

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ КОРКОВЫХ ЗОН В ПРОЦЕССЕ ВЫРАБОТКИ СТРАТЕГИИ КОГНИТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ. АНАЛИЗ КОГЕРЕНТНОСТИ ТЕТА-РИТМА ЭЭГ

Кошельков Д.А., Мачинская Р.И.

Институт возрастной физиологии РАО, Москва

e-mail: koshelkovda@gmail.com

Анализировалась когерентность ритмических составляющих тета-диапазона ЭЭГ после получения обратной связи при решении задач на классификацию зрительных объектов в ситуации неопределенности. Показано, что функциональное взаимодействие корковых зон в процессе выработки стратегии когнитивной деятельности выше по сравнению с ситуацией, когда стратегия уже выработана. Выявлены особенности топографии функциональных связей по тета-ритму: локализация фокусов взаимодействия в лобных полюсных областях и интеграция этих фронтальных зон с переднеассоциативными и височными отделами коры левого полушария, а также с теменными и затылочными зонами обоих полушарий. Частотные и топографические особенности функциональных корковых связей позволяют рассматривать их как отражение функционирования распределенной нейронной сети, осуществляющей взаимодействие лимбических систем мозга и управляющих структур лобной коры в процессе выработки стратегии когнитивной деятельности.

Ключевые слова: принятие решений в ситуации неопределенности, обратная связь, ЭЭГ, тета-ритм, когерентность, классификация зрительных объектов.

Выработка стратегии деятельности представляет собой процесс планирования, когда индивид совершает сложный выбор из числа известных ему способов решения стоящей перед ним задачи или изобретает новый, ранее ему не знакомый путь. В настоящей работе мозговая организация выработки стратегии когнитивной деятельности исследовалась на модели принятия решений в ситуации неопределённости (problem solving). Данные, полученные при использовании методов нейровизуализации, свидетельствуют об участии множества различных структур мозга в обеспечении выработки стратегии деятельности в ситуации неопределённости [1, 2]. Наиболее значимые перестройки мозговой активности происходят при получении и использовании обратной связи (ОС) о правильности выбранной стратегии [3-5]. Один из существенных

компонентов выработки стратегии когнитивной деятельности в ситуации неопределённости связан с активностью мотивационных лимбических структур мозга, обеспечивающих длительное поддержание произвольного внимания и процессы сопоставления информации о результатах деятельности с информацией, хранящейся в рабочей памяти. Активация цингулярной коры – высшего регуляторного центра лимбической системы - обнаружена как при получении положительной, так и при получении отрицательной ОС [6-8]. Известно, что в различных структурах лимбической системы мозга, в том числе в цингулярной коре и гиппокампе, регистрируются ритмические осцилляции ЭА с частотой тета-ритма ЭЭГ [9]. Синхронизация суммарной электрической активности мозга в диапазоне тета-ритма увеличивается при выполнении заданий, требующих удержания информации в рабочей памяти и длительном поддержании внимания [10-13]. Эти данные позволяют рассматривать увеличение степени функционального взаимодействия корковых зон на основе тета-ритма как показатель вовлечения лимбических структур в реализацию когнитивных процессов.

В настоящей работе параметры когерентности ритмических составляющих тета-диапазона ЭЭГ анализировались с целью исследования мозговой организации мотивационной составляющей выработки стратегии деятельности. Использовалась экспериментальная модель классификации зрительных объектов в ситуации неопределённости близкая по характеру когнитивной деятельности к Висконсинскому тесту сортировки карточек [14, 15].

МЕТОДИКА

В исследовании участвовали 10 здоровых праворуких испытуемых в возрасте 22 ± 2 г. Все испытуемые дали добровольное информированное согласие на проведение исследования.

Экспериментальная установка включала компьютерный электроэнцефалограф “NeuroTravel 24D” (Россия), 15-дюймовый ЭЛ-дисплей «Samatron 55E» (Тайвань) с частотой кадровой развертки 75 Гц, на

котором предъявлялись зрительные стимулы и джойстик (Genius, Usb-07), который использовался для регистрации двигательных ответов испытуемых. Автоматизированное предъявление стимульного материала, регистрация ответов испытуемых и управление записью ЭЭГ в ходе эксперимента осуществлялись с помощью программы EEGExProc*.

В качестве зрительных стимулов использовались предъявляемые на сером фоне цветные геометрические фигуры. Фигуры могли отличаться по 4 признакам: цвету (красные, синие, зелёные, жёлтые и черные), форме (круг, квадрат, треугольник, ромб, пятиконечная звезда), размеру (большие и маленькие) и наличию/отсутствию в центре фигуры отверстия.

В каждой экспериментальной пробе испытуемому предъявлялись два стимула: постоянный (эталонный) и варьируемый (тестовый), которые могли быть сходными по одному или двум признакам. Задача испытуемого состояла в обнаружении неизвестного ему принципа категоризации на основе использования голосовой обратной связи о правильности предыдущего выбора, определении на основе этого принципа сходства/различия тестового и эталонного стимулов и нажатии на одну из двух кнопок ответного устройства.

Последовательность событий в каждой экспериментальной пробе представлена на рис 1. В начале пробы в верхней половине экрана предъявлялся эталонный стимул, который оставался там в течение всей пробы. Через варьируемый интервал времени от 1 до 2 сек. под ним появлялся тестовый стимул, который оставался на экране до ответа испытуемого. После ответа испытуемого в течение 1.5 с предъявлялась голосовая ОС («правильно» или «неправильно»). Затем наступал межпробный интервал длительностью 4 секунды и предъявлялась следующая проба. Эксперимент состоял из 4-х серий, в двух из них использовалась простая задача – тестовый и эталонный стимулы были сходными по одному признаку (А), в двух других – сложная - тестовый и эталонный стимулы были

* Программа управления экспериментом EEGExProc разработана ст. н. сотрудником С.Д. Дьяченко.

сходными по двум признакам (Б). В ходе каждого эксперимента серии чередовались в порядке АББА. Максимальное число проб в серии составляло 84, при этом стимулы, удовлетворяющие критерию классификации, составляли 20% от общего числа стимулов в серии. Были возможны следующие правильные ответы испытуемого: правильное отвержение (фигуры не похожи) и истинное принятие (фигуры похожи). Каждая серия эксперимента заканчивалась после того как испытуемый демонстрировал 6 истинных принятий подряд.

ЭЭГ регистрировалась в полосе частот 0,5 – 70 Гц (частота оцифровки - 250 Гц) от 18 монополярных отведений О1/2, Р3/4, Т5/6, Т3/4, С3/4, F3/4, F7/8, Fp1/2, Fz, Cz, расположенных по стандартной системе 10-20. В качестве референта использовались численно объединённые ушные электроды. Регистрация ЭЭГ осуществлялась в течение 2 мин в состоянии спокойного бодрствования и в течение 2 с после каждого предъявления ОС.

Количественный анализ ЭЭГ проводился для четырёх экспериментальных условий: спокойного бодрствования, реакции на положительную ОС (S1), реакции на отрицательную ОС (S2) и реакции на положительную ОС, когда стратегия уже выработана (S3) (устойчивые правильные решения в 6 и более пробах подряд). В настоящей работе представлены результаты анализа данных, полученных на при решении сложных задач (В). Для каждого 2-с отрезка ЭЭГ строилась векторная авторегрессионная модель (ВАР-модель) 14 порядка. На основе найденных коэффициентов ВАР-модели вычислялись матрицы индивидуальных комплекснозначных спектральных оценок (автоспектры и взаимные спектры), которые использовались для получения комплекснозначных функций когерентности. Статистический анализ динамики функционального взаимодействия корковых областей в различных экспериментальных условиях осуществлялся на основе сравнения максимумов мнимой части комплекснозначной когерентности (МКОГ) в диапазоне тета-ритма (4-7 Гц). Выбор этой меры обусловлен ее независимостью от артефактного влияния

объемного проведения на величину статистической связи между сигналами ЭЭГ в разных отведениях [16]. Частотный интервал, в котором вычислялась МКОГ выбирался индивидуально для каждого испытуемого в соответствии с гистограммами значимых пиков функции когерентности тета-колебаний. Для выявления различий МКОГ, связанных с варьированием экспериментальных условий, использовался дисперсионный анализ RM ANOVA, попарные сравнения проводились с помощью t-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЯ

Для проведения статистического анализа совокупность возможных пар отведений была разделена на подмножества, в которые входили пары отведений, объединяющие определённые области коры в правом и левом полушариях со всеми остальными отведениями. Всего было выделено 8 таких подмножеств с фокусами в затылочных (О), теменных (Р), задневисочных (Тр), передневисочных (Та), центральных (С), лобных (F), лобных полюсных (Fp) и нижнелобных (Fi) областях. Для выявления межполушарных особенностей организации корковых функциональных связей были определены два внутрииндивидуальных фактора дисперсионного анализа: (1) полушарие адресат (ПА) – связь фокусов взаимодействия, со всеми отведениями левого vs. правого полушария. Например, для подмножества пар отведений с фокусом в лобных областях (F) пары отведений F3-O1 и F4 –O1 были отнесены к первому уровню этого фактора (левое полушарие), а пары отведений F3-O2 и F4-O2 – ко второму уровню этого фактора (правое полушарие); (2) полушарие источник (ПИ) – связи всех отведений с фокусом в левом vs. правом полушарии. Например, пары O1 – F3, O2 – F3 были отнесены к первому уровню этого фактора (левое полушарие), а пары O1 – F4, O2 – F4 – ко второму уровню данного фактора (правое полушарие).

При проведении дисперсионного анализа для каждого подмножества отведений были определены следующие внутрииндивидуальные факторы: экспериментальное УСЛОВИЕ (S1, S2, S3); полушарие-адресат - ПА (левое,

правое); полушарие-источник – ПИ (левое, правое); локализация второго отведения в паре - ЛОК (7 уровней). При оценке значимости различий применялась поправка Гринхауза-Гессера.

Для подмножества отведений с фокусами в передневисочных областях (Та) выявлено значимое взаимодействие факторов УСЛОВИЕ*ПА*ЛОК*ПИ ($F(3.7, 30.0) = 3.43, p = 0.022$). Значения МКОГ оказались выше в ситуации неопределённости после получения как положительной (S1), так и отрицательной (S2) ОС, чем в ситуации, когда принцип классификации уже был найден (S3). Значимые различия были обнаружены для пар отведений, включающих передневисочную область левого полушария (Т3) и фронтальные зоны того же полушария (Fp1, F3, F7) ($F(1.5, 12.3) = 14.97, p = 0.001$). При этом реакция на положительную ОС (S1) в ситуации неопределённости сопровождалась более высокими значениями МКОГ, чем реакция на отрицательную ОС (S2) в парах отведений Т3-F3 ($F(1.0, 8.0) = 15.00, p = 0.005$) и Т3-F7 ($F(1.0, 8.0) = 10.40, p = 0.012$).

Для подмножества пар отведений с фокусами в задневисочных областях (Тр) обнаружено значимое взаимодействие факторов УСЛОВИЕ*ПА ($F(1.3, 10.8) = 4.67, p = 0.45$): максимальные значения МКОГ в этом подмножестве отмечались после получения отрицательной ОС и для пар с локализацией второго отведения в левом полушарии.

Для подмножества пар отведений с фокусами в лобных полюсных областях (Fp) выявлено значимое взаимодействие факторов УСЛОВИЕ*ЛОК ($F(3.9, 31.5) = 3.58, p = 0.016$).

Наличие описанных выше взаимодействий внутрииндивидуальных факторов послужило основанием для сопоставления значений МКОГ в разных экспериментальных условиях в каждой паре отведений, входящих в подмножества с фокусами в Та и Fp. Результаты попарных сравнений МКОГ в диапазоне тета-ритма представлены на рис. 2. Видно, что после получения как положительной (S1), так и отрицательной (S2) ОС в процессе выработки стратегии принятия решения по сравнению с ситуацией, когда стратегия уже

выработана (S3), выше степень функционального взаимодействия по тета-ритму между лобными полюсными зонами обоих полушарий (Fp1, Fp2) и переднеассоциативными зонами преимущественно левого полушария (F7, F3, T3), а также между лобными полюсными и зрительными каудальными областями (P3, P4, O1, O2). Различия МКОГ между экспериментальными условиями выявлены также в парах отведений левого полушария с фокусом в передневисочной области.

Большее напряжение функциональных связей по тета-ритму в ситуациях, когда решение ещё не найдено, по сравнению с реакцией на ОС при сформированной стратегии свидетельствует о роли тета-осцилляций в мозговой организации выработки стратегии когнитивной деятельности. На роль тета-ритма, в функциональном объединении структур мозга при выработке стратегии деятельности указывают также данные о зависимости мощности и когерентности этого ритма от знака ОС и вероятности подкрепления в ситуации альтернативного выбора [17].

Согласно полученным в настоящем исследовании результатам регионарное распределение функциональных связей по тета-ритму (рис. 2) характеризовалось преимущественным вовлечением структур левого полушария. Наличие левополушарной асимметрии фокуса функциональных связей согласуется с данными работы [18], в которой показана активация лобных и лобно-височных структур левого полушария и рост функционального взаимодействия между ними при решении когнитивных (вербальных) задач в ситуации неопределённости. Левополушарная асимметрия активации переднеассоциативных зон коры обнаружена в работах [3, 19] при смене стратегии в процессе решения Висконсинского теста сортировки карточек.

Другая важная особенность топографии функциональных связей при выработке стратегии решения когнитивной задачи состояла в локализации фокуса взаимодействия в лобных полюсных областях и интеграции этих фронтальных зон с переднеассоциативными и височными отделами коры

левого полушария, а также с теменными и затылочными зонами обоих полушарий. О вовлечении коры лобного полюса в процесс выработки стратегии когнитивной деятельности сообщалось ранее в фМРТ исследованиях [20, 2]. В работе [2] было показано, что кора лобного полюса активируется при необходимости выдвижения нескольких гипотез и выборе следующих действий на основе оценки результативности предыдущих, т.е. тех компонентов выработки стратегии деятельности, которые в значительной степени связаны с мотивационными процессами и оперированием информацией, хранящейся в рабочей памяти. Результаты настоящего исследования позволяют предположить, что специфическая роль фронтальных полюсных зон обеспечивается их взаимодействием на основе синхронизации по тета-ритму с другими корковыми и глубинными структурами мозга. Это могут быть структуры лимбической системы, в частности цингулярная кора, активность которой связана с произвольным поддержанием внимания, самоконтролем и оценкой результатов собственной деятельности [21, 22], а также структуры, участвующие в процессах удержания информации в рабочей памяти - гиппокамп, теменная кора, специфические корковые зоны [23-27].

Таким образом, результаты настоящего исследования свидетельствуют о том, что одним из компонентов мозговой организации выработки стратегии когнитивной деятельности является распределённая нейронная сеть, которая объединяет на основе синхронизации по тета-ритму лобные полюсные зоны коры, структуры височной доли, теменные ассоциативные зоны и специфические зрительные корковые области. Мы предполагаем, что эта распределённая нейронная сеть осуществляет взаимодействие лимбических систем мозга, обеспечивающих мотивационные составляющие выработки стратегии деятельности и процессы рабочей памяти, с управляющими структурами лобной коры.

ВЫВОДЫ

1. Анализ когерентности ритмических составляющих тета-диапазона ЭЭГ после получения обратной связи при решении задач на классификацию зрительных объектов в ситуации неопределенности позволил обнаружить, что функциональные взаимодействия корковых зон в процессе выработки стратегии деятельности выше по сравнению с ситуацией, когда стратегия уже выработана.
2. Выявлены особенности топографии функциональных связей по тета-ритму при выработке стратегии решения когнитивной задачи: локализация фокусов взаимодействия в лобных полюсных областях и интеграция этих фронтальных зон с переднеассоциативными и височными отделами коры левого полушария, а также с теменными и затылочными зонами обоих полушарий.
3. Частотные и топографические особенности обнаруженных функциональных корковых связей позволяют рассматривать их как отражение функционирования распределённой нейронной сети, осуществляющей взаимодействие лимбических систем мозга и управляющих структур лобной коры в процессе выработки стратегии когнитивной деятельности.

Список литературы:

1. *Frith Ch., Dolan R.* The role of the prefrontal cortex in higher cognitive functions // *Cognitive brain research*.1996.№.5.P.175.
2. *Savage C.R., Deckerbach T., Heckers S. et al.* Prefrontal regions supporting spontaneous and directed application of verbal learning strategies Evidence from PET // *Brain*. 2001.V.124.P.219.
3. *Monchi O., Petrides M., Petre V. et al.* Wisconsin Card Sorting Revisited: Distinct Neural Circuits Participating in Different Stages of the Task Identified by Event-Related Functional Magnetic Resonance Imaging // *J. Neurosci*. 2001.V.21.№.19.P.7733.
4. *Crone E.A., Bunge S.A., Latenstein H., Van der Molen M.W.* Characterization of children's decision making: sensitivity to punishment frequency, not task complexity // *Child Neuropsychology*.2005.V.11.P.245.
5. *Aron A.R., Gluck M.A., Poldrack R.A.* Long-term test-retest reliability of functional MRI in a classification learning task // *NeuroImage*.2006.V.29.P.1000.
6. *Nieuwenhuis S., Slagter H.A., von Geusau N.J. et al.* Knowing good from bad: differential activation of human cortical areas by positive and negative outcomes // *J.Neurosci*.2005.V.21.№.11.P.3161.
7. *Papo D., Douiri A., Bouchet F. et al.* Time-Frequency intracranial source localization of feedback-related EEG activity in hypothesis testing // *Cerebral Cortex*.2007.V.17.P.1314.
8. *Koenig Ph., Smith E.E., Glosser G. et al.* The neural basis for novel semantic categorization // *NeuroImage*.2005.V.24.P.369.
9. *Kahana M. J.* The cognitive correlates of human brain oscillations // *J. Neurosci*.2006.V.26.№.6.P.1669.
10. *Sarnthein J., Petsche H., Rappelsberger P. et al.* Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory // *Neurobiology*.1998.V.95.P.7092.

11. *Tesche C.D., Karhu J.* Theta oscillations index human hippocampal activation during working memory task // PNAS.2000.V.97.№.2.P.919.
12. *Klimesch W., Hanslmayr S., Sauseng P. et al.* Oscillatory EEG correlates of episodic trace decay // Cerebral Cortex.2006.V.16.P.280.
13. *Raghavachari S., Lisman J. E., Tully M. et al.* Theta oscillations in human cortex during a working-memory task: evidence for local generators // J. Neurophysiology.2006.V.95.P.1630.
14. *Berg E.A.* A simple objective technique for measuring flexibility in thinking // J. Gen. Psychol.1948.V.39.P.15.
15. *Grand D.A., Berg E.A.* A behavioral analysis of degree of impairment and ease of shifting to new responses in a Weigl-type card sorting problem // J. Experimental Psychology.1948.V.39.P.404.
16. *Nolte G., Bai O., Wheaton L., Mari Z. et al.* Identifying true brain interaction from EEG data using the imaginary part of coherency // Clinical Neurophysiology.2004.V.115.P.2292.
17. *Cohen M., Elger C.E., Ranganath C.* Reward expectation modulates feedback-related negativity and EEG spectra // Neuroimage. 2007.V.32. №.2.P.968.
18. *Newman S.D., Just M.A., Carpenter P.A.* The Synchronization of the Human Cortical Working Memory Network // NeuroImage. 2002.V.15.P.810.
19. *Konishi S., Hayashi T., Uchida I. et al.* Hemispheric asymmetry in human lateral prefrontal cortex during cognitive set shifting // PNAS.2002.V.99. №.11.P.7803.
20. *Christoff K., Gabrieli J.D.E.* The frontopolar cortex and human cognition: Evidence for a rostrocaudal hierarchical organization within the human prefrontal cortex // Psychobiology.2000.V.28.№.2.P.168.
21. *Posner M. I., Rothbart M. K., Sheese B. E., Tang, Y.* The anterior cingulate gyrus and the mechanism of self-regulation // Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience.2007.V.7.№.4.P.391.

22. *Segalowitz S. J., Dywan J.* Individual differences and developmental change in the ERN response: implications for models of ACC function // *Psychological Research*. 2009. V. 73. №. 6. P. 857.
23. *Gazzaley A., Rissman J., D'Esposito M.* Functional connectivity during working memory maintenance // *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*. 2004. V. 4. №. 4. P. 580.
24. *Miller B.T., Deouell L.Y., Dam C. et al.* Spatio-temporal dynamics of neural mechanisms underlying component operations in working memory // *Brain Res.* 2008. V. 1206. P. 61.
25. *Bledowski C., Prvulovic D., Hoehstetter K. et al.* Localizing P300 generators in visual target and distractor processing: a combined event-related potential and functional magnetic resonance imaging study // *J. Neurosci.* 2004. V. 24. P. 9353.
26. *Bledowski C., Kadosh K.C., Wibrat M. et al.* Mental Chronometry of Working Memory Retrieval: A Combined Functional Magnetic Resonance Imaging and Event-Related Potentials Approach // *J. Neurosci.* 2006. V. 26, №. 3. P. 821.
27. *Wolk D., Schacter D., Lygissos M.N. et al.* ERP correlates of recognition memory: Effects of retention interval and false alarms // *Brain Research.* 2006. V. 96. P. 148.

Подписи к рисункам

Рис. 1. Последовательность событий в каждой экспериментальной пробе.

Рис. 2. Региональное распределение значимых различий в степени взаимодействия корковых областей по оценке МКОГ ($p < 0.05$) в разных экспериментальных ситуациях в тета-диапазоне. Сплошными линиями показаны увеличения значений МКОГ в парах, пунктирной – уменьшение.

Рис. 1

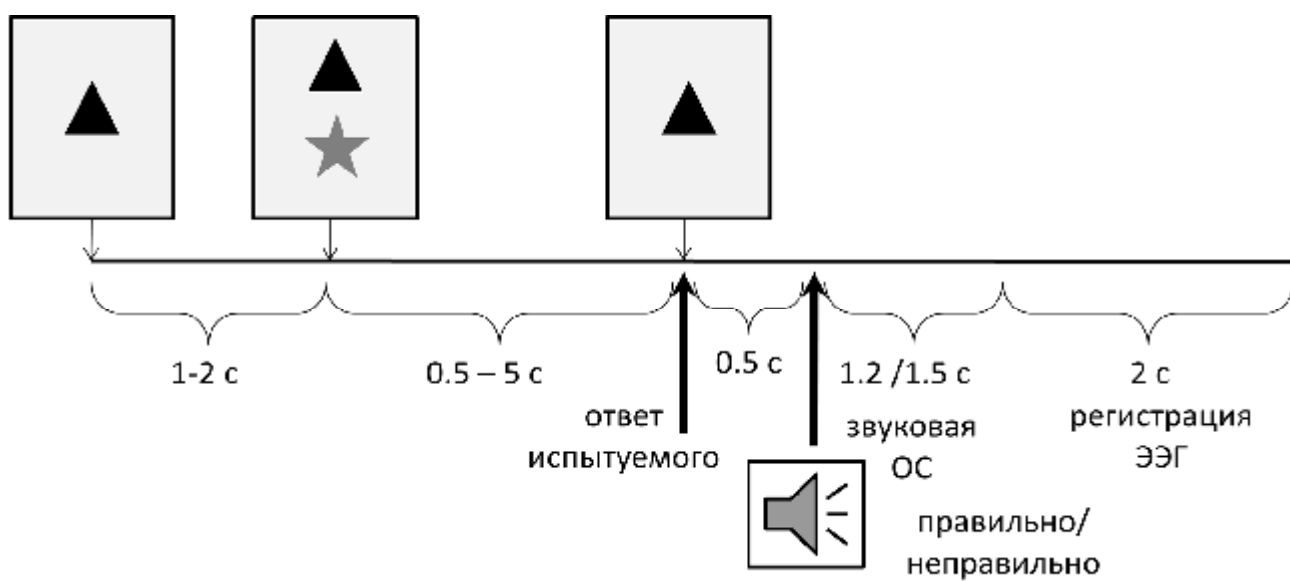
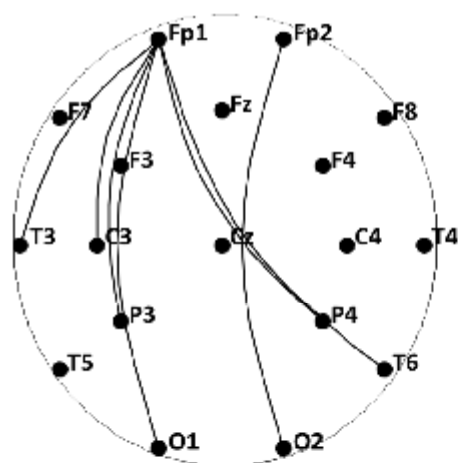
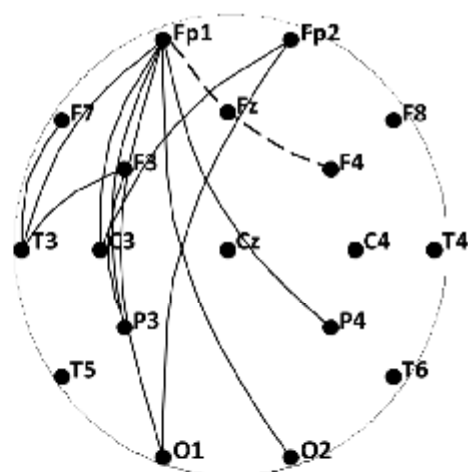


Рис.2



S2 > S3



S1 > S3