейронов VI слоя ослабевает. Общее иммуномечение в первичной зрительной коре взрослых животных совпадает с описанным ранее.

В V слое плотность SMI-32 (+) нейронов максимальна у новорождённых животных (835—784 кл/мм²); и постепенно сокращается, достигая минимальных значений у взрослых (330—206 кл/мм², $p < 0,0001$). Начиная с 10 Д, плотность нейронов в слое V поля 18 становится меньше, чем в поле 17 (17ц vs 18: 10 Д, $p < 0,01$; 14 Д, $p < 0,0001$; 34 Д, $p < 0,05$). Во II—III слоях плотность нейронов в поле 17 нарастает: от 1—17 кл/мм² (10 Д) до 102—125 кл/мм² у взрослых (17 п, $p < 0,0001$; 17ц, $p < 0,05$). В поле 18, наоборот, исходно высокая плотность нейронов в 10 Д (191 ± 146 кл/мм²) постепенно снижается, достигая минимальных значений у взрослых (101 ± 27 кл/мм²). В поле 18 плотность SMI-32 (+) нейронов существенно выше, чем в поле 17 у молодых животных (0—4 Д, $p < 0,0001$; 34 Д, $p < 0,05$). В слое VI в поле 18 плотность нейронов также снижается с возрастом (363 ± 175 кл/мм² — у P14, 108 ± 33 кл/мм² — у взрослых, $p < 0,001$). В обеих зонах поля 17 показан транзитный пик плотности SMI-32 (+) нейронов в 34 Д (нарастает от 167—219 кл/мм² у 14 Д до 307—308 кл/мм²; достоверные отличия показаны для 17ц, $p < 0,01$), после чего плотность снижается до 118—177 кл/мм² у Взр (34 Д vs Взр, $p < 0,001$). В 14 Д плотность нейронов в поле 18 значимо выше, чем в поле 17 ($p < 0,01$). С возрастом выявлена смена количественного доминирования нейронов полей 17 и 18: от изначального доминирования поля 18 — к доминированию периферии поля 17 у взрослых (18 vs 17 п: слои II—III, $p < 0,05$; слой V, $p < 0,01$; слой VI, $p < 0,01$).

С возрастом усиливается общее мечение нейропиля и проксимальных отростков нейронов, что приводит к увеличению доли иммуномечения во всех слоях коры (слои II—III (поля 17 и 18), $p < 0,0001$; слой V (поле 17), $p < 0,05$; слой VI (поля 17 и 18), $p < 0,05$); это усиление происходит в слое V раньше, чем в остальных слоях. Как и в плотности SMI-32 (+) нейронов, показано доминирование поля 18 относительно поля 17 по иммуномечению нейропиля; с возрастом это доминирование постепенно снижается во всех слоях. Также до 14 дней показано отставание периферии поля 17 от центра поля 17 в V слое коры, достоверное в первые 10 дней (17 п vs 17ц: 0—4 Д, $p < 0,001$; 10 Д, $p < 0,0001$).

Сходные центропериферический градиент развития SMI-32 (+) мечения и повышенная плотность SMI-32 (+) клеток в представительстве периферии у взрослых животных ранее были показаны в первичной зрительной коре приматов. В нашей работе выявлено совпадение сроков доминирования представительства центра поля зрения над периферией в поле 17 и в НКТд (от рождения до 10—14 дней). Также, сходно с нашей работой, ранее был показан транзиторный пик плотности SMI-32 (+) клеток в инфрагранулярных слоях коры приматов. У кошки клетки одного из этих слоёв (слоя VI) преимущественно формируют кортикогеникулятные связи; при этом в слоях A и A1 НКТд нами также показан временный пик плотности SMI-32 (+) нейронов. Полагаем, оба факта отражают сопряжение в развитии элементов таламического и коркового уровней Y проводящего канала, и отражают становление общей таламокорковой интеграции. В этом свете подтверждается наше предположение о более раннем развитии нейронов, организующих связи с областью 18, которое, вероятно, сопряжено с изначальным доминированием поля 18 по плотности SMI-32 (+) нейронов и доле SMI-32 (+) мечения.

Список литературы:

1. Sherman S. M., Spear P. D. Organization of visual pathways in normal and visually deprived cats. // *Physiol. Rev.* 1982. Vol. 62, № 2. P. 738—855.
2. Callaway E. M. Structure and function of parallel pathways in the primate early visual system. // *J. Physiol.* 2005. Vol. 566, № 1. P. 13—19.
3. Kaplan E. The P, M and K Streams of the Primate Visual System: What Do They Do for Vision? // *The Senses: A Comprehensive Reference.* Elsevier, 2008. Vol. 1. P. 369—381.
4. Меркульева Н. С. Проводящие каналы зрительной системы. Третий канал. // *Журнал высшей нервной деятельности им И П Павлова.* 2021. Vol. 71, № 6. P. 785—802.
5. Глезер В. Д., Гаузелман В. Е. Модули стриарной коры кошки. // *Сенсорные системы.* 2001. Vol. 15, № 1. P. 29—35.
6. Kuffler S. W. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. // *J. Neurophysiol.* 1953. Vol. 16, № 1. P. 37—68.
7. Saul A. B. Lagged cells. // *NeuroSignals.* 2008. Vol. 16, № 2—3. P. 209—225.
8. Kaplan E. The M, P and K pathways of the Primate Visual System revisited. // *Graefes Arch. Clin. Exp. Ophthalmol.*/ed. Werner J., Chalupe L. MIT Press, 2013.
9. Yoonessi A., Yoonessi A. Functional assessment of magno, parvo and konio-cellular pathways; current state and future clinical applications. // *J. Ophthalmic Vis. Res.* 2011. Vol. 6, № 2. P. 119—126.
10. Mitchell D. E., Duffy K. R. The case from animal studies for balanced binocular treatment strategies for human amblyopia. // *Ophthalmic Physiol. Opt.* 2014. Vol. 34, № 2. P. 129—145.
11. Bickford M. E., Guido W., Godwin D. W. Neurofilament proteins in Y-cells of the cat lateral geniculate nucleus: Normal expression and alteration with visual deprivation. // *J. Neurosci.* 1998. Vol. 18, № 16. P. 6549—6557.
12. Aarts E. et al. A solution to dependency: Using multilevel analysis to accommodate nested data. // *Nat. Neurosci.* 2014. Vol. 17, № 4. P. 491—496.
13. Bowling D. B., Wieniawa-Narkiewicz E. The distribution of on- and off-centre X- and Y-like cells in the A layers of the cat's lateral geniculate nucleus. // *J. Physiol.* 1986. Vol. 375. P. 561—572.
14. Colby C. L. Corticotectal circuit in the cat: a functional analysis of the lateral geniculate nucleus layers of origin. // *J. Neurophysiol.* 1988. Vol. 59, № 6. P. 1783—1797.
15. Erişir A. et al. Distribution of synapses in the lateral geniculate nucleus of the cat: Differences between laminae A and A1 and between relay cells and interneurons. // *Comp. Neurol.* 1998. Vol. 390, № 2. P. 247—255.
16. Geisert E. E. The projection of the lateral geniculate nucleus to area 18. // *J. Comp. Neurol.* 1985. Vol. 238, № 1. P. 101—106.
17. Murphy P. C., Duckett S. G., Sillito A. M. Comparison of the laminar distribution of input from areas 17 and 18 of the visual cortex to the lateral geniculate nucleus of the cat. // *J. Neurosci.* 2000. Vol. 20, № 2. P. 845—853.
18. Van Der Gucht E., Vandesande F., Arckens L. Neurofilament protein: A selective marker for the architectonic parcellation of the visual cortex in adult cat brain. // *J. Comp. Neurol.* 2001. Vol. 441, № 4. P. 345—368.
19. Song S. et al. Postnatal accumulation of intermediate filaments in the cat and human primary visual cortex. // *J. Comp. Neurol.* 2015. Vol. 523, № 14. P. 2111—2126.
20. Bourne J. A., Warner C. E., Rosa M. G. P. Topographic and laminar maturation of striate cortex in early postnatal marmoset monkeys, as revealed by neurofilament immunohistochemistry. // *Cereb. Cortex.* 2005. Vol. 15, № 6. P. 740—748.
21. Hof P. R., Morrison J. H. Neurofilament protein defines regional patterns of cortical organization in the macaque monkey visual system: A quantitative immunohistochemical analysis. // *J. Comp. Neurol.* 1995. Vol. 352, № 2. P. 161—186.

22. Burman K.J. et al. Development of non-phosphorylated neurofilament protein expression in neurones of the New World monkey dorsolateral frontal cortex//Eur.J. Neurosci. 2007. Vol. 25, № 6. P. 1767—1779.
23. LeVay S., Sherk H. The visual claustrum of the cat. I. Structure and connections//J. Neurosci. 1981. Vol. 1, № 9. P. 956—980.
24. Mikhalkin A., Nikitina N., Merkulyeva N. Heterochrony of postnatal accumulation of nonphosphorylated heavy-chain neurofilament by neurons of the cat dorsal lateral geniculate nucleus//J. Comp. Neurol. 2021. Vol. 529, № 7. P. 1430—1441.

HETEROCHRONOUS DEVELOPMENT OF NEURONS INCLUDED IN MOTION VISUAL PROCESSING

Mikhalkin A. A.¹, Nikitina N. I.¹, Merkulyeva N. S.¹

¹ Pavlov Institute of Physiology RAS, St. Petersburg, Russia

Abstract: Postnatal development of the Y parallel visual pathway related to motion visual processing and spatial vision was studied in the lateral geniculate nucleus and primary visual cortex. Heterochronous maturation of different subpopulations of Y neurons was revealed.

Key words: lateral geniculate nucleus, visual cortex, cat, visual system development, Y cells.

УДК 612.821

СРАВНЕНИЕ БАЗОВОЙ И СУПЕРОРДИНАТНОЙ КАТЕГОРИЗАЦИИ ПРЕДМЕТОВ, ОСЛОЖНЕННОЙ ПРЕДШЕСТВУЮЩИМ НЕЗНАЧИМЫМ ИЗОБРАЖЕНИЕМ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-73-79

Мошникова Н. Ю., Кушнир А. Б., Михайлова Е. С.

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия
e-mail: nataliagerasimenko@gmail.com

Аннотация: Категоризации на базовом и суперординатном уровнях демонстрируют различия вызванной активности как для ранних компонентов в каудальных и фронтальных областях, так и для поздних в центральных и фронтальных зонах. Следовательно, специфика уровня категоризации затрагивает как ранний перцептивный, так и поздний когнитивный этапы переработки информации.

Ключевые слова: человек, зрение, категоризация, вызванные потенциалы.

Текст сообщения

Категоризация окружающих объектов является неотъемлемой составляющей зрительного восприятия и мышления человека [1]. Понимание механизмов, лежащих в основе категоризации, осложняется тем, что один и тот же предмет окружающего мира может относиться к категориям разного уровня. Например, стул на суперординатном уровне категоризации будет относиться к категориям «неодушевленные предметы» и «мебель», на базовом — к стульям, на субординатном — к «офисным стульям» или «стульям для кухни» [2].

В настоящее время механизмы категоризации изображений на разных уровнях исследованы недостаточно, а существующие данные часто противоречат друг другу [3, 4]. Согласно теории, предложенной Элеонорой Рош, «уровнем ввода» при категоризации предметов окружающего зрительного мира является базовый уровень, и первыми активизируются соответствующие ему репрезентации [5]. Однако позднее была продемонстрирована ультра-

быстрая категоризация на суперординатном уровне при коротких (26–120 мс) длительностях предъявления изображения [6].

Предполагается, что главную роль в категоризации изображений играют репрезентации образов в нижневисочной коре [7]. Они формируют вложенную друг в друга пространственную иерархию, в которой базовые репрезентации оказываются составной частью более крупных суперординатных репрезентаций [8, 9]. Данные большинства исследований указывают на то, что при одновременной активации репрезентации изображений различных категорий могут взаимодействовать друг с другом [10]. Одним из эффективных методов изучения механизмов категоризации на разных уровнях является использование приема предъявления значимого стимула, осложненного предшествующим незначимым дистрактором [11, 12], что позволяет проанализировать взаимодействие двух репрезентаций при их одновременной активации. В данной работе мы сравнивали поведенческие ответы испытуемых и региональную специфичность нейронных процессов при базовой и суперординатной категоризации объектов, которым предшествовали нерелевантные текущей задаче изображения (прием прямой маскировки).

В исследовании участвовало 19 испытуемых (10 женщин и 9 мужчин) в возрасте от 19 до 32 лет (23.6 ± 0.7). Масками и стимулами служили черно-белые фотографии животных и бытовых предметов, взятые из Интернета и прошедшие специальную графическую обработку. Предъявление стимулов, регистрацию точности и времени реакции (ВР) проводили с помощью программы E-Prime 2.0 и выносной клавиатуры Serial Response Box. Каждый испытуемый участвовал в двух экспериментальных сериях. В одной он определял принадлежность изображения бытового предмета к базовой категории, в другой — к суперординатной. Этим стимулам предшествовали конгруэнтные (изображения других предметов) или неконгруэнтные (изображения животных) маскирующие изображения. В каждой серии использовалось по 32 маски (половина из них животные, половина предметы) и 32 стимула (по 16 каждой из двух категорий), из которых составляли 64 уникальных пары, предъявляемых по 2 раза в ходе эксперимента (всего 128 предъявлений). Длительность маски — 100 мс, сразу после нее на 100 мс предъявляли значимый стимул. Межстимульный интервал варьировал от 2.8 до 3.2 с.

Регистрировали ЭЭГ высокой плотности с помощью 128-канального электроэнцефалографа (Electrical Geodesics Inc., USA). В программе NetStation 4.5.4 проводили усреднение вызванных по-

тенциалов (ВП) на значимый стимул для конгруэнтной и неконгруэнтной маски. Амплитуды компонентов ВП анализировали в затылочных, височных, центральном и фронтальных кластерах электродов. Статистический анализ проводили с использованием дисперсионного анализа ANOVA RM. Анализировали влияние факторов МАСКА (конгруэнтная — предмет, неконгруэнтная — животное), УРОВЕНЬ (базовый, суперординатный) и ПОЛУШАРИЕ.

Дисперсионный анализ ВР показал достоверное влияние факторов УРОВЕНЬ $F(1, 18) = 12.24, p = .003$ и МАСКА $F(1, 18) = 6.04, p = .021$. При суперординатном уровне категоризации ВР больше, чем при базовом; при конгруэнтной маске ВР больше, чем при неконгруэнтной. Для точности категоризации значимые эффекты не выявлены.

Ранние эффекты уровня категоризации и конгруэнтности маски и значимого стимула выявлены через 50 мс после начала целевого стимула, что соответствует 150 мс после начала маски. В затылочно-височных отведениях в это время регистрируется негативный компонент N50, а во фронтальных — позитивное отклонение P50.

Для амплитуды компонента N50 показано взаимодействие УРОВЕНЬ \times МАСКА: $F(1, 18) = 16.85, p = .001$ в затылочном кластере и $F(1, 18) = 30.67, p = .000$ в височном. При базовой категоризации: амплитуда N50 больше при неконгруэнтной маске по сравнению с конгруэнтной ($p = .003$ в височном кластере, для затылочного кластера значимых контрастов не обнаружено). Напротив, при суперординатной категоризации существует обратная зависимость: амплитуда больше при конгруэнтной маске ($p = .009$ для затылочного и $p = .009$ для височного кластеров).

Взаимодействие УРОВЕНЬ \times МАСКА $F(1, 18) = 6.43, p = .021$ выявлено также для амплитуды компонента P50 во фронтальном кластере: амплитуда больше при базовой категоризации по сравнению с суперординатной в случае неконгруэнтной маски и выше при суперординатной категоризации по сравнению с базовой в случае конгруэнтности.

Для амплитуды компонента P130 показан основной эффект МАСКИ: $F(1, 18) = 58.74, p = .000$ для затылочных областей и $F(1, 18) = 71.70, p = .000$ для височных. Амплитуда P130 больше при неконгруэнтной маске по сравнению с конгруэнтной. Во фронтальном кластере для амплитуды компонента N150 эффект МАСКИ $F(1, 18) = 31.70, p = .000$ проявлялся как ее большая амплитуда в случае неконгруэнтной маски по сравнению с конгруэнтной.

Для амплитуды компонента P300 выявлен эффект УРОВНЯ $F(1, 18) = 4.59, p = 0.046$, МАСКИ $F(1, 18) = 5.28, p = 0.034$ и взаимодействие УРОВЕНЬ \times ПОЛУШАРИЕ $F(1, 18) = 9.31, p = 0.007$. Амплитуда P300 больше при категоризации на базовом уровне. Различия между уровнями категоризации более отчетливы в правом полушарии ($p = 0.0002$) по сравнению с левым ($p = 0.02$). Эффект МАСКИ проявлялся как большая амплитуда P300 при неконгруэнтной маске. Для амплитуды фронтального компонента N400 дисперсионный анализ обнаружил влияние фактора УРОВЕНЬ $F(1, 18) = 6.55, p = 0.020$, что проявлялось как большая амплитуда N400 при суперординатной категоризации по сравнению с базовой. Основным эффектом УРОВНЯ обнаружен для амплитуды поздней позитивности (400—500 мс) в центральном кластере $F(1, 18) = 7.41, p = 0.014$. При суперординатной категоризации амплитуда этой позитивности была больше, чем при базовой.

Анализ поведенческих данных показал, что категоризация изображений на суперординатном уровне происходила значительно быстрее, чем на базовом. Это преимущество может быть связано как с длительностью предъявления изображения, так и с дизайном эксперимента. При коротких длительностях предъявления изображения суперординатная категоризация происходит быстрее базовой [6], что, предположительно, связано с большей ролью в ней магноцеллюлярного пути передачи зрительной информации [13]. Предполагается, что при блоковом дизайне эксперимента нейронные популяции зрительных областей заранее настраиваются на категоризацию на определенном уровне [2, 4]. Эта предварительная настройка отражается в амплитуде ранних компонентов ВП. Характер этой настройки существенно отличается при категоризации на разных уровнях. При базовой категоризации тип маски не оказывает значимого влияния на амплитуду затылочного компонента N50, а в височных отведениях амплитуда больше при неконгруэнтной маске. При суперординатной категоризации амплитуда N50 в затылочном и височном кластерах выше при конгруэнтности этих двух изображений. Наблюдаемые отличия ранних компонентов могут быть связаны с разным характером извлекаемой зрительной информации. Известно, что базовая категоризация требует более детальной переработки изображения во время, как суперординатная основывается на выделении отдельных классификационных признаков [3], таких, как контур, текстура и степень сложности изображения [4, 14]. Наиболее существенное влияние уровень ка-

тегоризации оказал на амплитуду поздних компонентов ВП. Компонент N400 во фронтальных областях и поздняя центральная позитивность были больше при суперординатной категоризации. Можно предположить, что увеличение компонента N400 при суперординатной категоризации связано с более глубоким семантическим анализом [15], а поздней позитивности — с более сложным правилом отнесения объекта к категории и привлечением дополнительных ресурсов памяти и внимания [16].

Изображение опознавалось быстрее, если ему предшествовала конгруэнтная маска, облегчающая его категоризацию по механизму семантического прайминга [17]. Снижение амплитуды каудального компонента P130 при конгруэнтной маске отражает повышение селективности активных репрезентаций в случае совпадения категории маски и стимула [17]. Увеличение амплитуды фронтального компонента N150 для неконгруэнтной пары маска-стимул может отражать процесс детекции конфликта [18].

Список литературы:

1. Westermann G., Mareschal D. From perceptual to language-mediated categorization//Phil. Trans. R. Soc. B. 2014. V. 369. № 1634. 20120391.
2. Fabre-Thorpe M. The characteristics and limits of rapid visual categorization//Front. Psychol. 2011. V. 2. A. 243.
3. Ashtiani M. N., Kheradpisheh S. R., Masquelier T., Ganjtabesh M. Object categorization in finer levels relies more on higher spatial frequencies and takes longer//Front. Psychol. 2017. V. 8. A. 1261.
4. Taniguchi K., Kuraguchi K., Takano Y., Itakura S. Object categorization processing differs according to category level: Comparing visual information between the basic and superordinate levels//Front. Psychol. 2020. V. 11. A. 501.
5. Rosch E., Mervis C. B., Gray W. D., Johnson D. M., Boyes-Braem P. Basic objects in natural categories//Cogn. Psychol. 1976. V. 8. P. 382—439.
6. Wu C. T., Crouzet S. M., Thorpe S. J., Fabre-Thorpe M. At 120 msec you can spot the animal but you don't yet know it's a dog//J. Cogn. Neurosci. 2015. V. 27. № 1. P. 141—149.
7. Grill-Spector K., Weiner K. S. The functional architecture of the ventral temporal cortex and its role in categorization//Nat. Rev. Neurosci. 2014. V. 15. № 8. P. 536—548.
8. Rajalingham R., DiCarlo J. J. Reversible inactivation of different millimeter-scale regions of primate it results in different patterns of core object recognition deficits//Neuron. 2019. V. 102. P. 493—505.

9. Margalit E., Jamison K. W., Weiner K. S., Vizioli L., Zhang R. Y., Kay K. N., Grill-Spector K. Ultra-high-resolution fMRI of human ventral temporal cortex reveals differential representation of categories and domains//*J. Neurosci.* 2020. V. 40. № 15. P. 3008—3024.
10. Cohen M. A., Konkle T., Rhee J. Y., Nakayama K., Alvarez G. A. Processing multiple visual objects is limited by overlap in neural channels//*PNAS.* 2014. V. 111. № 24. P. 8955—8960.
11. Герасименко Н. Ю., Кушнир А. Б., Михайлова Е. С. Маскирующие эффекты нерелевантной зрительной информации в условиях базовой и суперординатной категоризации сложных изображений//*Физиология человека.* 2019. Т. 45. № 1. С. 5—18.
12. Poncet M., Fabre-Thorpe M., Chakravarthi R. A simple rule to describe interactions between visual categories//*Eur. J. Neurosci.* 2020. V. 52. P. 4639—4666.
13. Kauffmann L., Bourgin J., Guyader N., Peyrin C. The neural bases of the semantic interference of spatial frequency-based information in scenes//*J. Cogn. Neurosci.* 2015. V. 27. № 12. P. 2394—2405.
14. Long B., Yu C. P., Konkle T. Mid-level visual features underlie the high-level categorical organization of the ventral stream//*PNAS.* 2018. V. 115. № 38. P. E9015-E9024.
15. Kutas M., Federmeier K. D. Thirty years and counting: finding meaning in the N400 component of the event-related brain potential (ERP)//*Annu. Rev. Psychol.* 2011. V. 62. № 1. P. 621—647.
16. Rabi R., Joannisse M. F., Zhu T., Minda J. P. Cognitive changes in conjunctive rule-based category learning: An ERP approach//*Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 2018. V. 18. № 5. P. 1034—1048.
17. Ko P. C., Duda B., Hussey E. P., Mason E. J., Ally B. A. The temporal dynamics of visual object priming//*Brain and Cognition.* 2014. V. 91. P. 11—20.
18. Ortells J. J., Kiefer M., Castillo A., Megías M., Morillas A. The semantic origin of unconscious priming: Behavioral and event-related potential evidence during category congruency priming from strongly and weakly related masked words//*Cognition.* 2016. V. 146. P. 143—157.

Moshnikova N. Yu., Kushnir A. B., Mikhailova E. S.

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Abstract: Basic and superordinate categorizations demonstrate differences in the evoked potential early components in the caudal and frontal areas, as well as the late components in the central and frontal ones. Consequently, the specificity of the categorization level affects both the early perceptual and late cognitive stages of the information processing.

Key words: human, vision, categorization, event-related potentials.

THE COMPARISON OF BASIC AND SUPERORDINATE OBJECT CATEGORIZATION IMPAIRED BY THE PREVIOUS IRRELEVANT IMAGE

ФЕНОМЕН АДАПТАЦИОННОЙ ПАМЯТИ И НЕИЗВЕСТНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ФОТОРЕЦЕПТОРОВ СЕТЧАТКИ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-80-83

Некрасова М. А.¹, Ротов А. Ю.¹,
Николаева Д. А.¹, Астахова Л. А.¹

¹ Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН,
Санкт-Петербург, Россия
e-mail: thymesmell1@gmail.com

Аннотация: Механизмы световой адаптации фоторецепторов в настоящий момент изучены не полностью. Ранее у палочек был открыт феномен адаптационной памяти — постепенного восстановления чувствительности к свету после умеренной фоновой засветки. В данном исследовании мы выяснили, что такой феномен существует и в колбочках, но имеет более медленную кинетику.

Ключевые слова: сетчатка, колбочки, фототрансдукция, адаптационная память.

Основные процессы фототрансдукции, происходящие внутри наружных сегментов фоторецепторов сетчатки, в настоящее время хорошо изучены. Однако, интерес для изучения представляют также механизмы адаптации, обеспечивающие нормальную работу фоторецепторов в условиях больших световых потоков. Ранее для палочек сетчатки нами был обнаружен феномен адаптационной памяти, характеризующийся постепенным медленным восстановлением чувствительности палочки к свету после выключения ненасыщающего адаптирующего света [1]. Так, восстановление темнового тока палочки после выключения ненасыщающего адаптирующего света может занимать 20—30 секунд. Наличие ряда функциональных различий между палочками и другим типом фоторецепторов — колбочками, в частности способность колбочек к эффективной световой адаптации [2], ставит вопрос о возможном наличии в них подобного феномена.

Работа была проведена на одиночных колбочках и сетчатках карася (*Carassius gibelio*), поскольку у рыб, в частности данно-

го вида, доля колбочек весьма велика. Токовые ответы одиночных клеток регистрировали методом всасывающей микропипетки, ответы колбочек цельного фрагмента сетчатки регистрировали методом *ex vivo* электроретинографии (ЭРГ). Протокол записи включал оценку кривой «ответ-интенсивность» и комбинации интенсивных фоновых засветок с периодически подаваемыми короткими вспышками для оценки амплитуды ответов клетки до и после продолжительной фоновой засветки, которая в экспериментах варьировалась от 10 до 90 с, длительность всей записи с целью оценки чувствительности составляла 400—900 с (рис. 1 б).

К настоящему времени в данной серии опытов метод *ex vivo* ЭРГ дал более согласованные и воспроизводимые результаты; причиной тому служит не только лучшее соотношение сигнал-шум, но также и возможность наблюдения за ответами клеток гораздо более продолжительное время, поскольку целостная сетчатка холоднокровных животных способна работать в эксперименте от 1 до 5 часов, а иногда и более. Выделение ответов только фоторецепторных клеток производилось путем добавления к раствору Рингера 10 мМ аспартата натрия, блокирующего синаптическую передачу от фоторецепторов к другим нейронам сетчатки. Таким образом, в процессе регистрации наблюдалась только а-волна ретинограммы, представленная ответами фоторецепторов. Ответы палочек подавлялись постоянно включенной фоновой засветкой, а колбочки стимулировались красными ($\lambda > 635$ нм) вспышками, поэтому мы полагаем, что исследуемые нами ответы генерировались только красночувствительными колбочками

Результатом эксперимента для дальнейшей интерпретации служило изменение амплитуды приблизительно полунасыщенных ответов одиночной клетки или выделенной колбочковой компоненты фрагмента сетчатки до начала и после отключения фоновой засветки (рис. 1 а). Ориентиром для оценки восстановления чувствительности до уровня, предшествующего подаче фона, служила вспышка, подаваемая перед началом засветки. После приложения примерно полунасыщающей ступеньки света длительностью 20 с к препарату сетчатки карася с выделенной колбочковой компонентой наблюдалось восстановление амплитуды ответов до предадаптационного уровня с постоянной времени ~ 100 с (рис. 1 в). Также мы варьировали интенсивности и длительность фоновых засветок, в настоящее время анализ зависимости скорости восстановления чувствительности колбочек от указанных двух параметров еще не закончен.

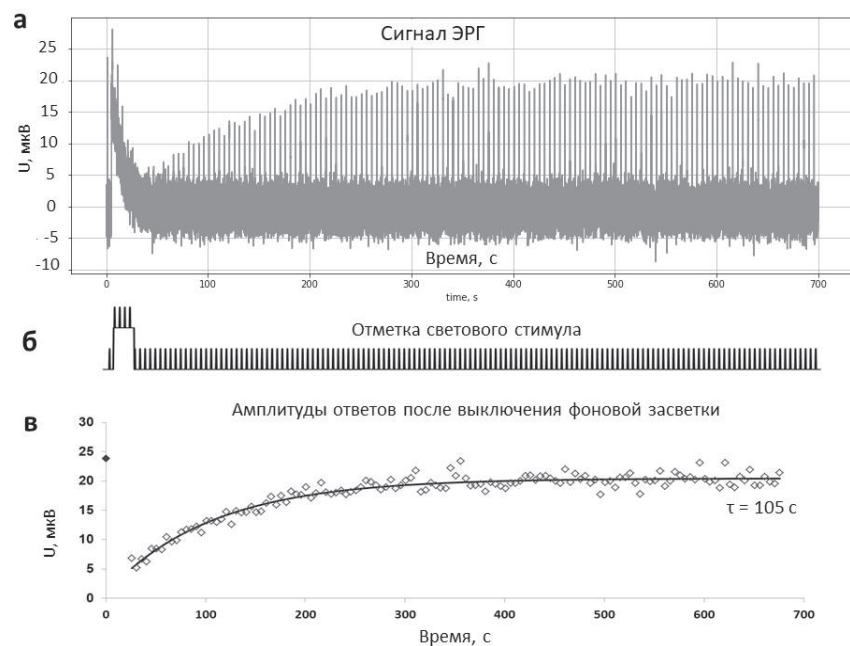


Рис. 1. Результат измерения трансретинального потенциала изолированной сетчатки карася методом *ex vivo* ЭРГ, представленный в виде временной развертки амплитуд её ответов (а) при протоколе, включающем периодические всплески с наложенным 20-секундным полунасыщающим адаптирующим фоном (б). Зависимость амплитуды ответов на одинаковые полунасыщающие (по состоянию до адаптации) всплески после выключения адаптирующей фоновой засветки от времени (в).

Исходя из полученных нами экспериментальных данных, поведение ненасыщенных ответов красночувствительных колбочек сетчатки карася после продолжительной фоновой засветки соответствует динамике ответов палочек при сходном протоколе стимуляции, т.е. после выключения фона наблюдается постепенное восстановление фототока до темнового уровня с восстановлением амплитуд ответов на одиночные световые стимулы (рис. 1 в). Это указывает на то, что феномен адапционной памяти в колбочках сетчатки существует. Однако, в отличие от палочек, красночувствительные колбочки демонстрируют более медленную кинетику (~40 с у палочек и ~100 с у колбочек), несмотря на способность к более эффективной световой адаптации.

Отметим, что такое поведение фоторецепторов демонстрирует схожесть с феноменологией последовательных образов, причины возникновения которых до сих пор остаются неизвестными. Так, медленное возвращение фототока к темновому уровню аналогично затуханию положительного последовательного образа, а возникновение негативного образа может быть обеспечено постепенным снижением чувствительности клеток к добавочным стимулам.

Исследование поддержано грантом РНФ 22—25—00591

Список литературы:

1. Ротов, А. Ю., Астахова, Л. А., Фирсов, М. Л., Говардовский, В. И., Световая адаптация палочек сетчатки, адапционная память и последовательные образы. *Российский физиологический журнал им. ИМ Сеченова*. 2020, 106 (4), 462—473.
2. Говардовский В.И., Астахова Л. А., Фирсов М.Л. Специфика физиологических и биохимических механизмов возбуждения и адаптации колбочек сетчатки. *Сенсорные системы*. 2015, 29 (4), 296—308.

ADAPTATION MEMORY PHENOMENON AND UNKNOWN MECHANISMS OF ADAPTATION OF RETINAL PHOTORECEPTORS

Nekrasova M. A.¹, Rotov A.Yu.¹, Nikolaeva D. A.¹, Astakhova L. A.¹

¹ Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia
e-mail: thymesnell1@gmail.com

Abstract: The mechanisms of light adaptation in photoreceptors are currently not fully understood. Earlier, the phenomenon of adaptive memory was discovered for retinal rods — a gradual restoration of sensitivity to of the light after moderate background illumination. In this study, we found that this phenomenon also exists in cones, but has a slower kinetics.

Key words: retina, cones, phototransduction, adaptation memory

К ВОПРОСУ О НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ ОСОЗНАНИЯ СОБСТВЕННОГО ИМЕНИ: ФАКТОРНЫЙ АНАЛИЗ ПОТЕНЦИАЛОВ, СВЯЗАННЫХ С СОБЫТИЯМИ (ПСС)

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-84-89

Окнина Л. Б.^{*1}, Подлепич В. В.², Вологодина Я. О.^{1,2}, Зиббер И. А.³, Машеров Е. Л.², Забодаев С. В.⁴, Стрельникова Е. В.¹, Канцерова А. О.¹, Пицхелаури Д. И.²

¹ ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия

² ФГАУ НМИЦ нейрохирургии им.акад. Н. Н. Бурденко Минздрава России, Москва, Россия

³ ФГАОУ ВО Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Россия

⁴ ООО «Медицинские Компьютерные Системы»

*e-mail: leliia@yandex.ru

Аннотация: Факторный анализ выявил три группы факторов, обеспечивающих сходство потенциалов, связанных с событиями (ПСС) в ответ на свое имя и сходные с ним по звучанию другие стимулы. Первый фактор определяли электроды теменно-центрально-височной области. Второй — лобной области. Третий — лобной или теменной области в зависимости от стимула.

Ключевые слова: факторный анализ, потенциалы, связанные с событиями, ПСС, самоидентификация, восприятие речи

Имя человека служит для идентификации собственной личности, а также используется для привлечения внимания и повышения уровня бодрствования здоровых людей и пациентов с нарушением сознания. И хотя изучение нейрофизиологических основ восприятия собственного имени проводят с конца прошлого века [1], все еще нет полного понимания, как происходит выделение собственного имени и последующая самоидентификация.

В настоящем пилотном исследовании зарегистрировали и проанализировали потенциалы, связанные с событиями (ПСС) в ответ

на свое имя, близкое к своему по звучанию имя, близкое к своему имени по звучанию слово, отличающееся по звучанию имя и слово чукотского языка. При планировании исследования мы полагали, что при восприятии своего имени, по сравнению с восприятием других предъявляемых стимулов, будут выявлены отличия в одной из функциональных сетей мозга, участвующих в поддержании бодрствования и внимания, а также восприятии слухо-речевой информации и самоидентификации.

В исследование включено 29 здоровых испытуемые (23 женщины и 6 мужчин) с распространенными двухсложными славянскими именами в возрасте от 19 до 52 лет. У всех испытуемых были нормальный слух, ведущее левое полушарие по речи (по данным дихотического тестирования), успешное прохождение MoCa теста и отсутствие неврологических и психиатрических заболеваний как на момент исследования, так и в анамнезе.

Регистрация ЭЭГ проводилась на оборудовании фирмы Нейроботикс (Россия) от электродов: Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, FT7, FC5, FC3, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, Cz, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP4, CP6, TP8, P7, P3, Pz, P4, P8, Oz. В качестве референтов использовали мастоидальные электроды с их цифровым объединением. Заземляющий электрод располагался в Fpz. Использовали фильтры 0,1—500 Гц, частоту дискретизации 2000 Гц, режекторный фильтр 50 Гц.

Для регистрации ПСС звуковые последовательности предъявлялись на программе «Presentation» Neurobehavioral Systems, Inc. (USA). Для предъявления стимулов использовали акустический стимулятор AStim (фирмы «Медицинские компьютерные системы», Россия), который устанавливает метку с фиксированным смещением и нулевым разбросом относительно предъявляемого звукового стимула.

Последовательность стимулов включала следующие типы стимулов: собственное имя испытуемого; сходное с собственным по звучанию чужое имя; близкое к собственному имени по звучанию слово, не являющееся именем; контрольное имя, которое имело отличное звучание от своего имени, чужого имени и слова; слово из чукотского языка, которое ни одним из испытуемых не было определено как лингвистическая структура. Стимулы были записаны в изолированном произнесении диктора-мужчины в тихом помещении на диктофон ZoomH2n и преобразованы в монофонический формат. Частота дискретизации стимулов была 44,1 кГц, разрядность — 16 бит. Стимулы предъявлялись бинаурально через накладные наушники. Длительность всех стимулов составляла 700 мс.

Межстимульный интервал варьировал от 1300 до 1700 мс. Каждый тип стимула повторялся по 35 раз. Стимулы предъявлялись в псевдослучайной последовательности.

ЭЭГ обрабатывали в программе «Brainstorm» [2]. К анализу принимались безартефактные участки записи. Эпоха усреднения ПСС включала 100 мс предстимульного интервала и 2000 мс после стимула. Анализировали ответы на каждый стимул. Вычисляли усредненные для всех испытуемых ПСС (GrandMean) для своего имени, чужого имени, слова со сходным звучанием, контрольного имени и слова чукотского языка.

Попарное сравнение ПСС в ответ на разные стимулы для каждого отсчета ПСС — с использованием t-критерий Стьюдента с поправкой на множественные сравнения (поправка Бонферони) выявило значимые отличия на двух интервалах. Первый интервал попадал на время звучания первого слога (от 0 до 350 мс) в предъявляемом стимуле. И второй интервал — от 351 до 800 мс, т. е. соответствовал второму слогу и постстимульному интервалу.

Наиболее ранние отличия, на интервале 100—120 мс от начала стимула отмечают при сравнении ПСС на свое имя с ПСС на чукотское слово. Кроме того, отмечают области значимых отличий на интервале 300 и 400 мс от начала стимула.

Отличия в районе 200 мс от подачи стимула отмечают при сравнении ПСС на свое имя, имя сходного звучания и слово сходного звучания. При этом в сравнении со словом сходного звучания отмечены значимые отличия в районе 400 мс от подачи стимула. Наиболее поздние значимые отличия, около 500 мс от подачи стимула, выявлены в сравнении с именем отличного звучания.

Необходимо отметить, что отличия выявляются в сходных областях коры. В ответ на свое имя, имя сходного звучания и чукотское слово отличия на интервале от 0 до 350 мс выявляются в лобно-центрально-теменной области. При этом различия ПСС на свое имя и слово сходного звучания отмечают также на теменно-височных электродах слева, тогда как отличия ПСС на свое имя и чукотское слово отмечают в обоих полушариях. При этом отличия ПСС на свое имя и имя отличного звучания отмечают только в правой височной области.

На интервале от 350 до 800 мс отличия выявляются в теменной области. При этом в ПСС на свое имя и чукотское слово различаются на электродах обоих полушарий, — с тенденцией к вовлечению центрально-лобных электродов.

Поскольку ответы на электродах, хоть и имевшие отличия по амплитуде, проявляли определенное сходство по морфологии ответа, была предпринята попытка выделить общие факторы, обуславливающие сходство ПСС. Для выделения сходных по характеру ответа групп электродов был использован факторный анализ. Использовали метод максимального правдоподобия (varimax normalized). В качестве исходных данных были взяты t-отношения для сравнения стимулов, которые рассматривались как способ нормализации исходных данных.

Факторный анализ показал наличие трех факторов, связанных с разными группами электродов. В качестве условной границы взято как общепринятое значение факторной нагрузки 0,7 (Рис. 1).

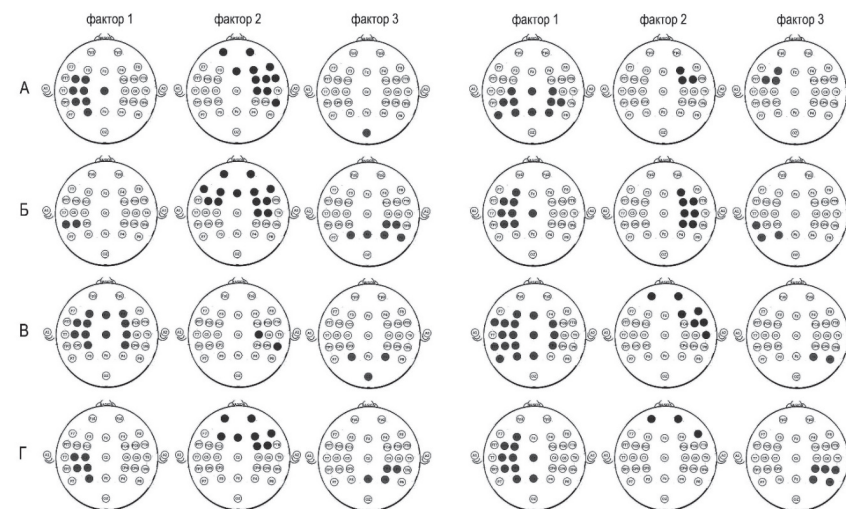


Рис. 1. Темным цветом выделены группы электродов, на которых факторный анализ показал значения фактора больше 0,7 при сопоставлении ВП на свое имя с А — чужим именем сходного звучания, Б — словом сходного звучания, В — чукотским словом, Г — чужим именем отличного звучания. I — на интервале от 0 до 350 мс, II — на интервале от 351 до 800 мс.

«Фактор 1» определяли электроды теменно-центрально-задне-височной области. «Фактор 2» составили электроды лобной области, которые в большей части случаев имели правостороннюю локализацию. «Фактор 3» определили электроды, положение которых мог-

ло отличаться. На интервале от 0 до 350 мс их составили электроды теменно-затылочной-задневисочной локализации. На интервале от 350 до 800 мс при сравнении ПСС на свое имя и чужое имя это были электроды левой лобной области, при сравнении ПСС на свое имя и слово сходного звучания — это электроды левой теменной области. И при сравнении своего имени с чукотским словом и именем отличного звучания — электроды правой теменной области.

Можно предположить, что отличия в центральной и левой височно-теменной области отражают активность в теменно-височного узла, который участвует в самоосознании и входит в дорсальную систему внимания [3]. Учитывая, что имя является слуховым и в то же время речевым стимулом, его анализ связан с лобно-теменной сетью левого полушария. Кроме того, отмечена активность в правой лобной области, которая выявляется уже во время звучания первого слога стимула, вне зависимости от того, начинается ли он со слога своего имени, близкого по звучанию слога или имеет отличные по всем параметрам характеристики. Нельзя исключать влияние инструкции и изначальных условий эксперимента, когда испытуемые были осведомлены о цели выявить особенности реагирования на собственное имя. При прослушивании чукотского слова активность в данной области отмечается на более поздних этапах анализа стимула, когда, вероятно, происходит осознание, что данный стимул не имеет отношения к самоидентификации. Возможно, что чукотское слово воспринималось как слуховой и музыкальный стимул, но не как лексический, поскольку никто из испытуемых не был знаком с чукотским языком.

Таким образом, можно предположить, что восприятие собственного имени происходит в два этапа. На первом этапе происходит осознание восприятия лексической составляющей. На втором этапе происходит соотнесение лексической структуры с идентификацией собственной личности.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации на 2021—2023 годы. Исследование выполнено в рамках Программы фундаментальных исследований НИУ ВШЭ в 2022 году.

Список литературы:

1. Fischler I, Jin Y.-S., Boaz T.L. et al. Brain potentials related to seeing one's own name//Brain and Language. — 1987. — V.30, — N.2. — P.245—262.

2. Tadel F, Baillet S., Mosher J.C. et al. Brainstorm: a user-friendly application for MEG/EEG analysis//Comput. Intell. Neurosci. — 2011. — ID 879716.
3. Northoff, G. Self-referential processing in our brain//NeuroImage. — 2006. — Vol.31. — P.440—457.

SPEAKING OF NEUROPHYSIOLOGICAL MECHANISMS OF OWN NAME AWARENESS: FACTOR ANALYSIS OF EVENT-RELATED POTENTIALS (ERPS)

Oknina L. B. ^{*1}, Podlepich V. V. ², Vologdina J. O. ^{1,2}, Ziver I. A. ³, Masherov E. L. ², Zabodaev S. V. ⁴, Strelnikova E. V. ¹, Kantserova A. O. ¹, Pitskhelauri D. I. ²

¹ Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia

² Burdenko National Medical Research Center for Neurosurgery, Moscow, Russia

³ National Research University Higher School of Economics, Moscow, Russia

⁴ Medical Computer System Ltd., Moscow, Russia

*e-mail: leliia@yandex.ru

Abstract: Factor analysis revealed three groups of factors providing the similarity of event-related potentials (ERPs) in response to own name and similar-sounding other stimuli. The first factor was determined by the electrodes of parietal-central-temporal area. The second is frontal area. The third is frontal or parietal area, depending on the stimulus.

Key words: factor analysis, event-related potentials, ERPs, self-identification, speech perception.

АНАЛИЗ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ ЗЕЛЕННЫХ И КРАСНЫХ ПАЛОЧЕК БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-90-93

Ротов А. Ю., Астахова Л. А., Новоселов А. Д.,
Ермолаева М. Э., Фирсов М. Л.

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН,
Санкт-Петербург, Россия
e-mail: rotovau@gmail.com

Аннотация: Зеленые палочки — уникальные фоторецепторы сетчатки амфибий. В данной работе мы показали, что они являются еще более специализированными рецепторами ночного зрения, чем типичные «красные» палочки, а их чувствительность к низким освещенностям повышена за счет замедленной кинетики выключения и высокой стабильности зрительного пигмента.

Ключевые слова: амфибии, зеленые палочки, красные палочки, зрительные пигменты

В сетчатке бесхвостых и некоторых хвостатых амфибий, помимо палочек и нескольких типов колбочек, встречается уникальный тип фоторецепторов — так называемые «зеленые палочки» (ЗП). Эти клетки примечательны тем, что они содержат колбочко-специфичный синечувствительный зрительный пигмент, однако имеют морфологию наружного сегмента, типичную для типичных «красных палочек» (КП). Таким образом, они сочетают признаки, характерные как для типичных палочек, так и для колбочек, что делает их привлекательным объектом для изучения функциональных переходов в эволюции фоторецепторов.

Ранее было показано, что ЗП жабы по своей функции являются рецепторами сумеречного зрения — подобно КП, они обладают высокой чувствительностью и насыщаются при ярких засветках [1]. Необычные биохимические свойства демонстрирует также синечувствительный пигмент ЗП бесхвостых амфибий — в экспериментах *in vitro* он менее склонен к спонтанной темновой активации, чем гомологичные пигменты колбочек других позвоночных, и близок по этому параметру к родопсину КП [2]. Исходя из этого, можно

было бы ожидать, что спонтанные темновые события (дискретный шум) в ЗП будут происходить с той же частотой, как и в КП, однако два независимых исследования, выполненных на изолированных фоторецепторах, дали результаты, различающиеся в 400 раз [3, 4]. Такое расхождение не позволяет корректно оценить предельную чувствительность ЗП, ограниченную в том числе дискретным темновым шумом клетки. Оценка чувствительности ЗП в сравнении с КП важна для понимания механизмов палочкового (сумеречного) цветового зрения — феномена, продемонстрированного в поведенческих экспериментах на бесхвостых амфибиях [5]. Для того чтобы оценить ряд параметров в работе каскада фототрансдукции, влияющих на чувствительность ЗП и КП бесхвостых амфибий, и провести сравнительный анализ, нами было проведено детальное электрофизиологическое исследование этих типов фоторецепторов.

Эксперименты были выполнены на изолированных фоторецепторах двух видов бесхвостых амфибий: озерных лягушек (*Pelophylax ridibundus*) и жаб-ага (*Rhinella marina*). Ток одиночных ЗП и КП регистрировали методом всасывающей микропипетки в камере, перфузируемой раствором Рингера, световая стимуляция производилась с помощью зеленого светодиода ($\lambda_{max} = 525$ нм). Дополнительно в начале протокола клетке предъявлялась яркая красная вспышка ($\lambda_{max} = 630$ нм), по наличию/отсутствию ответа на которую однозначно определяется тип палочки. Регистрировались ответы фоторецепторов на короткие (10 мс) вспышки или продолжительные (30 с) засветки разной интенсивности, а также выполнялись длительные темновые записи для оценки собственного шума клеток. Измерение спектров зрительных пигментов ЗП и КП проводилось с помощью поляризационного микроспектрофотометра. Суспензию фоторецепторов помещали между двумя покровными стеклами, после чего измеряли спектр отдельных клеток лучом света, поляризованного в плоскости, параллельной или перпендикулярной оси наружного сегмента.

Микроспектрофотометрические данные о поглощении зрительных пигментов исследуемых типов палочек позволили учесть различия в их перекрывании со спектром стимулирующего источника света и перейти к абсолютной оценке чувствительности фоторецепторов (в обесцвеченных молекулах зрительного пигмента на единицу объема клетки). Из зависимостей ответ-интенсивность для коротких вспышек следует, что по абсолютной чувствительности ЗП лягушки и жабы примерно в 1.5—2 раза превосходят КП. Анализ восходящей

фазы ненасыщенных фотоответов (прошкалированных с учетом абсолютной чувствительности) показал, что данная фаза ответов ЗП и КП практически совпадают. С другой стороны, кинетика выключения фотоответов ЗП оказалась заметно медленнее, чем у КП. Так, для озерной лягушки постоянная времени, рассчитанная с помощью экспоненциальной аппроксимации нисходящей фазы ответа, была в среднем в 1.5 раза больше у ЗП, чем у КП, а для жабы-аги — в 2.5 раза (см. Рис. 1). Таким образом, ЗП бесхвостых амфибий являются еще более специализированными рецепторами ночного зрения, чем КП. При этом усиление в каскаде фототрансдукции у двух типов палочек не различается, а повышенная чувствительность ЗП связана с более медленной кинетикой выключения и, как следствие, увеличенным временем интегрирования фотоответа.

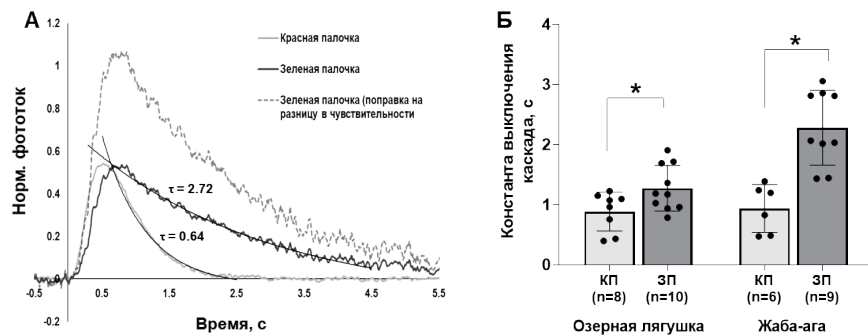


Рис. 1. Анализ кинетики фотоответов ЗП и КП (А). Сравнение постоянных времени выключения каскада, характеризующих нисходящую фазу фотоответа (Б). * — статистически значимые различия по критерию Стьюдента с поправкой Уэлча, $p < 0.05$. Данные представлены в виде среднего \pm ст. отклонение.

Среднюю частоту дискретных темновых событий определяли путем анализа гистограммы плотности вероятности тока, записанного в полной темноте [6]. Оказалось, что она имеет одинаковый порядок величины у двух типов палочек для обоих исследуемых видов. Этот результат согласуется с данными одной из предыдущих работ, выполненной на клетках жабы-аги [3], а также с данными анализа *in vitro* [2] и свидетельствует в пользу высокой специализации ЗП как рецепторов ночного зрения. Также анализ зависимостей ответ-интенсивность для длительных засветок показал, что ЗП и КП имеют широкую (до шести порядков) область перекрытия рабочих диапазонов интенсивности в скотопической области. Высо-

кая чувствительность ЗП дополнительно подтверждает их возможность функционировать совместно с КП, обеспечивая сумеречное цветовое зрение на основе палочек.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭФБ РАН № 075—00408—21—00.

Список литературы:

1. Matthews G. Physiological characteristics of single green rod photoreceptors from toad retina. *J. Physiol.* 1983, 342, 347—359.
2. Kojima K, Matsutani Y, Yamashita T, Yanagawa M, Imamoto Y, Yamano Y, Wada A, Hisatomi O, Nishikawa K, Sakurai K, Shichida Y. Adaptation of cone pigments found in green rods for scotopic vision through a single amino acid mutation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2017, 114, 5437—5442.
3. Matthews G. Dark noise in the outer segment membrane current of green rod photoreceptors from toad retina. *J. Physiol.* 1984, 349, 607—618.
4. Luo D. G., Yue W. W., Ala-Laurila P., Yau K. W. Activation of visual pigments by light and heat. *Science.* 2011, 332, 1307—1312.
5. Yovanovich C. A., Koskela S. M., Nevala N., Kondrashev S. L., Kelber A., Donner K. The dual rod system of amphibians supports colour discrimination at the absolute visual threshold. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2017, 372, 20160066.
6. Donner K., Firsov M. L., Govardovskii V. I. The frequency of isomerization-like 'dark' events in rhodopsin and porphyropsin rods of the bull-frog retina. *J. Physiol.* 1990, 428, 673—692.

ANALYSIS OF FUNCTIONAL DIFFERENCES BETWEEN ANURAN GREEN AND RED RODS

Rotov A. Yu., Astakhova L. A., Novoselov A. D., Ermolaeva M. E., Firsov M. L.

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry RAS, Saint-Petersburg, Russia
e-mail: rotovau@gmail.com

Abstract: Green rods are unique photoreceptor type in the amphibian retina. In this work, we have shown that they are even more specialized nocturnal receptors than the typical “red” rods, and their higher sensitivity to low light levels is related to slow turn-off kinetics and high visual pigment stability.

Key words: amphibians, green rods, red rods, visual pigments

ХАРАКТЕРИСТИКИ ВАЗОМОТОРНЫХ КОЛЕБАНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЯХ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ ПРИ АНАЛИЗЕ ДАННЫХ, ПОЛУЧЕННЫХ МЕТОДОМ ОПТИЧЕСКОГО КАРТИРОВАНИЯ ПО ВНУТРЕННЕМУ СИГНАЛУ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-94-99

Кожухов С. А., Салтыков К. А., Бондарь И. В.

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

e-mail: k_saltykov@mail.ru

Аннотация: Регистрируемый в результате оптического картирования мозга сигнал маскируется фоновой активностью, в том числе вазомоторными колебаниями частотой 0.01—0.15 Гц. Были исследованы характеристики этих колебаний в трёх областях интереса: нервной ткани, крупных артериолах и в межполушарной области.

Ключевые слова: первичная зрительная кора, оптическое картирование по внутреннему сигналу, сверхмедленные и медленные вазомоторные колебания.

Метод оптического картирования по внутреннему сигналу (Intrinsic-Signal Optical Imaging) широко используется в современных исследованиях функциональной анатомии коры головного мозга млекопитающих. К настоящему времени структура ориентационных модулей в этих корковых областях детально изучена, предложены математические модели, с высокой точностью описывающие процесс распознавания ориентаций в зрительной системе [1] и формирование ориентационной настройки в онтогенезе [2]. Для оптического картирования по внутреннему сигналу характерен значительный уровень фоновой активности, который может на порядок превышать амплитуду полезного сигнала. В качестве одного из компонентов фоновой активности в сигнале присутствуют спонтанные колебания частотой от 0.01 до 0.1 Гц, называемые вазомоторными колебаниями [3, 4, 5].

Определение спектральных и амплитудных характеристик разных компонентов вазомоторных колебаний позволит более на-

дежно вычитать их из оптического сигнала, что, в свою очередь, позволит усовершенствовать метод обработки функциональных карт, что безусловно актуально для современных исследований. Целью настоящей работы было определение характерных для разных областей интересов параметров вазомоторных колебаний и выявление взаимосвязей между ними.

Опыты были проведены на 28 взрослых кошках. Череп трепанировали над полями 17 и 18 обоих полушарий. В работе использовали экспериментальный подход и оборудование, разработанное Валерием Калацким [6]. Для проведения функционального картирования зрительную кору непрерывно освещали красным светом длиной волны 630 ± 50 нм. Часть света отражалась от коры и прилегающих сосудов, после чего фиксировалась специальной CCD-камерой. Изменения интенсивности отражённого света напрямую зависели от изменений соотношения между концентрациями окси- и дезоксигемоглобина в крови в прилегающих капиллярах и мелких артериолах.

Весь эксперимент был поделён на экспериментальные сессии, во время которых изменяли условия зрительной стимуляции и осуществлялась непрерывная регистрация сигнала. Стимул представлял собой движущиеся по сложной траектории решетки с разной пространственной частотой и контрастом.

В результате проведения эксперимента мы получили последовательность цифровых изображений мозга (или кадров), сделанных через равные временные интервалы, составляющие 0.125 с. Из этой последовательности изображений нами для инициации анализа был взят самый первый кадр (см. пример на рис. 1). На нём мы отметили прямоугольниками с цифрами 1, 2, 3 три области интереса (region of interest, ROI). Область интереса 1 ($ROI_{\text{ткань}}$) включала в себя только непосредственно нервную ткань, а также примыкающие к ней капилляры и мелкие артериолы, невидимые невооружённым глазом. Следующая область (рис. 1, 2, или $ROI_{\text{сосуд}}$) содержала только крупную артериолу. Наконец, область 3, или $ROI_{\text{мп}}$ (межполушарная) представляла собой остатки от dura matter, которые во время операции были расположены между двумя полушариями. Те же самые ROI были автоматически отмечены на всех остальных кадрах, полученных в ходе сессии, и на основе временной последовательности кадров получена зависимость интенсивности отражённого света для конкретной ROI от времени.

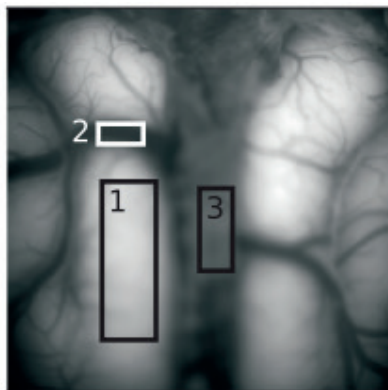


Рис. 1. Изображение первичной зрительной коры, зарегистрированное при помощи метода оптического картирования по внутреннему сигналу, на котором прямоугольниками с цифрами 1, 2, 3 отмечены выбранные нами ROI (1 – в нервной ткани, 2 – в сосуде, 3 – в межполушарной области).

После получения оптического сигнала мы в первую очередь строили его периодограммы при помощи быстрого преобразования Фурье. Вазомоторные колебания выделялись с помощью фильтра Баттерворта десятого порядка с полосой пропускания до 0.15 Гц. Настоящей работе мы исследовали два поддиапазона вазомоторных колебаний: сверхмедленные (Very-Low-Frequency, VLF) колебания с частотами до 0.05 Гц и медленные (Low Frequency, LF) колебания с частотами от 0.05 Гц до 0.15 Гц.

Было проведено сравнение мощностей сверхмедленных (VLF) медленных (LF) колебаний уровня дезоксигемоглобина для трёх различных ROI: ткани, сосуда и области между полушариями. Было показано, что для сверхмедленного диапазона наибольшей мощностью, медианное значение которой равно 0.25, а интерквартильный интервал — 0.13—0.46, обладают колебания, зарегистрированные от сосуда, затем идут колебания от ROI_{ткань} с мощностью 0.056 (0.028—0.124), что достоверно меньше, чем колебания в сосуде ($p < 0.00012$). Наконец, наименьшей мощностью, равной 0.019 (0.009—0.028), обладает сигнал от межполушарной области, что также достоверно меньше, чем мощность сигнала от ROI_{ткань} ($p < 0.0003$). Такая же закономерность свойственна медленным (LF) колебаниям несмотря на то, что численные показатели для них другие. Таким образом, вазомоторные колебания, зарегистрированные в разных областях интереса, обладают различными амплитудными и спектральными характеристиками.

Были исследованы также взаимосвязи между характеристиками вазомоторных колебаний в разных ROI для чего вычислялись коэффициенты корреляции по Спирману. На рис. 2, А приведены

значения коэффициентов корреляции между мощностями сверхмедленных колебаний. На нём толстая сплошная линия соответствует коэффициенту, который превышает 0.5. Он отмечен для таких пар параметров, как “ЧСС” — “ткань”, “ткань” — “сосуд”, “ткань” — “мп”. Из этого мы можем сделать вывод о том, что эти колебания действительно могут взаимно влиять друг на друга. В отличие от сверхмедленных колебаний, медленный (LF) ритм характеризуется более низкими значениями корреляции. Таким образом, мощности и частоты LF- и VLF-колебаний в различных ROI коррелируют друг с другом различным образом. Кроме того, частоты VLF-колебаний очень слабо коррелируют с частотами LF-колебаний в то время, как мощности этих колебаний очень сильно друг с другом взаимосвязаны. Эти данные могут указывать как на различные источники LF- и VLF-колебаний [4, 7], так и на наличие общего для сосудов и нервной ткани компонента.

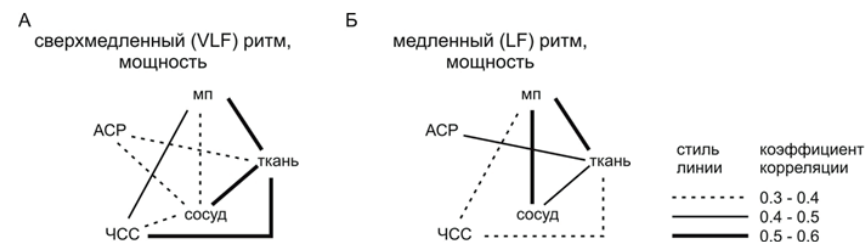


Рис. 2. Коэффициенты корреляции по Спирману между различными параметрами вазомоторных колебаний: (А) — между спектральными мощностями сверхмедленных ритмов, (Б) между спектральными мощностями медленных ритмов, АСР — колебания амплитуды сердечного ритма, ЧСС — колебания частоты сердечных сокращений. Наличие линии, соединяющей два параметра, означает, что коэффициент корреляции между мощностями двух колебаний больше 0.3. Соответствие стиля линии и значения коэффициента корреляции приведено справа от диаграмм.

Для выяснения источника вазомоторных колебаний был проведён анализ когерентности между ними. Оказалось, что относительно стабильно (более 80% случаев) когерентность регистрируется только между парами “мп” — “сосуд”, “мп” — “ткань”, “сосуд” — “ткань”. Как нам представляется, отсутствие значительной когерентности между колебаниями амплитуды и частоты сердечного ритма с одной стороны и локальными колебаниями уровня

дезоксигемоглобина с другой, указывает на наличие в нашей системе двух различных источников VLF-колебаний и двух источников LF-колебаний.

Полученные в настоящей работе данные позволяют минимизировать искажения в функциональных картах. Попиксельно анализируя в картах вазомоторные колебания, можно установить, принадлежит ли указанный пиксель нервной ткани, и тем самым должен учитываться при анализе функциональных карт, либо кровеносному сосуду, и тем самым в функциональном анализе учитываться не должен. Другое важное применение, требующее дальнейших исследований — это уточнение числа источников VLF- и LF-вазомоторных колебаний.

Список литературы:

1. Kozhukhov S. A., Ivanov R. S., Bugrova V. S., Verkhlyutov V. M., Ushakov V. L. Functional asymmetry of local connections in V1 and its impact on orientation tuning//*Procedia Computer Science*. 2020. V. 169. P. 620—639
2. Tanaka S., Miyashita M., Wakabayashi N., O'Hashi K., Tani T., Ribot J. Development and Reorganization of Orientation Representation in the Cat Visual Cortex: Experience-Dependent Synaptic Rewiring in Early Life//*Front. Neuroinform*. 2020. V. 4. № 41. P.219—235
3. Mayhew J. E. W., Askew S., Zheng Y., Porrill J., Westby G. W. M., Redgrave P., Rector D. M., Harper R. M. Cerebral Vasomotion: a 0.1 Hz-Oscillation in Reflected Light Imaging of Neural Activity//*Neuroimage*. 1996. V. 4. P.183—193
4. Vermeij A., Meel-van den Abeelen A. A. S., Kessels R. P. C., van Beek A. H. E. A., Claassen J. A. H. R. Very-Low-Frequency Oscillations of Cerebral Hemodynamics and Blood Pressure are Affected by Aging and Cognitive Load//*Neuroimage*. 2013. V. 85. P. 608—615
5. Tong Y., Hocke L. M., Friedrich B. B. Low Frequency Systemic Hemodynamic “Noise” in Resting State BOLD fMRI: Characteristics, Causes, Mitigation, Strategies and Applications//*Front. Neurosci*. 2019. V.13. P. 787—798
6. Kalatsky VA, Stryker MP. New paradigm for optical imaging: temporally encoded maps of intrinsic signal//*Neuron*. 2003. V. 38. № 4. P. 529—545
7. Smirni S., McNeilly AD., MacDonald MP., McCrimmon RJ., Khan F. In-vivo correlations between skin metabolic oscillations and vasomotion in wild-type mice and in a model of oxidative stress//*Sci. Rep*. 2019. V. 9. № 1. P. 186—197

CHARACTERISTICS OF VASOMOTOR OSCILLATIONS IN DIFFERENT REGIONS OF THE VISUAL CORTEX DURING THE INTRINSIC-SIGNAL OPTICAL IMAGING CONDUCT

Kozhukhov S. A., Saltykov K. A., Bondar I. V.

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
e-mail: k_saltykov@mail.ru

Abstract: The signal recorded during intrinsic-signal optical imaging is masked by vasomotor oscillations with a frequency of 0.01—0.15 Hz. The characteristics of these oscillations in three areas: nervous tissue, large arterioles and in the interhemispheric region were investigated.

Key words: primary visual cortex, intrinsic signal optical imaging, very-low-frequency and low-frequency vasomotor oscillations

ХИМИЧЕСКИ СТАБИЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ КОДИРУЕМЫЕ КРАСНЫЕ ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ БЕЛКИ С БОЛЬШИМ СТОКСОВЫМ СДВИГОМ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-100-102

Субач О. М.¹, Власкина А. В.¹, Агапова Ю. К.¹,
Самыгина В. Р.^{1,2}, Субач Ф. В.¹

¹ НИЦ Курчатовский Институт, Москва, Россия

² ФНИЦ Кристаллография и Фотоника РАН, Москва, Россия

e-mail: subach_fv@nrcki.ru

Аннотация: Разработаны два новых красных флуоресцентных белка с большим Стоксовым сдвигом, называемые LSSmScarlet2 и LSSmScarlet3, более фотостабильные и химически устойчивые, чем исходный белок LSSmScarlet. LSSmScarlet3 был в 2,2 раза ярче в лизосомах в составе фьюжен-белка LAMP3, чем LSSmScarlet. Получена кристаллическая структура LSSmScarlet2.

Ключевые слова: LSSRFP; разработка белков; красная флуоресценция, рентгеноструктурный анализ.

Текст сообщения

Генетически кодируемые красные флуоресцентные белки с большим Стоксовым сдвигом (LSSRFP) имеют разницу между максимумами возбуждения и испускания более 100 нм. Они эффективно возбуждаются синим светом, излучая при этом красную флуоресценцию. LSSRFP обеспечивают отдельный цвет флуоресценции для многоцветной флуоресцентной микроскопии и могут использоваться для одновременной визуализации нескольких процессов в живых клетках [1]. Эти белки имеют длину волны возбуждения аналогичную обычным зеленым флуоресцентным белкам и, следовательно, позволяют проводить двухцветную визуализацию как LSSRFP, так и зеленых флуоресцентных белков с использованием одно- или двух-фотонного микроскопа. Недавно мы разработали LSSRFP LSSmScarlet. Этот LSSRFP характеризовался двумя значениями рКа при рН 1,9 и 5,8 [2]. В данной работе создано два белка LSSmScarlet2 и LSSmScarlet3, характеризующихся одиноч-

ным рКа 2.18—2.19. Кроме того, оба LSSRFP были в 1,5—1,6 раза более фотостабильными и более химически устойчивыми, чем LSSmScarlet. LSSmScarlet2 и LSSmScarlet3 созревали в 1,8 раза быстрее и в 3 раза медленнее, чем LSSmScarlet, соответственно. Благодаря более высокой рН-стабильности и более быстрому созреванию LSSmScarlet3-LAMP3 фьюжен-белок был в 2,2 раза ярче, чем LSSmScarlet-LAMP3 в лизосомах живых животных клеток. Белки были успешно применены для конфокальной визуализации структурных белков в живых животных клетках. Также была решена кристаллическая структура белка LSSmScarlet2 с разрешением 1,41 Å с использованием синхротронного излучения (Рис. 1). Направленный мутагенез белка LSSmScarlet2 на основе анализа структуры позволил выявить роль остатка Т74 в улучшении его рН и химической стабильности.

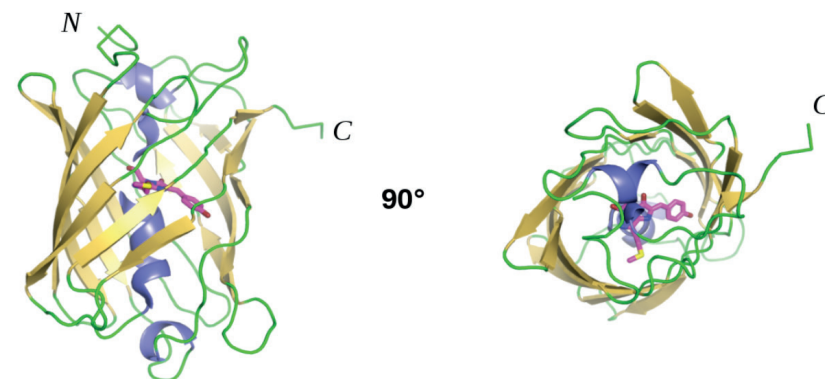


Рис. 1. Общая структура LSSmScarlet2.

Работа выполнена в рамках темплана НБИКС-ит НИЦ Курчатовский Институт.

Список литературы:

1. Chudakov D. M., Matz M. V., Lukyanov S., Lukyanov K. A. Fluorescent proteins and their applications in imaging living cells and tissues. *Physiological reviews* 2010, 90, (3), 1103—63.
2. Subach O. M., Vlaskina A. V., Agapova Y. K., Dorovatovskii P. V., Nikolaeva A. Y., Ivashkina O. I., Popov V. O., Piatkevich K. D., Khrenova M. G., Smirnova T. A., Boyko K. M., Subach F. V. LSSmScarlet,

dCyRFP2s, dCyOFP2s and CRISPRed2s, Genetically Encoded Red Fluorescent Proteins with a Large Stokes Shift. Int J Mol Sci. 2021, 22 (23), 12887.

CHEMICALLY STABLE GENETICALLY ENCODED RED FLUORESCENT PROTEINS WITH A LARGE STOKES SHIFT

Subach O. M.¹, Vlaskina A. V.¹, Agapova Yu. K.¹, Samygina V. R.^{1,2}, and Subach F. V.¹

¹ Complex of NBICS Technologies, National Research Center “Kurchatov Institute”, Moscow, Russia;

² Institute of Crystallography of Federal Research Scientific Center “Crystallography and Photonics” of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

e-mail: subach_fv@nrcki.ru

Abstract: New LSSmScarlet2 and LSSmScarlet3 red fluorescence proteins with a large Stokes shift were developed. Proteins were more photostable and had enhanced chemical stability as compared to the LSSmScarlet progenitor. LSSmScarlet3 in fusion with LAMP3 protein was 2.2-fold brighter than LSSmScarlet in lysosomes of live mammalian cells. Crystal structure of LSSmScarlet2 was solved.

Key words: LSSFP; protein engineering; red fluorescent; X-ray analysis

УДК-612.08

СВЯЗЬ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНЫХ ПАТТЕРНОВ С ИНДИВИДУАЛЬНЫМ УРОВНЕМ ИМПУЛЬСИВНОСТИ У ВЫСОКОТРЕВОЖНЫХ ДОБРОВОЛЬЦЕВ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-103-110

Хайруллина Г. М.^{1,2}, Панфилова Е. А.¹, Мартынова О. В.^{1,2}

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия

² Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Россия

Аннотация: Импульсивность часто связана с тревожностью и влияет на качество исполнительных функций. С помощью метода айтрекинга мы проверили гипотезу о влиянии уровня импульсивности на глазодвигательную активность у лиц с высоким уровнем тревожности. Участвующие в исследовании двадцать добровольцев с высоким уровнем тревожности и низким уровнем импульсивности (ВТ+НИ) и четырнадцать человек с высоким уровнем тревожности и высоким уровнем импульсивности (ВТ+ВИ) выполняли антисаккадные задачи в трех блоках, отличающихся способами разделения по времени появления целевого стимула (step, overlap, gap). Целевыми стимулами служили изображения нейтральной, положительной или отрицательной эмоциональной окраски в “step”, “gap”-дизайнах и периферические стимулы в виде квадрата в “overlap”-последовательности. Значительные различия наблюдались между группами в латентности регулярных ошибок в overlap-последовательности и в амплитуде регулярных ошибок в gap-последовательности. Лица с ВТ+ВИ совершали регулярные ошибки с большей латентностью в overlap-блоке и с меньшей амплитудой в gap-блоке только на нейтральные стимулы. Мы предполагаем, что сниженный тормозной контроль и ухудшенное качество внимания в группе с ВТ+ВИ проявлялись в увеличенной латентности и уменьшенной амплитуде регулярных ошибок в антисаккадной задаче при просмотре нейтральных изображений.

Ключевые слова: тревожность, импульсивность, антисаккадная задача, айтрекинг.

Введение

Импульсивность является центральной проблемой, являющейся преморбидным свойством в развитии психических расстройств,

таких как синдром дефицита внимания и гиперактивности, злоупотребление психоактивными веществами, игромания, некоторые расстройства личности и другие психопатологические синдромы, характеризующиеся проблемами импульсного контроля [1]. Импульсивность влияет не только на развитие психопатологии, но и сказывается на обучении, здоровье (курение, ожирение, несчастные случаи) и общем благополучии людей [2].

Традиционные концепции предполагают, что импульсивность может демонстрировать негативную связь с тревожностью. Некоторые исследования поддерживают предположение о том, что тревожность может влиять на импульсивность у людей с предрасположенностью к поведенческой расторможенности [3]. Более того, была выдвинута гипотеза Тейлора и др., предполагающая, что тревожность может служить защитным фактором от расторможенных, потенциально вредных действий, которые могут привести к негативным последствиям [3]. Однако в более недавнем исследовании было показано, что повышенная тревожность у пациентов с биполярно-аффективным расстройством повышает уровень их импульсивности, что может осложнить заболевание [4]. Таким образом, необходимы дальнейшие исследования для диагностики уровня импульсивности и тревожности и их влияния на развитие психических расстройств.

Изучение глазодвигательных реакций может дать интегративное представление о тормозном контроле, включая как моторные, так и когнитивные аспекты импульсивного поведения. Антисаккадная задача является наиболее эффективной нейробиологической парадигмой для изучения импульсивности. С помощью антисаккадной задачи можно измерить функции тормозного контроля и внимания [5]. Так как нарушенный тормозной контроль может быть связан с регуляцией эмоций, тип эмоциональной валентности в изображениях (позитивный, негативный, нейтральный) влияет на движения глаз при визуальном поиске, его контроле, а также на продолжительность взгляда [6]. В связи с тем, что импульсивность является ключевым признаком многих психических расстройств нами была поставлена цель проверить особенности глазодвигательных реакций при выполнении антисаккадной задачи с различными типами временных последовательностей и эмоционально-окрашенными стимулами у здоровых добровольцев, разделенных на 2 группы: лица с высокой тревожностью и низкой импульсивностью (ВТ+НИ) и лица с высокой тревожностью и высокой импульсивностью (ВТ+ВИ).

Методика

Общая численность выборки составляла 34 женщины (средний возраст: 20.2+/-0.5), из которых: 20 человек с ВТ+НИ (ВТ — высокая тревожность, НИ — низкая импульсивность) и 14 человек с ВТ+ВИ (ВТ — высокая тревожность, ВИ — высокая импульсивность). Для определения уровня тревожности и импульсивности участниками были заполнены шкала тревожности Спилбергера-Ханина и шкала импульсивности Баррата. После заполнения шкал добровольцы проходили тренировочный тест антисаккадной задачи. После тренировки запускались 3 блока антисаккадных задач с различным дизайном синхронизации стимулов между центральной фиксацией и целевыми стимулами: блок 1 — «step», блок 2 — «overlap», блок 3 — «gap». В задаче на антисаккады участники должны смотреть в противоположном направлении от представленного визуального стимула. В «step»-последовательности после фиксации на центральный стимул (700—1500 мс) в виде изображения конкретной модальности (нейтральная, позитивная, негативная), по сторонам которого находились периферические стимулы (квадраты — 300*250 мм), центральный стимул появлялся справа или слева экрана на расстоянии 2,5 градусов. В этот момент участник должен был совершить антисаккаду, то есть посмотреть в противоположном направлении от оставшегося изображения на экране. В «overlap»-последовательности после аналогичной фиксационной процедуры, исчезал один из периферических стимулов (квадрат) на одной из сторон, при этом оставался центральный и периферический стимул на другой стороне. По истечению 200 мс исчезал центральный стимул, после которого необходимо было посмотреть в противоположную сторону от оставшегося периферического стимула. В «gap»-последовательности после фиксации исчезал центральный стимул, оставались периферические на 200 мс, после чего центральный стимул появлялся на одной из сторон экрана. Участникам необходимо было совершить антисаккаду от центрального стимула. «Gap» и «overlap»-последовательности позволяют оценить свойства внимания с помощью эффектов задержки и перекрытия [7].

Центральными стимулами в задачах служили изображения нейтральной, положительной или отрицательной эмоциональной окраски, периферическими стимулами — квадраты (300*250 мм.). Каждый участник выполнял 300 антисаккадных задач, по 100 задач в каждом блоке, из них 60 задач — нейтральной модальности, 20 —

позитивной, 20 — негативной. Изображения позитивной и негативной модальности были взяты из базы International Affective Picture System (IAPS) [8].

Данные были разделены на пробы с правильными антисаккадами и пробы с ошибочными саккадами. Ошибочные саккады с латентностью ответа от 90 до 140 мс относили к экспресс-ошибкам, а с латентностью более 140 мс — к регулярным ошибкам. У всех участников обеих групп измерялись следующие параметры для каждого типа эмоционального стимула для каждого из трех блоков в отдельности: частота регулярных ошибок; частота экспресс-ошибок, средняя латентность правильных антисаккад; средняя латентность для экспресс- и регулярных ошибочных саккад; средняя амплитуда правильных антисаккад; средняя амплитуда экспресс- и регулярных ошибочных саккад; средняя скорость правильных антисаккад; средняя скорость экспресс- и регулярных ошибочных саккад. Тест Шапиро-Уилка был использован для проверки нормального распределения выборки. F-критерий использовался для сравнения дисперсий двух выборок из нормального распределения. В случае нормального распределения изучаемые параметры сравнивали с помощью дисперсионного анализа (ANOVA), в котором использовались 3 уровня сравнения между группами (участники VT+НИ по сравнению с участниками с VT+ВИ), 3 уровня блоков ("step", "overlap", "gap") и 3 уровня по модальности раздражителей (нейтральные, положительные и отрицательные). В качестве апостериорного сравнения использовался тест Тьюки HSD. В случае ненормального распределения критерий Данна использовался как непараметрический эквивалент ANOVA, а критерий Тьюки использовался как post-hoc, соответственно. Критерий Фридмана был применен для межгруппового post-hoc сравнения, чтобы выявить влияние порядка блоков антисаккадной парадигмы на параметры движения глаз. Сообщаются только результаты статистических тестов, прошедших порог p-значения 0,05.

Результаты и их обсуждение

Сравнение групп показало, что у участников с VT+ВИ была длиннее средняя латентность регулярных ошибок в «overlap» дизайне на нейтральные стимулы ($p = 0.0105$) и короче средняя амплитуда регулярных ошибок в «gap» дизайне на нейтральные стимулы ($p = 0.033$) (Рис. 1). По остальным параметрам достоверных отличий между группами не наблюдалось.

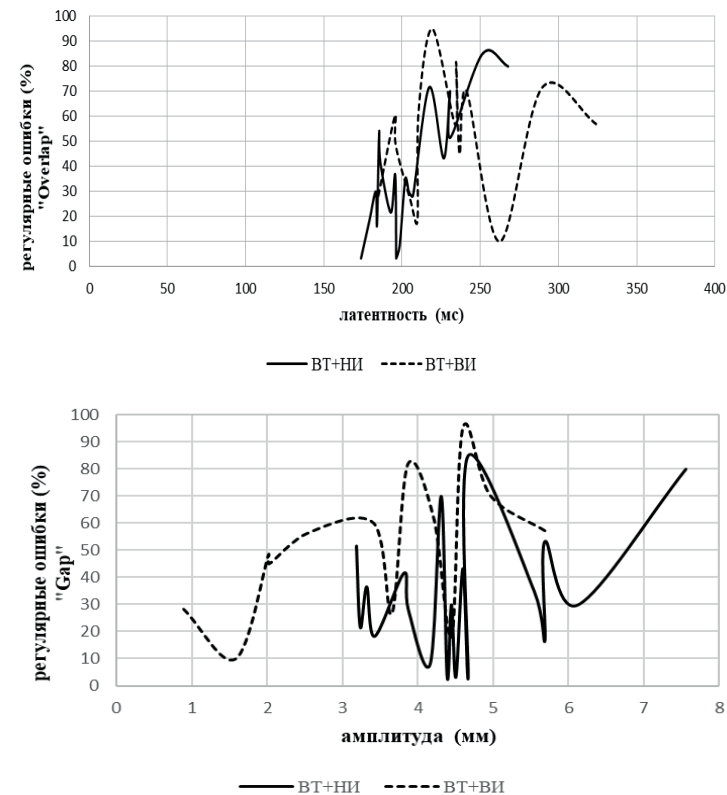


Рис. 1. Латентность регулярных ошибок в «overlap» дизайне на нейтральные стимулы у людей с VT+НИ и VT+ВИ (слева); амплитуда регулярных ошибок в «gap» дизайне на нейтральные стимулы у людей с VT+НИ и VT+ВИ (справа).

Мы предполагаем, что высокий уровень импульсивности связан с удлинением латентности ошибочной антисаккады в связи с дефицитом тормозного контроля и сниженного уровня внимания. Замедление латентности антисаккад отражает дополнительную обработку времени, необходимую для подавления рефлекторной саккады по отношению к периферическому стимулу и изменения программы саккады для создания антисаккады [9], а также может являться следствием трудности поддержания внимания [10]. Возможно, что низкое смысловое содержание нейтральных стимулов приводило к снижению внимания у высокоимпульсивных участ-

ников, что отражает нарушение тормозного контроля. При этом “overlap” дизайн антисаккадной задачи позволяет участникам заранее знать целевые стимулы, но ответ должен быть дан позже. Ожидание подходящего момента для ответа связано с более длительной концентрацией внимания, увеличением времени для принятия решения, что возможно влияет на увеличение латентного периода регулярных ошибок у людей с высоким уровнем импульсивности. В “gap” блоке более укороченная амплитуда регулярных ошибок на нейтральные стимулы в группе с высокой импульсивностью может также косвенно отражать уровень внимания. Осознав ошибку, участники с высокой импульсивностью могли остановиться раньше, чем участники с низкой импульсивностью, что связывается с тем, что в “gap” дизайне задержка с исчезновением центрального стимула дает возможность быстрому переключению внимания, в отличие от “Overlap” последовательности. Полученные результаты согласуются с ранее опубликованными данными, о том что различные дизайны антисаккадной задачи способны выявить особенности тормозного контроля и переключения внимания у различных клинических групп [11], и в данном случае у лиц с высокой импульсивностью.

Список литературы:

1. Nigg JT. Attention deficits and hyperactivity-impulsivity: what have we learned, what next? *Dev Psychopathol.* 2013 Nov;25 (4 Pt 2):1489—503. doi: 10.1017/S0954579413000734.
2. Rebetz MML, Rochat L, Barsics C, Van der Linden M. Procrastination as a Self-Regulation Failure: The Role of Impulsivity and Intrusive Thoughts. *Psychol Rep.* 2018. 121 (1):26—41. doi: 10.1177/0033294117720695.
3. Taylor CT, Hirshfeld-Becker DR, Ostacher MJ, Chow CW, LeBeau RT, Pollack MH, Nierenberg AA, Simon NM. Anxiety is associated with impulsivity in bipolar disorder. *J Anxiety Disord.* 2008 Jun;22 (5):868—76. doi: 10.1016/j.janxdis.2007.09.001.
4. Çörekçioğlu S, Cesur E, Devrim Balaban Ö. Relationship between impulsivity, comorbid anxiety and neurocognitive functions in bipolar disorder. *Int J Psychiatry Clin Pract.* 2021 Mar;25 (1):62—72. doi: 10.1080/13651501.2020.1833040.
5. Hutton SB, Ettinger U. The antisaccade task as a research tool in psychopathology: a critical review. *Psychophysiology.* 2006 May;43 (3):302—13. doi: 10.1111/j.1469—8986.2006.00403.x.

6. Pishyareh E, Tehrani-Doost M, Mahmoodi-Gharaie J, Khorrami A, Rahmdar SR. A comparative study of sustained attentional bias on emotional processing in ADHD children to pictures with eye-tracking. *Iran J Child Neurol.* 2015 Winter;9 (1):64—70. PMID: 25767541.
7. Amestoy A, Guillaud E, Bucchioni G, Zalla T, Umbricht D, Chatham C, Murtagh L, Houenou J, Delorme R, Moal ML, Leboyer M, Bouvard M, Cazalets JR. Visual attention and inhibitory control in children, teenagers and adults with autism without intellectual disability: results of oculomotor tasks from a 2-year longitudinal follow-up study (InFoR). *Mol Autism.* 2021 Nov 13;12 (1):71. doi: 10.1186/s13229—021—00474—2.
8. Lang PJ, Bradley MM, Cuthbert BN. International Affective Picture System (IAPS): Technical Manual and Affective Ratings. NIMH Center for the study of Emotion and Attention, 1997.
9. Maruff P, Purcell R, Tyler P, Pantelis C, Currie J. Abnormalities of internally generated saccades in obsessive-compulsive disorder. *Psychol Med.* 1999 Nov;29 (6):1377—85. doi: 10.1017/s0033291799008843.
10. de Wit, H. (2009). Impulsivity as a determinant and consequence of drug use: a review of underlying processes. *Addiction biology,* 14 (1), 22—31. doi: 10.1111/j.1369—1600.2008.00129.x
11. Everling S, Fischer B. The antisaccade: a review of basic research and clinical studies. *Neuropsychologia.* 1998 Sep;36 (9):885—99. doi: 10.1016/s0028—3932 (98)00020—7. PMID: 9740362.

ASSOCIATION OF EYE-MOVEMENT PATTERNS IN ANXIETY WITH INDIVIDUAL LEVEL OF IMPULSIVITY

Khayrullina G. M.^{1,2}, Panfilova E. A.¹, Martynova O. V.^{1,2}

¹ Institute of higher nervous activity and neurophysiology of RAS, Moscow, Russia

² National research university “Higher school of economics”, Moscow, Russia

Abstract: Impulsivity often occurs with anxiety and affects the quality of executive functions. Using the eye-tracking method, we tested the influence of the level of impulsivity on oculomotor activity in participants with high anxiety. Twenty volunteers with a high level of anxiety and a low level of impulsivity (HA + LI) and fourteen volunteers with a high level of anxiety and a high level of impulsivity (HA + HI) performed anti-saccade tasks in three blocks, which differ in time of the target stimulus appearance (step, overlap, gap). The target stimuli were images of neutral, positive, or negative emotions in the step, gap

blocks. A square served as peripheral stimuli in the overlap sequence. The groups differed in the latency of regular errors in the overlap sequence and the amplitude of regular errors in the gap sequence. Individuals with HA+HI demonstrated regular errors with a higher latency in the overlap block and a lower amplitude in the gap block only in response to neutral stimuli. Our results imply that reduced inhibitory control and impaired attention in the HA+HI group could manifest in the increased latency and decreased amplitude of regular errors in the antisaccade task when viewing neutral images.

Key words: anxiety, impulsivity, antisaccade task, eye-tracking.

УДК 612.84

ВОСПРИЯТИЕ НЕОСОЗНАВАЕМЫХ ЗРИТЕЛЬНЫХ СИГНАЛОВ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-111-117

Шелепин Ю. Е., Хараузов А. К., Жукова О. В.

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

e-mail: yshelepina@yandex.ru

Аннотация: Представлены психофизиологические исследования восприятия. Разработаны методы маскировки сигналов. Развита методика выявления неосознаваемого восприятия по произвольным реакциям человека с помощью объективных физиологических методов интегративной оценки состояния человека. С помощью психофизиологических методов регистрации движения глаз, ЭЭГ и фМРТ выявлены маркеры неосознаваемого восприятия, установлено влияние неосознаваемого восприятия на принятие решений, осуществляемых в нейронных сетях префронтальной коры. Предложены алгоритмы описания работы крупномасштабных нейронных сетей, модель оппонентных взаимодействий вентральной и дорзальной нейронных сетей и реципрокных отношений нейронных сетей. Показано как взаимосвязь осознаваемого и неосознаваемого восприятия обеспечивает принятие решения.

Ключевые слова: зрение, восприятие, маскировка, неосознаваемый стимул.

Введение.

В зрительной системе человека информация обрабатывается в различных каналах и может проходить в режимах как осознанного, так и неосознанного восприятия. Обычно ни интроспективно, ни путем опроса нельзя установить, поступила ли та или иная зрительная информация неосознанно. Дело в том, что сохраненную в памяти человека информацию о наблюдаемых сценах можно условно разделить на два типа. Малая часть информации об изображениях доступна на сознательном уровне. Другую, большую, но скрытую в подсознании, часть информации сознательными усилиями извлечь трудно. Но она влияет на поведение человека, на принятие им решений. Для извлечения воспринятой, но неосознаваемой информации, необходимы объективные методы исследования.

Цель проведенных работ — обнаружить неосознаваемые, но поступившие в мозг сигналы, по произвольным движениям глаз, мимики или с помощью ЭЭГ и фМРТ.

Методы, результаты и их обсуждение.

Контроль неосознаваемого восприятия с помощью фМРТ. Методом функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) исследовали изменения активности мозга при неосознаваемом восприятии изображения — лица человека [1]. Изображения маскировали с помощью динамической мультипликативной помехи, интенсивность которой подбирали таким образом, чтобы максимально затруднить восприятие лица. Внимание испытуемых отвлекали от скрытого изображения задачей слежения за движущимся объектом — кольцом Ландольта, которое передвигалось по всему стимульному полю. Изменения уровня оксигенации крови (BOLD-сигнала), отражающего изменения нейронной активности в тканях мозга в ответ на предъявление замаскированных лиц, сравнивали с контрольными условиями, в которых динамическая помеха перекрывала скопление из случайно перемешанных фрагментов изображений лица. Таким образом, в обоих случаях основные физические характеристики стимуляции (яркость, контраст, размер, частота мелькания помехи), равно как инструкция и сложность задания, оставались неизменными. Менялась лишь структура замаскированного изображения. Установили, что предъявление изображений лиц вызывает достоверное увеличение активности в затылочно-височных областях мозга (BA19 и BA37). У испытуемых, заметивших скрытые лица, уровень активации в этих областях оказался достоверно выше, чем у незаметивших, по относительно количеству активированных вокселей в заданном объеме мозга. Таким образом, с помощью фМРТ было показано, что, даже если объект остался незамеченным, мозг наблюдателя неосознанно обрабатывает информацию о нем. Совпадение карт активации у испытуемых, заметивших или не заметивших скрытый объект, предполагает, что осознанное и неосознанное восприятие лиц обеспечивается одними и теми же структурами мозга. Переход к осознанному восприятию обеспечивается за счет повышения активности областей мозга, участвующих в обработке данного сигнала. Эти результаты не исключают существование дополнительного, более быстрого пути проведения неосознаваемой информации, по которому могут проходить зрительные сигналы об опасности, требующие незамедлительной реакции всего организма [2].

Контроль неосознаваемого восприятия с помощью регистраций движения глаз. Группе испытуемых из 13 человек предъявляли замаскированную фотографию мужского лица на периферии поля зрения [3]. Маскировку осуществляли добавлением мультипликативной динамической помехи в виде случайного набора квадратов, 20 из которых были прозрачны и несли 20 % информации об изображении, а остальные 80 были окрашены в серый цвет, скрывая 80 % картинки. Положение прозрачных и непрозрачных окон менялось случайным образом каждые 100 мс. Закамуфлированные изображения одного и того же лица предъявляли на периферии поля зрения — слева и справа от точки фиксации в центре экрана. Внимание испытуемых привлекали к центру экрана задачей по выравниванию яркости двух вертикальных полосок. Длительность стимуляции составляла 3 мин. За это время, если человек не отвлекался от задачи и не отводил взгляд от центра экрана, он был не в состоянии заметить лицо, воспринимая мелькание на периферии как отвлекающий фактор, усложняющий выполнение задания по выравниванию яркости полосок. Практически все наблюдатели успешно справлялись с задачей выбора и не догадывались о том, что им предъявляли на самом деле. Испытуемым, не заметившим лицо на периферии, после стимуляции и опроса было предложено рассмотреть изображение, состоящее из 10 незнакомых мужских лиц, расположенных по кругу. Время просмотра составляло 30 с. Во время просмотра у испытуемых регистрировали траекторию движения взора по этой картинке. Анализировали количество перемещений взора и длительность фиксаций на каждом из 10 лиц. Полученные данные сравнивали с результатами другой, контрольной, группы испытуемых из 14 человек, которым до этого не проводили стимуляцию с замаскированным изображением. Результаты анализа движений взора показали, что только те испытуемые, которым ранее предъявляли замаскированное изображение лица, чаще и дольше смотрят именно на это лицо. Эффект был особенно выражен в первые секунды рассматривания. Вероятно, образ скрытого лица накапливается и запоминается наблюдателем, хотя им и не осознается. В результате, при предъявлении этого изображения в круге среди других, ему подобных, наблюдатели большее время смотрят именно на него, хотя и не отдают себе отчет об этом.

Контроль неосознаваемого восприятия по произвольным движениям мимических мышц. В наших исследованиях

электрическую активность мышц *Zygomaticus major* (растягивает углы рта, активируется, когда человек улыбается) и *Corrugator supercillii* (сдвигает брови внутрь, активируется, когда человек хмурится) регистрировали у 12 испытуемых во время предъявления набора фотографий людей с различными эмоциями [3, 4]. Каждый наблюдатель участвовал в двух экспериментах — сначала вариант с неосознанным предъявлением эмоциональных стимулов, затем, после короткого отдыха, вариант с осознанным предъявлением. В качестве стимулов использовали изображения мужских и женских лиц с одной и той же эмоцией, скомпонованные в матрицы 2*2. Матрицы могли быть двух типов по содержанию эмоций: «веселые» и «грустные». Для создания условий неосознанного восприятия применили метод обратной маскировки. В качестве маскировочного изображения использовали матрицу, сходную по размеру с тестовыми матрицами, но состоящую из случайных фрагментов фотографий с нейтральной эмоцией. Стимуляция начиналась с предъявления последовательности из двух маскировочных матриц, после которых предъявляли одну матрицу эмоциональных лиц. Такой цикл повторяли три раза с разными реализациями матриц, но с одинаковой эмоцией. В итоге, каждая такая последовательность содержала 3 разных реализации матриц с «эмоциональными» лицами одного типа — либо «веселыми», либо «грустными». Многократно повторяли маску и сигнал. В конце каждого цикла экран в течение одной секунды оставался черным, затем появлялась тестовая матрица с нейтральными лицами. Наблюдатель должен был оценить, в условиях принудительного выбора, к какому эмоциональному типу принадлежит данная матрица — веселому или грустному, и нажать соответствующую кнопку. Такой вопрос предлагали наблюдателям для того, чтобы определить степень влияния предшествующих эмоциональных стимулов на эмоциональное восприятие нейтральных лиц. Сразу после нажатия наблюдателем на кнопку экран становился черным, и через некоторое время начиналась новая последовательность матриц. Соотношение времен предъявления «эмоциональной» и маскировочной матрицы было подобрано эмпирически так, чтобы в случае неосознанного предъявления исключить всякую возможность наблюдателю заметить вставку с матрицей «эмоциональных» лиц. В обоих режимах восприятия тонус мышцы *Zygomaticus major* увеличивается в ответ на предъявление фотографий с положительными эмоциями, то есть испытуемые непро-

извольно и незаметно улыбаются в это время. Предъявление фотографий с грустными лицами, наоборот, приводит к уменьшению напряжения в этой мышце улыбка «сходит с лица» испытуемых. Статистический анализ доказал достоверность отличий в реакциях на грустные и веселые лица (парный непараметрический t-критерий, $P < 0.05$). Электромиограммы позволяют зафиксировать эмоциональную реакцию человека при восприятии эмоционально окрашенных стимулов как на осознаваемом, так и на неосознаваемом уровне [4, 5].

Влияние неосознаваемого восприятия на принятие решений. Как неосознанно воспринятые сигналы влияют на величину правильных ответов и на время реакции (прайминг-эффект) и процесс принятия решений? Для ответа на данный вопрос Ольгой Вахрамеевой и ее соавторами был подготовлен набор стимулов на основе японского алфавита — хираганы. Были отобраны семь наиболее простых и при этом непохожих друг на друга символов. Эти символы просты как буквы, но для испытуемых незнакомы [6]. Задачей испытуемых было запомнить символ, предъявленный на короткое время в центре экрана, и затем выбрать его из четырех символов, расположенных на периферии поля зрения. Перед принятием решения на короткое время предъявляли стимул-подсказку, который мог быть верным (конгруэнтный праймер) или неверным (неконгруэнтный праймер). Исследовали влияние относительного размера тестовых стимулов и праймеров, временных характеристик предъявления символов, наличия/отсутствия помехи на процент правильных ответов и на время реакции при выполнении задачи принудительного выбора. Установлено, что прайминг зависит от соотношения размеров тестового изображения и подсказки, но главное то, что прайминг-эффект был обнаружен только при наиболее сложных условиях задачи (при наложении мультипликативной помехи). Это означает, что человек «прислушивается» к неосознанно воспринятой подсказке только в случае неопределенности, когда принятие решения дается с трудом. Таким образом, воспринятая неосознанно зрительная информация может храниться в памяти, изменять эмоциональный фон человека, влиять на принятие решений, предупреждать об опасности. Предположительно, способность мозга неосознанно обрабатывать информацию — это врожденный адаптационный механизм, который помогает выживать в опасных условиях окружающей среды. Это то, что мы называем интуицией.

Закключение.

В данном докладе представлены результаты собственных исследований выявления маркеров неосознаваемого восприятия и принятия решений. Наличие неосознанно воспринятой информации в условиях неопределенности обычно нельзя установить субъективными методами. Для этого необходимо провести физиологический контроль, что и было сделано. Представлены результаты измерений движения глаз и напряжения лицевых мышц, проведена функциональная магнитно-резонансная томография и выполнены психофизические измерения. На основании результатов проведенных исследований выявлены физиологические маркеры неосознанного восприятия зрительного сигнала и его влияния на принятие решений, произвольные движения и целенаправленную деятельность человека.

Список литературы:

1. Хараузов, А.К., Васильев, П.П., Соколов, А.В., Шелепин Ю.Е., Кувалдина М.Б., Борачук О.В., Фокин В.А., Пронин С.В. Восприятие изображений в задачах зрительного поиска в условиях динамической помехи//Оптический журнал, 2015. т. 82, № 5, с. 42—55.
2. Tamietto, M., de Gelder, B. Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals//Nature Reviews Neuroscience, 2010. vol. 11, no. 10, pp. 697—709. <https://doi.org/10.1038/nrn2889>
3. Шелепин, Ю.Е., Хараузов, А.К., Жукова, О.В., Пронин С.В., Куприянов М.С., Цветков О.В. Маскировка и обнаружение скрытых сигналов в динамических изображениях//Оптич. журн., 2020.87, 10, 89—102. <https://doi.org/10.17586/1023—5086—2020—87—10—89—102>
4. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981.
5. Шелепин, Ю.Е., Хараузов А.К., Вахрамеева О.А., Жукова, О.В., Пронин С.В., Цветков О.В., Скуратова К.А., Шелепин Е.Ю. Неосознаваемые зрительные сигналы и произвольные реакции человека. Интегративная физиология, 2021, т. 2, № 4
6. Вахрамеева, О.А., Хараузов, А.К., Пронин, С.В. Шелепин Ю.Е.. (2016) Зрительный прайминг при распознавании мелких изображений в сцене, содержащей объекты разного размера. Физиология человека, т. 42, № 5, с. 39—48.

UNCONSCIOUS VISUAL SIGNALS AND HUMAN INVOLUNTARY REACTIONS

Shelepin Yu. E., Harauzov A. K., Zhukova O. V.

I. P. Pavlov Institute of Physiology Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia
e-mail: yshelepin@yandex.ru

Abstract: The psychophysiological studies of perception, on the example of the perception of images containing conscious and unconscious (hidden) faces are presented. Methods for masking signals and methods to detect unconscious perception by involuntary reactions of a person have been developed. The algorithms for describing the operation of large-scale neural networks are proposed. By psychophysiological methods of eye movement registration, EEG and fMRI the markers of unconscious perception were discovered. The influence of unconscious perception on decision-making carried out in the neural networks of the prefrontal cortex has been experimentally established. A model of opponent interactions between ventral and dorsal neural networks and reciprocal relations of neural networks of various structures of the prefrontal cortex is proposed. An assumption is put forward about how the relationship between conscious and unconscious perception ensures decision-making and the effectiveness of purposeful human behavior.

Key words: vision, perception, masking, unconscious stimulus, purposeful activity.

АВТОМАТИЗИРОВАННОЕ ВЫДЕЛЕНИЕ РЕТИНОТОПИЧЕСКИХ ЗОН НА ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ СРЕЗАХ СЛОИСТЫХ СТРУКТУР

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-118-122

Шкорбатова П. Ю., Ляховецкий В. А.,
Меркульева Н. С., Алексеенко С. В.

ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: polinavet@yandex.ru

Аннотация: Разработан способ выявления неоднородности нейронных структур мозга по результатам автоматизированного анализа морфометрических и пространственных характеристик в последовательности сегментов этих структур, выделенных на гистологических срезах.

Ключевые слова: анализ изображений, гистологические срезы, наружное коленчатое тело, бинокулярное зрение.

Одним из фундаментальных этапов анализа гистологических изображений является сегментация, локальная, при которой в изображении выделяются некоторые отдельные известные структуры (например, ядра клеток), или глобальная, при которой изображение разбивается на информативные зоны [1]. Глобальная сегментация может проводиться как вручную, специалистом, так и автоматическом режиме. В последнем случае на основе априорной информации об исследуемом органе или ткани подбирается структура “сеток”, разбивающая его на некоторые сегменты [2]. Далее узлы этих сеток могут быть модифицированы в интерактивном режиме [3].

Среди нейронных структур головного мозга основным проекционным таламическим ядром, через которое в зрительную кору поступает 90 % информации, является наружное коленчатое тело. Нейроны, расположенные в различных слоях дорсального ядра НКТ (НКТд), монокулярны, то есть получают входы либо от сетчатки левого, либо от сетчатки правого глаза. При этом НКТд организовано ретинотопически: участки, близкие к центральному вертикальному меридиану (ЦВМ) поля зрения, проецируются в медиальную об-

ласть ядра, а удаленные от ЦВМ — в латеральную область; представительство центрального горизонтального меридиана находится в средней части НКТд, при этом верх поля зрения проецируется в каудальную часть НКТд, а низ поля зрения — в ростральную [4, 5]. Такая ретинотопически упорядоченная слоистая структура делает НКТд удобным объектом для выявления различий во влияниях разных форм нарушений бинокулярного зрительного опыта на монокулярные зрительные пути.

Известно, что нарушения бинокулярного зрительного опыта, такие как косоглазие или монокулярная депривация, по-разному влияют на зрительные функции в различных частях поля зрения [6—8]. Гистологические характеристики различных участков слоев НКТд при таких нарушениях также различаются: в слоях, получающих информацию из депривированного или отклоненного глаза, уменьшается размер нейронов, меняется плотность их распределения [6, 7, 9, 10], а также снижается яркость окрашивания тел нейронов и нейропиля [6, 7, 11], что свидетельствует об изменении их функции. В связи с этим возникла необходимость разработать способ анализа гистологических характеристик слоев НКТд в зависимости от эксцентриситета.



Рис. 1. А — изображение фронтального среза НКТд, окрашенного при помощи антител SMI-32, с нанесенными на него внешними границами слоев А и А1 и границы между слоями А и А1. Градусы эксцентриситета указаны на основании ретинотопических карт Сандерсона [Sanderson, 1971]; Б — Разбиение слоев А и А1 НКТд на сегменты (см. текст).

Поскольку НКТд имеет сложную трехмерно изогнутую форму, форма слоев А и А1 на фронтальном срезе различается в зависимости от ростокаудального положения такого среза в пределах НКТд. Слои в ростральной части НКТд, в которых представлен низ поля

зрения, имеют изогнутую форму, тогда как слои в средней и каудальной частях НКТд имеют прямолинейные границы [5]. При этом подходящие модели генерации сеток для сегментации НКТд отсутствуют. Сегментирование таких срезов с помощью известных программных средств, представленных в [3], также затруднено за отсутствием объективных критериев выделения сегментов в полуавтоматическом режиме.

Для разрешения этой проблемы нами был разработан способ, позволяющий выделять популяции нейронов в нейронных структурах, имеющих на гистологических срезах границы любой кривизны. Рассмотрим сущность способа на примере анализа срезов НКТд.

На замороженных фронтальных срезах НКТд кошки выявляли иммуногистохимически тела нейронов при помощи моноклональных антител SMI-32, которые связываются с нефосфорилированными доменами тяжелого белка нейрофиламентов — одного из основных элементов цитоскелета нейронов — и маркируют, в основном, нейроны Y-типа [Burnat et al., 2012]. На оцифрованных изображениях срезов НКТд с помощью различных графических маркеров отмечали вручную внешние границы слоя A и A1, внутреннюю границу между этими слоями, а также окрашенные нейроны (рис. 1 А). Выделенные границы автоматически аппроксимировали наборами прямолинейных отрезков. Полученные наборы отрезков были разделены на заданное количество фрагментов равной длины. Внешние вершины фрагментов нумеровались слева направо для каждого из слоев (в данном примере, от 1 до 11, см. рис. 1 Б). Затем эти внешние вершины, имеющие в слоях A и A1 одинаковые порядковые номера, соединялись между собой. В результате каждый из слоев НКТд оказывался автоматически разбит на заданное (в данном примере, десять) число сегментов (рис. 1 Б). Форма сегментов была подобна форме ретинопических зон, приведенных на картах [5]: популяция нейронов каждого из секторов образовывала искомую ретинопическую зону. В каждой такой зоне (сегменте) автоматически подсчитывается количество нейронов, удаленность каждого нейрона от границ слоев, а также площадь сегмента и средняя яркость сегмента. Полученные данные можно использовать для сравнения изменений в участках одного слоя с разным эксцентриситетом, а также участках разных слоев с одинаковым эксцентриситетом. Предложенный способ открывает возможности для изучения распределения нейронов как на срезах НКТд, так и на срезах иных слоистых структур (например, спинного мозга, передних холмов,

гиппокампа, церебральной коры и пр.) любой формы и выявлений структурных особенностей, возникающих в процессе онтогенеза или вызванных нарушением сенсорного или моторного опыта.

Работа поддержана грантом РФ № 21—15—00235 (разработка программного обеспечения).

Список литературы:

1. Gurcan M. N., Boucheron L. E., Can A., Madabhushi A., Rajpoot N. M., Yener B. Histopathological image analysis: a review. *IEEE Rev Biomed Eng.* 2009. 2: 147—171.
2. Сидорин В. С. Патент РФ 2013765. Способ определения численной плотности и объема элементов микроскопических структур в тканях. МПК G01N 1/28, G01N 33/48. Приор. 14.08.1990.
3. Быстров Д., Кутра Д. Б. Патент РФ 2743577. Оптимизация взаимодействий пользователя при сегментации. МПК G06T 7/00, G06F 3/0484. Приор. 01.11.2016
4. Bishop P. O., Kozak W., Levick W. R., Vakkur G. J. The determination of the projection of the visual field onto the lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Physiol. Lond.* 1962. 163: 503—539.
5. Sanderson K. J. The projection of the visual field to the lateral geniculate and medial interlaminar nuclei in the cat. *J Comp. Neurol.* 1971. 143 (1): 101—108.
6. Ikeda H., Jacobson S. G. Nasal field loss in cats reared with convergent squint: behavioral studies. *J Physiol.* 1977. 270 (2): 367—381.
7. Ikeda H., Plant GT, Tremain KE. Nasal field loss in kittens reared with convergent squint: neurophysiological and morphological studies of the lateral geniculate nucleus. *J Physiol.* 1977;270 (2):345—366.
8. Sireteanu R., Fronius M. Naso-temporal asymmetries in human amblyopia consequence of long-term interocular suppression. *Vision Res.* 1981. 21: 1055—1063.
9. Hickey T. L., Spear P. D., Kratz K. E. Quantitative studies of cell size in the cat's dorsal lateral geniculate nucleus following visual deprivation. *J. Comp. Neurol.* 1977. 172 (2): 265—281.
10. Guillery R. W., Stelzner D. J. The differential effects of unilateral lid closure upon the monocular and binocular segments of the dorsal lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1970. 139 (4): 413—421.
11. Шкорбатова П. Ю., Топорова С. Н., Алексеенко С. В. Различия метаболической активности в глазоспецифичных слоях дорсального ядра наружного коленчатого тела кошек при нарушении бинокулярного зрения. *Сенсорные системы.* 2015. 1: 56—62.

12. Burnat K., Van Der Gucht E., Waleszczyk W.J., Kossut M., Arckens L. Lack of early pattern stimulation prevents normal development of the alpha (Y) retinal ganglion cell population in the cat. *J. Comp. Neurol.* 2012. 520 (11): 2414—2429.

AUTOMATED SELECTION OF RETINOTOPIC ZONES ON HISTOLOGICAL SECTIONS OF LAYERED STRUCTURES

Shkorbatova P. Y., Lyakhovetskii V. A.,
Merkulyeva N. S., Alexeenko S. V.

Pavlov Institute of Physiology RAS, Saint-Petersburg, Russia

Abstract: A method has been developed for detecting the heterogeneity of neuronal structures of the brain based on the results of automated analysis of morphometric and spatial characteristics in the sequence of segments of these structures, distinguished on histological sections.

Key words: lateral geniculate nucleus, histological sections, image analysis, binocular vision

УДК 159.91

РЕКОНФИГУРАЦИЯ СЕТЕЙ МОЗГА ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ СОСТОЯНИЯ ПОКОЯ КАК ФАКТОР УСПЕШНОСТИ ВЫПОЛНЕНИЯ ЗАДАЧИ НА РАБОЧУЮ ПАМЯТЬ

DOI 10.24412/CL-36975-2022-1-123-128

Эрнстон И. М.¹, Адамович Т. В.²

¹ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва

² Психологический институт РАО, Москва

e-mail: ilya.ernston@gmail.com

Аннотация: В данном исследовании рассматривается изменение сетей между состоянием покоя и задачей Стернберга, как фактор успешности выполнения когнитивной задачи. Результаты показывают, что большее различие между состояниями в диапазоне нижняя- β способствует большей успешности выполнения когнитивной задачи.

Ключевые слова: Когнитивная нейронаука, сетевая нейронаука, интеллект, сети мозга, функциональная связность.

Текст сообщения

Общий интеллект является одним из наиболее популярных объектов изучения в нейронауке. Множество исследований с применением методов нейровизуализации демонстрируют, что оценки по многим психометрическим тестам интеллектуальных способностей имеют устойчивые корреляты в структурных и функциональных характеристиках мозга.

С учетом сложной пространственно-временной динамики активности мозга одним из наиболее перспективных видится подход сетевой нейронауки, направленный на анализ характеристик структурных и функциональных сетей, связанных с исполнением тех или иных когнитивных функций. К сегодняшнему дню собрано достаточно данных, свидетельствующих о том, что изменения в функциях могут вызвать изменения в структуре нейронных сетей, благодаря чему возникает явление сетевой динамики, т. е. их реконфигурации и перенастройки.

К наиболее популярным теориям о связи уровня интеллекта и нейронального субстрата относится теория нейрональной эф-

фektivности, согласно которой основой для организации нейронных сетей мозга является стремление системы к компромиссу между минимизацией энергетических затрат на поддержание деятельности мозга и возможностью появления адаптивно ценных топологических паттернов анатомических или функциональных связей между популяциями нейронов. Относительно связи топологии сетей мозга с уровнем интеллекта известно, что общий уровень интеллекта (g -фактора) связан с интегративными процессами, обеспечивающимися глобальными нейронными сетями, имеющими в среднем относительно высокую длину пути.

Развитием идеи о структуре и динамике нейронных сетей головного мозга как основных нейронных механизмах интеллекта является недавняя нейросетевая теория интеллекта, согласно которой индивидуальные различия в области интеллекта связаны с индивидуальными особенностями топологии функциональных сетей мозга и характеристиками их реконфигурации в процессе решения задачи, при этом общий фактор g является глобальным свойством функциональной организации мозга, основанной на балансе между глобальной и локальной переработкой информации. Ввиду этого, оптимальной с точки зрения соотношения эффективности обработки информации и затрат на ее передачу для сетей мозга является так называемая сетевая топология «тесного мира» (small-world topology), характеризующиеся низкой длиной пути и высокой кластеризацией. В настоящее время имеются убедительные доказательства того, что нейронные сети человеческого мозга, как правило, имеют топологию «тесного мира», обладая такими характеристиками как высокая кластеризация и высокая глобальная эффективность, высокая модулярность (modular community structure), что указывает на высокое количество хабов или узлов с множеством связей.

В данном исследовании были выдвинуты следующие гипотезы:

Более успешное решение когнитивных задач связано с более высоким уровнем интеграции в индивидуальной функциональной сети (функциональных сетях одного человека);

Большая вариабельность характеристик (большой уровень реконфигурации) функциональной сети во времени связана с более успешным выполнением когнитивных задач.

В исследовании участвовали 67 человек в возрасте 17—34 лет ($M=21.7$, $SD=3.36$), 20 из них — женщины, все правши, не имеющие в анамнезе травм и неврологических нарушений. Схема психофизиологического эксперимента предполагала записи 10 минут фо-

новой активности интервалами по 2 минуты с закрытыми глазами и с открытыми глазами, всего — 6 и 4 минуты записи двух видов фоновой активности соответственно, после этого — предъявление когнитивного задания (тест Стернберга), всего 129 стимулов. Мозговая активность регистрировалась с помощью 64х-канальной ЭЭГ- системы BrainVision ActiCHamp.

Были построены матрицы функциональной связности с применением методов оценки синхронизации сигналов (Weighted Phase Lag Index (wPLI)). На основе матрицы синхронизации между отдельными электродами был построен граф, содержащий 30 % наиболее сильных связей в матрице, который затем был проанализирован с применением топологических метрик, которые отражают уровень интеграции и сегрегации в сети. Анализ производится в 3 частотных диапазонах: от 8 до 13 Гц (α -ритм), от 13 до 20 Гц (нижний β -ритм) и от 20 до 30 Гц (верхний β -ритм). Оценивалась связь между успешностью выполнения когнитивной задачи и метриками топологии графа, включающими в себя среднюю длину пути (APL), характеристическую длину пути (CPL), коэффициент кластеризации (CC), модулярность сети и коэффициент партиципации (PC). Уровень интеграции сети повышается при уменьшении значений APL, CPL, CC и модулярности и повышении значения PC; обратная динамика является индикатором повышения уровня сегрегации. Оценка реконфигурации производилась с помощью метода Cosine distance между сетями в состояниях покоя и задачи. Большая дистанция рассматривается как свидетельство большего уровня реконфигурации.

Для анализа связей между переменными был рассчитан коэффициент корреляции Спирмена с поправкой Холма-Бонферрони. Были отобраны корреляции, имеющие уровень значимости $p < .05$.

Наиболее существенную связь удалось обнаружить между величиной PC при решении задачи ($r = -.32$), а также величиной изменения PC ($r = .4$) и количеством правильных ответов в диапазоне частот верхнего β -ритма. Можно проследить тенденцию созависимости этих метрик и успешности и в частотном диапазоне α -ритма ($r = -0.36$ и $r = -0.3$ соответственно), а также наличие корреляции с количеством ответов связанной с PC метрикой модулярности ($r = .15$ и $r = -.16$ в α - и верхнем β -диапазонах соответственно). Вместе с этим прослеживается корреляция величины изменения модулярности с успешностью решения когнитивной задачи ($r = .11$ и $r = -.28$ в α и верхнем β -диапазонах соответственно). Эта взаимобратная модальность корреляции модулярности и CP свидетельствует

в пользу достоверности обнаруженных свойств сети. Помимо этого, была обнаружена связь степени реконфигурации сетей сетями между состояниями покоя и решения когнитивной задачи ($r = .18$ и $r = .15$ в нижнем β -диапазоне для состояния покоя с открытыми и закрытыми глазами соответственно).

Данные свидетельствуют, в первую очередь, о существовании связи рабочей памяти со структурой и топологией функциональных сетей в состоянии решения когнитивных задач и в покое, который отражается на уровне сегрегации/интеграции сети, для которых была установлена связь с количеством успешно выполненных задач в когнитивном тесте. Положительная корреляция этого параметра с коэффициентом партиципации (PC) и отрицательная — модулярностью в нижнем β -диапазоне свидетельствуют о том, что большая интеграция функциональных сетей головного мозга связана с более высоким уровнем успешности выполнения когнитивных задач. Интересно, что в диапазоне частот α -ритма характер корреляции этих метрик обратный, то есть более высокий интеллект оказывается связан с более сегрегированной сетью.

Помимо этого, данные о дистанциях между сетями свидетельствуют в защиту положений нейросетевой теории интеллекта о связи реконфигурации сетей с уровнем интеллекта. Однако, следует сказать, что корреляции были обнаружены только в частотном диапазоне нижнего β -ритма, и для объяснения такого характера зависимости характеристик функциональных сетей от частоты регистрации требуются дальнейшие электрофизиологические исследования, которые должны пролить свет на роль ритмической активности в исполнении когнитивных функций, в частности, интеллекта.

Такие результаты свидетельствуют в пользу концепции нейрональной эффективности, а также дополняют последние исследования, которые указывают на связь высокого уровня интеллекта с меньшей реконфигурацией сетей на фоне их большей интеграции при решении различных видов когнитивных задач, в первую очередь, требующих исполнения когнитивных функций флюидного интеллекта. В совокупности по результатам исследования можно сделать следующие выводы:

Данные о характеристиках сетей головного мозга указывают на то, что уровень интеграции функциональных сетей связан с успешностью выполнения задачи: чем выше уровень интеграции, тем выше уровень поведенческих показателей;

В исследовании была показана ограниченная положительная связь реконфигурации сетей головного мозга с уровнем интеллекта. В дальнейших исследованиях планируется расширение набора когнитивных задач для дальнейшего подтверждения выводов текущего исследования.

Список литературы:

1. R. M. Hutchison и др., «Dynamic functional connectivity: Promise, issues, and interpretations», *NeuroImage*, т. 80, сс. 360—378, окт. 2013, doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.05.079.
2. C. Conaco и др., «Functionalization of a protosynaptic gene expression network», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, т. 109, вып. supplement_1, сс. 10612—10618, июн. 2012, doi: 10.1073/pnas.1201890109.
3. А. Т. Валерьевич, «ИНТЕГРАЦИЯ И СЕГРЕГАЦИЯ В ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СЕТЯХ ГОЛОВНОГО МОЗГА», *Теоретическая И Экспериментальная Психология*, т. 13, вып. 3, Art. вып. 3, 2020.
4. E. Bullmore и O. Sporns, «The economy of brain network organization», *Nat. Rev. Neurosci.*, т. 13, вып. 5, сс. 336—349, май 2012, doi: 10.1038/nrn3214.
5. M. P. van den Heuvel, C. J. Stam, R. S. Kahn, и H. E. Hulshoff Pol, «Efficiency of Functional Brain Networks and Intellectual Performance», *J. Neurosci.*, т. 29, вып. 23, сс. 7619—7624, июн. 2009, doi: 10.1523/JNEUROSCI.1443—09.2009.
6. R. J. Haier, R. E. Jung, R. A. Yeo, K. Head, и M. T. Alkire, «Structural brain variation and general intelligence», *NeuroImage*, т. 23, вып. 1, сс. 425—433, сен. 2004, doi: 10.1016/j.neuroimage.2004.04.025.
7. A. K. Barbey, «Network Neuroscience Theory of Human Intelligence», *Trends Cogn. Sci.*, т. 22, вып. 1, сс. 8—20, янв. 2018, doi: 10.1016/j.tics.2017.10.001.
8. S. Achard и E. Bullmore, «Efficiency and Cost of Economical Brain Functional Networks», *PLoS Comput. Biol.*, т. 3, вып. 2, с. e17, фев. 2007, doi: 10.1371/journal.pcbi.0030017.
9. Y. He и др., «Uncovering Intrinsic Modular Organization of Spontaneous Brain Activity in Humans», *PLoS ONE*, т. 4, вып. 4, с. e5226, апр. 2009, doi: 10.1371/journal.pone.0005226.
10. O. Sporns, C. J. Honey, и R. Kötter, «Identification and Classification of Hubs in Brain Networks», *PLoS ONE*, т. 2, вып. 10, с. e1049, окт. 2007, doi: 10.1371/journal.pone.0001049.
11. R. Bruña, F. Maestú, и E. Pereda, «Phase locking value revisited: teaching new tricks to an old dog», *J. Neural Eng.*, т. 15, вып. 5, с. 056011, окт. 2018, doi: 10.1088/1741—2552/aacfe4.

12. J. Saramäki, M. Kivelä, J.-P. Onnela, K. Kaski, и J. Kertész, «Generalizations of the clustering coefficient to weighted complex networks», *Phys. Rev. E*, т. 75, вып. 2, с. 027105, фев. 2007, doi: 10.1103/PhysRevE.75.027105.
13. A. Clauset, M. E. J. Newman, и C. Moore, «Finding community structure in very large networks», *Phys. Rev. E*, т. 70, вып. 6, с. 066111, дек. 2004, doi: 10.1103/PhysRevE.70.066111.
14. W. Thompson, G. Kastrati, K. Finc, J. Wright, J. Shine, и R. Poldrack, Time-varying nodal measures with temporal community structure: a cautionary note to avoid misquantification. 2019. doi: 10.1101/659508.
15. G. Facchetti, G. Iacono, и C. Altafini, «Computing global structural balance in large-scale signed social networks», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, т. 108, вып. 52, сс. 20953—20958, дек. 2011, doi: 10.1073/pnas.1109521108.
16. J. A. Thiele, J. Faskowitz, O. Sporns, и K. Hilger, «Multitask Brain Network Reconfiguration Is Inversely Associated with Human Intelligence», *Cereb. Cortex*, с. bhab473, фев. 2022, doi: 10.1093/cercor/bhab473.
17. R. E. Jung и R. J. Haier, «The Parieto-Frontal Integration Theory (P-FIT) of intelligence: Converging neuroimaging evidence», *Behav. Brain Sci.*, т. 30, вып. 2, сс. 135—154, апр. 2007, doi: 10.1017/S0140525X07001185.

RECONFIGURATION OF BRAIN NETWORKS IN THE TRANSITION FROM A RESTING STATE AS A FACTOR OF ACCURACY IN A WORKING MEMORY TASK

Ernston I. M.¹, Adamovich T. V.²

¹ Moscow State University M. V. Lomonosov, Moscow, Russia

² Psychological Institute of the Russian Academy of Education, Moscow, Russia

e-mail: ilya.ernston@gmail.com

Abstract: In the study the effect of reconfiguration of brain networks on the accuracy in Sternberg Working Memory Task is considered. The results suggest that a greater reconfiguration between resting state and task networks in the lower- β range contributes to greater performance on a cognitive task.

Key words: Cognitive neuroscience, network neuroscience, intelligence, brain networks, functional connectivity.

Электронное научное издание

**ОБРАБОТКА
И ИНТЕГРАЦИЯ ИНФОРМАЦИИ
В СЕНСОРНЫХ СИСТЕМАХ:
ОТ ВНЕШНЕГО СИГНАЛА
К СЛОЖНОМУ ОБРАЗУ**

Тезисы докладов научной конференции,
посвященной 90-летию
со дня рождения академика И.А. Шевелева
(29–30 сентября 2022 года)

*Разработано с помощью программного обеспечения
Microsoft Office Word, Adobe Acrobat Pro*

Издано в авторской редакции.

Компьютерная верстка *В.Р. Хованской*
Дизайн обложки *В.Р. Хованской*

Подписано к использованию 25.10.2022. Объем издания 3,2 Мб.
Гарнитура Minion Pro.

Издательство ООО «Квант Медиа»
125475, г. Москва, ул. Дыбенко, д. 26, корп. 3, к. 80
www.kvantmedia.ru