

Ю.В. Бушов, М.В. Светлик, М.Ю. Ходанович

О ФУНКЦИОНАЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ ВЫСОКОЧАСТОТНОЙ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ МОЗГА В ПРОЦЕССАХ ВОСПРИЯТИЯ ВРЕМЕНИ

У 30 практически здоровых испытуемых исследовали связанные с событиями потенциалы мозга и корковые взаимодействия в различных частотных диапазонах ЭЭГ и на разных этапах деятельности, связанной с репродукцией коротких интервалов времени. Установлено, что наиболее значительные изменения корковых взаимодействий наблюдаются на частоте гамма-ритма. В условиях той же деятельности обнаружена фазовая связь между гамма-колебаниями и альфа-активностью мозга. Предполагается, что такие связи влияют на эффективность мозговой деятельности.

В последние годы внимание исследователей привлекает высокочастотная электрическая активность мозга, так называемый гамма-ритм. Частота этого ритма варьирует, по данным разных авторов [1–3], от 30 до 80, 200 Гц и более, а амплитуда не превосходит 5–10 мкВ. Присутствие этого ритма обнаружено не только у человека, но и у животных [4].

Имеются данные о том, что основную роль в электрогенезе гамма-ритма частотой от 30 до 80 Гц играют постсинаптические потенциалы, а колебания более высокой частоты являются отражением суммарной синхронизованной импульсной активности нейронов [4].

Гамма-ритм обычно делят на спонтанный, индуцированный, или тонический, и фазический. Под фазическими, или вызванными гамма-активностью, понимают кратковременные вспышки гамма-ритма, возникающие как реакции на внешние и внутренние стимулы. Индуцированный гамма-ритм чаще всего связывают с когнитивными операциями, а вызванные гамма-осцилляции образуют сенсорный ответ [3].

Согласно популярной в настоящее время гипотезе гамма-ритм у человека играет ключевую роль в обеспечении когнитивных процессов. Это подтверждают полученные в последнее время данные о связи гамма-ритма с процессами восприятия [5], внимания [1], сознания [6] и обработки семантической информации [7]. Амплитуда и частота этого ритма зависят от состояния человека и вида выполняемой когнитивной задачи [8, 9]. Поскольку частотные параметры гамма-ритма близки к нейронной активности, полагают, что он отражает активность нейронных сетей. Считают [6], что именно на частоте гамма-ритма происходит синхронизация активности и функциональное объединение пространственно удаленных популяций нейронов при осуществлении сознательной деятельности. Вместе с тем анализ литературы сви-

детельствует о том, что в настоящее время недостаточно изучена связь этого ритма с другими частотными составляющими ЭЭГ. Практически не исследована роль этого ритма в такой специфической деятельности человека, как восприятие времени.

Целью настоящего исследования явилось выяснение функционального значения гамма-ритма в процессах восприятия времени.

В задачу исследования входило:

– изучить связанные с событиями потенциалы мозга и особенности корковых взаимодействий в разных частотных диапазонах ЭЭГ и на разных этапах деятельности, связанной с репродукцией длительности коротких зрительных сигналов;

– изучить характер фазовых соотношений между гамма-ритмом и другими частотными составляющими ЭЭГ в условиях той же деятельности.

Методика

Для решения поставленных задач проведены 2 серии наблюдений с репродукцией длительности коротких зрительных сигналов (200 и 800 мс) при наличии и в отсутствии обратной связи о результатах деятельности. В исследованиях участвовали добровольцы, практически здоровые юноши и девушки (30 человек) в возрасте от 18 до 24 лет, учащиеся томских вузов. ЭЭГ записывали монополярно с помощью 24-канального энцефалографоанализатора «Энцефалан-131-03» в 15 отведениях по системе 10–20%: F3, F4, Fz, C3, C4, C5, C6, Cz, P3, P4, P5, P6, Pz, O1, O2. Объединенный референтный электрод устанавливался на мочки левого и правого уха испытуемого, а земляной фиксировался на запястье правой руки. При вводе аналоговых сигналов в ЭВМ частота дискретизации составляла 250 Гц.

Интервалы времени задавались невербальными зрительными стимулами (светлый квадрат со стороной 2 см, появляющийся в центре затемненного экрана монитора). В качестве сигнала обратной связи использовали выраженную в процентах относительную ошибку репродукции заданного интервала времени, которая появлялась на 1 с на экране монитора, спустя секунду после воспроизведения каждого интервала времени. При этом размер цифр, характеризующих величину и знак относительной ошибки воспроизведения, соответствовал шрифту 16 в редакторе Word. О точности репродукции длительности сигналов судили по величине относительной ошибки воспроизведения, а также по величине стандартного отклонения, характеризующего вариабельность субъективных оценок времени. Связанные с событиями потенциалы мозга (ССПМ) выделяли методом суммации. Эпоха анализа, включая фоновый фрагмент, составляла 600 мс. Для анализа выбирали лишённые артефактов предварительно отфильтрованные участки ЭЭГ (из ЭЭГ были удалены составляющие частотой 50 Гц).

С помощью вейвлет-преобразования исходной ЭЭГ, а также усреднённых ССПМ исследовали синхронизацию биоэлектрической активности (БА)

мозга в разных частотных диапазонах ЭЭГ и на разных этапах выполняемой деятельности. В качестве материнского вейвлета использовали вейвлет типа Morlet. О степени синхронизации БА мозга на определенной частоте и в разные моменты времени судили по величине коэффициента корреляции Спирмена, который подсчитывался между значениями вейвлет-кривых, описывающих динамику ЭЭГ и ССПМ, зарегистрированных в разных отведениях ЭЭГ. При выявлении периодов, различающихся уровнем синхронизации биоэлектрической активности мозга, использовали факторный анализ, метод главных компонент; при анализе фазовых соотношений между гамма-осцилляциями и другими частотными составляющими ЭЭГ – вейвлетный биспектральный анализ [10]. Статистическую обработку данных проводили с помощью пакетов прикладных программ «Statistica-5.5» и «MatLab-6.5».

Результаты исследования и их обсуждение

Динамика ССПМ на разных этапах восприятия времени и в разных частотных диапазонах ЭЭГ

Характерной особенностью ССПМ, зарегистрированных при репродукции коротких зрительных сигналов в частотном диапазоне 0–30 Гц, является наличие хорошо выраженного позитивного компонента с латентностью 300–450 мс, который был идентифицирован нами как компонент P300. Амплитуда этого компонента достигает максимума в лобных и центральных отведениях (рис. 1). Судя по литературным данным [11], он характеризует этап сличения предъявляемого стимула с хранящимся в памяти эталоном.

Изучение особенностей, связанных с событиями электрических осцилляций мозга (ССЭОМ), зарегистрированных при выполнении той же задачи в частотном диапазоне 30–70 Гц, позволило обнаружить в большинстве отведений кратковременное повышение амплитуды гамма-ритма спустя 100 мс после начала стимула (рис. 2).

Сходные данные были получены в работе С. Pantev [12]. Автор обнаружил вызванную гамма-активность, которая регистрировалась в течение первых 100 мс после предъявления стимула. Судя по латентности, можно предположить, что наблюдаемая экзальтация гамма-ритма отражает этап информационного синтеза [13], который осуществляется при активном участии нейронов зрительной проекционной коры.

Кроме того, анализ исследуемых ССЭОМ выявил отчетливые межполушарные различия: в левом полушарии амплитуда гамма-ритма оказалась существенно ниже (рис. 2). Обнаруженные межполушарные различия, вероятно, отражают преимущественное участие правого полушария в обработке информации, связанной с восприятием и анализом длительности невербальных зрительных сигналов.

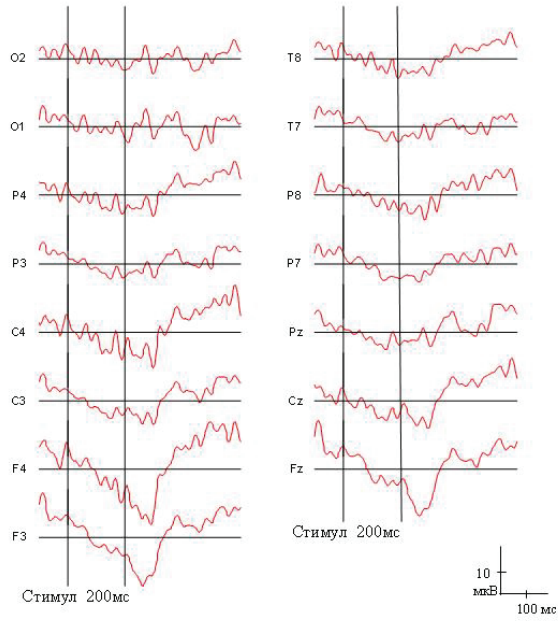


Рис. 1. Усредненные ССПМ при репродукции сигналов длительностью 200 мс в частотном диапазоне 0–30 Гц

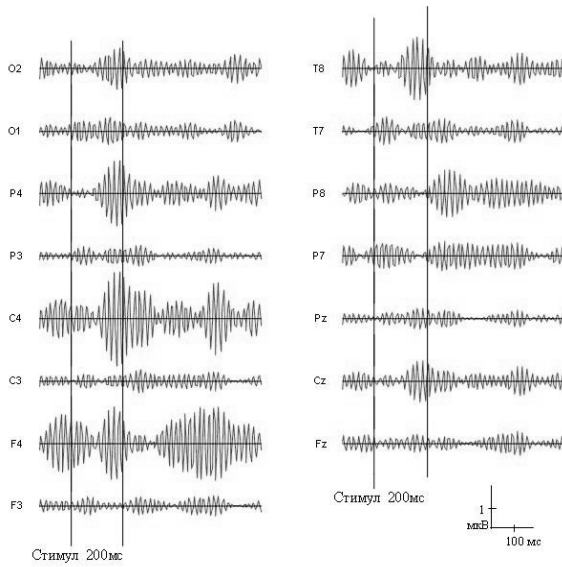


Рис. 2. Усредненные ССЭОМ при репродукции сигналов длительностью 200 мс в частотном диапазоне 30–70 Гц

Изучение динамики корковых взаимодействий на разных этапах процесса восприятия времени и в разных частотных диапазонах ЭЭГ

Анализ динамики коэффициента корреляции Спирмена (ККС) выявил значительные колебания этого показателя на разных этапах репродукции интервалов времени и в разных частотных диапазонах ЭЭГ (рис. 3). В частности, на частотах 40 и 60 Гц спустя 100 мс после начала стимула ККС характеризующий уровень корковых связей между центральными зонами коры левого и правого полушарий снижается до нуля и даже меняет свой знак. Возможно, обнаруженное снижение ККС отражает переход от сенсорного этапа обработки информации мозгом к этапу информационного синтеза [13].

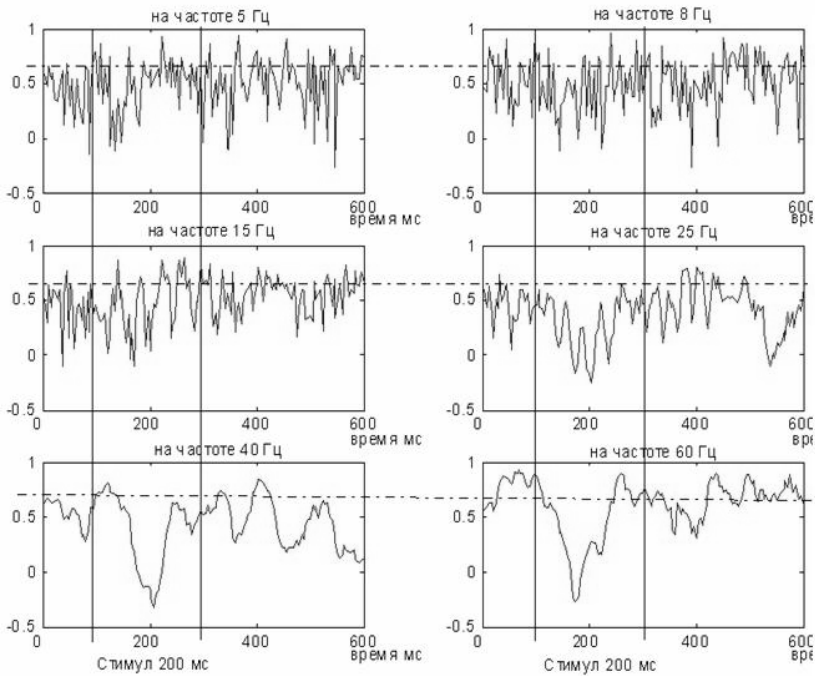


Рис. 3. Динамика коэффициента корреляции Спирмена между отведениями С3–С4 на различных частотах при репродукции сигналов длительность 200 мс. Горизонтальной пунктирной линией указан статистически значимый ($p < 0,05$) уровень ККС

Факторный анализ позволил выявить 5 характерных компонентов в динамике ККС (рис. 4). Первый компонент достигает максимума в интервале 225–235 мс после начала стимула и, в соответствии с концепцией информационного синтеза [13], характеризует этап информационного синтеза.

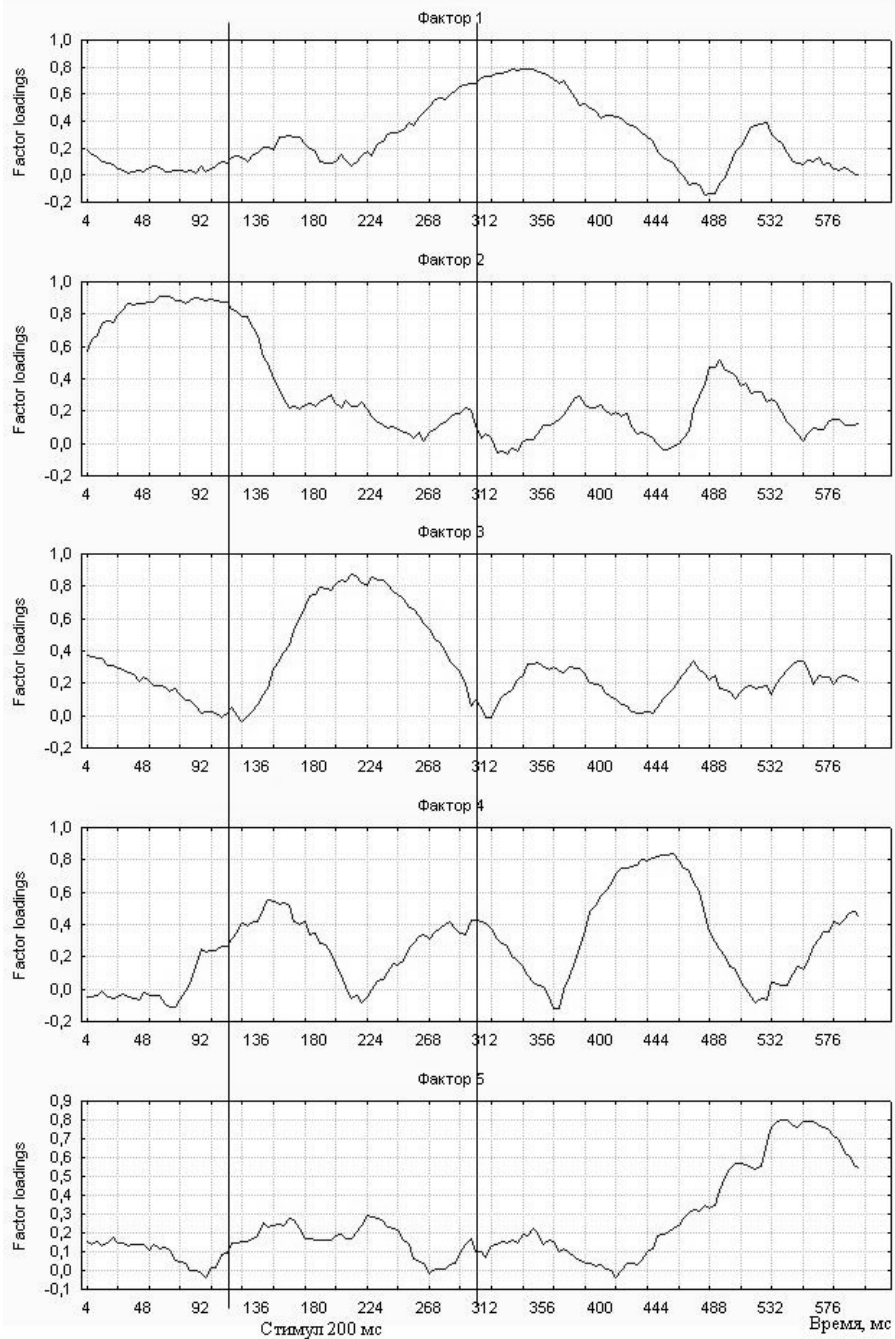


Рис. 4. Результаты факторного анализа динамики ККС на частоте 40 Гц у одного из испытуемых при репродукции сигналов длительностью 200 мс. На оси ординат отложены факторные нагрузки

Второй компонент достигает максимума на предстимульном отрезке записи ЭЭГ и, вероятно, отражает повышение уровня селективного внимания, связанное с ожиданием стимула. Третий компонент достигает максимума в интервале 90–110 мс после начала стимула и, в соответствии с концепцией информационного синтеза, характеризует сенсорный этап обработки информации о стимуле. Четвертый компонент достигает максимума в интервале 300–320 мс и, в соответствии с концепцией информационного синтеза, характеризует этап опознания предъявляемого стимула.

Пятый компонент достигает максимума в интервале 430–450 мс после начала стимула и, вероятно, отражает этап подготовки испытуемого к моторному ответу (нажатие на клавишу «Пробел»).

Изучение фазовых соотношений между гамма-ритмом и другими частотными составляющими ЭЭГ

Изучение фазовых соотношений между высокочастотными и низкочастотными составляющими ЭЭГ позволило обнаружить наличие фазовой связи между гамма-ритмом на частотах 46–49 Гц и альфа-ритмом на частотах 8–10 Гц. Значения функции бикогерентности в отведении С4 у одного из испытуемых при репродукции сигналов длительностью 200 мс представлены на рис. 5.

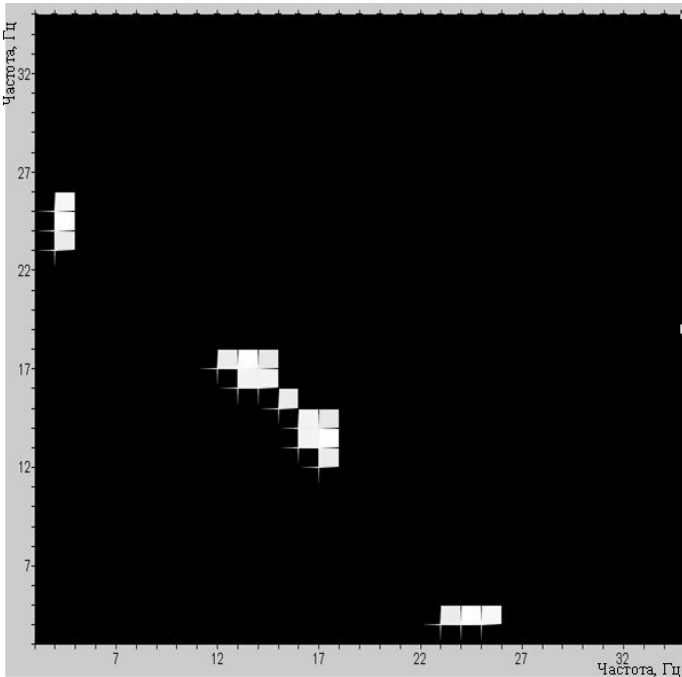


Рис. 5. Значения функции бикогерентности в отведении С4 у одного из испытуемых при репродукции сигналов длительностью 200 мс. На светлых участках функция бикогерентности $\geq 0,8$, на темных – близка к нулю

Можно ожидать, что такого рода связи между высокочастотными и низкочастотными составляющими ЭЭГ играют определенную роль в организации мозговой деятельности и от них, в частности, может зависеть точность восприятия времени. Это связано с тем, что формирование кооперативной деятельности нейронов может осуществляться не только путем пространственной синхронизации их электрической активности на определенной частоте, но также на основе фазовых смещений между потенциалами [4].

Заключение

Проведенные исследования показали, что характер корковых взаимодействий при восприятии коротких интервалов времени существенно зависит от этапа выполняемой деятельности и отличается в разных частотных диапазонах ЭЭГ. Важно отметить, что наиболее значительные изменения корковых взаимодействий наблюдаются на частоте гамма-ритма. В частности, факторный анализ динамики ККС на частоте гамма-ритма позволил выявить пять характерных компонентов, которые, по-видимому, отражают различные этапы исследуемой деятельности: этап «ожидания стимула», сенсорный этап, этап информационного синтеза, этап опознания стимула и, наконец, этап подготовки моторного ответа испытуемого.

Кроме того, анализ ССЭОМ, зарегистрированных в частотном диапазоне 30–70 Гц при репродукции длительности коротких зрительных сигналов, выявил отчетливые межполушарные различия: в левом полушарии амплитуда гамма-осцилляций оказалась существенно ниже, что указывает на преимущественное участие правого полушария в обеспечении предлагаемой деятельности. В то же время в ССПМ, зарегистрированных в частотном диапазоне 0–30 Гц в условиях той же деятельности, указанные межполушарные различия практически отсутствовали.

Определенный интерес представляют полученные данные о существовании фазовой связи между гамма-колебаниями и альфа-активностью мозга. Обнаруженные фазовые соотношения, по-видимому, указывают на то, что гамма-ритм выполняет связующую роль между различными частотными составляющими ЭЭГ. Можно ожидать, что такие фазовые связи определяют внутреннюю организацию биопотенциалов мозга и влияют на эффективность мозговой деятельности.

В целом установленные факты и ранее полученные данные [14] о связи суммарной энергии гамма-ритма с уровнем интеллекта и точностью восприятия времени свидетельствуют о том, что диапазон гамма-частот (30–80 Гц) оказывается информативным при изучении процессов восприятия времени, и о том, что этот ритм играет существенную роль в организации этих процессов.

*Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке
гранта РГНФ №07-06-00167а*

Литература

1. Данилова Н.Н., Астафьев С.В. Внимание человека как специфическая связь ритмов ЭЭГ с волновыми модуляторами сердечного ритма // Журн. высшей нервной деятельности. 2000. Т. 50, вып. 5. С. 791–803.
2. Hermann C.S., Demiralp T. Human EEG gamma oscillations in neuropsychiatric disorders // Clin. Neurophysiol. 2005. Vol. 116. P. 2719–2733.
3. Сорокина Н.Д., Селицкий Г.В., Косицин Н.С. Нейробиологические исследования биоэлектрической активности мозга в диапазоне гамма-ритма у человека // Успехи физиологических наук. 2006. Т. 17, № 3. С. 3–10.
4. Думенко В.Н. Высокочастотные компоненты ЭЭГ и инструментальное обучение. М.: Наука, 2006. 151 с.
5. Singer W. Response synchronization of cortical neurons: an epiphenomenon or solution to the binding problem? // Ibro News. 1991. Vol. 19, № 1. P. 6–7.
6. Crick F., Koch Ch. Are we aware of neural activity in primary visual cortex? // Nature. 1995. Vol. 375, № 11. P. 121–123.
7. Pulvermuller F., Priessl H., Lutzenberger W. et al. Spectral responses in the gamma-band: physiological signs of higher cognitive processes? // Neuro Report. 1995. Part. 6. P. 2057–2064.
8. Vanquet J.P. Spectral analysis of the EEG meditations // EEC and Clin. Neurophysiol. 1973. Vol. 35. P. 143.
9. Spidel J.D., Fozd M.R., Sheer D.E. Task dependent cerebral lateralization of the 40 Hz EEG rhythm // Psychophysiology. 1979. Vol. 16. P. 347–350.
10. Короновский А.А., Храмов А.Е. Непрерывный вейвлетный анализ и его приложения. М.: Физматгиз, 2003. 176 с.
11. Методы исследований в психофизиологии. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1994. 144 с.
12. Pantev C. Evoked and induced gamma-band activity of the human cortex // Brain Topogr. 1995. Vol. 7, № 4. P. 321.
13. Иваницкий А.М. Главная загадка природы: как на основе работы мозга возникают субъективные переживания // Психол. журн. 1999. Т. 20, № 3. С. 93.
14. Бушов Ю.В., Ходанович М.Ю., Иванов А.С., Светлик М.В. Системные механизмы восприятия времени. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2007. 150 с.