Д. Ф. Клеева

ORCID: 0000-0002-6040-2154
✉ *dkleeva@gmail.com*
Санкт-Петербургский государственный университет
(Россия, Санкт-Петербург)

Проявление неосознаваемых постдиктивных свойств восприятия на примере иллюзорного движения. ЭЭГ-исследование

Аннотация. До сих пор остается открытым вопрос о механизмах возникновения феномена иллюзорного движения (при последовательном предъявлении двух неподвижных точек в двух различных местах испытуемый ощущает перемещение точки из первого места во второе). Существуют две конкурирующие модели, в соответствии с которыми объединение статичных репрезентаций точек осуществляется либо после их раздельного осознания посредством реконструкции воспоминаний, либо до осознания второй точки на неосознанной стадии. В рамках исследования были обнаружены свидетельства в пользу второй модели. Установленные различия в первичных компонентах вызванных потенциалов ЭЭГ указывают на различия в осознании второй точки, в зависимости от типа воспринимаемой иллюзии. Различия в выраженности альфа-ритма во временно́м окне до 300 мс после начала предъявления второй точки свидетельствуют о том, что интеграция перцепта может происходить за счет подавления альфа-ритма, который известен своей ингибиторной ролью. С учетом полученных результатов осознаваемое содержание восприятия может рассматриваться как функция неосознанной интеграции стимулов, зафиксированных в краткий промежуток времени до момента осознания.

Ключевые слова: иллюзорное движение, кажущееся движение, постдикция, зрительное восприятие, ЭЭГ, вызванные потенциалы, альфа-ритм, неосознанная обработка

Для цитирования: *Клеева Д. Ф.* Проявление неосознаваемых постдиктивных свойств восприятия на примере иллюзорного движения. ЭЭГ-исследование // Шаги/ Steps. Т. 5. № 1. 2019. С. 86–103. DOI: 10.22394/2412-9410-2019-5-1-86-103.

Статья поступила в редакцию 7 октября 2018 г.
Принято к печати 21 ноября 2018 г.

© Д. Ф. КЛЕЕВА

D. F. Kleeva
ORCID: 0000-0002-6040-2154
✉ *dkleeva@gmail.com*
St. Petersburg State University (Russia, St. Petersburg)

Unconscious postdictive properties of perception as demonstrated in apparent motion. An EEG study

Abstract. This research was focused on postdictive properties of apparent motion — an illusion of movement resulting from successive presentation of two dots. Obviously, the mechanisms of integration of two dots' representations can take place only after the second dot is presented. There are two alternatives of what exactly happens. Firstly, a person becomes aware of the first dot, then the second dot, and then reconstructs his or her memories of what he or she just saw. Secondly, the person becomes aware of the first dot, and unconscious integration occurs before he/she becomes aware of the second dot, so that the person becomes aware of the sum "sense of motion + second dot". Our research revealed evidence in favor of the latter — unconscious integration. During the experiment, participants observed stimuli corresponding to different levels of illusory strength or lack of illusion. Significant differences in amplitudes of ERP components P100 and N200 can be related to qualitative differences in awareness of the second dot, depending on the strength of illusion. This means that these differences are determined by unconscious integration that happened prior to awareness. Significant differences of alpha-band power up to 300 ms after the second dot's onset demonstrate that unconscious integration can be performed at the expense of suppression of the alpha-band. Thus, the contents of perception which a person apprehends can be described as unconscious integration of stimuli, captured in a small time interval prior to the moment of awareness. Going forward, we can seek to determine more precisely the characteristics of tendencies revealed in the present study.

Keywords: apparent motion, postdiction, visual perception, EEG, ERP, alpha-band, unconscious processing

To cite this article: Kleeva, D. F. (2019). Unconscious postdictive properties of perception as demonstrated in apparent motion. An EEG study. *Shagi / Steps, 5*(1), 86–103. DOI: 10.22394/2412-9410-2019-5-1-86-103. (In Russian).

Received October 7, 2018
Accepted November 21, 2018

© D. F. KLEEVA

Введение

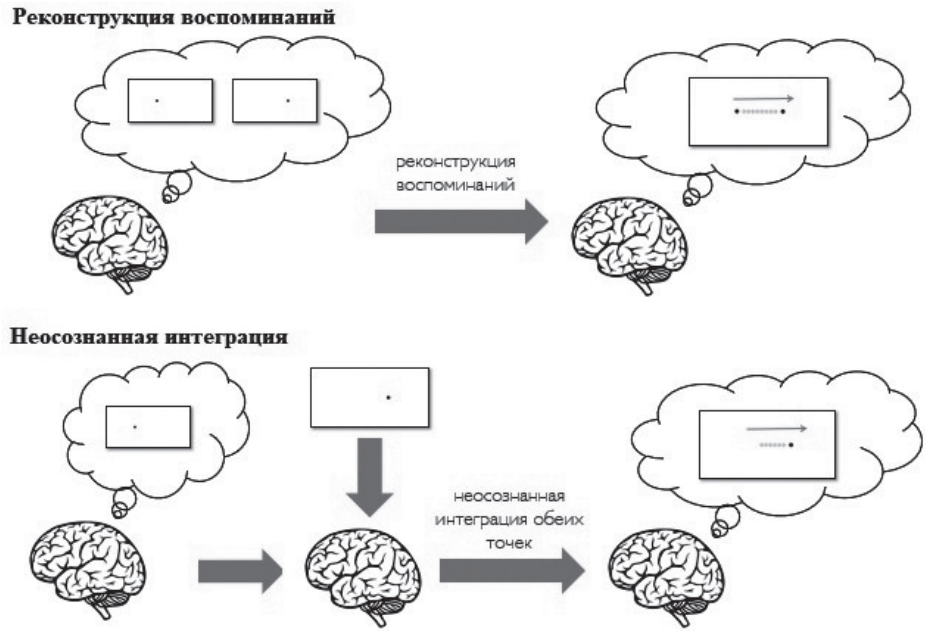
Ситуации, в которых наблюдаются несоответствия между объективной реальностью и субъективным опытом, заслуживают отдельного внимания исследователей, поскольку потенциально позволяют выявить особенности порождения субъективного опыта мозгом. В наиболее сконцентрированном виде данные несоответствия встречаются в условиях восприятия иллюзий. Так, Д. Иглмен утверждает, что «систематическое исследование иллюзий дает важные ключи к пониманию устройства нейрональной архитектуры и ее ограничений» [Eagleman 2001: 920].

Данное исследование посвящено изучению нейрофизиологических основ так называемой иллюзии видимого движения. Эта иллюзия заключается в субъективном переживании движения в результате предъявления двух или более статичных стимулов. Так, точка, предъявляемая с одного края экрана, пропадающая на краткий временной промежуток и затем предъявляемая уже с другого края экрана, может вызывать ощущение движения точки от одного края к другому.

Несмотря на то что содержание субъективного опыта в данном случае возможно представить в виде последовательности «первая точка — движение — вторая точка», механизм, порождающий ощущение движения, может активизироваться только после предъявления второй точки (в противном случае вектор иллюзорного движения не был бы всегда сонаправлен с координатами второй точки).

Что именно происходит после предъявления второй точки? На текущий момент можно выделить две основных модели. Первая модель предполагает, что мы осознаём первую точку, осознаём вторую точку, а затем происходит быстрая реконструкция воспоминаний о раздельно осознанных точках, в ходе которой репрезентации точек «суммируются» и возникает ощущение движения. Вторая модель предполагает, что мы осознаём первую точку, затем наш мозг фиксирует, но еще не осознает вторую точку, а в период до осознания второй точки происходит интеграция репрезентаций обеих точек так, что вторая точка осознается со «шлейфом» иллюзорного движения [Dennett 2017; Herzog et al. 2016] (см. *Илл. 1*). Таким образом, целью моего исследования стало обнаружение свидетельств в пользу одного из указанных выше вариантов посредством регистрации вызванных потенциалов ЭЭГ.

Необходимость изучения электрофизиологической активности мозга, связанной с восприятием иллюзорного движения, с точки зрения обнаружения темпоральных характеристик указанного феномена заключалась, в частности, в том, что мотивы проведения немногочисленных аналогичных исследований в прошлом не касались объяснения механизмов, стоящих за иллюзорным движением. Так, в рамках исследования [Coffin 1977] выдвигалась чисто эмпирическая гипотеза: во время предъявления иллюзорного движения с малым промежутком между двумя точками (минимум 10 мс), которое соответствует высокой степени ощущения движения, высокие частоты электроэнцефалограммы более выражены в сравнении с предъявлением стимула, где промежуток между точками велик (максимум 90 мс) и, соответственно, понижает степень ощущения движения. По итогам экспериментов на базе результатов по десяти испытуемым удалось выявить следующее: действительно, понижение длительности интервала способствовало повышению частотности ЭЭГ.



Илл. 1. *Иллюстрация моделей, описывающих механизмы возникновения иллюзорного движения*
Ill. 1. *Models that describe possible mechanisms underlying apparent motion*

Изменения были ограничены диапазоном от 8 до 12 Гц (альфа-ритм) и наиболее ярко наблюдались в затылочных отведениях (за исключением левого отведения O1). В данном случае спектральный анализ проводился без привязки к конкретному времени предъявления стимулов и касался отрезков ЭЭГ, синхронизированных со всей совокупностью элементов стимула. Это не позволило полноценно обосновать увеличение выраженности альфа-ритма, так как эта выраженность могла относиться к любому возможному процессу, касающемуся восприятия иллюзорного движения.

В другом исследовании при восприятии иллюзорного движения с участием десяти испытуемых [Kompass et al. 2000] было обнаружено резкое увеличение бета- и гамма-ритмов в височных отведениях T3 и T4, в то время как увеличение альфа-ритма, а также дельта-ритма ниже 3,5 Гц оказалось незначительным. Сопоставляя данные результаты с предыдущим исследованием, необходимо учитывать, что здесь временной промежуток между точками (40 мс) не изменялся, а различие в двух режимах предъявления — иллюзорное движение и мерцание без ощущения движения — достигалось за счет изменения расстояния между двумя точками. Помимо анализа частот ЭЭГ в данном исследовании вычислялись значения вызванных потенциалов; было выявлено различие в их амплитудах в зависимости от наличия или отсутствия ощущения движения: в случае с восприятием иллюзорного движения амплитуды оказались выше. Аналогично в указанном исследовании проводился общий анализ частот и амплитуд без учета времени обработки стимула.

В исследованиях, направленных на изучение иллюзорного движения с помощью ЭЭГ, прослеживается тенденция наделения различных ритмов ЭЭГ функциональностью: в рамках этой тенденции ритмы выступают детерминантами возникновения того или иного субъективного опыта, а не свидетельством содержания уже свершившегося субъективного опыта. Если в исследовании [Kompass et al. 2000] рассматривалась выраженность частот на промежутке, связанном с предъявлением стимула, что затрудняет объяснение возникновения ощущения движения посредством вовлеченности в процесс восприятия различных ритмов, то в исследовании [Sanders et al. 2014] анализировался участок до предъявления стимула. Стимульный материал состоял из точек, предъявляемых попеременно сверху вниз с высокой или низкой частотой. Было обнаружено, что в случае, когда испытуемый отчитывался об ощущении движения в ответ на низкочастотный стимул, альфа-ритм перед его предъявлением был более выражен. Подобный эффект не наблюдался в отношении высокочастотных стимулов.

Поднимая вопрос о взаимодействии различных зон мозга при восприятии движения, нельзя не упомянуть исследование [Wibral et al. 2008], в рамках которого осуществлялась попытка дифференцировать компоненты вызванных потенциалов с учетом задействования различных кортикальных процессов в ходе восприятия иллюзорного движения. Удалось обнаружить, что обработка предъявляемого стимула начиналась в районе 60 мс после начала предъявления. Компонента, связанная с этой обработкой, была нечувствительна к изменяемым характеристикам стимула. Компонента, появляющаяся в районе 90 мс после предъявления второй точки, оказалась чувствительной к условию предъявления иллюзии или предъявления точек с длительным временным промежутком между ними. Однако авторы не интерпретировали наличие разницы в терминах возможного задействования интегративных процессов.

Другая группа исследователей [Takahashi, Yasunaga 2012] обнаружила, что имела место позитивная активность в районе 150–170 мс после предъявления второго элемента стимула. Так как основной целью описываемого исследования являлось изучение связи зрительного воображения с восприятием иллюзорного движения, авторы не анализировали наличие различий в компонентах вызванных потенциалов в зависимости от характеристик предъявляемых стимулов. Более того, интервалы между элементами стимулов, как и в предыдущем исследовании, составляли либо 200 мс, либо 400 мс, что не позволяло в достаточной степени гарантировать возникновение ощущения иллюзорного движения. Таким образом, данные двух последних исследований не позволяют генерализовать возможные выводы относительно иллюзорного движения в целом.

Теоретическая гипотеза моего исследования заключалась в том, что процесс восприятия иллюзорного движения базируется на неосознанной интеграции дискретных стимулов и последующем «выведении» интегрированного перцепта в сознание.

Ряд исследований установил, что к компонентам вызванных потенциалов, сопряженным с осознанием, относятся компоненты P100 и N200, а к компонентам, связанным с обработкой уже осознанных стимулов, — компонента P300 [Koivisto, Revonsuo 2010]. Таким образом, если обнаруживаются статистически значимые различия в мозговой активности с 100 до 300 мс отно-

сительно начала предъявления стимула (т. е. уже на осознанной стадии), есть основания полагать, что эти различия обусловлены неосознаваемыми процессами. Какая логика стоит за этим положением? Обсуждая процесс восприятия, мы с уверенностью можем сказать, что он включает длинную цепь неосознанной обработки зрительных стимулов: прежде чем стать содержимым сознательного опыта, сигнал от воспринимаемого объекта преодолевает немалый путь от сетчатки по зрительному нерву и далее — между различными структурами головного мозга. Поэтому характеристики феноменологии осознанного восприятия как стадии, следующей после указанного выше пути неосознанной обработки, должны обусловливаться и особенностями протекания этого неосознаваемого пути (предположение, что эти характеристики, наоборот, проявляются мгновенно с наступлением стадии осознанности, было бы эквивалентно признанию абсолютной случайности содержимого сознательного опыта).

Экспериментальные гипотезы заключались в следующем.

1. Различия в амплитудах компонент вызванных потенциалов обнаружатся в промежутке от 100 мс и до 300 мс после предъявления второй точки.

2. Ощущение иллюзорного движения сопряжено с подавлением альфаритма и увеличением выраженности бета- и гамма-ритмов в промежутке от 100 мс и до 300 мс после предъявления второй точки.

Методика

В исследовании приняли участие 23 человека, однако данные семи человек были убраны из рассмотрения из-за наличия слишком большого количества артефактов. Таким образом, анализируемая выборка состояла из 15 человек (4 мужчины, 11 женщин) в возрасте от 18 до 31 года. Все испытуемые имели нормальное или скорректированное до нормального зрение. Перед прохождением эксперимента каждый испытуемый подписывал согласие, текст которого информировал о том, что участие в эксперименте является добровольным, что испытуемый имеет право прервать участие в эксперименте в любой момент без объяснения причин и что информация и данные, полученные в ходе эксперимента, хранятся в условиях полной конфиденциальности.

Типы предъявляемых стимулов соответствовали трем условиям: отсутствию ощущения движения (мерцание), ощущению иллюзорного движения нескольких градаций, восприятию реального движения. Условию отсутствия ощущения движения (мерцания) соответствовало наличие пробела (пустого белого фона) длительностью 600 мс. Условию возникновения иллюзии движения нескольких градаций — отсутствие пробела (1-я степень), пробел длительностью 15 мс (2-я степень), 120 мс (3-я степень) и 250 мс (4-я степень). Реальное движение было представлено перемещением точки на 20 пикселей (0,4°) каждые 30 мс. Каждая точка в любом условии предъявления иллюзии демонстрировалась по 150 мс. Важно отметить, что степени проявления иллюзии движения присваивались условиям предъявления стимулов с опорой на следующую зависимость: чем меньше длительность пробела между точками, тем более выражено иллюзорное движение. Справедливость этой зависимости освещается в разделе, где представлены результаты анализа поведенческих данных.

Перед началом эксперимента испытуемому демонстрировалась инструкция следующего содержания:

> Здравствуйте! Благодарим Вас за интерес, проявленный к исследованию. В рамках эксперимента Вам будет предложено просмотреть ряд анимированных изображений и ответить на вопросы после просмотра каждого из них. Ответ «Да» соответствует клавише «1» на клавиатуре. Ответ «Нет» соответствует клавише «0» на клавиатуре. Старайтесь не размышлять над ответом слишком долго. Если до прохождения эксперимента у Вас возникли какие-либо вопросы, Вы можете задать их экспериментатору. Во время эксперимента старайтесь не производить резких телодвижений и не сжимать зубы. При необходимости Вы вольны прервать прохождение эксперимента без объяснения причин. Когда будете готовы к прохождению эксперимента, нажмите «Пробел» на клавиатуре.

Испытуемого не ставили в известность относительно реальной цели эксперимента.

После нажатия на клавишу «Пробел» испытуемому предстояло просмотреть каждый из возможных стимулов по 50 раз (общее количество проб — 300). Стимулы предъявлялись в случайном порядке. Перед предъявлением каждого стимула в течение 1000 мс демонстрировался пустой белый экран. Он же демонстрировался и в течение 1000 мс после конца предъявления стимула.

Параллельно производилась запись электроэнцефалограммы с 14 отведений: F7, F3, F4, F8, T3, C3, C4, T4, T5, P3, P4, T6, O1, O2.

Затем после постстимульного белого экрана испытуемому было необходимо ответить на два вопроса: «Ощущали ли Вы движение точки?» и «Пропадала ли точка с экрана хотя бы на какой-то временной промежуток?» Под каждым предъявляемым вопросом присутствовала надпись о соответствии ответов клавишам на клавиатуре, чтобы минимизировать риск забывания изначального соответствия и последующих артефактов, связанных с переспрашиванием и уточнением. Вопросы вводились в экспериментальную процедуру с двумя целями: во-первых, для выявления преобладающего субъективного опыта («есть ощущение движения» / «нет ощущения движения») в ответ на конкретный тип стимула; во-вторых, для удержания внимания испытуемого.

Общая длительность экспериментальной процедуры варьировалась от 17 до 25 минут, что не слишком утомляло испытуемого. Однако в тех редких случаях, когда появлялись внешние (замедленная моторная реакция, частые вздохи и т. д.) и внутренние (яркая выраженность альфа-ритма в ЭЭГ) признаки усталости, при наличии достаточного количества проб (от 40 на каждый тип стимула) и при добровольном согласии испытуемого эксперимент прерывался.

Весь стимульный материал был создан в программе Synfig Studio (версия 1.2.1). Предъявление стимулов осуществлялось с помощью программы Presentation (Neurobehavioral Systems) (версия 20.1). Сохранение электроэнцефалограммы производилось с использованием программного обеспечения WinEEG («Мицар») (версия 2.126.97). Для записи ЭЭГ использовался электроэнцефалограф «Мицар-ЭЭГ 202» с частотой дискретизации 500 Гц, входным сопротивлением более 200 мОм, уровнем внутренних шумов менее 0,25 мкВ

и 24-битным АЦП. Были установлены следующие параметры электроэнцефалографической записи: скорость — 30 мм/с, чувствительность — 100 мкВ/с, ФВЧ — 0,53 Гц, ФНЧ — 30 Гц. Стимулы предъявлялись на мониторе Samsung SyncMaster 731BF с максимальным разрешением 1280 × 1024 и диагональю 17 дюймов.

Результаты

Перед анализом данных ЭЭГ электроэнцефалограмма проверялась на наличие артефактов. Участки ЭЭГ, связанные с физическими и физиологическими артефактами, удалялись. Далее осуществлялось разложение сигнала на независимые компоненты и удаление артефактных компонент. С помощью программы WinEEG проводилось вычисление вызванных потенциалов, а также вейвлет-анализ вызванных потенциалов по диапазону частот от 1 до 40 Гц.

Статистический анализ данных проводился с помощью программы SPSS Statistics 23. Прежде всего в ней вычислялось соотношение субъективных отчетов испытуемых относительно ощущения движения посредством критерия согласия Пирсона. С помощью дисперсионного анализа с повторными измерениями осуществлялась оценка различий между амплитудами компонент, возникающих при восприятии предъявляемых стимулов. Этот же анализ использовался при оценке различий между амплитудами ритмов ЭЭГ, выявленных посредством вейвлет-преобразования.

Зоной интереса для анализа ЭЭГ явились затылочные области — отведения O1 и O2, — поскольку в соответствии с ними наблюдаемые эффекты оказались наиболее выраженными.

Поведенческие данные

В ходе эксперимента испытуемые отвечали на два вопроса: «Ощущали ли Вы движение точки?» и «Пропадала ли точка с экрана хотя бы на какой-то временной промежуток?» В то время как роль второго вопроса заключалась в удержании внимания испытуемого на предъявляемых стимулах, предъявление первого вопроса было необходимо для того, чтобы удостовериться в соответствии установленных временны́х градаций стимулов (длительности пробела) и градаций выраженности ощущения иллюзорного движения. Эта мера была предпринята в связи с отсутствием установленных ранее универсальных временных параметров предъявления точек, которые гарантировали бы восприятие иллюзии или же его отсутствие. Поэтому, чтобы не проводить грань между степенями выраженности иллюзорного движения условно, субъективный отчет испытуемых принимался во внимание.

Полученные данные позволяют судить о статистически значимой взаимосвязи между длительностью пробела и отчетом испытуемого ($\chi^2(4, N = 3331) = 200{,}445, p < 0{,}001$). О наличии соответствия между временны́ми характеристиками стимулов и субъективным ощущением выраженности движения можно судить с определенными оговорками (см. *Табл. 1*). В то время как имеет место преобладание одного типа ответов в случае с иллюзорным движением 1-й, 2-й и 3-й степеней, в отчетах, касающихся движения 4-й степени, наблюдается

некоторая амбивалентность. Наконец, разрыв между ответами при восприятии мерцания не столь велик, как в случае с первыми перечисленными стимулами. То, что субъективный отчет об ощущении движения нельзя назвать абсолютным, также подтверждается и вербальными утверждениями испытуемых в ходе постэкспериментального интервью, например: «Я не был уверен в том, что точно ощущаю движение, но все-таки что-то ощущалось».

Тем не менее полученные результаты демонстрируют ту взаимосвязь между длительностью пробела и выраженностью иллюзии, к которой осуществлялось обращение на стадии присваивания условиям предъявления стимулов степеней выраженности иллюзии. Поэтому в дальнейшем для облегчения понимания сохраним изначальные обозначения условий предъявления от 1-й степени до 4-й степени по мере убывания выраженности иллюзии и увеличения длительности пробела между точками, а также мерцания, соответствующего наименьшей выраженности иллюзии, максимальной длительности пробела и, предположительно, отсутствию иллюзии как таковой.

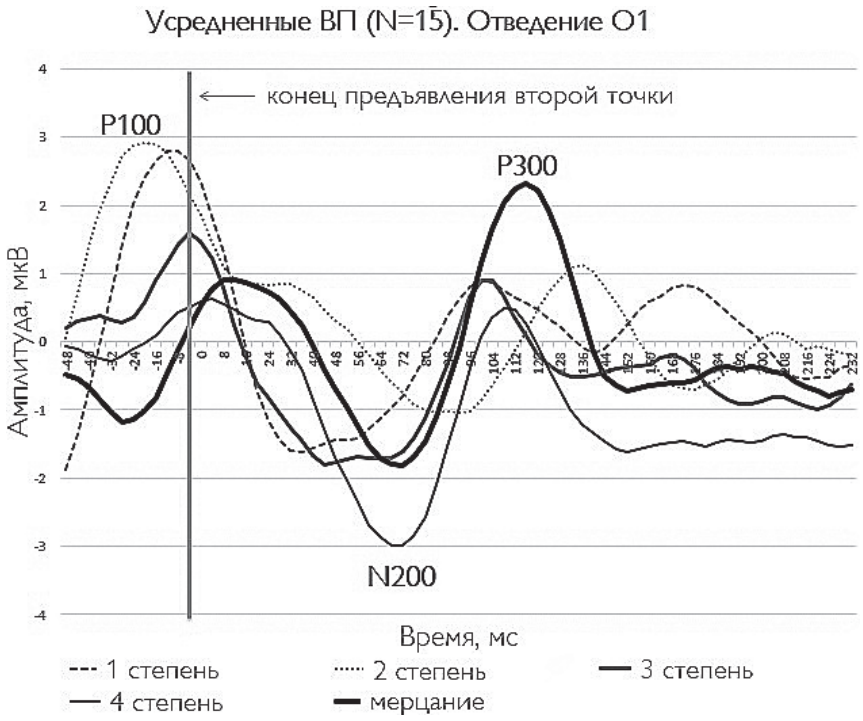
Табл. 1. *Комбинационная таблица по параметрам длительности пробела и субъективных отчетов испытуемых*
Table 1. *Combination table on the parameters of duration of the gap and the subjective reports by the participants*

			Отчет испытуемого об ощущении движения		Всего
			да	нет	
Длительность пробела	Нет пробела	Количество	505	161	666
	15 мс	Количество	490	179	669
	120 мс	Количество	407	257	664
	250 мс	Количество	336	328	664
	600 мс	Количество	305	363	668
Всего		Количество	2043	1288	3331

Данные ВП

Использование условия реального движения в качестве контрольного не оказалось результативным, поскольку на момент конца предъявления реального движения не удалось обнаружить выраженных компонент вызванных потенциалов, которые можно было бы сопоставить с соответствующими компонентами в условиях мерцания и иллюзорного движения. Поэтому описание результатов будет касаться исключительно статичных стимулов.

Дисперсионный анализ с повторными измерениями выявил ряд значимых различий между амплитудами компонент вызванных потенциалов, возникающих после предъявления второй точки (см. *Илл. 2*).



Илл. 2. *Усредненные значения вызванных потенциалов по левому затылочному отведению*
Ill. 2. *Averaged values of event-related potentials at the left occipital site*

Было обнаружено взаимодействие между типом стимула и амплитудой компоненты P100 в левом затылочном отведении, амплитудой P100 и амплитудой N200 в правом затылочном отведении. Различия в компоненте P300 не оказались статистически значимыми ни в одном отведении (см. *Табл. 2*).

Табл. 2. *Результаты дисперсионного анализа амплитуд вызванных потенциалов*
Table 2. *ANOVA's results of ERPs' amplitudes*

Отведение ЭЭГ	ВП	ANOVA	Размер эффекта
O1	P100	F (4, 11) = 6,86, p < 0,01	η^2 = 0,71
	N200	F (4, 11) = 0,78, p = 0,56	η^2 = 0,22
	P300	F (4, 11) = 2,23, p = 0,13	η^2 = 0,45
O2	P100	F (2, 27,9)* = 4,76, p < 0,05	η^2 = 0,25
	N200	F (2,2, 31,4)** = 4,72, p < 0,05	η^2 = 0,25
	P300	F (4, 11) = 1,68, p = 0,22	η^2 = 0,38

* Нарушение сферичности (W (9) = 0,15, p < 0,01), использована поправка Гринхауса — Гайссера
** Нарушение сферичности (W (9) = 0,13, p < 0,01), использована поправка Гринхауса — Гайссера

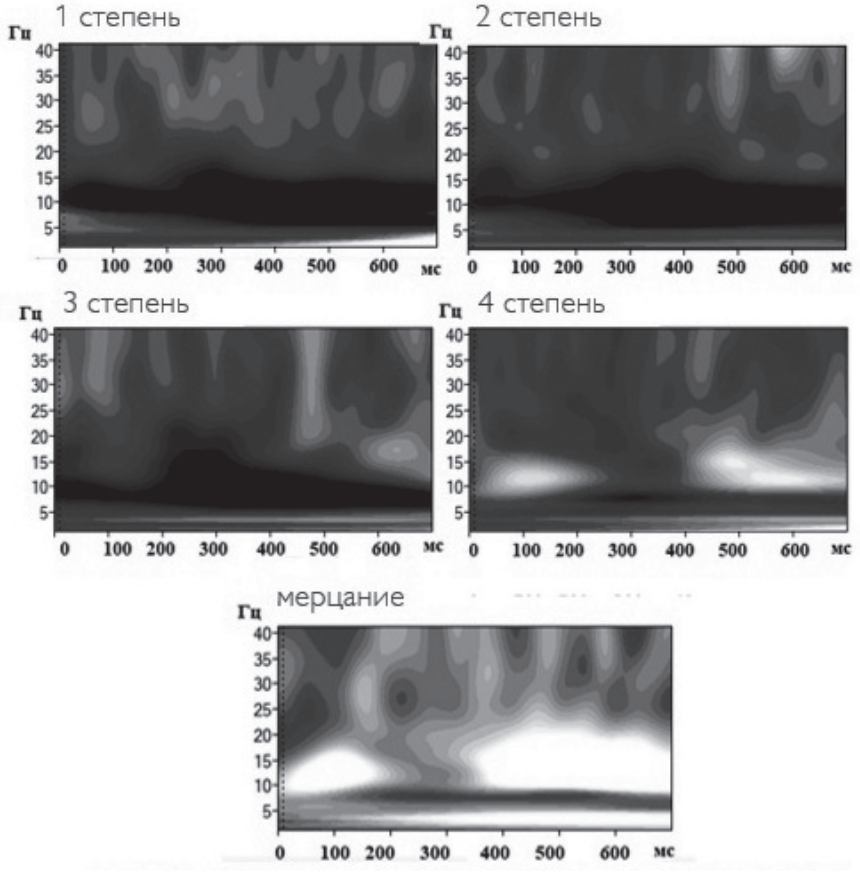
После проведения post hoc анализа (критерий Тьюки) было обнаружено, что амплитуда P100 в отведении O1 при восприятии иллюзии 2-й степени (M = 3,82, SD = 2,53) значимо выше, чем амплитуда этой же компоненты при восприятии иллюзии 3-й (M = 1,76, SD = 1,82), $p < 0,01$, и 4-й степени (M = 1,48, SD = 1,5), $p < 0,001$, а также мерцания (M = 1,55, SD = 2,01), $p < 0,05$.

Амплитуда N200 в отведении O2 при восприятии иллюзии 1-й степени (M = −0,78, SD = 1,98) значимо выше, чем амплитуда этой же компоненты при восприятии иллюзии 4-й степени (M = −3,13, SD = 2,22), $p < 0,05$.

Данные вейвлет-анализа

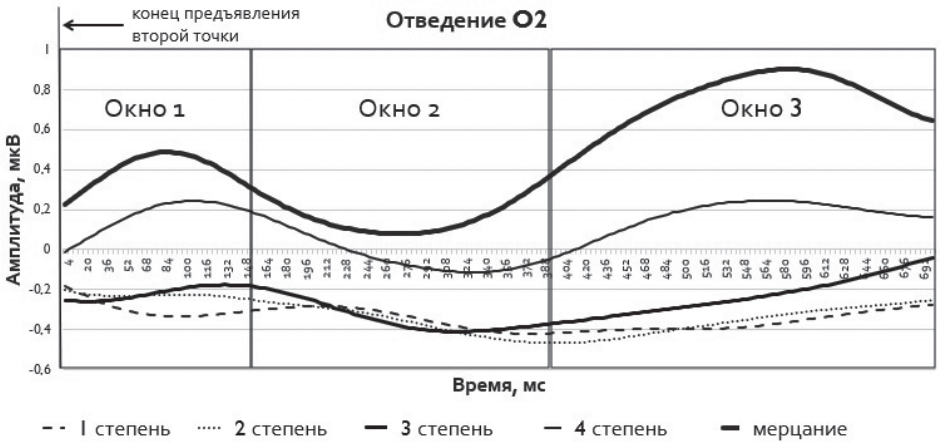
Результаты вейвлет-анализа продемонстрировали необходимость изучения различий выраженности альфа-ритма в диапазоне от 8 до 13 Гц (см. *Илл. 3*).

Усредненная динамика выраженности альфа-ритма была условно разбита на три временных окна, соответствующих повышению выраженности, понижению и вновь — повышению (см. *Илл. 4*).



Илл. 3. *Усредненная частотно-временна́я динамика вызванных потенциалов по правому затылочному отведению*

Ill. 3. *Averaged time-frequency dynamics of event-related potentials at the right occipital site*



Илл. 4. *Динамика альфа-ритма по правому затылочному отведению*
Ill. 4. *Alpha power dynamics at the right occipital site*

Статистически значимые различия между мощностью альфа-ритма имели место в отношении всех перечисленных окон (см. *Табл. 3*).

Табл. 3. *Результаты дисперсионного анализа выраженности альфа-ритма*
Table 3. *ANOVA's results of alpha-band power*

Отведение ЭЭГ	Окно	ANOVA	Размер эффекта
O1	1	F (2,5, 35,6)* = 10,76, $p < 0{,}001$	$\eta^2 = 0{,}44$
	2	F (1,58, 22,09)** = 16,58, $p < 0{,}001$	$\eta^2 = 0{,}54$
	3	F (1,1, 15,4)*** = 5,82, $p < 0{,}05$	$\eta^2 = 0{,}29$
O2	1	F (1,86, 26,02)**** = 12,99, $p < 0{,}001$	$\eta^2 = 0{,}48$
	2	F (2,43, 34,05)***** = 12,13, $p < 0{,}001$	$\eta^2 = 0{,}46$
	3	F (1,28, 17,94)****** = 4,67, $p < 0{,}05$	$\eta^2 = 0{,}25$

* Нарушение сферичности (W (9) = 0,2, $p < 0{,}05$), здесь и далее использована поправка Гринхауса — Гайссера
** Нарушение сферичности (W (9) = 0,04, $p < 0{,}001$)
*** Нарушение сферичности (W (9) = 0, $p < 0{,}001$)
**** Нарушение сферичности (W (9) = 0, $p < 0{,}001$)
***** Нарушение сферичности (W (9) = 0,2, $p < 0{,}05$)
****** Нарушение сферичности (W (9) = 0,001, $p < 0{,}001$)

Лишь первые два окна в обоих отведениях выявили статистически значимые различия между амплитудами в конкретных условиях стимуляции после проведения post hoc анализа.

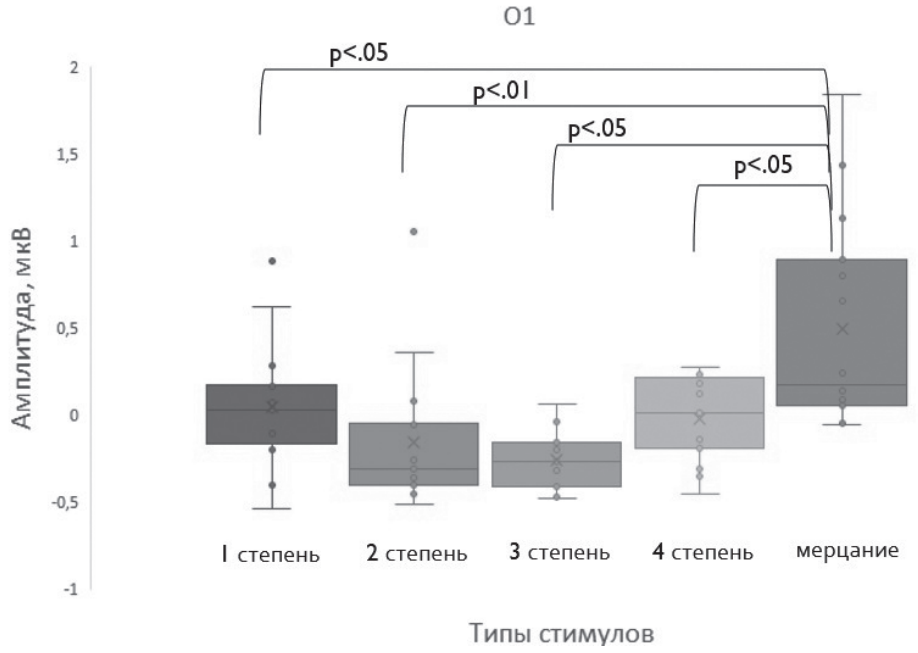
Мощность альфа-ритма по первому окну в отведении O1 при восприятии мерцания (M = 0,49, SD = 0,59) значимо выше, чем в условиях восприятия иллюзии 1-й степени (M = 0,043, SD = 0,36), $p < 0{,}05$, 2-й степени (M = −0,16,

SD = 0,41), *p* < 0,01, 3-й степени (*M* = −0,26, *SD* = 0,16), *p* < 0,01, и 4-й степени (*M* = −0,027, *SD* = 0,24), *p* < 0,05 (см. *Илл. 5*).

Мощность альфа-ритма по первому окну в отведении O2 при восприятии мерцания (*M* = 0,54, *SD* = 0,25) значимо выше, чем в условиях восприятия иллюзии 1-й степени (*M* = −0,16, *SD* = 0,25), *p* < 0,001, 2-й степени (*M* = −0,12, *SD* = 0,36), *p* < 0,005, и 3-й степени (*M* = −0,12, *SD* = 0,23), *p* < 0,001 (см. *Илл. 6*).

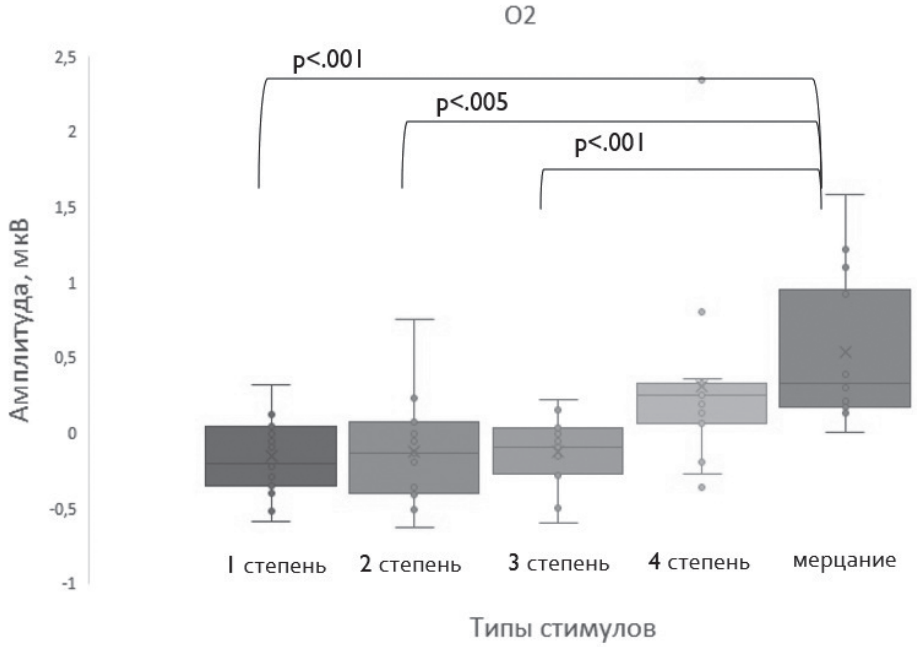
Во втором окне по левому затылочному отведению мощность альфа-ритма при восприятии мерцания (*M* = −0,027, *SD* = 0,41) значимо выше, чем в условиях восприятия иллюзии 1-й степени (*M* = −0,56, *SD* = 0,18), *p* < 0,001, 2-й степени (*M* = −0,54, *SD* = 0,22), *p* < 0,001, и 3-й степени (*M* = −0,56, *SD* = 0,14), *p* < 0,005. Также мощность альфа-ритма при восприятии иллюзии 4-й степени (*M* = −0,4, *SD* = 0,18) оказалась значимо выше, чем в условиях восприятия иллюзии 1-й степени (*M* = −0,56, *SD* = 0,18), *p* < 0,05, и 3-й степени (*M* = −0,56, *SD* = 0,14), *p* < 0,001 (см. *Илл. 7*).

Наконец, во втором окне по правому затылочному отведению мощность альфа-ритма при восприятии мерцания (*M* = −0,07, *SD* = 0,38) значимо выше, чем в условиях восприятия иллюзии 1-й степени (*M* = −0,5, *SD* = 0,19), *p* < 0,005, 2-й степени (*M* = −0,49, *SD* = 0,35), *p* < 0,05, и 3-й степени (*M* = −0,5, *SD* = 0,14), *p* < 0,01. Также мощность альфа-ритма при восприятии иллюзии 4-й степени (*M* = −0,19, *SD* = 0,23) оказалась значимо выше, чем в условиях восприятия иллюзии 1-й степени (*M* = −0,5, *SD* = 0,19), *p* < 0,005, 2-й степени (*M* = −0,49, *SD* = 0,35), *p* < 0,05, и 3-й степени (*M* = −0,5, *SD* = 0,14), *p* < 0,005 (см. *Илл. 8*).

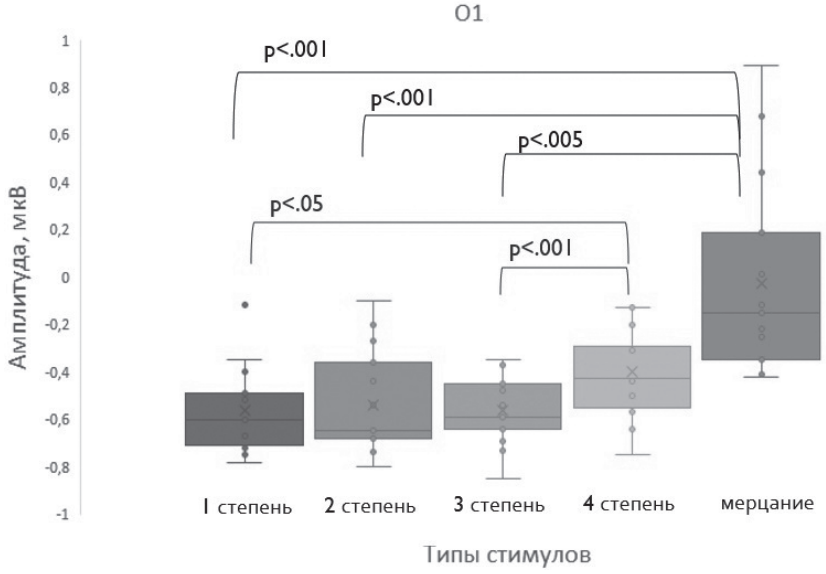


Илл. 5. *Результаты post hoc анализа выраженности альфа-ритма по первому окну в отведении O1*

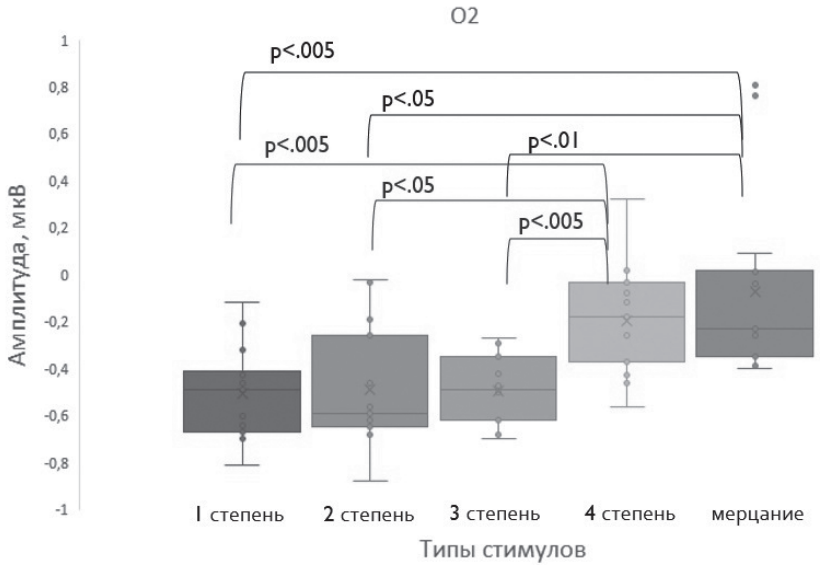
Ill. 5. *Results of post hoc analysis of alpha power at the site O1 in the first time window*



Илл. 6. *Результаты post hoc анализа выраженности альфа-ритма по первому окну в отведении O2*
Ill. 6. *Results of post hoc analysis of alpha power at the site O2 in the first time window*



Илл. 7. *Результаты post hoc анализа выраженности альфа-ритма по второму окну в отведении O1*
Ill. 7. *Results of post hoc analysis of alpha power at the site O1 in the second time window*



Илл. 8. *Результаты post hoc анализа выраженности альфа-ритма по второму окну в отведении O2*
Ill. 8. *Results of post hoc analysis of alpha power at the site O2 in the second time window*

Обсуждение результатов

Установим в качестве границы между осознанием стимула и последующей его обработкой латентность в районе 300 мс. Тогда компоненты P100 и N200 будем считать относящимися к осознанию стимула, а компоненту P300 — к процессам, происходящим уже после осознания.

Если рассматривать модель, в соответствии с которой объединение перцепта происходит после стадии осознания, нельзя ожидать различий в компонентах, связанных с осознанием второй точки, т. е. в компонентах P100 и N200, поскольку в этом случае точки осознавались бы одинаково. Присутствие в этих компонентах статистически значимых различий указывало бы на наличие процессов, возникающих на неосознанной стадии и детерминирующих эти различия.

Обнаруженное статистически значимое различие в компонентах P100 и N200 возможно было бы интерпретировать как свидетельство в пользу того, что к моменту появления этих компонент уже произошла интеграция статичных стимулов в единый перцепт. Данное различие наблюдается в отношении отведения O1 и компоненты P100. Тот факт, что различия наблюдаются попарно в отношении иллюзии 2-й степени и остальных стимулов за исключением иллюзии 1-й степени, позволяет судить о том, что эти различия касаются именно обработки стимулов. Впрочем, это суждение не соответствует тому обстоятельству, что аналогичные различия не наблюдаются в отношении не менее сильной иллюзии 1-й степени и остальных стимулов. Наконец, отсутствие статистически значимых различий в амплитудах при восприятии остальных стимулов между собой также не позволяет рассматривать компоненту P100 как основную кандидатуру на вклад в интегративные процессы, происходящие при восприятии иллюзорного движения.

Еще менее вероятным является вклад более поздней компоненты — N200 — в правом затылочном отведении, хоть и имеет место статистически значимое различие в амплитудах при восприятии иллюзии 1-й степени и иллюзии 4-й степени.

Таким образом, имеющиеся данные указывают на возможность осуществления интегративных процессов, связанных с генерацией цельного перцепта движения, на временно́м промежутке до 300 мс после предъявления второй точки. С учетом того, что компоненты вызванных потенциалов на данном промежутке принято относить к компонентам еще только происходящего осознания стимула, эти интегративные процессы могут носить неосознанный характер.

Данные, полученные посредством вейвлет-анализа, оказались более информативными, поскольку обнаруженные статистические различия в выраженности альфа-ритма открывают широкие возможности для интерпретации в силу глубоко изученной ингибиторной роли альфа-ритма [Rodriguez et al. 1999]. Если предположить, что в процессе восприятия имеет место универсальный интегративный процесс, его подавление (оно проявляется в увеличении степени выраженности альфа-ритма) должно проявляться наиболее сильно в случае с отсутствием восприятия иллюзорного движения. Напротив, понижение выраженности альфа-ритма должно быть индикатором осуществления интеграции.

Так, амплитуды в отведении O1 на промежутке до 300 мс после предъявления второй точки при мерцании значимо отличаются от амплитуд при восприятии всех остальных стимулов, которые в той или иной степени соответствуют наличию ощущения иллюзорного движения. Возможно, зависимость между амплитудами внутри группы с разными типами иллюзии нельзя назвать строго линейной; однако бо́льшую степень выраженности альфа-ритма и — как предположительное следствие — подавления интеграции в случае с отсутствием ощущения движения нельзя игнорировать. Аналогичные различия наблюдаются и в отведении O2 (за исключением отсутствия значимого различия между восприятием мерцания и восприятием иллюзии 4-й степени, которое может объясняться как раз тем, что иллюзия 4-й степени находится на условной границе между наличием ощущения иллюзорного движения и его отсутствием). Наличие аналогичных результатов подтверждает стабильность возникших тенденций, связанных с альфа-ритмом.

Как уже было указано ранее, даже при наличии статистически значимых различий зависимость между исследуемыми переменными не всегда возможно обозначить как линейную. Это может, в частности, указывать и на то, что при увеличении временно́го промежутка между точками возникает «необходимость» в большей интегративной деятельности и, как следствие, понижается выраженность альфа-ритма. Однако можно предположить, что существует порог, выше которого «необходимость» в интегративной деятельности отпадает, и выраженность альфа-ритма повышается. Таким образом, мы получаем криволинейную зависимость. Возможно, что описание отличий мозговой активности, сопряженной с восприятием иллюзорного движения, не должно ограничиваться просто сопоставлением амплитуд между собой, так как, скорее всего, необходимо учитывать и внутренние тенденции внутри групп предъявления иллюзорных и неиллюзорных стимулов.

В окне от 300 до 500 мс наблюдалось общее снижение альфа-ритма, что можно связать с вовлечением постперцептивных процессов, которые связаны, в частности, с готовностью испытуемого ответить на предъявляемые затем вопросы, а также с высокоуровневой оценкой того, что он только что воспринял.

Наблюдаемые статистически значимые различия в этом окне можно интерпретировать двояким образом: либо запрос субъективного отчета, осуществляемый после каждого предъявления стимула и, очевидно, вошедший у испытуемого в привычку, продуцировала необходимость в «ревизии» только что осознанного перцепта; либо данная «ревизия» все же носит универсальный характер. Если останавливаться на второй альтернативе, восприятие иллюзорного движения осуществляется в два этапа: сначала реализуется неосознанная интеграция дискретных стимулов, а затем вовлекаются процессы более высокого порядка, сопряженные с понижением альфа-ритма. Анализ данной возможности требует проведения дополнительных экспериментов.

Выводы

Обнаруженные различия в первичных компонентах P100 и N200 свидетельствуют о различиях в осознании второй точки в зависимости от типа воспринимаемого стимула.

Обнаруженные различия в выраженности альфа-ритма во временно́м окне до 300 мс после конца предъявления второй точки свидетельствуют о том, что интеграция перцепта может происходить за счет подавления альфа-ритма, который известен своей ингибиторной ролью.

Таким образом, если рассматривать темпоральное распределение альфа-ритма как электрофизиологический коррелят восприятия движения, основным выводом по итогам данного исследования является то, что интеграция статичных стимулов в единый перцепт происходит до осознания второй точки.

С учетом полученных результатов осознаваемое содержание восприятия может рассматриваться как функция неосознанной интеграции стимулов, зафиксированных в краткий промежуток времени до момента осознания. Это в очередной раз указывает на то, что процесс восприятия обладает рекуррентными характеристиками. Можно надеяться, что результаты настоящего исследования позволят расширить представления о нейрональных аспектах этого процесса.

Литература

Coffin 1997 — *Coffin S.* Cortical EEG frequency composition and the quality of apparent motion in man // Psychophysiology. Vol. 14. No. 6. 1977. P. 586–589.

Dennet 2017 — *Dennett D. C.* Consciousness explained. New York: Little, Brown, 2017.

Eagleman 2001 — *Eagleman D. M.* Visual illusions and neurobiology // Nature Reviews Neuroscience. Vol. 2. No. 12. 2001. P. 920–926.

Herzog et al. 2016 — *Herzog M. H., Kammer T., Scharnowski F*. Time slices: What is the duration of a percept? // PLoS Biology. Vol. 14. No. 4. 2016. e1002433.

Koivisto, Revonsuo 2010 — *Koivisto M., Revonsuo A.* Event-related brain potential correlates of visual awareness // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. Vol. 34. No. 6. 2010. P. 922–934.

Kompass et al. 2000 — *Kompass R., Hüfner R., Schröger E., Kaernbach C., Geissler H. G.* Alternative perceptual states ‘apparent motion’ and ‘perceived simultaneity’ lead to differences of induced EEG rhythms // International Journal of Psychophysiology. Vol. 38. No. 3. 2000. P. 253–263.

Rodriguez et al. 1999 — *Rodriguez E., George N., Lachaux J. P., Martinerie J., Renault B., Varela F. J.* Perception’s shadow: Long-distance synchronization of human brain activity // Nature. Vol. 397. 1999. P. 430–433.

Sanders et al. 2014 — *Sanders L. L. O., Auksztulewicz R., Hohlefeld F. U., Busch N. A., Sterzer P.* The influence of spontaneous brain oscillations on apparent motion perception // NeuroImage. Vol. 102. 2014. P. 241–248.

Takahashi, Yasunaga 2012 — *Takahashi J., Yasunaga D.* Reported visual imagery and apparent motion: An event-related potential study // NeuroReport. Vol. 23. No. 15. 2012. P. 904–910.

Wibral et al. 2008 — *Wibral M., Bledowski C., Kohler A., Singer W., Muckli L.* The timing of feedback to early visual cortex in the perception of long-range apparent motion // Cerebral Cortex. Vol. 19. No. 7. 2008. P. 1567–1582.

References

Coffin, S. (1977). Cortical EEG frequency composition and the quality of apparent motion in man. *Psychophysiology, 14*(6), 586–589.

Dennett, D. C. (2017). *Consciousness explained*. New York: Little, Brown.

Eagleman, D. M. (2001). Visual illusions and neurobiology. *Nature Reviews Neuroscience, 2*(12), 920–926.

Herzog, M. H., Kammer, T., Scharnowski, F. (2016). Time slices: What is the duration of a percept? *PLoS Biology, 14*(4), e1002433.

Koivisto, M., Revonsuo, A. (2010). Event-related brain potential correlates of visual awareness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 34*(6), 922–934.

Kompass, R., Hüfner, R., Schröger, E., Kaernbach, C., Geissler, H. G. (2000). Alternative perceptual states 'apparent motion' and 'perceived simultaneity' lead to differences of induced EEG rhythms. *International Journal of Psychophysiology, 38*(3), 253–263.

Rodriguez, E., George, N., Lachaux, J. P., Martinerie, J., Renault, B., Varela, F. J. (1999). Perception's shadow: Long-distance synchronization of human brain activity. *Nature, 397*, 430–433.

Sanders, L. L. O., Auksztulewicz, R., Hohlefeld, F. U., Busch, N. A., Sterzer, P. (2014). The influence of spontaneous brain oscillations on apparent motion perception. *NeuroImage, 102*, 241–248.

Takahashi, J., Yasunaga, D. (2012). Reported visual imagery and apparent motion: An event-related potential study. *NeuroReport, 23*(15), 904–910.

Wibral, M., Bledowski, C., Kohler, A., Singer, W., Muckli, L. (2008). The timing of feedback to early visual cortex in the perception of long-range apparent motion. *Cerebral Cortex, 19*(7), 1567–1582.

* * *

Информация об авторе

Дария Федоровна Клеева
студентка,
направление «Искусства и гуманитарные науки» (бакалавриат),
Санкт-Петербургский государственный университет
Россия, 190121, Санкт-Петербург,
Галерная ул., д. 58-60
Тел.: +7 (812) 320-07-29
✉ *dkleeva@gmail.com*

Information about the author

Daria F. Kleeva
Student,
Faculty of Liberal Arts and Sciences,
Saint Petersburg State University
Russia, 190121, Saint Petersburg,
Galernaya Str., 58-60
Tel.: +7 (812) 320-07-29
✉ *dkleeva@gmail.com*