



Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2022. Т. 30, № 1
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2022;30(1)

Научная статья
УДК 530.182
DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-1-57-75

Влияние «сенсорной предыстории» на обработку головным мозгом неоднозначных визуальных стимулов

А. К. Куц^{1,2}, В. А. Максименко^{1,2,3}, А. Е. Храмов^{1,2,3}✉

¹Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта, Калининград, Россия

²Университет Иннополис, Республика Татарстан, Россия

³Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
имени Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

E-mail: kuc1995@mail.ru, maximenkov1@gmail.com, ✉hramovae@gmail.com

Поступила в редакцию 27.06.2021, принята к публикации 07.10.2021, опубликована 31.01.2022

Аннотация. Цель исследования — изучить влияние особенностей сенсорной информации, предшествующей целевому визуальному стимулу, на его обработку нейронной сетью коры головного мозга. В качестве визуальных стимулов используются неоднозначные изображения — кубы Неккера с высокой и низкой степенью неоднозначности. **Методы.** Используются методы частотно-временного анализа исходных сигналов электрической активности головного мозга на основе вейвлет-преобразования. Для сравнения поведенческих характеристик визуального восприятия используется многофакторный дисперсионный анализ. Спектральная мощность сигналов активности мозга в различных условиях сравнивается при помощи статистического теста с кластерной коррекцией множественных сравнений. **Результаты.** Показано, что, когда неоднозначные стимулы следуют за однозначными стимулами, активность нейронов в сенсорных областях ослабевает на ранней стадии обработки, но усиливается на поздних стадиях. Это подтверждает иерархическую организацию обработки сенсорной информации, где низкие уровни обрабатывают детали стимула, а высокие уровни представляют его интерпретацию. Анализ также подтвердил, что обработка неоднозначных и однозначных стимулов совпадает на низких уровнях из-за их схожей морфологии. Поэтому мозг может использовать сенсорный шаблон однозначного стимула на низких уровнях, чтобы снизить затраты на обработку деталей неоднозначного стимула. Когда однозначный стимул следует за неоднозначным стимулом, наблюдается усиление нейронной активности в лобной коре. Это отражает активацию нисходящих процессов, обнаруживающих несоответствие между текущим однозначным стимулом и шаблоном, сформировавшимся на основе предшествующего неоднозначного стимула. **Заключение.** Полученные результаты расширяют имеющиеся знания об особенностях активности мозга, связанной с обработкой зрительной информации в условиях неоднозначности сенсорных данных.

Ключевые слова: неоднозначные стимулы, шаблон стимула, иерархия обработки, электроэнцефалография, теория прогностического кодирования.

Благодарности. Александр Храмов поддержан грантом Президента РФ (НШ-2594.2020.2) в формулировании научной гипотезы исследования. Владимир Максименко поддержан грантом РФФИ (19-32-60042) в разработке экспериментальной парадигмы и анализе поведенческих данных. Александр Куц поддержан грантом Президента РФ (МК-1760.2020.2) в анализе сигналов ЭЭГ.

Для цитирования: Куц А. К., Максименко В. А., Храмов А. Е. Влияние «сенсорной предыстории» на обработку головным мозгом неоднозначных визуальных стимулов // Известия вузов. ПНД. 2022. Т. 30, № 1. С. 57–75.

DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-1-57-75

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Influence of «sensory prehistory» on the ambiguous stimuli processing in the human brain

A. K. Kuc^{1,2}, V. A. Maksimenko^{1,2,3}, A. E. Hramov^{1,2,3}✉

¹Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia

²Innopolis University, Republic of Tatarstan, Russia

³Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia

E-mail: kuc1995@mail.ru, maximenkovl@gmail.com, ✉hramovae@gmail.com

Received 27.06.2021, accepted 07.10.2021, published 31.01.2022

Abstract. Purpose of this work is to study the effect of previous sensory information on the brain's processing of current visual stimuli. Bistable images (Necker cubes) with a high degree of ambiguity (HA) and a low degree of ambiguity (LA) were used as visual stimuli. *Methods.* In this paper, we used wavelets to identify features of the brain activity signals. A multivariate analysis of variance was used to compare behavioral characteristics. Spectral power and event-related spectral perturbations were compared via a cluster-based permutation test using the FieldTrip package for Matlab. *Results.* We found that when the HA stimuli followed the LA stimuli, the activity of neurons in the sensory areas decreased in the early processing stage but increased in the later stages. This result confirmed the hierarchical organization of processing, where the low levels processed the details of the stimulus, and the high levels represented its interpretation. We supposed that processing of HA and LA stimuli was similar at low levels due to their similar morphology. Therefore, the brain might use the LA stimulus template at low levels to reduce the demands when processing the details of the HA stimulus. When the LA stimulus followed the HA stimulus, a weakened response in the sensory regions accompanied a high response in the frontal cortex. It reflected activation of the top-down cognitive functions, detecting a mismatch between the LA stimulus and the HA stimulus template. *Conclusion.* These results expanded the existing knowledge about the sensory processing mechanisms.

Keywords: ambiguous stimuli, stimulus template, processing hierarchy, EEG, predictive coding theory.

Acknowledgements. Alexander Hramov was supported by the Council for Grants of the President of the Russian Federation (NSh-2594.2020.2) in formulating the hypothesis. Vladimir Maksimenko received support from the Russian Foundation for Basic Research (19-32-60042) in the development of an experimental paradigm and analysis of behavioral data. Alexander Kuc was supported by the Council for Grants of the President of the Russian Federation (MK-1760.2020.2) in the EEG data analysis.

For citation: Kuc AK, Maksimenko VA, Hramov AE. Influence of «sensory prehistory» on the ambiguous stimuli processing in the human brain. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics.* 2022;30(1):57–75.

DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-1-57-75

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Введение

Мозг использует сенсорную информацию для создания представления о внешней среде. Опубликованные результаты свидетельствуют о том, что обработка мозгом сенсорной информации организована иерархически: на низких уровнях осуществляется обработка отдельных деталей, в то время как высокие уровни интерпретируют полученную информацию как целое. Существует мнение, что мозг использует априорные знания (прогнозы) наряду с сенсорными данными для создания точного представления о внешней среде [1, 2].

Широко распространена тенденция рассматривать прогнозы как процессы высокого уровня, действующие сверху вниз на механизмы более низкого уровня иерархии. Например, большая часть литературы предполагает, что прогнозы приводят к формированию шаблонов стимулов [3–5]. Мозг сопоставляет эти шаблоны с внешней сенсорной информацией [6]: шаблоны передаются

с высоких уровней на низкие, в то время как сигналы, идущие в противоположном направлении — от низких к высоким уровням иерархии, кодируют ошибки такого сопоставления [7]. Таким образом, прогностическая передача сигналов отражает нисходящие процессы, а передача сигналов о прогностических ошибках представляет собой восходящую обработку. Эти процессы взаимозависимы и всегда взаимодействуют между собой [1]. Таким образом, на сегодняшний день существует достаточно доказательств того, что прогнозы формируются на разных уровнях обработки и взаимодействуют друг с другом через нисходящие и восходящие потоки информации в мозге [2, 8]. В то же время вопрос о точном механизме, лежащем в основе сравнения прогнозов и сенсорных данных, остается открытым.

В данной работе мы рассматриваем обработку многократно предъявляемых неоднозначных визуальных стимулов (кубов Неккера) с низкой степенью неоднозначности (low ambiguity, LA) и высокой степенью неоднозначности (high ambiguity, HA). Во время поступления сообщений от испытуемого об интерпретации каждого визуального стимула регистрировались ЭЭГ-сигналы и времена интерпретации куба (так называемое время реакции, reaction time, RT). Из литературы известно, что повторное воздействие идентичного или схожего сенсорного стимула вызывает адаптацию нейронного ансамбля. Этот эффект подразумевает снижение нейронного отклика на повторяющиеся стимулы [9] и относится как к низкоуровневым [10, 11], так и к высокоуровневым [12, 13] процессам.

Согласно нашим предыдущим работам [14–16], интерпретация стимулов с высокой степенью неоднозначности занимает больше времени, чем интерпретация стимулов с низкой степенью неоднозначности. Кубы LA и HA имеют почти одинаковую морфологию, поэтому можно предположить, что они имеют аналогичный процесс обработки на низких уровнях. Мы также предполагаем, что интерпретация стимула HA задействует процессы на более высоких уровнях; следовательно, на этих уровнях его обработка задействует большую нейронную популяцию, увеличивая общее время обработки. Наконец, мы предполагаем, что шаблон стимула HA появляется на иерархически более высоких уровнях обработки, чем шаблон LA. В результате шаблоны HA и LA могут по-разному влиять на обработку текущих стимулов.

1. Методы

1.1. Испытуемые. В экспериментах приняли участие двадцать здоровых испытуемых (16 мужчин и 4 женщины) в возрасте от 20 до 36 лет с нормальной или скорректированной до нормы остротой зрения. Все они заранее давали письменное информированное согласие об участии в эксперименте. Все участники были знакомы с экспериментальным заданием и не участвовали в подобных экспериментах в течение последних 6 месяцев. Экспериментальные исследования проводились в соответствии с Хельсинкской декларацией и одобрены комитетом по этике исследований.

1.2. Экспериментальная процедура. В качестве неоднозначного визуального стимула использовался куб Неккера [17, 18]. Испытуемый без каких-либо нарушений зрительного восприятия интерпретирует 2D изображение куба Неккера как 3D-объект из-за специфического положения ребер куба. В зависимости от контраста внутренних ребер куб Неккера может быть воспринят как ориентированный либо влево, либо вправо (рис. 1, *a*). Контраст трех средних линий, центрированных в левом углу, использовался в качестве контрольного параметра $a \in [0, 1]$ (a — уровень неоднозначности). Значения $a = 1$ и $a = 0$ соответствуют 0 (черным) и 255 (белым) пикселям яркости внутренних линий с использованием 8-битной палитры серой шкалы. Поэтому управляющий параметр можно определить как $a = g/255$, где g — яркость внутренних линий. В нашем эксперименте мы используем изображения куба Неккера с 8 различными уровнями неоднозначности

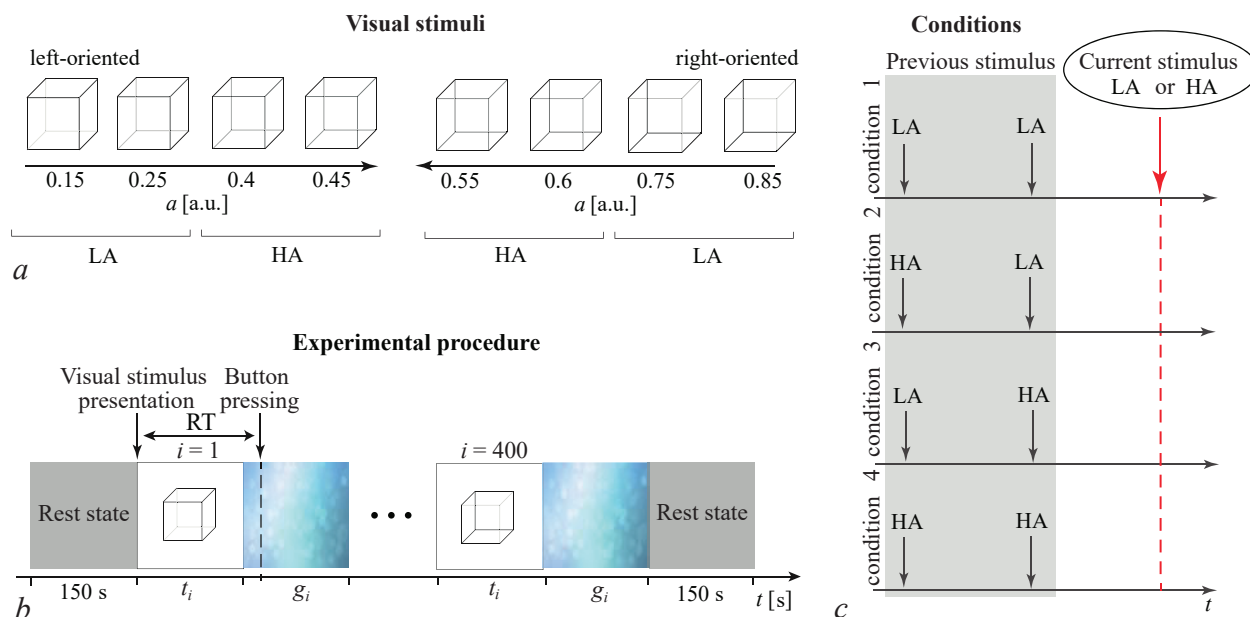


Рис. 1. *a* – Набор визуальных стимулов (кубов Неккера с различной степенью неоднозначности); *b* – схематическая иллюстрация экспериментальной процедуры, отражающая демонстрацию 400 кубов Неккера, чередующихся с демонстрацией абстрактных изображений. RT – время реакции испытуемого; *c* – экспериментальные условия

Fig. 1. *a* – Set of visual stimuli (Necker cubes with varying degrees of ambiguity); *b* – schematic illustration of an experimental procedure that reflects a demonstration of 400 Necker cubes alternating with a demonstration of abstract images. RT – subject's reaction time; *c* – experimental conditions

(см. рис. 1, *a*). Половина из них ($a \in \{0.15, 0.25, 0.4, 0.45\}$) считаются левоориентированными, другая половина ($a \in \{0.55, 0.6, 0.75, 0.85\}$) правоориентированными. В то время как для $a \approx 0$ и $a \approx 1$ (изображения с низким уровнем неоднозначности (LA)) кубы легко интерпретируются как ориентированные влево и вправо, для $a \approx 0.5$ идентификация ориентации куба является более сложной задачей, поскольку мы имеем дело с изображениями с высоким уровнем неоднозначности (HA).

Каждое изображение куба Неккера было выведено в центр экрана компьютера с использованием черных и серых линий на белом фоне. Изображения кубиков Неккера (142-миллиметровые) демонстрировались на 24-дюймовом ЖК-мониторе BenQ с пространственным разрешением 1920×1080 пикселей и частотой обновления 60 Гц. Испытуемые располагались на расстоянии 70...80 см от монитора с углом обзора примерно 0.25 рад.

Весь эксперимент длился около 40 минут для каждого участника, включая короткие записи ЭЭГ в состоянии покоя (порядка 150 с) до и после основной части эксперимента. Во время экспериментальных сеансов кубики с заранее заданными значениями a (выбранными из набора на рис. 1, *a*) были случайным образом продемонстрированы 400 раз, каждый куб с определённой неоднозначностью был представлен около 50 раз. Схема экспериментального сеанса показана на рис. 1, *b*. Каждый i -й стимул был представлен в течение временного интервала τ_i , а следующий $(i+1)$ -й стимул демонстрировался после временного интервала γ_i . Продолжительность демонстрации стимула варьировалась в диапазоне $\tau \in [1, 1, 5]$ с.

Для каждого стимула мы оценивали поведенческую реакцию, измеряя время RT, которое соответствовало времени, прошедшему от предъявления стимула до нажатия кнопки (см. рис. 1, *b*).

1.3. Запись и обработка сигналов ЭЭГ. ЭЭГ-сигналы регистрировались с использованием метода монополярной регистрации и классической расширенной схемы размещения электродов 10–10. Мы записали 31 сигнал с двумя референтами, A1 и A2, расположенными на мочках ушей,

и заземляющим электродом N, расположенным чуть выше лба. Сигналы были получены с помощью чашечковых адгезивных электродов Ag/AgCl, помещённых на пасту «Tien-20» (Weaver and Company, Колорадо, США). Непосредственно перед началом экспериментов мы провели все необходимые процедуры для повышения проводимости кожи и снижения ее сопротивления с помощью абразивного геля «NuPrep» (Weaver and Company, Колорадо, США). После установки электродов сопротивление контролировалось на протяжении всего эксперимента. Обычно значения сопротивления изменялись в интервале 2...5 кОм. Для усиления и аналого-цифрового преобразования сигналов ЭЭГ использовался электроэнцефалограф «Энцефалан-ЭЭГ-19/26» (компания «Медиком МТД», Таганрог, Российская Федерация) с несколькими каналами ЭЭГ и двухкнопочным устройством ввода (клавиатурой). Необработанные ЭЭГ-сигналы фильтровались полосовым фильтром с конечной импульсной характеристикой с точками отсечки 1 Гц и 100 Гц и режекторным фильтром на 50 Гц с помощью встроенного аппаратно-программного комплекса. Удаление артефактов моргания глаз и сердцебиения проводилось методом анализа независимых компонент (ICA) с использованием программного обеспечения EEGLAB [19]. После процедуры предварительной обработки ЭЭГ мы исключили некоторые испытания из-за высокоамплитудных артефактов и рассмотрели 320 испытаний из первоначальных 400.

Записанные ЭЭГ-сигналы были сегментированы на 4-секундные записи, где каждая запись была связана с одной демонстрацией куба Неккера, включая 2-секундный интервал до и 2-секундный интервал после момента демонстрации куба Неккера. Мы рассчитали спектральную мощность для каждого испытания в диапазоне частот 4...40 Гц с использованием вейвлет-преобразования с вейвлетом Морле [20]. Число циклов (n) было определено как $n = f$, где f — частота сигнала [21]. Вейвлет-анализ проводился в среде Matlab с использованием инструментария Fieldtrip. Интервалы 0.5 с с каждой стороны записи были зарезервированы для расчёта мощности вейвлета. В результате мы рассмотрели мощность вейвлета на интервале 3 с, включая престаимпульное состояние (от -1.5 с до 0) и связанную со стимулом активность (от 0 до 1.5 с). Для полученной вейвлет-мощности мы рассмотрели спектральные возмущения ERSP (Event-Related Spectral Power), связанные с событием (предъявление визуального стимула), используя нормировку [активность, связанная со стимулом — престаимпульное состояние]/престаимпульное состояние.

1.4. Экспериментальные условия. Два типа стимулов LA и HA были сгруппированы и разделены по условиям в соответствии с неоднозначностью предыдущего стимула. Была введена в рассмотрение не только неоднозначность предыдущего стимула (первый предыдущий), но и неоднозначность стимула, представленного двумя кубами ранее (второй предыдущий). В результате для кубов LA и HA мы рассмотрели четыре условия (см. рис. 1, с):

- условие 1 — оба предыдущих кубика имеют низкий уровень неоднозначности (LA-LA);
- условие 2 — первый предыдущий куб имеет низкий уровень неоднозначности, а второй предыдущий куб имеет высокий уровень неоднозначности (HA-LA);
- условие 3 — первый предыдущий куб имеет высокий уровень неоднозначности, а второй предыдущий куб имеет низкий уровень неоднозначности (LA-HA);
- условие 4 — оба предыдущих кубика имеют высокий уровень неоднозначности (HA-HA).

Чтобы сохранить количество ЭЭГ-записей постоянным в зависимости от условий и испытываемых, мы выбрали 16 событий для каждого условия.

1.5. Статистический анализ. Статистический анализ на групповом уровне проводился для значений медианы времени реакции, медианы времени предъявления визуального стимула и соотношения между левосторонними и правосторонними стимулами, а также соотношения между стимулами LA и HA. Основные эффекты оценивались с помощью многофакторного

дисперсионного анализа с коррекцией Гринхауса–Гейсера. Мы проводили *post hoc* анализ либо с помощью *t*-критерия Стьюдента для зависимых выборок, либо с помощью критерия Уилкоксона, в зависимости от нормальности выборок. Нормальность была проверена с помощью теста Шапиро–Уилка. Мы провели статистический анализ с использованием программного обеспечения SPSS. Используемые тесты, а также их параметры указаны в разделе «Результаты».

Спектральная мощность и спектральные возмущения сравнивались для различных условий эксперимента во временной, пространственной и частотной областях с помощью *t*-теста для зависимых выборок. Коррекция множественных сравнений была основана на кластерном пермутационном тесте и методе рандомизации Монте-Карло. Критический α -уровень для парного сравнения был установлен равным 0.05. Критический α -уровень для кластерного теста был установлен равным 0.025. Минимальное число элементов в кластере было установлено равным 2, а число перестановок было равно 2000. Анализ осуществлялся с помощью пакета Fieldtrip для Matlab.

2. Результаты

2.1. Время реакции. Мы проанализировали влияние неоднозначности предыдущего стимула отдельно для текущих стимулов LA и HA. Мы сравнили RT испытуемых в четырех условиях (подробнее см. Методы и рис. 1, *c*). Рис. 2 демонстрирует, как RT отличается в этих условиях для стимулов HA и LA. Многофакторный дисперсионный анализ выявил значимый эффект экспериментального условия для обоих стимулов. Для HA: $F(3, 57) = 10.787, p < 0.001$; для LA: $F(3, 57) = 6.067, p = 0.001$.

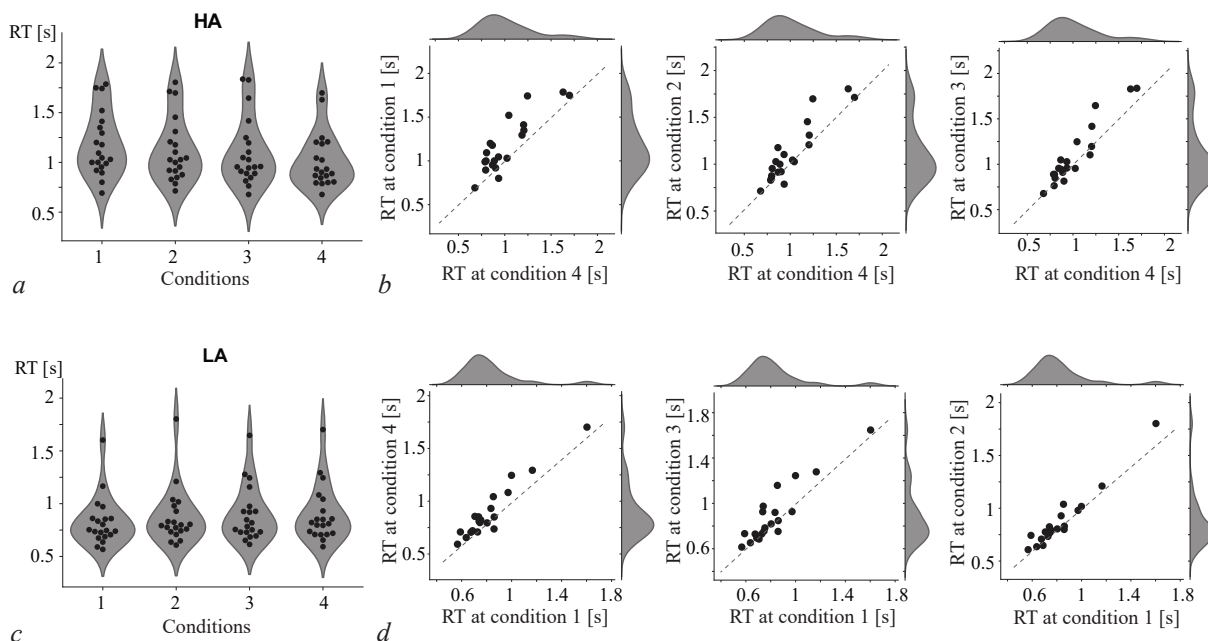


Рис. 2. *a* — Время реакции RT в четырех условиях для текущего стимула HA; *b* — парные различия между RT в различных условиях для текущего стимула HA; *c* — время реакции (RT) в четырех условиях для текущего стимула LA; *d* — парные различия между RT в различных условиях для текущего стимула LA

Fig. 2. *a* — Response time (RT) under four conditions for the current stimulus HA; *b* — paired differences between RT under different conditions for the current stimulus HA; *c* — response time (RT) under four conditions for the current stimulus LA; *d* — paired differences between RT under different conditions for the current stimulus LA

Для стимулов НА мы наблюдали минимальное время реакции в условии 4, где два предыдущих стимула также имели высокий уровень неоднозначности. Напротив, испытуемые демонстрировали максимальное время реакции в условии 1, где два предыдущих куба имели низкий уровень неоднозначности. Post hoc анализ с помощью критерия Уилкоксона показал, что время реакции в условии 4 ($M = 1.01$ с, $SD = 0.27$ с) было значительно ниже по сравнению с условием 1 ($M = 1.18$ с, $SD = 0.32$ с): $Z = 3.547$, $p < 0.001$. Анализ парных различий (рис. 2, b) показал, что 19/20 испытуемых демонстрировали эффект в том же направлении, что и группа, и только один испытуемый имел эффект в противоположном направлении. Время реакции в условии 4 также было ниже, чем в условии 2 ($M = 1.12$ с, $SD = 0.32$ с): $Z = 3.323$, $p = 0.001$. В этом случае 2/20 испытуемых продемонстрировали эффект в противоположном направлении, а один испытуемый не показал никакого эффекта. Наконец, время реакции в условии 4 было ниже, чем в условии 3 ($M = 1.09$ с, $SD = 0.33$ с): $Z = 2.696$, $p = 0.007$. Анализ парных различий показал, что 15/20 испытуемых демонстрировали эффект в том же направлении, что и группа, 4/20 испытуемых демонстрировали эффект в противоположном направлении, а один испытуемый не демонстрировал никакого эффекта.

Для стимулов LA мы наблюдали минимальное время реакции в условии 1, где два предыдущих стимула также имели низкий уровень неоднозначности, и максимальное время реакции — в условии 4, где два предыдущих стимула имели высокий уровень неоднозначности. Тест Уилкоксона показал, что время реакции в условии 1 ($M = 0.82$ с, $SD = 0.23$ с) было значительно ниже по сравнению с условием 4 ($M = 0.89$ с, $SD = 0.26$ с): $Z = 3.061$, $p = 0.002$. Анализ парных различий показал, что 18/20 испытуемых показали эффект в том же направлении, что и группа. Один испытуемый продемонстрировал эффект в противоположном направлении, а другой — никакого. Время реакции в условии 1 также было ниже, чем время реакции в условии 3 ($M = 0.89$ с, $SD = 0.25$ с): $Z = 2.13$, $p = 0.009$. В этом случае 4/20 испытуемых показали эффект в противоположном направлении. Наконец, время реакции в условии 1 было ниже, чем время реакции в условии 2 ($M = 0.87$ с, $SD = 0.26$ с): $Z = 2.67$, $p = 0.008$. Анализ парных различий показал, что у 4/20 испытуемых наблюдался эффект в противоположном направлении.

Наконец, многофакторный дисперсионный анализ с поправкой Гринхауса–Гейсера показал, что медиана времени презентации куба Неккера существенно не изменилась в зависимости от условий как для стимулов LA: $F(1.3, 24.9) = 2.883$, $p = 0.093$, так и для стимулов НА: $F(1.38, 26.3) = 1.646$, $p = 0.214$. Соотношение между количеством лево- и правоориентированных текущих стимулов также не изменилось в условиях как для стимулов LA: $F(1.26, 29) = 3.604$, $p = 0.059$, так и для стимулов НА: $F(1.9, 45.5) = 1.159$, $p = 0.323$. Эти результаты свидетельствуют о том, что ни моменты времени, в которые испытуемым демонстрировались визуальные стимулы, ни ориентация куба не влияют на время реакции в рассматриваемых условиях 1–4. На данный параметр оказывает влияние только неоднозначность предыдущих визуальных стимулов.

Чтобы проанализировать, как предыдущая ориентация стимула повлияла на время реакции, мы ввели коэффициент Θ , характеризующий соответствие между ориентацией текущего и предыдущего стимулов. Для каждого испытания $\Theta = 1$ указывало, что текущий стимул имеет ту же ориентацию, что и предыдущий стимул, $\Theta = 2$ отражало соответствие между ориентацией текущего стимула и двумя предыдущими стимулами. Напротив, $\Theta = 0$ означает, что текущая ориентация стимула отличается от предыдущей ориентации стимула. Значения Θ были усреднены по всем испытаниям и сопоставлены между четырьмя условиями. В результате дисперсионного анализа выявлены основные факторы как для НА стимулов: $F(3, 57) = 11.702$, $p < 0.001$, так и для LA стимулов: $F(3, 57) = 2.913$, $p = 0.042$. Затем мы использовали многофакторный корреляционный анализ, чтобы проверить, коррелирует ли Θ в этих условиях со временем реакции [22]. В результате слабая корреляция наблюдалась как для стимулов НА: $r(59) = 0.29$, 95% CI [0.042 0.51], $p = 0.02$, так и для стимулов LA: $r(59) = -0.25$, 95% CI [-0.48 – 0.0004], $p = 0.045$. Наконец, мы получили, что частота ошибок не изменяется в зависимости от условий

как для стимулов HA ($M = 9.2\%$, $SD = 10.4\%$): $F(3, 57) = 0.288$, $p = 0.844$, так и для стимулов LA ($M = 1.7\%$, $SD = 3.5\%$): $F(3, 57) = 0.497$, $p = 0.686$.

2.2. Нейронная активность во время престаимпульного состояния. Согласно результатам, описанным выше, неоднозначность предыдущего стимула повлияла на время, которое испытуемый затрачивал на идентификацию текущих стимулов. RT было ниже, если уровень неоднозначности предыдущего визуального стимула совпал с уровнем неоднозначности текущего стимула. Этот эффект был сильнее, если два ранее представленных стимула имели одинаковый уровень неоднозначности (оба LA или оба HA). Мы предположили, что обработка головным мозгом предыдущих стимулов влияет на престаимпульное состояние текущего стимула. Так, после обработки стимулов LA (условие 1) оно было более благоприятным для обработки текущего стимула LA. Напротив, престаимпульное состояние после обработки стимулов HA было более благоприятным для обработки текущего стимула HA. В соответствии с этим мы сравнили спектральную мощность престаимпульного состояния между условием 1 и условием 4 (рис. 3, *a*).

Сравнивая престаимпульные состояния, сформированные после обработки HA и LA стимулов, мы обнаружили значимый негативный кластер ($p = 0.0475$) в частотном диапазоне 16...18.75 Гц, локализованный в затылочной (Oz) и теменной (Pz и CPz) областях головного мозга (рис. 3, *b*). Спектральная мощность этого кластера в условии 4 ($M = 1.7 \times 10^4$, $SD = 7.2 \times 10^4$) была выше, чем в условии 1 ($M = 1.5 \times 10^4$, $SD = 6.2 \times 10^4$). Анализ парных различий показал, что 17/20 испытуемых показали эффект в том же направлении, что и группа (рис. 3, *в*).

Заметим, что медианное время предъявления текущего стимула не имело значимых различий для этих условий ($Z = 1.307$, $p = 0.191$, тест Уилкоксона). Также значимых различий не наблюдалось для соотношения между левой и правой ориентациями текущего стимула ($Z = 0.105$, $p = 0.917$, тест Уилкоксона). Таким образом, мы приходим к выводу, что наблюдаемое изменение спектральной мощности было вызвано только неоднозначностью предыдущего стимула, но не длительностью эксперимента или текущей ориентацией стимула.

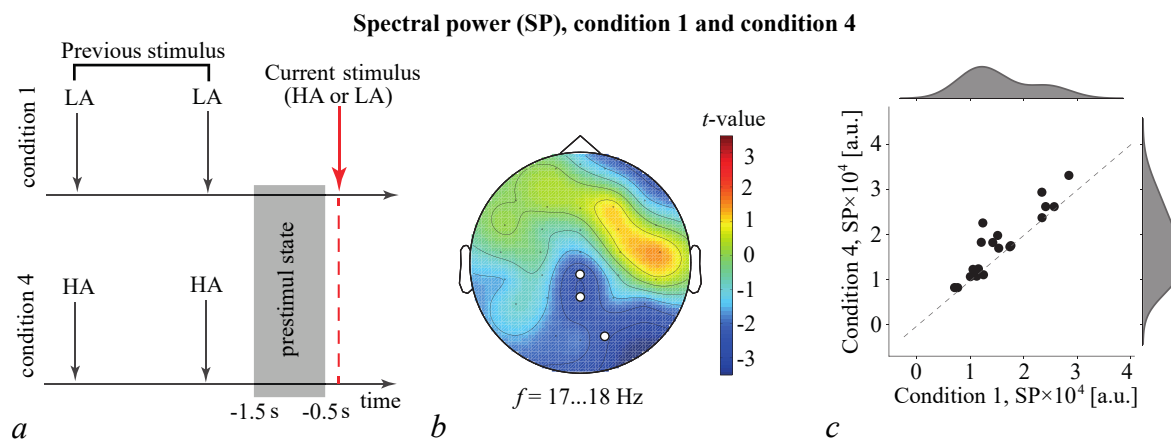


Рис. 3. Сопоставление престаимпульной спектральной мощности (SP) в условии 1 и условии 4: *a* — схематическое представление условий эксперимента; *b* — значение t отражает результат сравнения SP между условием 1 и условием 4 с использованием t -критерия. Кружочки показывают значимый кластер ($p < 0.05$ с помощью t -критерия для парных выборок с кластерной поправкой для множественных сравнений); *c* — распределение парных различий отражает изменение SP между условием 1 и условием 4 у всех участников (цвет online)

Fig. 3. Comparison of the prestimulus spectral power (SP) in *condition 1* and *condition 4*: *a* — schematic representation of the experimental conditions; *b* — the value of t reflects the result of the comparison between SP in *condition 1* and *condition 4*. The circles show a significant cluster ($p < 0.05$ using the t -test for paired samples with cluster correction for multiple comparisons); *c* — the distribution of pairwise differences reflects the change in SP between *condition 1* and *condition 4* for all participants (color online)

2.3. Нейронная активность во время обработки головным мозгом НА стимулов. Как описано выше, после обработки двух следующих друг за другом стимулов НА кортикальная активность проявляла повышенную мощность β -диапазона в затылочно-теменной области головного мозга. В этом случае обработка головным мозгом текущего стимула НА занимала меньше времени (меньшее значение RT) (см. рис. 2, *a*). Чтобы проанализировать кортикальную активность, лежащую в основе снижения времени реакции в этом состоянии, мы сравнили спектральные возмущения, вызванные обработкой визуального стимула, между условием 1 и условием 4 в течение 0.35 с после начала предъявления стимула. В результате был обнаружен значимый положительный кластер с $p = 0.045$. Этот кластер расположился во временном диапазоне от 0.15 до 0.162 с после начала стимула в диапазоне частот 17.5...17.75 Гц и локализовался в правой затылочной (O2), теменной (P4, P8) и височной (Tr8) областях головного мозга (рис. 4, *a*). ERSP в этом кластере в условии 1 ($M = 0.17$, $SD = 0.45$) был выше, чем в условии 4 ($M = -0.09$, $SD = 0.31$). Анализ парных различий показал, что 15/20 испытуемых показали эффект в том же направлении, что и группа (рис. 4, *b*).

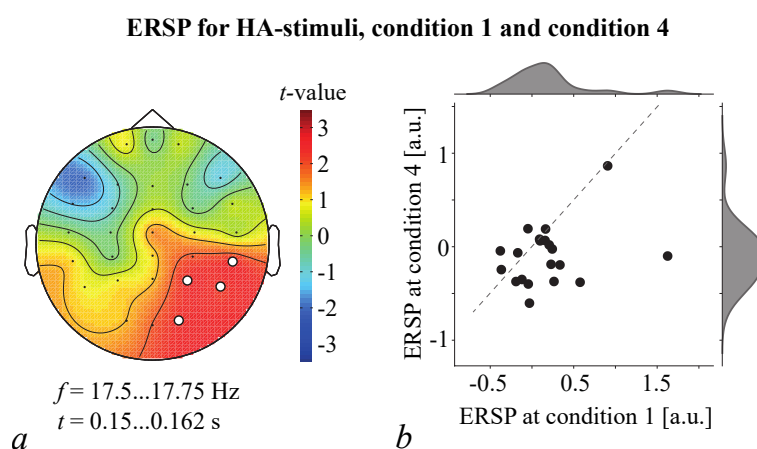


Рис. 4. Сопоставление спектральных возмущений, вызванных стимулом (ERSP), во время обработки НА стимула в условии 1 и условии 4: *a* – значение t отражает результат сравнения ERSP между условием 1 и условием 4. Кружочки показывают значимый кластер ($p < 0.05$ с помощью t -критерия парных выборок с кластерной поправкой для множественных сравнений); *b* – распределение парных различий показывает изменение ERSP между условием 1 и условием 4 в группе участников (цвет online)

Fig. 4. Comparison of spectral perturbations caused by the stimulus (ERSP) during the processing of the HA stimulus in *condition 1* and *condition 4*: *a* – t -value reflects the result of the comparison between the ERSP in *condition 1* and *condition 4*. The circles show a significant cluster ($p < 0.05$ using the t -test of paired samples with cluster correction for multiple comparisons); *b* – the distribution of paired differences shows the change in ERSP between *condition 1* and *condition 4* in the group of participants (color online)

2.4. Нейронная активность во время обработки головным мозгом LA стимулов. Сравнивая спектральные возмущения, вызванные обработкой головным мозгом стимула LA между условием 1 и условием 4, мы обнаружили четыре отрицательных и два положительных кластера. Первый положительный кластер с $p = 0.0105$ расположился во временном диапазоне 0.26...0.35 с после начала стимула в диапазоне частот 19...23.75 Гц и локализовался в правой затылочной (Oz, O2), теменной (P4, P8) и височной (Tr8) областях головного мозга (рис. 5, *a*). ERSP в этом кластере в условии 1 ($M = 0.18$, $SD = 0.44$) был выше, чем в условии 4 ($M = -0.12$, $SD = 0.25$). Анализ парных различий показал, что 17/20 испытуемых показали эффект в том же направлении, что и группа. Второй положительный кластер с $p = 0.0105$ расположился во временном диапазоне 0.3...0.35 с в диапазоне частот 25.75...28 Гц и локализовался в правой затылочной (O2) и теменной

ERSP for LA-stimuli, condition 1 and condition 4

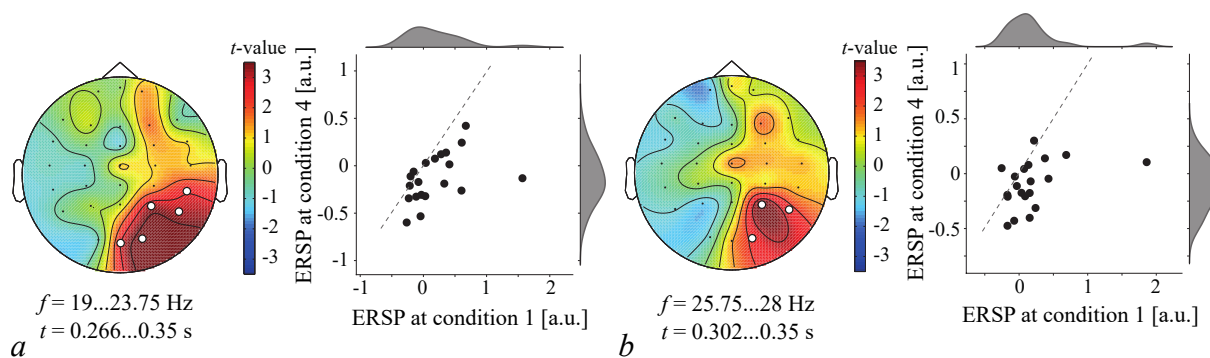


Рис. 5. Два положительных кластера (*a*, *b*) отражают результат сопоставления ERSP во время обработки LA стимула в условии 1 и условии 4: *a* — значение *t* отражает результат сравнения ERSP между условием 1 и условием 4. Кружочки показывают значимый кластер ($p < 0.05$ с помощью *t*-критерия для парных выборок с кластерной поправкой для множественных сравнений); *b* — распределение парных различий показывает изменение ERSP между условием 1 и условием 4 в группе участников (цвет online)

Fig. 5. Two positive clusters (*a*, *b*) reflect the result of ERSP matching during LA stimulus processing in *condition 1* and *condition 4*: *a* — *t*-value reflects the result of the comparison between the ERSP in *condition 1* and *condition 4*. The circles show a significant cluster ($p < 0.05$ using the *t*-test of paired samples with cluster correction for multiple comparisons); *b* — the distribution of paired differences shows the change in ERSP between *condition 1* and *condition 4* in the group of participants (color online)

(P4 и P8) области головного мозга (рис. 5, *b*). ERSP в этом кластере в условии 1 ($M = 0.18$, $SD = 0.45$) был выше, чем в условии 4 ($M = -0.09$, $SD = 0.21$). Анализ парных различий показал, что 18/20 испытуемых показали эффект в том же направлении, что и группа.

Отрицательные кластеры наблюдались в течение 0.15 с после начала стимула в β - и θ -диапазонах частот (рис. 6). Первый кластер с $p = 0.031$ проявлялся от начала стимула до 0.098 с в диапазоне частот 17.25...19 Гц и включал в себя датчики ЭЭГ в правой лобной (F4, F8), лобно-центральной (FC4) и правой височной (T4) областях головного мозга (рис. 6, *a*). ERSP в этом кластере в условии 1 ($M = -0.11$, $SD = 0.25$) был ниже, чем в условии 4 ($M = 0.17$, $SD = 0.28$). Анализ парных различий показал, что 16/20 испытуемых показали эффект в том же направлении, что и группа.

Второй кластер с $p = 0.036$ расположился от начала стимула до 0.018 с в диапазоне частот 5.25...5.75 Гц и включал в себя левосторонние теменные (P3), центрально-теменные (CPz, CP3), левосторонние височные (T3) и левосторонние лобные (F3) датчики ЭЭГ (рис. 6, *b*). ERSP в этом кластере в условии 1 ($M = -0.12$, $SD = 0.17$) был ниже, чем в условии 4 ($M = 0.14$, $SD = 0.44$). Анализ парных различий показал, что 16/20 испытуемых показали эффект в том же направлении, что и группа. Третий кластер с $p = 0.045$ расположился во временном диапазоне от 0.094 с до 0.142 с после начала стимула на частоте 6.25 Гц и локализовался в средней фронтальной (Fz) и фронтально-центральной (FCz), а также в левой височной (T3) и фронтально-височной (FT7) областях головного мозга (рис. 6, *c*). ERSP в этом кластере в условии 1 ($M = -0.11$, $SD = 0.15$) был ниже, чем в условии 4 ($M = 0.13$, $SD = 0.36$). Анализ парных различий показал, что 17/20 испытуемых показали эффект в том же направлении, что и группа.

Четвертый кластер с $p = 0.046$ расположился во временном диапазоне 0.066...0.074 с после начала стимула на частоте 5.25 Гц и включал в себя средние фронтальные (Fz) и фронтально-центральные (FCz) датчики, а также левые височные (T3) и центрально-теменные (CPz) датчики (рис. 6, *d*). ERSP в этом кластере в условии 1 ($M = -0.09$, $SD = 0.14$) был ниже, чем в условии 4 ($M = 0.14$, $SD = 0.36$). Анализ парных различий показал, что 16/20 испытуемых показали тот же эффект, что и группа.

ERSP for LA-stimuli, condition 1 and condition 4

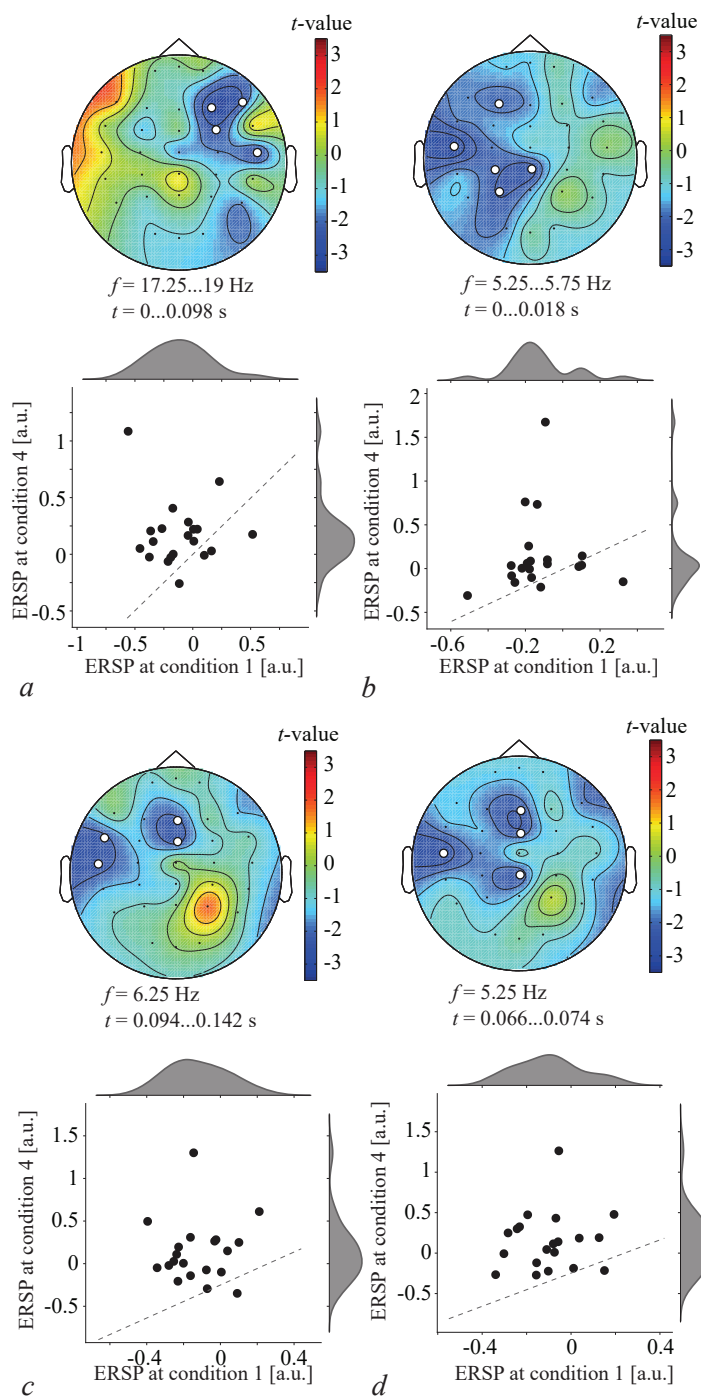


Рис. 6. Отрицательные кластеры (a–d), отражающие результат сопоставления ERSP во время обработки стимула LA между условием 1 и условием 4. Значение t отражает результат сравнения ERSP между условием 1 и условием 4 для всех датчиков ЭЭГ. Кружочки показывают значимый кластер ($p < 0.05$ с помощью t -критерия для парных выборок с кластерной коррекцией для множественных сравнений). Распределение парных различий показывает изменение ERSP между условием 1 и условием 4 у всех участников (цвет online)

Fig. 6. Negative clusters (a–d) reflecting the result of ERSP comparison during LA stimulus processing between *condition 1* and *condition 4*. The value of t reflects the result of comparing the ERSP between *condition 1* and *condition 4* for all EEG sensors. The circles show a significant cluster ($p < 0.05$ using the t -criterion for paired samples with cluster correction for multiple comparisons). The distribution of paired differences shows the change in ERSP between *condition 1* and *condition 4* for all participants (color online)

Обсуждение результатов

При восприятии последовательно представленных неоднозначных стимулов — кубов Неккера — неоднозначность предыдущего стимула влияет на обработку головным мозгом текущего визуального стимула. Было показано, что испытуемый быстрее обрабатывает стимул, если его неоднозначность совпадает с неоднозначностью ранее представленных стимулов. Можно предположить, что популяции нейронов, вовлечённые в обработку предыдущих стимулов, остаются активными в течение последующего престаимпульного периода. Для подтверждения этого мы сравнили престаимпульный период после обработки стимулов НА и LA и обнаружили увеличение мощности β -диапазона в затылочно-теменной области коры головного мозга в первом случае. Активация популяций нейронов перед обработкой стимула может быть связана с возникновением престаимпульного шаблона [3, 4].

Согласно работе [23], шаблон стимула появляется как результат ожиданий. Если это так, то для более быстрой реакции испытуемые ожидают стимул с высоким уровнем неоднозначности (НА) после двух стимулов НА. Однако мы предъявляем стимулы случайным образом, и вероятность увидеть стимул НА после двух кубиков НА невелика. Испытуемые с большей вероятностью ожидают стимул LA после двух НА. Наконец, испытуемые должны определять ориентацию куба Неккера (то есть левая/правая ориентация), но не уровень его неоднозначности (то есть LA или НА). Поэтому ожидание и полученный шаблон должны включать в себя ориентацию стимула. Учитывая вышесказанное, испытуемые должны быстрее реагировать на стимул с той же ориентацией, что и предыдущий. Однако наши результаты показывают, что сходная ориентация текущего и предыдущего визуального стимула не вызывает более быстрой реакции.

Согласно обзору [1], шаблоны стимулов появляются на разных уровнях иерархии сенсорной обработки. Мы предполагаем, что ориентация стимула характеризует шаблон высокого уровня, тогда как шаблон на более низких уровнях отражает морфологию стимула. Нейронная реакция во время обработки стимула НА увеличивается по двум возможным причинам. Во-первых, стимул НА имеет неопределённую ориентацию, поэтому для его определения необходимо задействовать более крупные популяции нейронов на высоких уровнях иерархии обработки. Во-вторых, морфология стимулов НА более сложна. Наряду с аналогичными характеристиками (внешние грани куба), куб Неккера с высоким уровнем неоднозначности имеет более высокий контраст внутренних граней. Таким образом, для обработки стимула НА необходимо получить больше сенсорных данных, что приводит к более высокой активации нейронов на низких уровнях иерархии сенсорной обработки. Поскольку ориентация предыдущего стимула не влияет на обработку головным мозгом текущего визуального стимула, мы не рассматриваем шаблон высокого уровня. Наоборот, мы ориентируемся на низкоуровневые шаблоны.

Мы провели сравнительный анализ активности головного мозга, связанной с обработкой визуального стимула с высоким уровнем неоднозначности в двух случаях: предыдущим стимулом являлся стимул с низким уровнем неоднозначности (LA) и предыдущим стимулом являлся стимул с высоким уровнем неоднозначности (НА). Мы наблюдали более высокую мощность в β - и θ -диапазонах в затылочной и теменной областях головного мозга в первом случае для $t < 0.15$ с. Повышенная мощность θ -диапазона в теменной области свидетельствует о возросших требованиях к обработке информации, приводящих к привлечению дополнительных когнитивных ресурсов [24, 25]. Высокая мощность β -диапазона в затылочной и теменной областях характеризует задачи, связанные с эндогенными нисходящими процессами, включая обработку неоднозначных визуальных стимулов [26]. В частности, в работе [27] бистабильные визуальные стимулы (лицо — саксофон) были представлены испытуемым после изображений, которые были четкими представлениями лица или саксофона. Аналогично нашим результатам, увеличение мощности в β -диапазоне наблюдалось в затылочной и теменной областях при обработке неоднозначного

стимула после однозначного. Авторы сообщили, что испытуемые в основном интерпретировали неоднозначную картину как лицо. Мощность β -диапазона была выше, если неоднозначная фигура следовала за саксофоном, а не за изображением лица. Поскольку однозначный стимул был частью неоднозначного, предполагалось, что их морфология сходна. Таким образом, авторы предположили, что усиленный нейронный ответ был связан с процессами высокого уровня, связанными с интерпретацией стимула в целом, а не с низкоуровневой обработкой отдельных признаков стимула. Как уже говорилось выше, мы не рассматриваем влияние ориентации визуальных стимулов. Поэтому из анализа были исключены более высокие стадии обработки, ответственные за интерпретацию стимула в целом. Мы пришли к выводу, что более высокая мощность θ - и β -диапазона может быть связана с обработкой признаков стимулов НА, которые не похожи на стимулы LA (например, внутренние грани). Тот факт, что мы наблюдаем более высокую реакцию для $t > 0.15$ с после предъявления стимула, подтверждает это предположение. Действительно, $t < 0.15$ с можно связать с низкими уровнями, на которых обрабатываются внешние контуры куба Неккера. Эти особенности стимула сходны для кубов с низким и высоким уровнями неоднозначности, и поэтому мы предполагаем сходную активность нейронов на этих уровнях обработки для стимула LA и НА.

Был проведен сравнительный анализ активности головного мозга, связанной с обработкой визуального стимула с низким уровнем неоднозначности в двух случаях: предыдущим стимулом являлся стимул с низким уровнем неоднозначности (LA) и предыдущим стимулом являлся стимул с высоким уровнем неоднозначности (НА). Аналогично, нейронная реакция в затылочной и теменной областях головного мозга остается неизменной в течение $t < 0.15$ с. Для $t > 0.15$ с мы наблюдаем увеличение мощности β -диапазона в теменной области для предыдущего стимула LA. Это подтверждает наше предположение о том, что стимулы LA и НА обрабатываются аналогично на более ранних стадиях, тогда как более высокие стадии обработки стимулов НА требуют дополнительных ресурсов. Неожиданным эффектом является более высокая мощность β - и θ -диапазона, наблюдаемая для $t < 0.15$ с для предыдущего стимула НА. Мощность θ -диапазона в медиальной фронтальной области увеличивается, когда стимул LA следует за стимулом НА. Известно, что фронтально-медиальная амплитуда ERP (Event-Related Potential) растет в ситуациях, требующих большого когнитивного контроля. Недавний обзор [28] связывает фронтально-медиальную амплитуду ERP с двумя компонентами когнитивного контроля — обнаружением несоответствия с перцептивным шаблоном и замедлением реакции. Наконец, в обзоре [29] показано, что θ -мощность во фронтально-медиальной области увеличивается при выполнении задач в рамках классических интерференционных парадигм. Мощность β -диапазона в правой лобной коре обычно ассоциируется с нисходящим контролем реакции [30]. Эта когнитивная функция активируется в задачах, требующих быстрого прекращения действия.

Отсутствие различий в затылочной и теменной коре на более ранних стадиях ($t < 0.15$ с) может свидетельствовать о том, что мозг сформировал соответствующие шаблоны на низких уровнях обработки независимо от неоднозначности предыдущего стимула. Это может быть результатом сходной морфологии внешних граней кубов НА и LA. В то же время активация когнитивного контроля может отражать значительное начальное несоответствие между шаблоном куба НА и полученными сенсорными данными на более ранних стадиях обработки. Чтобы объяснить это явление, мы предполагаем, что стимул НА обрабатывается на более высоких уровнях по сравнению со стимулом LA. Таким образом, шаблон НА появляется на более высоких уровнях, чем шаблон LA. Мозг сопоставляет поступающую сенсорную информацию с шаблоном стимулов высокого уровня, чтобы минимизировать затраты на обработку. Сенсорные данные на низких уровнях недостаточны, чтобы соответствовать этому шаблону, и мозг пытается построить шаблоны низкого уровня из шаблонов высокого уровня. Этот механизм проходит через взаимодействие между нисходящими процессами, связанными с адаптацией шаблона, и восходящими процессами,

связанными с выявлением ошибок сопоставления. Таким образом, когда стимул LA следует за НА-стимулом, требуется нисходящий контроль для перевода шаблона НА высокого уровня на низкие уровни обработки. Эта гипотеза совпадает с точкой зрения, предложенной в обзоре [1]. Авторы предположили, что более высокие уровни иерархии обработки извлекают особенности стимулов высокого порядка и используют их для создания набора прогнозов, которые могут быть быстро адаптированы. Они также предполагают, что эти прогнозы передаются на низкие уровни обработки через прямые связи. Согласно этим предположениям, авторы связывают эти прямые связи с нисходящими процессами, что позволяет передавать информацию между высоким и низким уровнями и пропускать промежуточные уровни. Наши результаты показывают, что эти нисходящие процессы включают в себя контроль конфликта и контроль реакции, реализуемые через нейронную активность во фронтально-медиальной коре, передней поясной коре и правой нижней лобной коре.

Заключение

В данной работе было проанализировано влияние неоднозначности предыдущего стимула на обработку текущего. На поведенческом уровне было обнаружено, что испытуемые быстрее реагируют на стимулы НА, следующие за стимулами НА. В то же время более быстрая реакция на LA стимулы следует за LA стимулами. Анализ ЭЭГ показывает, что, когда стимул НА следует за стимулом LA, нейронная активность в сенсорных (затылочн-теменных) областях ослабевает на ранней стадии обработки, но усиливается на последних стадиях. Это свидетельствует об иерархической организации обработки, где низкие уровни обрабатывают детали стимула, а высокие уровни представляют его интерпретацию. Это также подтверждает тот факт, что на низких уровнях обработка стимулов НА и LA сходна из-за схожей морфологии. Поэтому мозг использует шаблон стимула LA на низких уровнях, чтобы уменьшить затраты на обработку деталей стимула НА. Когда стимул LA следует за стимулом НА, ослабленная нейронная реакция в сенсорных областях сопровождается высокой реакцией в лобной коре. А именно мы наблюдаем высокую мощность θ -диапазона в медиальной лобной коре и высокую мощность β -диапазона в правой лобной коре. Мы считаем, что это является электроэнцефалографическими маркерами нисходящих процессов, связанных с обнаружением несоответствия между стимулом LA и шаблоном стимула НА. Обнаруженные маркеры могут быть в дальнейшем использованы для создания интерфейсов мозг-компьютер для анализа внимания и контроля ошибок оператора, выполняющего рутинные операции, связанные с обработкой визуальной информации [31–34].

Список литературы

1. *Rauss K., Pourtois G.* What is bottom-up and what is top-down in predictive coding? // *Frontiers in Psychology*. 2013. Vol. 4. P. 276. DOI: 10.3389/fpsyg.2013.00276.
2. *Teufel C., Fletcher P. C.* Forms of prediction in the nervous system // *Nature Reviews Neuroscience*. 2020. Vol. 21, no. 4. P. 231–242. DOI: 10.1038/s41583-020-0275-5.
3. *Kok P., Failing M. F., de Lange F. P.* Prior expectations evoke stimulus templates in the primary visual cortex // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2014. Vol. 26, no. 7. P. 1546–1554. DOI: 10.1162/jocn_a_00562.
4. *Kok P., Mostert P., de Lange F. P.* Prior expectations induce prestimulus sensory templates // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017. Vol. 114, no. 39. P. 10473–10478. DOI: 10.1073/pnas.1705652114.
5. *Teufel C., Dakin S. C., Fletcher P. C.* Prior object-knowledge sharpens properties of early visual

- feature-detectors // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, no. 1. P. 10853. DOI: 10.1038/s41598-018-28845-5.
6. *Heekeren H. R., Marrett S., Ungerleider L. G.* The neural systems that mediate human perceptual decision making // *Nature Reviews Neuroscience*. 2008. Vol. 9, no. 6. P. 467–479. DOI: 10.1038/nrn2374.
 7. *Friston K.* The free-energy principle: a rough guide to the brain? // *Trends in Cognitive Sciences*. 2009. Vol. 13, no. 7. P. 293–301. DOI: 10.1016/j.tics.2009.04.005.
 8. *Wacongne C., Labyt E., van Wassenhove V., Bekinschtein T., Naccache L., Dehaene S.* Evidence for a hierarchy of predictions and prediction errors in human cortex // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011. Vol. 108, no. 51. P. 20754–20759. DOI: 10.1073/pnas.1117807108.
 9. *Henson R. N. A., Rugg M. D.* Neural response suppression, haemodynamic repetition effects, and behavioural priming // *Neuropsychologia*. 2003. Vol. 41, no. 3. P. 263–270. DOI: 10.1016/S0028-3932(02)00159-8.
 10. *Vogels R.* Sources of adaptation of inferior temporal cortical responses // *Cortex*. 2016. Vol. 80. P. 185–195. DOI: 10.1016/j.cortex.2015.08.024.
 11. *Vinken K., Op de Beeck H. P., Vogels R.* Face repetition probability does not affect repetition suppression in macaque inferotemporal cortex // *Journal of Neuroscience*. 2018. Vol. 38, no. 34. P. 7492–7504. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.0462-18.2018.
 12. *Gilbert C. D., Li W.* Top-down influences on visual processing // *Nature Reviews Neuroscience*. 2013. Vol. 14, no. 5. P. 350–363. DOI: 10.1038/nrn3476.
 13. *Schwiedrzik C. M., Freiwald W. A.* High-level prediction signals in a low-level area of the macaque face-processing hierarchy // *Neuron*. 2017. Vol. 96, no. 1. P. 89–97. DOI: 10.1016/j.neuron.2017.09.007.
 14. *Maksimenko V., Kuc A., Frolov N., Kurkin S., Hramov A.* Effect of repetition on the behavioral and neuronal responses to ambiguous Necker cube images // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11, no. 1. P. 3454. DOI: 10.1038/s41598-021-82688-1.
 15. *Maksimenko V. A., Frolov N. S., Hramov A. E., Runnova A. E., Grubov V. V., Kurths J., Pisarchik A. N.* Neural interactions in a spatially-distributed cortical network during perceptual decision-making // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2019. Vol. 13. P. 220. DOI: 10.3389/fnbeh.2019.00220.
 16. *Maksimenko V. A., Runnova A. E., Zhuravlev M. O., Makarov V. V., Nedayvozov V., Grubov V. V., Pchelintseva S. V., Hramov A. E., Pisarchik A. N.* Visual perception affected by motivation and alertness controlled by a noninvasive brain-computer interface // *PLoS ONE*. 2017. Vol. 12, no. 12. P. e0188700. DOI: 10.1371/journal.pone.0188700.
 17. *Kornmeier J., Friedel E., Wittmann M., Atmanspacher H.* EEG correlates of cognitive time scales in the Necker-Zeno model for bistable perception // *Consciousness and Cognition*. 2017. Vol. 53. P. 136–150. DOI: 10.1016/j.concog.2017.04.011.
 18. *Hramov A. E., Maksimenko V. A., Pchelintseva S. V., Runnova A. E., Grubov V. V., Musatov V. Y., Zhuravlev M. O., Koronovskii A. A., Pisarchik A. N.* Classifying the perceptual interpretations of a bistable image using EEG and artificial neural networks // *Frontiers in Neuroscience*. 2017. Vol. 11. P. 674. DOI: 10.3389/fnins.2017.00674.
 19. *Delorme A., Makeig S.* EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis // *Journal of Neuroscience Methods*. 2004. Vol. 134, no. 1. P. 9–21. DOI: 10.1016/j.jneumeth.2003.10.009.
 20. *Павлов А. Н., Храмов А. Е., Короновский А. А., Ситникова Е. Ю., Макаров В. А., Овчинников А. А.* Вейвлет-анализ в нейродинамике // *УФН*. 2012. Т. 182, № 9. С. 905–939. DOI: 10.3367/UFNr.0182.201209a.0905.

21. *Hramov A. E., Koronovskii A. A., Makarov V. A., Maksimenko V. A., Pavlov A. N., Sitnikova E.* Wavelets in Neuroscience. Cham: Springer, 2021. 384 p. DOI: 10.1007/978-3-030-75992-6.
22. *Bakdash J. Z., Marusich L. R.* Repeated measures correlation // *Frontiers in Psychology*. 2017. Vol. 8. P. 456. DOI: 10.3389/fpsyg.2017.00456.
23. *Summerfield C., de Lange F. P.* Expectation in perceptual decision making: neural and computational mechanisms // *Nature Reviews Neuroscience*. 2014. Vol. 15, no. 11. P. 745–756. DOI: 10.1038/nrn3838.
24. *Tseng P., Iu K.-C., Juan C.-H.* The critical role of phase difference in theta oscillation between bilateral parietal cortices for visuospatial working memory // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, no. 1. P. 349. DOI: 10.1038/s41598-017-18449-w.
25. *Berger B., Griesmayr B., Minarik T., Biel A. L., Pinal D., Sterr A., Sauseng P.* Dynamic regulation of interregional cortical communication by slow brain oscillations during working memory // *Nature Communications*. 2019. Vol. 10, no. 1. P. 4242. DOI: 10.1038/s41467-019-12057-0.
26. *Engel A. K., Fries P.* Beta-band oscillations – signalling the status quo? // *Current Opinion in Neurobiology*. 2010. Vol. 20, no. 2. P. 156–165. DOI: 10.1016/j.conb.2010.02.015.
27. *Okazaki M., Kaneko Y., Yumoto M., Arima K.* Perceptual change in response to a bistable picture increases neuromagnetic beta-band activities // *Neuroscience Research*. 2008. Vol. 61, no. 3. P. 319–328. DOI: 10.1016/j.neures.2008.03.010.
28. *Folstein J. R., Van Petten C.* Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: A review // *Psychophysiology*. 2008. Vol. 45, no. 1. P. 152–170. DOI: 10.1111/j.1469-8986.2007.00602.x.
29. *Nigbur R., Ivanova G., Stürmer B.* Theta power as a marker for cognitive interference // *Clinical Neurophysiology*. 2011. Vol. 122, no. 11. P. 2185–2194. DOI: 10.1016/j.clinph.2011.03.030.
30. *Wagner J., Wessel J. R., Ghahremani A., Aron A. R.* Establishing a right frontal beta signature for stopping action in scalp EEG: Implications for testing inhibitory control in other task contexts // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2018. Vol. 30, no. 1. P. 107–118. DOI: 10.1162/jocn_a_01183.
31. *Dehais F., Dupres A., Di Flumeri G., Verdiere K., Borghini G., Babiloni F., Roy R.* Monitoring pilot's cognitive fatigue with engagement features in simulated and actual flight conditions using an hybrid fNIRS-EEG passive BCI // 2018 IEEE International Conference on Systems, Man, and Cybernetics (SMC) / IEEE. New York, 2019. P. 544–549. DOI: 10.1109/SMC.2018.00102.
32. *Gateau T., Ayaz H., Dehais F.* In silico vs. over the clouds: On-the-fly mental state estimation of aircraft pilots, using a functional near infrared spectroscopy based passive-BCI // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2018. Vol. 12. P. 187. DOI: 10.3389/fnhum.2018.00187.
33. *Maksimenko V. A., Hramov A. E., Grubov V. V., Nedaivozov V. O., Makarov V. V., Pisarchik A. N.* Nonlinear effect of biological feedback on brain attentional state // *Nonlinear Dynamics*. 2019. Vol. 95, no. 3. P. 1923–1939. DOI: 10.1007/s11071-018-4668-1.
34. *Hramov A. E., Maksimenko V. A., Pisarchik A. N.* Physical principles of brain-computer interfaces and their applications for rehabilitation, robotics and control of human brain states // *Physics Reports*. 2021. Vol. 918. P. 1–133. DOI: 10.1016/j.physrep.2021.03.002.

References

1. Rauss K, Pourtois G. What is bottom-up and what is top-down in predictive coding? *Frontiers in Psychology*. 2013;4:276. DOI:10.3389/fpsyg.2013.00276.
2. Teufel C, Fletcher P. Forms of prediction in the nervous system. *Nature Reviews Neuroscience*. 2020;21(4):231–242. DOI:10.1038/s41583-020-0275-5.
3. Kok P, Failing M, de Lange F. Prior expectations evoke stimulus templates in the primary visual cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2014;26(7):1546–1554. DOI:10.1162/jocn_a_00562.

4. Kok P, Mostert P, de Lange F. Prior expectations induce prestimulus sensory templates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(39):10473–10478. DOI:10.1073/pnas.1705652114.
5. Teufel C, Dakin S, Fletcher P. Prior object-knowledge sharpens properties of early visual feature-detectors. *Scientific Reports*. 2018;8(1):10853. DOI:10.1038/s41598-018-28845-5.
6. Heekeren H, Marrett S, Ungerleider L. The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nature Reviews Neuroscience*. 2008;9(6):467–479. DOI:10.1038/nrn2374.
7. Friston K. The free-energy principle: a rough guide to the brain? *Trends in Cognitive Sciences*. 2009;13(7):293–301. DOI:10.1016/j.tics.2009.04.005.
8. Wacongne C, Labyt E, van Wassenhove V, Bekinschtein T, Naccache L, Dehaene S. Evidence for a hierarchy of predictions and prediction errors in human cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011;108(51):20754–20759. DOI:10.1073/pnas.1117807108.
9. Henson R, Rugg M. Neural response suppression, haemodynamic repetition effects, and behavioural priming. *Neuropsychologia*. 2003;41(3):263–270. DOI:10.1016/S0028-3932(02)00159-8.
10. Vogels R. Sources of adaptation of inferior temporal cortical responses. *Cortex*. 2016;80:185–195. DOI:10.1016/j.cortex.2015.08.024.
11. Vinken K, Op de Beeck H, Vogels R. Face repetition probability does not affect repetition suppression in macaque inferotemporal cortex. *Journal of Neuroscience*. 2018;38(34):7492–7504. DOI:10.1523/JNEUROSCI.0462-18.2018.
12. Gilbert C, Li W. Top-down influences on visual processing. *Nature Reviews Neuroscience*. 2013;14(5):350–363. DOI:10.1038/nrn3476.
13. Schwiedrzik C, Freiwald W. High-level prediction signals in a low-level area of the macaque face-processing hierarchy. *Neuron*. 2017;96(1):89–97. DOI:10.1016/j.neuron.2017.09.007.
14. Maksimenko V, Kuc A, Frolov N, Kurkin S, Hramov A. Effect of repetition on the behavioral and neuronal responses to ambiguous Necker cube images. *Scientific Reports*. 2021;11(1):3454. DOI:10.1038/s41598-021-82688-1.
15. Maksimenko V, Frolov N, Hramov A, Runnova A, Grubov V, Kurths J, Pisarchik A. Neural interactions in a spatially-distributed cortical network during perceptual decision-making. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2019;13:220. DOI:10.3389/fnbeh.2019.00220.
16. Maksimenko V, Runnova A, Zhuravlev M, Makarov V, Nedayvozov V, Grubov V, Pchelintseva S, Hramov A, Pisarchik A. Visual perception affected by motivation and alertness controlled by a noninvasive brain-computer interface. *PLoS ONE*. 2017;12(12):e0188700. DOI:10.1371/journal.pone.0188700.
17. Kornmeier J, Friedel E, Wittmann M, Atmanspacher H. EEG correlates of cognitive time scales in the Necker-Zeno model for bistable perception. *Consciousness and Cognition*. 2017;53:136–150. DOI:10.1016/j.concog.2017.04.011.
18. Hramov A, Maksimenko V, Pchelintseva S, Runnova A, Grubov V, Musatov V, Zhuravlev M, Koronovskii A, Pisarchik A. Classifying the perceptual interpretations of a bistable image using EEG and artificial neural networks. *Frontiers in Neuroscience*. 2017;11:674. DOI:10.3389/fnins.2017.00674.
19. Delorme A, Makeig S. EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*. 2004;134(1):9–21. DOI:10.1016/j.jneumeth.2003.10.009.
20. Pavlov A, Hramov A, Koronovskii A, Sitnikova E, Makarov V, Ovchinnikov A. Wavelet analysis in neurodynamics. *Physics-Uspekhi*. 2012;55(9):845–875. DOI:10.3367/UFNe.0182.201209a.0905.
21. Hramov A, Koronovskii A, Makarov V, Maksimenko V, Pavlov A, Sitnikova E. *Wavelets in Neuroscience*. Cham: Springer; 2021. 384 p. DOI:10.1007/978-3-030-75992-6.
22. Bakdash J, Marusich L. Repeated measures correlation. *Frontiers in Psychology*. 2017;8:456. DOI:10.3389/fpsyg.2017.00456.

23. Summerfield C, de Lange F. Expectation in perceptual decision making: neural and computational mechanisms. *Nature Reviews Neuroscience*. 2014;15(11):745–756. DOI:10.1038/nrn3838.
24. Tseng P, Iu K, Juan C. The critical role of phase difference in theta oscillation between bilateral parietal cortices for visuospatial working memory. *Scientific Reports*. 2018;8(1):349. DOI:10.1038/s41598-017-18449-w.
25. Berger B, Griesmayr B, Minarik T, Biel A, Pinal D, Sterr A, Sauseng P. Dynamic regulation of interregional cortical communication by slow brain oscillations during working memory. *Nature Communications*. 2019;10(1):4242. DOI:10.1038/s41467-019-12057-0.
26. Engel A, Fries P. Beta-band oscillations – signalling the status quo? *Current Opinion in Neurobiology*. 2010;20(2):156–165. DOI:10.1016/j.conb.2010.02.015.
27. Okazaki M, Kaneko Y, Yumoto M, Arima K. Perceptual change in response to a bistable picture increases neuromagnetic beta-band activities. *Neuroscience Research*. 2008;61(3):319–328. DOI:10.1016/j.neures.2008.03.010.
28. Folstein J, Van Petten C. Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: A review. *Psychophysiology*. 2008;45(1):152–170. DOI:10.1111/j.1469-8986.2007.00602.x.
29. Nigbur R, Ivanova G, Stürmer B. Theta power as a marker for cognitive interference. *Clinical Neurophysiology*. 2011;122(11):2185–2194. DOI:10.1016/j.clinph.2011.03.030.
30. Wagner J, Wessel J, Ghahremani A, Aron A. Establishing a right frontal beta signature for stopping action in scalp EEG: Implications for testing inhibitory control in other task contexts. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2018;30(1):107–118. DOI:10.1162/jocn_a_01183.
31. Dehais F, Dupres A, Di Flumeri G, Verdiere K, Borghini G, Babiloni F, Roy R. Monitoring pilot's cognitive fatigue with engagement features in simulated and actual flight conditions using an hybrid fNIRS-EEG passive BCI. In: 2018 IEEE International Conference on Systems, Man, and Cybernetics (SMC). New York: IEEE; 2019. P. 544–549. DOI:10.1109/SMC.2018.00102.
32. Gateau T, Ayaz H, Dehais F. In silico vs. over the clouds: On-the-fly mental state estimation of aircraft pilots, using a functional near infrared spectroscopy based passive-BCI. *Frontiers in Human Neuroscience*. 2018;12:187. DOI:10.3389/fnhum.2018.00187.
33. Maksimenko V, Hramov A, Grubov V, Nedaivozov V, Makarov V, Pisarchik A. Nonlinear effect of biological feedback on brain attentional state. *Nonlinear Dynamics*. 2019;95(3):1923–1939. DOI:10.1007/s11071-018-4668-1.
34. Hramov A, Maksimenko V, Pisarchik A. Physical principles of brain-computer interfaces and their applications for rehabilitation, robotics and control of human brain states. *Physics Reports*. 2021;918:1–133. DOI:10.1016/j.physrep.2021.03.002.



Кущ Александр Константинович. Окончил бакалавриат Саратовского государственного технического университета имени Гагарина Ю. А. по специальности «Мехатроника и робототехника» (СГТУ, 2017) и магистратуру СГТУ по специальности «Мехатроника и робототехника» (2019). В настоящее время — аспирант кафедры «Информационная безопасность автоматизированных систем» СГТУ. Работает в Балтийском центре нейротехнологий и искусственного интеллекта Балтийского федерального университета имени И. Канта в должности младшего научного сотрудника. Область научных интересов — методы анализа нейрофизиологических сигналов. Автор 14 научных публикаций и 5 программ для ЭВМ.

Россия, 420500 Иннополис, ул. Университетская, 1
 Лаборатория нейронауки и когнитивных технологий, Университет Иннополис
 Россия, 236016 Калининград, ул. А. Невского, 14
 Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта
 E-mail: kuc1995@mail.ru
 ORCID: 0000-0001-6233-2594
 AuthorID: 1042114

Максименко Владимир Александрович — родился в городе Аткарске Саратовской области (1989), окончил Саратовский государственный университет (2012). Защитил диссертации на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (СГУ, 2015) и доктора физико-математических наук (СГТУ, 2020). Старший научный сотрудник лаборатории нейронауки и когнитивных технологий Университета Иннополис, профессор (с 2021 года). Лауреат Премии Президента Российской Федерации в области науки и инноваций для молодых учёных (2020). Научные интересы: выявление новых фундаментальных механизмов динамики нейронной сети головного мозга основываясь на результатах анализа нейрофизиологических сигналов и результатах математического моделирования процессов нейронного взаимодействия с использованием сетей искусственных нейроподобных элементов; разработка эффективных методик детектирования характерных форм нейронной активности на основе анализа сигналов электрической активности с целью разработки интерфейсов «мозг – компьютер» для реабилитации, робототехники и контроля состояния человека.



Россия, 420500 Иннополис, ул. Университетская, 1
Лаборатория нейронауки и когнитивных технологий, Университет Иннополис
Россия, 236016 Калининград, ул. А. Невского, 14
Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта
E-mail: maximenkovl@gmail.com
ORCID: 0000-0002-4632-6896
AuthorID: 742773

Храмов Александр Евгеньевич — окончил физический факультет Саратовского государственного университета (кафедра электронных и волновых процессов, 1996). Кандидат физико-математических наук (1999), доктор физико-математических наук (2005), профессор. В настоящее время руководитель лаборатории нейронауки и когнитивных технологий Университета Иннополис и главный научный сотрудник Центра нейротехнологий и машинного обучения Балтийского федерального университета имени И. Канта. Научные интересы — нейронаука, теория сложных сетей, математическое моделирование нейронных сетей, искусственный интеллект, нелинейная динамика.



Россия, 420500 Иннополис, ул. Университетская, 1
Лаборатория нейронауки и когнитивных технологий, Университет Иннополис
Россия, 236016 Калининград, ул. А. Невского, 14
Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта
Россия, 603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского
E-mail: hramovae@gmail.com
ORCID: 0000-0003-2787-2530
AuthorID: 34834