

ДИНАМИКА ВЫСОКОЧАСТОТНОЙ ОСЦИЛЛЯТОРНОЙ АКТИВНОСТИ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА ПРИ ВОСПРИЯТИИ ИЛЛЮЗОРНЫХ КОНТУРОВ

Е.И. Белова, Н.Р. Миняева

НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана, Южный Федеральный университет,
belova@krinc.ru

THE DYNAMICS OF HUMAN HIGH-FREQUENCY OSCILLATORY ACTIVITY DURING PERCEPTION OF SUBJECTIVE CONTOURS. E.I. Belova, N.P. Minyaeva. A.B. Kogan Research Institute for Neurocybernetics, Southern Federal University.

Here we measure variations of gamma-band activity on the human scalp. The experiment is designed to allow the comparison of four different perception models of the same subjective contour. We propose early gamma-band responses in GO/NOGO paradigm correlate with the comparison of working memory contents (top-down factor) with stimulus-related information (bottom-up factor). The late gamma-band activity reflects the conscious stimulus representation and its utilization for motor reaction.

Введение

Одним из механизмов, обеспечивающих протекание когнитивных процессов в мозге являются осцилляторная активность в области гамма-частот ЭЭГ. С. Tallon-Baudry и O. Bertrand [7] выделяют (1) вызванные гамма-ответы (evoked), фазово привязанные к началу стимула и появляющиеся на зрительную стимуляцию в течение первых 100 мс; (2) индуцированные ответы (induced), фазово непривязанные к началу стимула, появляющиеся с ЛП 200-400 мс. Как полагают авторы, параметры «ранних» вызванных ответов не зависят от особенностей стимула. На «позднюю» индуцированную активность влияет тип стимула, его значимость, физические характеристики. Она тесно коррелирует с формированием перцептуального представления [1] и также сопровождает некоторые когнитивные функции, такие как внимание, узнавание объекта, сенсомоторную координацию [7]. Тем не менее, функциональное значение «ранней» и «поздней» высокочастотной активности далеко от полного понимания.

В нашей работе один и тот же стимул, иллюзорный квадрат, предъявлялся в разных парадигмах деятельности. В результате не изменялись его физические параметры, но менялась функциональная значимость. Мы полагаем, что в парадигме GO/NOGO «ранние» гамма-ответы, в первые 150 мс после предъявления стимула, соответствуют высокочастотной активации в результате объединения восходящих (bottom-up) сигналов с информацией, содержащейся в рабочей памяти (нисходящий «top-down» поток). Поздние гамма-ответы, с ЛП больше 200 мс отражают осознанное детализированное представление целевого стимула и его использование при формировании моторного ответа.

Методика

Обследование проведено на 18 добровольцах в возрасте от 19 до 35 лет. В качестве зрительных стимулов использовались иллюзорные контуры: треугольник, квадрат, звезда. Стимулы предъявлялись в центре экрана монитора, расположенного на расстоянии 100 см от обследуемого. Время экспозиции тестовых стимулов составляло 200 мс.

Каждое обследование включало выполнение 3-х типов заданий, а именно: восприятие нерелевантных зрительных стимулов, не требующее моторного ответа (PP); простую сенсомоторную реакцию, в которой требовался быстрый моторный ответ (нажатие кнопки) на каждый целевой стимул (SR), и реакцию выбора, требующую ответа на целевой стимул (GO) и игнорирования нерелевантных стимулов (NOGO). Целевой стимул задавался эталоном, предъявляемым в течение 100 мс в правом верхнем углу экрана монитора. В

ходе эксперимента эталонный сигнал менялся несколько раз.

ЭЭГ регистрировалась монополярно от лобных (F1, F2), центральных (C1, C2 и Cz), теменных (P1, P2), затылочных (O3, O4) отведений в частотном диапазоне 0.5-200 Гц. Частота дискретизации аналоговых сигналов составляла 1000 Гц по каждому из каналов. Анализ ЭЭГ включал полосовую фильтрацию (вырезались частоты до 1 Гц) и отбор безартефактных участков электрограмм, длительность каждого из которых составляет 2048 мс. Каждый участок включает 1024 мс предстимульной (фоновой) ЭЭГ и 1024 мс – от начала предъявления стимула.

Спектральной мощности ЭЭГ в области гамма-частот (30-45 Гц) рассчитывалась с использованием вейвлет-анализа. В алгоритме расчетов использовался вейвлет Морле. Статистический анализ амплитуды гамма-ответов проводился с использованием многофакторного дисперсионного анализа, латентных периодов – непараметрических статистических методов.

Результаты

В целом обследуемые справлялись с заданием, корректно идентифицируя иллюзорный квадрат в 96% случаев. ЛП простой сенсомоторной реакции (SR) и реакции выбора (GO) существенно различались, составив соответственно 286 и 496 мс.

В ответ на предъявление иллюзорного контура в ЭЭГ регистрировались гамма-осцилляции на всем протяжении постстимульного периода.

Гамма-ответы, синхронизированные с началом действия стимула, можно было четко выделить с помощью вейвлет-анализа усредненных постстимульных участков ЭЭГ. Они представляли собой часть широкополосного вызванного ответа, включающего и область традиционно анализируемых низких частот ЭЭГ. В литературе [5; 6] их относят к вызванной гамма-активности (evoked) в отличие от индуцированной (induced), не

синхронизированной с началом действия стимула и не выделяющейся на вейвлетограммах усредненных участков ЭЭГ. В нашей работе вызванные гамма-ответы отмечались преимущественно во временном интервале 100-180 мс от начала действия стимула в ЭЭГ теменных и зрительных областей при простом восприятии стимула (56% обследуемых) и простой сенсомоторной реакции (78%). В ситуации выбора (GO и NOGO) четкую вызванную гамма-активность удалось зарегистрировать только у 3-х из 18 обследуемых. Поэтому в дальнейшем мы анализировали высокочастотную осцилляционную активность по параметрам гамма-ответов (ЛП и амплитуда) на одиночных вейвлетограммах.

Достоверных различий амплитуды гамма-ответов в зависимости от парадигмы деятельности практически не наблюдалось. Исключение составили ЭЭГ фронтальных отведений, в которых амплитуда гамма-ответов на иллюзорный квадрат в ситуации NOGO и простой сенсомоторной реакции оказалась выше, чем при простом восприятии.

Анализ ЛП показал, что динамика индуцированной гамма-активности при восприятии иллюзорного контура зависит от парадигмы деятельности. Так, несмотря на то, что во всех ситуациях (PP, SR, GO, NOGO) более высокая вероятность гамма-ответов отмечается в первые 150 мс, что было характерно для ЭЭГ всех регистрируемых отведений. В ситуации выбора в ЭЭГ фронтальных отведений она оказалась достоверно выше, чем в PP и SR (в F4 во временном интервале 50-100 мс; в F3 – 100-150 мс). В левом теменном и затылочном отведениях наиболее высокая вероятность гамма-ответов во временном окне 50-100 мс отмечалась в NOGO, 100-150 мс – в GO. Во временном окне 200-250 мс она повышалась в ЭЭГ симметричных затылочных отведений только на целевой стимул в GO.

На нерелевантный стимул при простом восприятии и в ситуации выбора наблюдались разнонаправленные изменения вероятности гамма-ответов. Во временном окне 50-150 мс наиболее

высокой она оказалась в NOGO, особенно в ЭЭГ фронтальных отведений. Затем отмечалось ее снижение, в результате на интервале 350-400 мс вероятность гамма-ответов на нерелевантный стимул в РР, оказалась выше, чем в NOGO. Последнее проявлялось в ЭЭГ практически всех отведений.

В вертексе и левом центральном отведениях отмечалось повышение гамма-активности на целевой стимул в SR в диапазоне 250-350 мс, в реакции выбора – 350-500 мс. В ЭЭГ симметричных теменных, левого затылочного и фронтального отведений на целевой стимул при простой сенсомоторной реакции наибольшая вероятность гамма-ответов наблюдалась во временном интервале 50-100 мс, тогда как в GO – 100-150 мс.

Обсуждение результатов

Таким образом, повышение вероятности гамма-ответов в ЭЭГ в первые 100-150 мс после предъявления стимула наблюдалось во всех экспериментальных ситуациях. При этом в левом теменном, затылочном и фронтальных отведениях в наибольшей степени она повышалась в ситуации выбора (GO и NOGO). Причем, целевой стимул (GO), преимущественно вызывал гамма-ответы с ЛП 100-150 мс, тогда как нерелевантный (NOGO) – 50-100 мс. Во временном окне 200-250 мс в ЭЭГ затылочных отведений вероятность гамма-ответов возрастала только на целевой стимул в реакции выбора.

В ряде работ [4, 5; 6] в ЭЭГ зрительных и теменных областей также описаны ранние гамма-осцилляции в первые 100 мс после предъявления когерентных зрительных стимулов и более поздние – с латентным периодом 250 мс. С.Tallon-Boudry [8] полагает, что ранние гамма-ответы отражают воспроизведение представленной информации на основе прямых (botton-up) связей от первичных зрительных областей. Такой прямой (botton-up) механизм обработки поступающей информации дает возможность грубой неосознанной идентификации специфических черт

стимула, достаточной, надо полагать, в большинстве ежедневных жизненных ситуаций.

Локальные осцилляции в зрительных областях могут сохраняться в течение нескольких сотен миллисекунд и вовлекаться, если в этом есть необходимость, в более детализированный анализ. Это создает наилучшие условия для категоризации паттерна, селекции сигнала, его контекстуальной коррекции. Такое событие должно коррелировать с моментом осознания стимула и на ЭЭГ проявляться синхронизированной осцилляторной активностью с большим латентным периодом и не имеющей фазовой связанности с началом предъявления стимула [2]. Можно полагать, что отмеченное нами во всех состояниях (РР, SR, GO и NOGO) в ЭЭГ зрительных и теменных областей коры повышение гамма-осцилляторной активности в первые 150 мс после предъявления стимула отражает описанный в литературе «pre-attentional», «botton-up» анализ сигнала, осуществляемый на уровне подсознания. При этом высокочастотная активация фронтальных областей в интервале 50-150 мс в ситуации выбора, возможно, связана с «top-down» механизмом, вовлекающим в анализ рабочую память.

Только в ситуации GO в ЭЭГ зрительных областей мы наблюдаем четкие высокочастотные ответы во временном диапазоне 200-250 мс. Возможно, они отражают формирование детализированного осознанного зрительного представления стимула, на который в последствие формируется моторный ответ. Если учесть, что у наших обследуемых ЛП простой сенсомоторной реакции (SR) и реакции выбора (GO) составляли, соответственно, 286 и 496 мс. То можно предположить, что повышение в ЭЭГ вертекса и левого центрального отведения вероятности гамма-ответов во временном окне 250-350 мс в ситуации SR 350-500 мс – в GO связано с организацией двигательной реакции на целевой стимул. G.Pfurtscheller с соавт. [3] также показали появление 40-Гц осцилляций в моторной коре, предшествующих движению руки. С

другой стороны, отмеченное нами снижение гамма-активности в ситуации NOGO после 150 мс после предъявления стимула, возможно, является следствием развития в коре тормозного процесса.

Заключение

Результаты исследования показали, что как восходящие «botton-up», так и нисходящие «top-down» факторы могут оказывать влияние на «раннюю» гамма-частотную активность, появляющуюся в ЭЭГ зрительных и теменных областей в первые 150 мс после предъявления стимула. В нашем исследовании ранние высокочастотные ответы наблюдались во всех экспериментальных ситуациях (PP, SR, GO, NOGO), но не всегда они были синхронизированы с началом действия стимула. Поэтому их нельзя отнести в вызванной высокочастотной активности. Можно полагать, что ранние гамма-ответы отражают первичный перцептуальный анализ, протекающий на бессознательном уровне. В ситуации выбора в первые 150 мс отмечалось также повышение вероятности гамма-ответов в ЭЭГ фронтальных областей, что определено, вероятно, сличением предъявляемой сенсорной информации с содержимым рабочей памяти.

Поздние гамма-ответы с ЛП больше 200 мс, возможно, отражают коррекцию

контекста результатов предварительного анализа информации, последующее использование информации, в частности, для формирования моторного ответа.

Список литературы

1. Gray C.M., Konig P., Engel A.K., Singer W. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties//Nature. 1989. V. 338. P. 334-337.
2. Melloni L., Molina C., Pena M., Torres D., Singer W., Rodriguez E. Synchronization of neural activity across cortical areas correlates with conscious perception. // J. Neurosci. 2007. V. 27. № 11. P. 2858-2865.
3. Pfurtscheller G., Flotzinger D., Neuper C. Differentiation between finger, toe and tongue movement in man based on 40 Hz EEG. //EEG and Neurophysiol. 1994. V. 90. P. 456-460.
4. Stefanics G., Jakab A., Bernath L., Kellenyi L., Hernadi I. EEG early evoked gamma-band synchronization reflects object recognition in visual oddball tasks. //Brain Topography. 2004. V. 16. № 4. P. 261-264.
5. Tallon-Baudry C., Bertrand O., Delpuech C., Pernier J. Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human //J. Neurosci. 1996. V. 16. N 13. P. 4240-4249.
6. Tallon-Baudry C., Bertrand O., Delpuech C., Pernier J. Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. //J. Neusci. 1997. V. 17. № 15. P. 722-734.
7. Tallon-Baudry C., Bertrand O. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation //Trends in Cognitive Sciences, 1999, 3, P.151-162.
8. Tallon-Baudry C. Oscillatory synchrony and human visual cognition. //J. Physiology – Paris.