

**ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (ПСИХИЧЕСКОЙ)  
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА**

УДК 612.821

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МОЗГА В ПЕРИОД ПОДГОТОВКИ  
К ОПОЗНАНИЮ ФРАГМЕНТАРНЫХ ИЗОБРАЖЕНИЙ**

© 2014 г. Д. А. Фарбер, Р. И. Мачинская, А. В. Курганский, Н. Е. Петренко

*Институт возрастной физиологии РАО, Москва,  
e-mail: regina\_home@inbox.ru*

Поступила в редакцию 26.09.2013 г.

Принята в печать 16.12.2013 г.

У взрослых испытуемых ( $n = 36$ ) анализировали функциональное взаимодействие префронтальных областей коры с другими корковыми зонами в период подготовки к опознанию неполных изображений различного уровня фрагментации при их последовательном приближении к полному изображению. В качестве показателей функционального взаимодействия использовали оценки мнимой части комплексной когерентности альфа-ритма ЭЭГ. Показано, что характер перестроек внутрикоркового взаимодействия различается у испытуемых с высокими и низкими показателями успешности опознания. У успешных испытуемых изменения внутрикоркового взаимодействия в период, предшествующий еще неопознанным стимулам, преобладают в правом полушарии, а в период, предшествующий опознанным стимулам, — в левом полушарии. В этой группе испытуемых в обоих полушариях когерентность альфа-ритма возрастает в ситуации направленного внимания по отношению к ситуации неспецифического внимания. У неуспешных испытуемых, напротив, значения когерентности альфа-ритма как в правом, так и в левом полушариях существенно снижаются при направленном внимании по отношению к неспецифическому вниманию. Полученные данные свидетельствуют о том, что сонастройка электрической активности корковых зон по альфа-ритму является одним из механизмов их функционального объединения в период подготовки к опознанию неполных изображений.

*Ключевые слова: зрительное опознание, фрагментарные изображения, направленное внимание, рабочая память, ЭЭГ, функциональные корковые связи, предстимульный период.*

**The Functional Brain Organization During Preparation  
for Recognizing Incomplete Images**

**D. A. Farber, R. I. Machinskaya, A. V. Kurgansky, N. E. Petrenko**

*Institute of Developmental Physiology, Russian Academy of Education, Moscow,  
e-mail: regina\_home@inbox.ru*

The functional interaction between prefrontal cortex and other cortices was analyzed during the pre-stimulus period in the task in which human subjects ( $n = 36$ ) were asked to recognize a set of incomplete images of different degree of fragmentation. The imaginary part of the complex-valued coherency was used to measure a strength of inter-area coupling at the alpha-rhythm frequency. Based on the analysis of individual responses the two equal sub-groups ( $n = 13$ ) showing the lowest and highest recognition scores were extracted from the whole group of subjects. It is shown that the pattern of the functional cortico-cortical interactions as well as the direction of its changes differ in the two sub-groups. In those subjects who successfully solve the cognitive task, the changes in functional connectivity indices in the situation of focused attention are most pronounced in the right hemisphere if stimulus-to-come would not be recognized. Period preceding recognized stimulus is characterized by the increased cortico-cortical coupling in the left hemisphere. In that sub-group, the values of imaginary part of alpha-coherency show the growth in both hemispheres when the period of focused attention is compared against the period of nonspecific attention. On the contrary, the similar comparison for the sub-group of the least successful subjects shows the imaginary coherency decreases in both hemispheres. These results suggest the constructive role of the alpha-rhythm in functional assembling the prefrontal cortex during the period that precedes the recognition of incomplete images.

*Keywords: visual recognition, incomplete images, focused attention, working memory, EEG, cortico-cortical functional coupling, prestimulus period.*

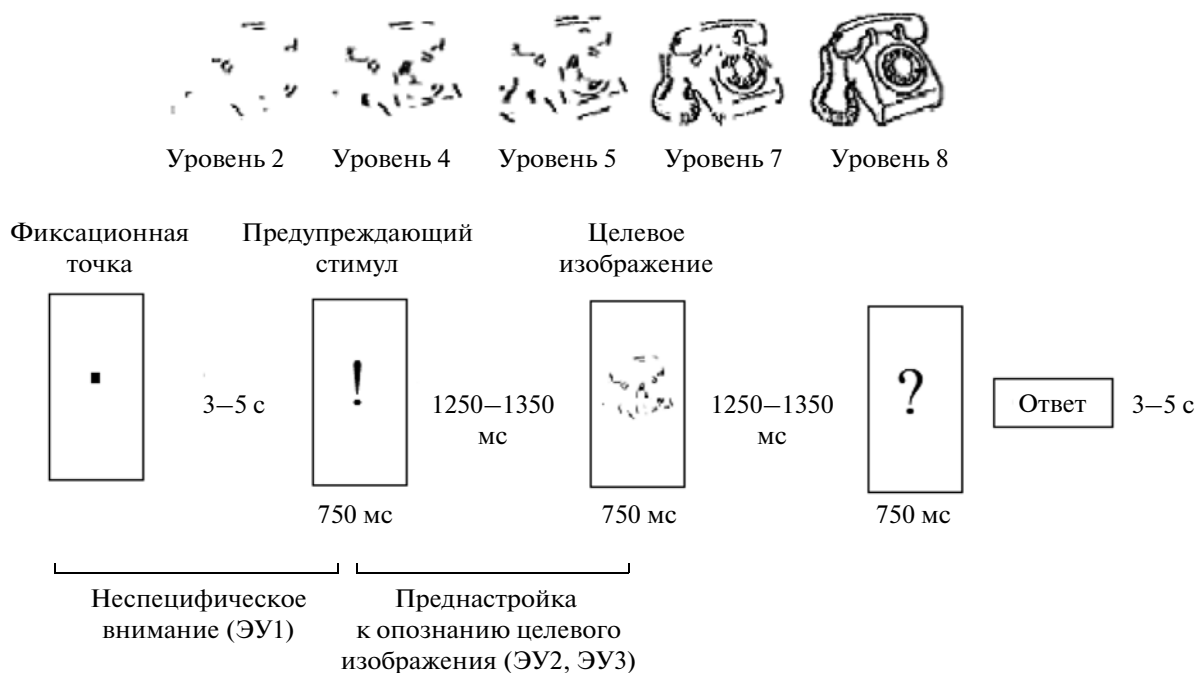
DOI: 10.7868/S0044467714020075

Возрастающий поток информации, необходимость ее переработки и организации адекватных ответных действий определяют важность изучения базовых мозговых механизмов, обеспечивающих эффективность когнитивной деятельности и организацию целенаправленного поведения. В настоящее время в качестве одной из ключевых задач нейронауки рассматривается изучение мозговых механизмов преднастройки к когнитивной деятельности [Bollinger et al., 2010; Kveraga et al., 2011; Yamagishi et al., 2008]. Наряду с вниманием [Мачинская и др., 1992; Posner, Fan, 2008; Yamagishi et al., 2008] в период подготовки к выполнению задания существенную роль играют активизация памяти и возможность использования прошлого опыта как фактора, облегчающего когнитивную деятельность [Курганский, Григал, 2009; Петренко, 2008; Фарбер, Петренко, 2008; Bollinger et al., 2010]. Изучению подготовительного периода посвящено значительное количество исследований, большая часть которых базируется на анализе ритмической электрической активности мозга [Безруких, 1997; Мачинская и др., 1992; Bollinger et al., 2010; Palva et al., 2010; Patten et al., 2012; van Dijk et al., 2008; Yamagishi et al., 2008]. Показано, что функциональное состояние мозга в предстимульный период является значимым предиктором результатов деятельности [von Stein et al., 2000; Winterer et al., 1999; Zhuang et al., 2008]. Так, время реакции может быть предсказано характером и степенью частотно-специфической синхронизации электрической активности в сенсорно-специфических и ассоциативных зонах коры больших полушарий [Zhuang et al., 2008]. Согласно данным ЭЭГ-исследований в организации преднастройки к восприятию информации существенная роль принадлежит альфа-ритму. Уменьшение его мощности характеризует мобилизационную готовность, направленную на детекцию объекта и его анализ [Hanslmayr et al., 2007; van Dijk et al., 2008; Yamagishi et al., 2008]. Между тем для понимания специфики функциональной организации мозга в период преднастройки важна не столько оценка амплитудных значений ритмов ЭЭГ, сколько оценка степени и топографии их

внутрикорковой синхронизации. Синхронизация ритмов электрической активности нейронов в коре головного мозга и глубинных структурах рассматривается как один из важнейших механизмов формирования локальных и распределенных нейронных сетей и их объединения в единую функциональную систему [Bressler, Tognoli, 2006; Darvas et al., 2009; Patten et al., 2012; Sauseng et al., 2005; Varela et al., 2001]. В качестве меры синхронности ритмов ЭЭГ как показателя функционального взаимодействия двух отделов коры традиционно используется функция когерентности. Анализ когерентности ритмических составляющих ЭЭГ в период направленного внимания, предшествующего различению простых сенсорных сигналов, показал, что эффективное решение сенсорной задачи сопровождается избирательным топографически специфичным и зависящим от модальности ожидаемого сигнала усилением коркового взаимодействия по альфа-ритму в предстимульный период [Мачинская и др., 1992].

Цель настоящей работы состояла в анализе перестроек функциональных корковых связей по альфа-ритму в период подготовки к выполнению зрительной когнитивной задачи.

Функциональную организацию мозга в период подготовки к решению когнитивных задач исследовали на модели опознания неполных предметных изображений различного уровня фрагментации при их последовательном приближении к полному изображению. Мы предполагали, что в процессе эффективной преднастройки к опознанию фрагментарных изображений активируются как механизмы избирательного направленного внимания, так и механизмы рабочей памяти. Для исследования вклада неспецифического и направленного внимания в организацию преднастройки сопоставляли структуру межкортикальных связей во временных интервалах, предшествующих предупреждающему и целевому (еще не опознанному) стимулам. Для анализа вклада механизмов рабочей памяти, обеспечивающих удержание текущей информации и ее сопоставление с хранящимися в долговременной памяти эталонами, проводили сравнение показателей корково-коркового взаимодействия в период



**Рис. 1.** Модель эксперимента и пример предъявляемого изображения.  
**Fig. 1.** A typical trial layout with an example of shown images.

ожидания целевого сигнала в тех случаях, когда он еще не опознан, и в случаях успешного опознания. Для оценки функционального взаимодействия корковых зон применяли апробированный нами ранее [Мачинская, Курганский, 2012] показатель – мнимую часть функции когерентности ритмических составляющих альфа-диапазона ЭЭГ [Nolte et al., 2004].

### МЕТОДИКА

В эксперименте приняли участие 36 испытуемых (средний возраст  $24.01 \pm 0.05$  года) правой с нормальным или скорректированным до нормального зрением. Все испытуемые дали информированное согласие на участие в исследовании в письменной форме.

Во время исследования испытуемые находились в затемненной камере на расстоянии 1 м от экрана монитора и фиксировали взор на точку в центре экрана. Использовали модель опознания неполных знакомых изображений (предметов и животных) без предварительного их предъявления. Набор целевых стимулов состоял из 16 блоков, каждый из которых включал пять изображений одного предмета (8 блоков) или животного (8 бло-

ков) разного уровня фрагментации с их последовательным приближением к полному изображению от 2 до 8 уровней. Временная последовательность событий одной пробы эксперимента и примеры предъявляемых изображений представлены на рис. 1. В каждой пробе за 1250–1350 мс до появления на экране целевого изображения предъявлялся предупреждающий стимул в виде восклицательного знака. Вслед за целевым стимулом предъявлялся знак вопроса, в ответ на который испытуемый должен был нажать на кнопку ответного устройства и одновременно назвать опознанное изображение вслух, либо сказать “не знаю”, если изображение опознать не удалось. Время экспозиции каждого стимула составляло 750 мс. Пауза между блоками из пяти стимулов варьировала случайным образом от 3 до 5 с. С помощью компьютерного электроэнцефалографа “Neocortex-rgo” фирмы “Neurobotics” (Россия) в течение всего исследования проводилась непрерывная регистрация электроэнцефалограммы (ЭЭГ) от затылочных (*O*: *O1*, *O2*), теменных (*P*: *P3*, *P4*), передневисочных (*Ta*: *T3*, *T4*), задневисочных (*Tr*: *T5*, *T6*), центральных (*C*: *C3*, *C4*) и лобных (*F*: *F3*, *F4*; *Fi*: *F7*, *F8*; *Fz*) отведений, расположенных на поверхности го-

ловы по системе 10–20. В качестве референтного использовался объединенный ушной электрод. Частота квантования сигнала составляла 1000 Гц, полоса пропускания усилителя – 0.1–100 Гц. Контроль артефактов осуществлялся на основе визуальной оценки нативных записей, артефактные отрезки в анализируемые эпохи ЭЭГ не включались.

Анализ данных литературы о применении различных мер оценки функционального корково-коркового взаимодействия [Курганский, 2010] и апробация части из них при исследовании мозговой организации когнитивных процессов [Мачинская, Курганский, 2012] позволили считать, что одним из перспективных направлений изучения функциональной организации коры в период преднастройки является использование линейных параметрических моделей многоканальной ЭЭГ – векторных авторегрессионных моделей. Использование векторных авторегрессионных моделей (ВАР-моделей) позволяет оценить как классическую функцию когерентности, так и ее модификацию – мнимую часть комплексной функции когерентности  $J(f) = \text{Im}\{C(f)\}$  [Nolte et al., 2004], уменьшающую артефактное влияние объемного проведения на оценку функционального взаимодействия корковых зон.

В настоящем исследовании после исключения артефактов ЭЭГ перед предупреждающим и целевым стимулами разбивали на одинаковые временные отрезки ( $T_0 = 200$  мс), количество таких отрезков в связи с разной длиной свободной от артефактов записи варьировало от испытуемого к испытуемому. Среди всех испытуемых минимальная суммарная длина ЭЭГ для каждого экспериментального условия составила 8 с (40 отрезков по 200 мс). Эпохи длительностью 8 с использовали для оценки коэффициентов ВАР-модели 20-го порядка. Оптимальный порядок был выбран исходя из двух требований: 1) остатки авторегрессии не отличаются от белого шума (отсутствие серийных корреляций) и 2) выбранный порядок обеспечивает достаточное частотное разрешение (“частотную специфичность”), сравнимую с тем, что традиционно используется в электрофизиологии при анализе ЭЭГ классическими методами частотного анализа.

В работе использовали алгоритм Виеры–Морфа, модифицированный для вычисления одного набора коэффициентов ВАР-модели

для целого множества сегментов ЭЭГ, не составляющих непрерывной записи. Здесь следует отметить, что при оценке силы функциональных связей (как с помощью классического спектрального оценивания, так и на основе построения ВАР-модели многоканальных данных) возникает проблема “ложных взаимодействий” (spurious interactions) [Курганский, 2010]. Чем короче суммарная длительность многоканального сигнала, тем выше уровень флуктуаций оценки коэффициентов ВАР-модели (эффект конечности выборки) и соответственно тем больше (в среднем) величина любой положительной меры взаимодействия (например, функции когерентности). Ясно, что сравнение силы функциональных связей, оцененных по эпохам различной длины, приведет к возникновению ложного впечатления, что эта сила выше для более короткой эпохи. Для того, чтобы нивелировать влияние конечности выборки на величину мер функциональных связей, коэффициенты ВАР-модели 20-го порядка во всех экспериментальных условиях вычисляли следующим образом: 1) все множество отрезков длительностью  $T_0$  в каждой экспериментальной ситуации разбивалось на подмножества в 40 последовательных отрезков (8 с); 2) для каждого такого подмножества вычислялись коэффициенты ВАР-модели 20-го порядка; 3) меры функционального взаимодействия вычислялись как средние по подмножествам из 40 отрезков (8 с).

Мнимую часть комплексной функции когерентности  $J(f)$  вычисляли для дискретной сетки частот и затем усредняли в альфа-диапазоне, определяемом индивидуально для каждого испытуемого. Использовали следующую процедуру определения индивидуального альфа-диапазона. Для каждого испытуемого в стандартном диапазоне 7.5–12.5 Гц для каждой пары отведений автоматически определяли положение максимума функции когерентности на ЭЭГ, записанной перед предупреждающим сигналом. По этим данным строили гистограмму частотного положения пиков для всего множества пар электродов и сглаживали 11-точечным окном Бохмана. Сглаживание исключало обнаружение множественных максимумов в пределах стандартного диапазона. Локальные максимумы этой гистограммы рассматривали в качестве частоты доминирующего ритма. Если такой максимум оказывался в пределах стандартного диапазона, то в качестве индивидуального

диапазона выбирали полосу частот шириной 1 Гц, в центре которой находился этот максимум. Если в пределах стандартного диапазона альфа-ритма не было локальных максимумов, то в качестве индивидуального использовали весь стандартный диапазон. Величины  $J(f)$ , усредненные в альфа-диапазоне ЭЭГ –  $J_\alpha$  – сопоставляли в следующих экспериментальных условиях (ЭУ): ЭУ1 – период ожидания предупреждающего стимула (характеризует неспецифическое внимание); ЭУ2 – период от предупреждающего стимула до появления целевого еще не опознанного стимула (характеризует внимание, направленное на целевой стимул); ЭУ3 – период от предупреждающего стимула до появления первого опознанного изображения в каждом блоке стимулов (характеризует преднастройку, непосредственно предшествующую опознанию). Статистический анализ мнимой части  $J_\alpha$  комплексной функции когерентности осуществляли с использованием общей линейной модели в варианте MANOVA.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализ поведенческих показателей опознания фрагментарных изображений выявил существенные индивидуальные различия успешности выполнения задания. По числу ошибок опознания при использовании кластерного анализа (K-means cluster) выделены две крайние группы испытуемых: группа 1 ( $n = 13$ : 6 мужчин, 7 женщин, средний возраст  $23.67 \pm 0.07$ ) со средним количеством ошибок  $0.46 \pm 0.14$  и группа 2 ( $n = 13$ : 7 мужчин, 6 женщин, средний возраст  $24.17 \pm 0.15$ ) со средним количеством ошибок  $10.61 \pm 0.88$ .

В группе 1 среднее значение уровня фрагментации, при котором испытуемые называли предметы, составляло  $5.13 \pm 0.12$  и значимо ( $Z = -3.41$ ;  $p = 0.01$ ) отличалось от такового в группе 2 –  $4.18 \pm 0.20$ . При этом название предметов, в особенности в группе 2, могло быть ошибочным.

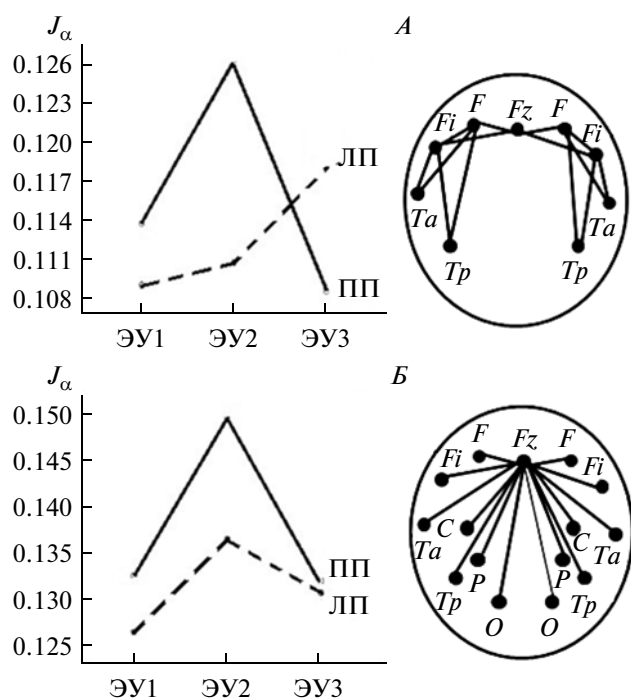
Несмотря на то что необходимость ответа задавалась пусковым стимулом (знак вопроса), в обеих группах были обнаружены внутри индивидуальные различия времени реакции (ВР) на опознанные и неопознанные изображения. В группе 1 ВР на неопознанные изображения ( $664.66 \pm 27.29$  мс) было значимо ( $Z = -3.18$ ;  $p = 0.01$ ) больше, чем на опознанные ( $547.51 \pm 29.19$  мс). Сходные различия ВР на опознанные и неопознанные изображения

выявлены и в группе 2: ВР на неопознанные изображения составляло  $603.89 \pm 36.91$  мс и было значимо ( $Z = -3.179$ ;  $p = 0.001$ ) больше времени реакции на опознанные изображения, которое составляло  $488.02 \pm 33.14$  мс. Межгрупповые различия по ВР выявлены на уровне тенденции для опознанных изображений ( $Z = -1.781$ ;  $p = 0.07$ ) при меньших средних значениях этого показателя в группе 2.

Оценку особенностей функционального взаимодействия корковых зон в различных экспериментальных условиях, предшествующих восприятию фрагментарных изображений, осуществляли на основе анализа мнимой части комплексной когерентности в диапазоне альфа-ритма –  $J_\alpha$ . При статистической обработке параметров когерентности ЭЭГ мы сосредоточились на парах отведений, характеризующих связи различных областей префронтальной коры с другими корковыми зонами. Такой выбор был обусловлен хорошо известной ролью префронтальной коры в обеспечении различных аспектов произвольного внимания и рабочей памяти, а также результатами наших предыдущих исследований зрительного опознания [Фарбер, Петренко, 2008] и рабочей памяти [Мачинская, Курганский, 2012].

Дисперсионный анализ значений  $J_\alpha$  включал как внутрииндивидуальные факторы, такие как УСЛОВИЕ (ЭУ1, ЭУ2, ЭУ3), ПОЛУШАРИЕ (левое, правое), и ЛОКАЛИЗАЦИЯ (7 пар отведений), так и межиндивидуальный фактор ГРУППА (группа 1 – успешные, группа 2 – неуспешные). Анализ проводился отдельно для двух подмножеств внутриполушарных пар отведений (см. рис. 2). Подмножество 1 составляли пары, образованные всеми используемыми лобными ( $F3, 4$ ;  $F7, 8$  и  $Fz$ ) отведениями с латеральными височными ( $T3, 4$ ;  $T5, 6$ ) отведениями (рис. 2, А); подмножество 2 – пары, образованные отведением  $Fz$  со всеми латеральными отведениями правого и левого полушарий (рис. 2, Б).

Дисперсионный анализ, проведенный для подмножества 1, выявил значимое взаимодействие факторов ГРУППА  $\times$  УСЛОВИЕ  $\times$  ПОЛУШАРИЕ ( $F_{2,23} = 3.914$ ,  $p = 0.034$ ). Для подмножества 2 на уровне тенденции выявлено совместное влияние факторов ГРУППА и ПОЛУШАРИЕ ( $F_{1,24} = 3.66$ ,  $p = 0.079$ ) и ГРУППА и УСЛОВИЕ ( $F_{2,23} = 2.618$ ,  $p = 0.094$ ).



**Рис. 2.** Зависимость величины  $J_\alpha$  от экспериментальных условий и полушария в группе 1 (испытуемые с высокими показателями опознания неполных изображений). По вертикали — усредненные значения  $J_\alpha$  в подмножестве отведений 1 — А; в подмножестве отведений 2 — Б. Схемы подмножеств отведений приведены справа. По горизонтали — экспериментальные условия (ЭУ): неспецифическое внимание (ЭУ1); направленное внимание, предшествующее неопознанному целевому стимулу (ЭУ2); направленное внимание, предшествующее опознанному целевому стимулу (ЭУ3). Сплошная линия — правое полушарие (ПП); пунктирная — левое полушарие (ЛП). **Fig. 2.** The  $J_\alpha$  values for the sub-group of subjects showing the highest recognition rate (group 1) computed for different experimental conditions and brain hemispheres. Along the vertical axis shown are the  $J_\alpha$  values averaged over the subset of electrode pairings with their spatial layout shown in the right side of the panel. Along the horizontal axis shown are nonspecific attention (ЭУ1), focused attention before unrecognized image (ЭУ2), and focused attention preceding successfully recognized image (ЭУ3) Panels A and Б correspond to the 1st and 2nd subsets of electrode pairs respectively. The solid and dashed lines connect the  $J_\alpha$  values for the right (ПП) and left (ЛП) hemispheres, respectively.

Исходя из взаимодействия фактора ГРУППА с внутрииндивидуальными факторами, дальнейшую статистическую обработку проводили отдельно для групп испытуемых с разной успешностью опознания.

В группе 1 дисперсионный анализ, проведенный для пар отведений, характеризующих внутриполушарные связи префронтальной коры с верхними и нижними височными областями (подмножество 1), выявил значимое взаимодействие факторов УСЛОВИЕ и ПОЛУШАРИЕ ( $F_{2,11} = 4.495$ ,  $p = 0.037$ ). Как видно из рис. 2, А, величина  $J_\alpha$  существенно отличается в разных ситуациях внимания. Разный характер носит и динамика  $J_\alpha$  в левом и правом полушариях при смене экспериментальных условий. В правом полушарии при переходе от неспецифического внимания (ЭУ1) к вниманию, направленному на целевой стимул (ЭУ2), отмечается выраженное повышение  $J_\alpha$ , а значение этого показателя в период, предшествующий опознанному изображению (ЭУ3), существенно меньше, чем перед появлением еще не опознанного стимула. При этом в левом полушарии величина  $J_\alpha$  в период, предшествующий опознанному изображению, напротив, больше, чем в тех случаях, когда опознание не достигается.

При дисперсионном анализе параметров мнимой части когерентности для подмножества 2, куда входили пары отведений с фокусом в Fz (проекция медиальных зон префронтальной коры), выявлено значимое взаимодействие факторов УСЛОВИЕ  $\times$  ПОЛУШАРИЕ  $\times$  ЛОКАЛИЗАЦИЯ ( $F_{12,1} = 661.47$ ;  $p = 0.030$ ). Направленность изменений величины  $J_\alpha$  была сходна с выявленной для подмножества 1 — увеличение значения этого показателя при внимании, направленном на целевой, но еще неопознанный стимул (ЭУ2) по сравнению с неспецифическим вниманием (ЭУ1). Однако межполушарные различия когерентности для пар отведений, входящих в подмножество 2, были выражены меньше, чем для пар отведений из подмножества 1 (рис. 2, Б).

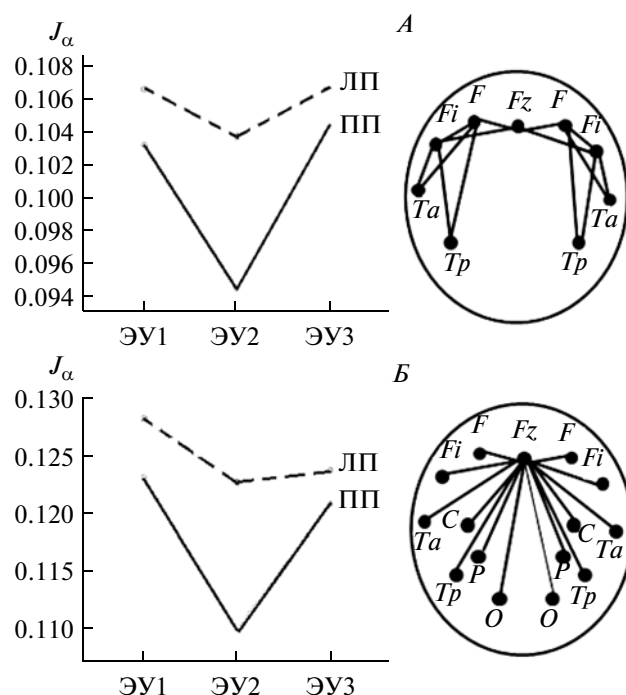
В группе испытуемых с низкой успешностью опознания фрагментарных изображений (группа 2) дисперсионный анализ не выявил значимого влияния фактора УСЛОВИЕ на величину  $J_\alpha$  ни изолированно, ни во взаимодействии с другими внутрииндивидуальными факторами. При этом, как видно из рис. 3, смена экспериментальных условий в группе 1 и группе 2 по-разному влияет на показатели когерентности альфа-ритма в период преднастройки к опознанию фрагментарных изображений. В группе 2 величина  $J_\alpha$  максимальна в ситуации неспецифического

внимания (ЭУ1) и снижается при внимании, направленном на целевой стимул (ЭУ2). Обращает на себя внимание тот факт, что в ситуации неспецифического внимания в группе 1 среднее значение  $J_\alpha$  в левом полушарии ниже, чем в правом; в группе 2 отмечается обратное соотношение —  $J_\alpha$  в правом полушарии ниже, чем в левом. Дисперсионный анализ выявил статистически значимые межгрупповые различия величины  $J_\alpha$  в правом полушарии в ситуации направленного внимания (ЭУ2) для обоих подмножеств отведений: для подмножества 1  $F_{1,24} = 8.245, p = 0.008$ ; для подмножества 2  $F_{1,24} = 5.124, p = 0.033$ . Как видно из рис. 4, изменения величины  $J_\alpha$  в парах отведений правого полушария при направленном внимании имеют противоположную направленность в группах 1 и 2: у успешно опознающих целевой стимул испытуемых (группа 1) наблюдается существенное повышение этого показателя, а у испытуемых, которые делают много ошибок при опознании, — его снижение.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При подготовке к решению когнитивной задачи важная роль принадлежит префронтальным механизмам селективного направленного внимания [Мачинская, 2006; Posner, Fan, 2008]. В ряде работ выявлено участие префронтальной коры в функциональных объединениях корковых структур, формирующихся при направленном внимании, предшествующем опознанию целевых сигналов. Так, при анализе когерентности ритмических компонентов альфа-диапазона ЭЭГ в ситуации тактильного и слухового предстимульного внимания показано усиление связей префронтальной коры с модально специфическими корковыми зонами [Мачинская и др., 1992]. В работе [Patten et al., 2012] продемонстрировано изменение синхронизации альфа-ритма в префронтальной и затылочной коре в период, предшествующий различению зрительных объектов, и связь этого процесса с эффективностью выполнения когнитивной задачи.

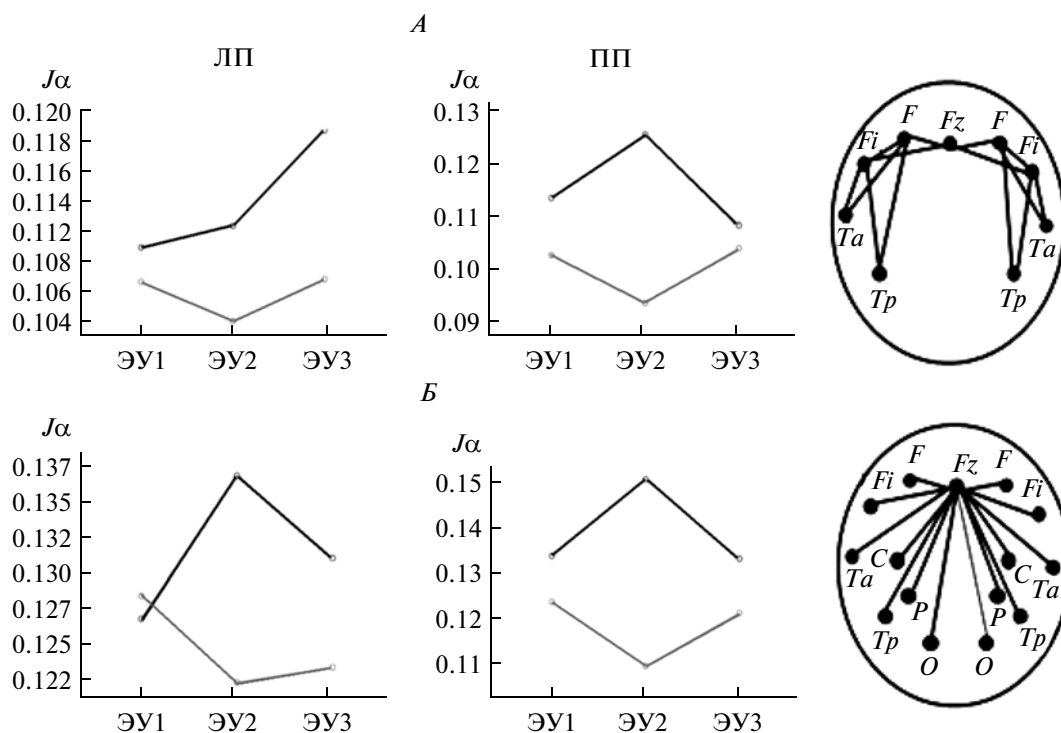
Результаты настоящей работы показывают, что характер функциональных объединений префронтальных корковых зон с другими корковыми областями в период ожидания целевого стимула различается в зависимости от того, следует ли за ним опознание изображения или изображение остается еще неопознанным. При внимании, предшествующем



**Рис. 3.** Зависимость величины  $J_\alpha$  от экспериментальных условий и полушария в группе 2 (испытуемые с низкими показателями опознания неполных изображений). Обозначения как на рис 2.

**Fig. 3.** The  $J_\alpha$  values for the sub-group of subjects showing the lowest recognition rate (group 2) computed for different experimental conditions and brain hemispheres. Notations are similar to those in fig. 2.

неопознанным стимулам, перестройки функциональных связей выявлены преимущественно в правом полушарии; в ситуации, предшествующей опознанию, — в левом. Эти различия наиболее отчетливо выявляются при анализе когерентности альфа-ритма ЭЭГ в первом подмножестве отведений, включающем специфичные для выполняемой данной когнитивной задачи верхне- и нижневисочные области и зоны латеральной префронтальной коры. Нижневисочная кора правого полушария, как известно, является ключевой структурой опознания фрагментарных изображений [Фарбер, Петренко, 2008; Sehatpour et al., 2008], а верхневисочная кора играет важнейшую роль в обеспечении рабочей памяти [Petrides, Pandya, 2004]. Латеральная префронтальная кора рассматривается как важнейшая часть системы направленного внимания и нисходящего (top-down) когнитивного контроля [Костандов, 2010; Aron, 2008]. Тот факт, что опознанию изображений предшествуют



**Рис. 4.** Зависимость величины  $J_\alpha$  для пар отведений правого (ПП) и левого (ЛП) полушарий от экспериментальных условий и принадлежности к группе. По вертикали — усредненные значения  $J_\alpha$  в подмножестве отведений 1 — А; в подмножестве отведений 2 — Б. Схемы подмножеств отведений приведены справа. По горизонтали — экспериментальные условия (ЭУ). Обозначения экспериментальных условий как на рис. 2 и 3. Темная линия — группа 1; серая — группа 2.

**Fig. 4.** Inter-group differences in  $J_\alpha$  found under different experimental conditions in right (ПП) and left (ЛП) hemispheres. Two upper panels (А) correspond to the 1<sup>st</sup> subset of electrode pairs and two lower panels (Б) correspond to the 2<sup>nd</sup> subset of electrode pairs. The spatial arrangements of these sets are shown on the right side of the figure. The black and gray lines correspond to the highest scored (group 1) and lowest scored (group 2) subjects, respectively. All other notations are similar to those in fig. 2 and fig. 3.

изменения функциональных связей преимущественно в левом полушарии, может быть обусловлен ролью височных зон этого полушария в категориальном (семантическом) анализе информации, который является необходимым этапом опознания.

В условиях нашего эксперимента вовлечение латеральной префронтальной коры в формирование функциональных объединений корковых структур в процесс преданстройки определяется как ее ролью в селективном направленном внимании, так и ее участием в организации рабочей памяти [Мачинская, Курганский, 2012; Мачинская, Фарбер, 2011; Фарбер, Петренко, 2008; D'Esposito, 2007; Petrides, Pandya, 2004]. Согласно гипотезе М. Бара [Bar, 2003] процесс зрительного опознания происходит при участии префронтальной коры, осуществляющей поиск возможных аналогов предъявляемого объек-

та в памяти. По нисходящим связям эта информация передается в зрительные корковые зоны, осуществляющие обработку и опознание объекта.

Можно предположить, что в период ожидания последовательно предъявляемых фрагментарных изображений, сохраняемых в рабочей памяти, префронтальная кора вовлекается в поиск возможных аналогов уже тогда, когда стимул еще не опознается. Недостаточность сенсорной информации, необходимой для опознания, приводит к активизации механизмов селективного внимания. Это определяет выявленные в настоящем исследовании максимальные перестройки внутрикоркового взаимодействия в период, предшествующий целевому, но еще неопознанному стимулу. Наибольшая выраженность этих изменений в правом полушарии может быть обусловлена его ролью в селективном внимании и рабочей



памяти [Мачинская, Курганский, 2012; Posner, Fan, 2008]. В период, предшествующий опознанному стимулу, накопленная по мере последовательного предъявления неполных изображений и сохраняемая в рабочей памяти информация уже не требует столь мощного привлечения внимания. В этой ситуации значимые изменения когерентности проявляются не в правом, а в левом полушарии, что связано с вовлечением левополушарных механизмов категориального семантического опознания. О функциональной значимости внутрикоркового взаимодействия, формирующегося при преднастройке к опознанию неполных изображений, свидетельствуют выявленные в работе выраженные различия динамики величины  $J_{\alpha}$  у испытуемых с разной успешностью выполнения этого когнитивного задания. В период, предшествующий целевому неопознанному стимулу, в группе испытуемых, успешно выполняющих задание, наблюдается рост величины  $J_{\alpha}$  по сравнению с ситуацией неспецифического внимания. В то же время в группе испытуемых, допускающих много ошибок опознания, величина  $J_{\alpha}$  максимальна в ситуации неспецифического внимания и снижается в период ожидания целевого сигнала. Можно полагать, что у испытуемых с большим числом ошибок при подготовке к зрительному опознанию в большей степени вовлекаются механизмы неспецифического внимания, и меньше — механизмы селективного внимания, связанные с функционированием префронтальной коры. На определенную “слабость” участия префронтальной коры в преднастройке к опознанию целевых изображений в группе с низкой успешностью опознания указывает специфика поведенческих реакций. Испытуемые этой группы демонстрируют более быстрые и менее точные ответные реакции. Такое импульсивное опознание указывает на слабость тормозного контроля — функции, реализуемой при участии латеральной префронтальной коры [Костандов, 2010; Aron, 2008]. Важная роль формирующихся в процессе преднастройки функциональных объединений префронтальной коры с другими корковыми зонами в обеспечении эффективного опознания подтверждена нами при анализе функциональной организации мозга в постстимульном периоде, проведенном у тех же испытуемых с использованием той же экспериментальной модели [Петренко, Фарбер, 2013]. В этой работе сопоставление региональных связанных с событием потенциалов

(ССП) на опознанные и неопознанные стимулы показало, что в группе успешных испытуемых значительно возрастает амплитуда как ранних, так и поздних компонентов в латеральной префронтальной коре, в то время как в группе неуспешных испытуемых различия ССП в этих корковых зонах не достигают уровня значимости и практически не выражены.

Таким образом, результаты проведенного исследования дают основание считать, что степень вовлечения префронтальной коры в функциональные системы, формирующиеся при подготовке к зрительному опознанию, определяют эффективность реализуемой деятельности. Как показывают результаты анализа когерентности ЭЭГ, одним из возможных механизмов подготовки мозга к решению когнитивной задачи является сонстройка активности префронтальных корковых зон с другими релевантными корковыми зонами по альфа-ритму.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ функциональной организации мозга в период подготовки к опознанию фрагментарных изображений выявил значимые различия функциональных объединений префронтальной коры с другими корковыми зонами при неспецифическом внимании и внимании, направленном на целевой стимул. Характер и направленность перестроек внутрикоркового взаимодействия различаются у испытуемых с разной успешностью зрительного опознания неполных изображений. У испытуемых, успешно решающих когнитивную задачу, в ситуации направленного внимания значения мнимой части когерентности альфа-ритма ( $J_{\alpha}$ ) увеличиваются по отношению к ситуации неспецифического внимания и зависят от эффективности выполнения задания. При направленном внимании, предшествующем еще неопознанным стимулам, они преобладают в правом полушарии, что связано с активизацией механизмов внимания и рабочей памятью. При внимании, предшествующем опознанному стимулу, — в левом полушарии, осуществляющем семантический категориальный анализ предъявляемого объекта. В группе неуспешных испытуемых максимальные значения когерентности наблюдаются в ситуации неспецифического внимания и существенно снижаются при ожидании целевого сигнала. Наблюдаемое у этих испытуемых сни-

жение показателей когерентности в ситуации направленного внимания, по-видимому, отражает низкую степень вовлечения префронтальной коры в организацию преднастройки. Полученные в работе данные свидетельствуют о роли префронтальных механизмов направленного внимания и рабочей памяти в подготовке к опознанию неполных изображений.

Работа выполнена при поддержке Российского гуманитарного научного фонда (проект № 12-06-00052).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безруких М.М.* Центральные механизмы организации и регуляции произвольных движений у детей 6–10 лет. Сообщение I. Электрофизиологический анализ процесса подготовки к движению. *Физиология человека.* 1997. 23(6): 31–39.
- Костандов Э.А.* Влияние контекста на пластичность когнитивной установки. *Физиология человека.* 2010. 36 (5): 5–15.
- Курганский А.В.* Некоторые вопросы исследования кортико-кортикальных функциональных связей с помощью векторной авторегрессионной модели многоканальной ЭЭГ. *Журн. высш. нерв. деят.* 2010. 60(6): 740–759.
- Курганский А.В., Григал П.П.* Выполнение серии движений, задаваемой последовательностью сенсорных сигналов. Индивидуальные различия в характере начальной стадии серийного научения. *Журн. высш. нерв. деят.* 2009. 59(6): 673–685.
- Мачинская Р.И.* Функциональное созревание мозга и формирование нейрофизиологических механизмов избирательного произвольного внимания у детей младшего школьного возраста. *Физиология человека.* 2006. 32(1): 26–36.
- Мачинская Р.И., Курганский А.В.* Сравнительное электрофизиологическое исследование регуляторных компонентов рабочей памяти у взрослых и детей 7–8 лет. Анализ когерентности ритмов ЭЭГ. *Физиология человека.* 2012. 38(1): 5–19.
- Мачинская Р.И., Мачинский Н.О., Дерюгина Е.И.* Функциональная организация правого и левого полушарий мозга человека при направленном внимании. *Физиология человека.* 1992. 18(6): 77–85.
- Мачинская Р.И., Фарбер Д.А.* Мозговая организация информационных и регуляторных компонентов рабочей памяти у взрослых и детей 7–8 лет. Современная экспериментальная психология. Под ред. Барабанщикова В.А. Т. 1. М: Изд-во Ин-та психологии РАН, 2011: 479–498.
- Петренко Н.Е.* Связанные с событием потенциалы при смене стратегии зрительного восприятия в ситуации опознания иерархического стимула. *Физиология человека.* 2008. 34(3): 23–29.
- Петренко Н.Е., Фарбер Д.А.* Мозговая организация опознания фрагментарных изображений у лиц с разной эффективностью выполнения этой когнитивной задачи. *Физиология человека.* 2013. 39(4): 13–22.
- Фарбер Д.А., Петренко Н.Е.* Опознание фрагментарных изображений и механизмы памяти. *Физиология человека.* 2008. 34(1): 5–15.
- Aron A.R.* Progress in executive-function research: From tasks to functions to regions to networks. *Curr. Direct. Psychol. Sci.* 2008. 17(2): 124–129.
- Bar M.* A cortical mechanism for triggering top-down facilitation in visual object recognition. *J. Cogn. Neurosci.* 2003. 15(4): 600–606.
- Bollinger J., Rubens M.T., Zanto T.P., Gazzaley A.* Expectation-driven changes in cortical functional connectivity influence working-memory and long-term memory performance. *J. Neurosci.* 2010. 30(43): 14399–14410.
- Bressler S. L., Tognoli E.* Operational principles of neurocognitive networks. *Int. J. Psychophysiol.* 2006. 60(2): 139–148.
- Darvas F., Miller K.J., Rao R.P.N., Ojemann J.G.* Non-linear phase–phase cross-frequency coupling mediates communication between distant sites in Human neocortex. *J. Neurosci.* 2009. 29(2): 426–435.
- D’Esposito M.* From cognitive to neural models of working memory. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2007. 362(1481): 761–772.
- Hanslmayr S., Aslan A., Staudigl T., Klimesch W., Herrmann C.S., Bäuml K.H.* Prestimulus oscillations predict visual perception performance between and within subjects. *NeuroImage.* 2007. 37(4): 1465–1473.
- Kveraga K., Ghuman A. S., Kassam K. S., Aminoff E. A., Hamalainen M. S., Chaumon M., Bar M.* Early onset of neural synchronization in the contextual associations network. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2011. 108(8): 3389–3394.
- Nolte G., Bai O., Wheaton L., Mari Z., Vorbach S., Hallett M.* Identifying true brain interaction from EEG data using the imaginary part of coherency. *Clin. Neurophysiol.* 2004. 115(10): 2292–2307.
- Palva J.M., Monto S., Kulashekhar S., Palva S.* Neuronal synchrony reveals working memory networks and predicts individual memory capacity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2010. 107(16): 7580–7585.
- Patten T.M., Rennie C.J., Robinson P.A., Gong P.* Human cortical traveling waves: dynamical properties and correlations with responses. *PLoS One.* 2012. 7(6): e38392.
- Petrides M., Pandya D.N.* The frontal cortex. *The Human Nervous System.* Eds Paxinos G., Mai U. Amsterdam: Acad. Press. 2004: 950–972.
- Posner M.I., Fan J.* Attention as an organ system. *Topics in Integrative Neuroscience: From cells to Cognition.* Ed. Pomerantz J. R. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 2008: 31–62.
- Sauseng P., Klimesch W., Schabus M., Doppelmayr M.* Fronto-parietal EEG coherence in theta and upper

- alpha reflect central executive functions of working memory. *Int. J. Psychophysiol.* 2005. 57(2): 97–103.
- Sehatpour P., Molholm S., Javitt D.C., Foxe J.J.* Spatiotemporal dynamics of human object recognition processing: An integrated high-density electrical mapping and functional imaging study of “closure” processes. *Neuroimage.* 2006. 29(2): 605–618
- Van Dijk H., Schoffelen J.M., Oostenveld R., Jensen O.* Prestimulus oscillatory activity in the alpha band predicts visual discrimination ability. *J. Neurosci.* 2008. 28(8): 1816–1823.
- Varela F., Lachaux J.-P., Rodriguez E., Martinerie J.* The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration. *Nat. Rev. Neurosci.* 2001. 2: 229–239.
- Von Stein A., Chiang C., Konig P.* Top–down processing mediated by interareal synchronization. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. 97(26): 14748–14753.
- Winterer G., Herrmann W.M., Coppola R.* Electrophysiology in neuropsychiatric research: a network perspective. *CNS Spectr.* 1999. 4(8): 17–29.
- Yamagishi N., Callan D.E., Anderson S.J., Kawato M.* Attentional changes in pre-stimulus oscillatory activity within early visual cortex are predictive of human visual performance. *Brain Res.* 2008. 1197(4): 115–122.
- Zhuang J., Peltier S., He S., LaGonte S., Hu X.* Mapping the connectivity with structural equation modeling in an fMRI study of shape-from-motion task. *Neuroimage.* 2008. 42(2): 799–806.