СОДЕРЖАНИЕ

Том 35, номер 2, 2021

Oficery	
Обзоры	
Нейрофизиологическое обеспечение моторного контроля в "гибридных" позах. Обзор литературы	
Н. Д. Бабанов, Е. А. Бирюкова	91
Функциональное исследование первичной слуховой коры кошки	
Н. Г. Бибиков	103
Зрительная система	
Анализ индивидуальных стратегий категориального зрительного поиска	
А. А. Дренева, А. Н. Кричевец	135
Слуховая система	
Влияние слуховой LTP-подобной стимуляции на обработку	
звуковых стимулов А. Б. Ребрейкина, Д. Ф. Клеева, Г. А. Согоян, О. В. Сысоева	144
Техническое зрение	
Применение карты градиентов для детекции дождевых капель на последовательности изображений	
В. В. Бурдина, О. С. Шипитько	153
Алгоритм локального планирования пути автономного транспортного средства на основе многокритериальной оптимизации траектории в пространственной решетке состояний	
И. Ю. Корнев, В. И. Кибалов, О. С. Шипитько	164
Памяти ученого	
Михаил Сергеевич Смирнов (1921—2008 гг.)	175

Contents

Vol. 35, No. 2, 2021

Reviews	
Neurophysiological support of motor control in "hybrid" positions. A review	
N. D. Babanov, E. A. Biryukova	91
Functional investigations of the primary auditory cortex in the cat <i>N. G. Bibikov</i>	103
Visual system	
Analysis of individual strategies in categorical visual search A. A. Dreneva, A. N. Krichevets	135
Auditory system	
Effect of auditory LTP-like stimulation on the processing of sounds A. B. Rebreikina, D. F. Kleeva, G. A. Sogoyan, O. V. Sysoeva	144
Technical vision	
Gradient algorithm for raindrop detection on a sequence of images V. V. Burdina, O. S. Shipitko	153
Local path finding in autonomous car state lattice based on multi-criteria optimization	
I. Y. Kornev, V. I. Kibalov, O. S. Shipitko	164
Mikhail Smirnov	175

———— ОБЗОРЫ ——

УДК 159.938.25 + 004.05

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ МОТОРНОГО КОНТРОЛЯ В "ГИБРИДНЫХ" ПОЗАХ. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

© 2021 г. Н. Д. Бабанов^{1,*}, Е. А. Бирюкова²

¹ ФГБНУ "НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина"
125315 Москва, ул. Балтийская, д. 8, Россия
² ФГАОУ ВО "КФУ им. В.И. Вернадского"
295007 Симферополь, Проспект Академика Вернадского, 4, Россия
*E-mail: n.babanov@nphys.ru
Поступила в редакцию 01.12.2020 г.
После доработки 11.01.2021 г.
Принята к публикации 19.01.2021 г.

Статья посвящена анализу современного состояния исследований в области аспектов нейрофизиологического контроля параметров нетипичных поз у человека, связанных с использованием внешних устройств по типу экзоскелет. Основными результатами исследований последних 5 лет является формирование научных представлений о нейрофизиологических перестройках системы моторного контроля при применении роботизированных устройств. Полученные сведения могут быть использованы в физиологии спорта, двигательной реабилитации пациентов, при разработке экзоскелетов верхних и нижних конечностей, организации работы операторов, обучении специфическим движениям.

Ключевые слова: функциональное состояние, синергия мышц, мышцы, экзоскелет, роботехнические системы, моторное обучение, функциональное состояние

DOI: 10.31857/S0235009221020025

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы в научной литературе отмечается значительный рост числа исследований, посвященных изучению особенностей контроля и управления двигательными функциями человека в разных ситуациях, в частности при физической работе, операторской, спортивной деятельности, восстановительном лечении и реабилитации пациентов с моторными нарушениями.

Научный интерес к этой проблематике обусловлен, в том числе, значительным развитием технологии как медицинского (Письменная и др., 2019), так и промышленного (Schmalz et al., 2019) применения роботизированных комплексов с целью повышения качества жизни и социального благополучия населения. Отметим рост исследовательского интереса к изучению особенностей реализации нетипичных (гибридных) поз у человека, связанных с использованием внешних устройств. например, экзоскелетов конечностей. Таким положением может быть "сидячее стояние" (Noguchi et al., 2019), когда формируется поза, близкая к вертикальной стойке, но с перераспределенной нагрузкой в скелетно-мышечном аппарате. Авторами работы (Rowley et al., 2020) показано, что формирование нетипичных поз у человека связано со значительными адаптационными перестройками механизмов постурального контроля, что обеспечивает защиту организма от перегрузки, или травм, вследствие использования роботизированных устройств.

Из данных литературы (Totaro et al., 2019) известно, что наличие дополнительных технических устройств может приводить к изменению функциональных состояний человека, за счет вовлечения в процесс адаптации не только нервно-мышечной, но и гуморальной системы организма. На сегодняшний день по-прежнему нерешенной остается проблема поиска оптимальной комбинации и надежных критериев оценки функционального состояния организма человека при взаимодействии с роботизированными устройствами, в частности, параметров электромиограммы (Wang et al., 2018), энцефалограммы (Saleh et al., 2017), характеристик сердечного ритма (Casas et al... 2020), стабилометрических показателей (Koyama et al., 2019) и других. Так, наличие возможных взаимосвязей между оцениваемыми количественными параметрами нейрофизиологического обеспечения моторного контроля в "гибридных" позах может предоставить базу для системной оценки функционального состояния человека, а также "физиологического качества" разрабатываемых роботизированных устройств.

Настоящий обзор является частью научно-исследовательской работы лаборатории функциональных состояний ФГБНУ "НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина" при сотрудничестве с кафедрой физиологии человека и животных и биофизики Таврической академии ФГАОУ ВО "КФУ им. В.И. Вернадского". Ранее нами проведен анализ современного состояния исследований в области двигательной реабилитации пациентов с нарушениями моторики верхних конечностей (Чуян и др., 2019), дана оценка наиболее часто используемых методов функциональной диагностики, связанных с применением пассивных индустриальных экзоскелетов нижних конечностей и спины (Бабанов и др., 2020).

Цель настоящего исследования — анализ и обобщение литературных данных относительно биологических аспектов нейрофизиологического контроля параметров нетипичных поз у человека, связанных с использованием внешних устройств.

ОПИСАНИЕ МЕТОДИКИ

В настоящей работе применялся контент-анализ релевантных публикаций за последние 5 лет. Отбор научных работ проводился с использованием баз PubMed, Российской Государственной Библиотеки, "Киберленинка", Научной электронной библиотеки (elibrary.ru) и сервиса "Гугл Академия" (Google Scholar), в которых анализировался массив тематических публикаций глубиной не более чем до 2015 г. Исключались патенты. Использовались настройки поиска "точное словосочетание" и "все слова" для повышения точности отбора. Первоначальные критерии включения основывались на содержании заголовка и аннотации. В найденных публикациях находились те, в которых есть упоминание о проведении исследований при помощи физиологических методик оценки функционального состояния операторов при использовании внешних устройств. Основные направления для поиска: экзоскелеты, моторная координация, мышечная синергия, координация мышц, постуральный контроль, паттерны активации мышечной активности, центральная нервная система. Выбор был обусловлен имплицитным знанием и последующим визуальным выявлением ключевых слов в публикациях базы PubMed с использованием опции "похожие публикации" (similar articles) для биомедицинских статей. Для поиска зарубежных источников – exoskeletons, motor coordination, muscle synergy, muscle coordination, postural control, patterns of muscle activity activation, central nervous system. Taким образом, было установлено 37 релевантных публикаций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно современным литературным данным, в мировой практике применения экзоскелетов можно условно выделить следующие цели: промышленное использование и медицинское назначение. При этом наиболее часто в литературе упоминаются роботизированные устройства для коррекции моторных функций верхних (Pirondini et al., 2016), нижних конечностей (Nuckols et al., 2020a), а также устройства, предназначенные для облегчения нагрузки на поясницу операторов (Madinei et al., 2020).

Заметим, что помимо активных устройств, призванных облегчать движения в конечностях, отдельным прикладным аспектом использования роботизированных экзоскелетов является организация рабочих станций, направленных на формирование вертикальной позы "сидячего стояния" с перераспределением нагрузки на скелетно-мышечный аппарат субъекта (Inoue et al., 2017). Использование подобных устройств позволяет практически полностью нивелировать отрицательное влияние длительного пребывания в сидячем положении на организм их пользователей. что достигается за счет снижения нагрузки на нижние конечности и позвоночник (Gao et al., 2016), повышения контроля за положением тела и осанкой (Luger et al., 2019) во время выполнения рабочих задач.

Несмотря на очевидную пользу применения роботизированной техники для различных сфер жизнедеятельности человека, ряд авторов отмечают наличие существенных рисков для операторов и пациентов, использующих подобные устройства (Howard et al., 2019).

Обращает на себя внимание тот факт, что значительная часть клинических исследований в этом направлении проведена с участием либо небольшого числа волонтеров (Кондур и др., 2017; Shindo et al., 2011; Prasard et al., 2010), либо содержит описание лишь отдельных клинических случаев (Buch et al., 2008; Daly et al., 2014). Отметим также, что значительная часть научных работ, посвященных вопросам нейрофизиологического обеспечения двигательных функций при использовании экзоскелета, имеет ярко выраженный прикладной характер с преимущественным использованием протоколов коротких по времени наблюдений, узкого диапазона методов функциональной диагностики. Кроме того, существенная дисперсия данных о целях, способах, времени применения роботизированных устройств значительно затрудняет как обобщение сведений о физиологических механизмах изменения моторного контроля при их применении, так и прогнозирование возможных отдаленных последствий для организма их операторов.

В то же время из данных актуальной литературы известно, что смена рабочей задачи может приводить к организации новых нетипичных поз и движений у оператора. В частности, в исследованиях работы (Theurel et al., 2018) на примере экзоскелетов верхних конечностей показано, что изменение позы во время использования такого устройства приводит к изменениям не только в двигательном паттерне рук, но и увеличению постурального напряжения, выраженного в изменении опорной реакции в сторону повышения колебаний центра давления в сагиттальной плоскости. Вероятным объяснением этого факта является то, что современные роботизированные экзоскелеты, благодаря своей трехмерной структуре и большому количеству степеней свободы, способны прикладывать силы к каждому суставу тренируемой конечности в отдельности, при этом формируя необходимый паттерн ее движения в трехмерной плоскости (Proietti et al., 2017). При этом наличие дополнительных тактильных контактов в местах крепления устройств с большим количеством степеней свободы неизменно приводит к существенной модификации координационной функции движения конечностей, перестройкам в центральной нервной системе, адаптационным реакциям со стороны вегетативной нервной и сердечно-сосудистой систем операторов экзоскелета (Kaoru et al., 2017).

Кроме того, некоторые исследователи (Proietti et al., 2017) отмечают наличие устойчивых постэффектов изменения мышечных и суставных синергий у операторов экзоскелетов, что может оказать значительное влияние на их функциональное состояние после окончания сеансов взаимодействия с экзоскелетом (Ganesh et al., 2010). Согласно мнению ряда авторов (Rong et al., 2017), интересным аспектом работы с экзоскелетами является возможность исследовать нейрофизиологическое обеспечение моторного контроля при выполнении точных движений, таких как наведение на мишень. Ряд работ посвящены описанию мышечных синергий, координирующих движения конечности при взаимодействии с роботизированными устройствами (Proietti et al., 2017). Так, в исследованиях по изучению межмышечной координации при помощи электромиографии передней большеберцовой, камбаловидной, латеральной икроножной, косой широкой, двуглавой, прямой мышцы бедра и полусухожильной мышц обеих ног у пациентов (Li et al., 2019) показано, что при ношении экзоскелета нижних конечностей естественная синергия этих мышц заменяется искусственной с существенной модификацией паттерна движения. Отметим, что, согласно данным работы (Li et al., 2019), вклад различных мышц в адаптационные реакции к ношению экзоскелета значительно различался. Результаты приведенного исследования также указывают на то, что крутящий момент человеческого сустава может значительно изменяться под действием вовлечения суставного крутящего момента экзоскелета.

В некоторых исследованиях показано, что использование экзоскелетов нижних конечностей может изменить исходные паттерны мышечных сокращений у субъектов во время их обычной ходьбы, что может оказать неблагоприятное влияние на моторные функции субъектов, которые часто используют экзоскелеты, за счет нарушения естественной синергии их мышц (Hassan et al., 2018). Так, эффективность использования экзоскелетов и других внешних устройств подобного типа напрямую обусловлена точным взаимодействием между мышечной системой оператора и двигателями робота. При этом задача точного измерения крутящих моментов суставов оператора и шарниров экзоскелета является весьма проблематичной (Stetter et al., 2019).

Отдельной проблемой для исследователей является анализ распределения крутящих моментов экзоскелета и суставов оператора в процессе выполнения требуемого движения (Martinez et al., 2017). Дальнейшее развитие исследований в направлении измерения и моделирования крутящего момента в голеностопных, коленных и тазобедренных суставах нижних конечностей при ходьбе, а также плечевого, локтевого, лучезапястного сустава при использовании экзоскелета верхней конечности, анализ ЭМГ сигналов от связанных с ними мышц будет способствовать физиологической интерпретации адаптационных эффектов организма операторов к ношению экзоскелета (Li et al., 2019). В ряде работ показано (Farkhatdinov et al., 2019), что использование экзоскелетов для поддержки пользователей с ограниченными возможностями требует разработки индивидуального биомеханического моделирования, которое может быть интегрировано в систему помощи при ходьбе.

Важным аспектом изучения эффектов ношения экзоскелета является вопрос обеспечения стабильной статичной позы субъекта (Luger et al., 2019), поскольку для этого необходимо, чтобы центр тяжести при ношении экзоскелета находился в пределах границы опоры. В исследованиях (Morasso et al., 2002) показано, что для сохранения стабильности позы недостаточно одного собственного стабилизирующего момента, создаваемого вязкоупругими силами тканей суставов (Кобелев и др., 2012). Так, необходимым условием для поддержания равновесия во время ношения экзоскелета является активный контроль за развиваемой силой мышц для формирования управляющего вращающего момента, противодействующего опрокидывающему моменту. При статичном поддержании равновесия важную роль играет сенсорная информация от интрафузальных мышечных волокон (реагируют на растяжение) и телец Гольджи (реагируют на развиваемое усилие) (Агаджанян и др., 2017).

В настоящее время мы не смогли найти исследования, подробно описывающие все вовлеченные мышечные группы для поддержания гибридных поз по типу "сидячего стояния", однако, в этом контексте особый интерес представляют исследования, связывающие синергетические аспекты организации сложных движений, в том числе обеспечения сохранения вертикальной стойки. Некоторые авторы (Robertson et al., 2017) указывают на то, что поскольку большая часть вертикального стояния и ходьбы происходит автоматически под контролем центрального генератора паттернов и мозжечка, пользователи часто не способны оценить необходимую степень активации той или иной мышцы. Так, из-за различных стратегий в обеспечении контроля за движением может случиться так, что экзоскелет и оператор не выполняют согласованных и конструктивных действий, создавая общие системные возмущения, которые могут представлять угрозу для пользователя (Veneman et al., 2013). Для того чтобы свести дестабилизирующие движения к минимуму до начала компенсирующих движений, у операторов экзоскелетов происходит упреждающая корректировка позы (Takakusaki, 2016).

Несмотря на различные стратегии управления роботизированными комплексами, важным является определение общих паттернов нервно-мышечной адаптации при реализации нетипичных (гибридных) поз. Полагаем, что для этих целей могут быть полезными исследования, связанные с оценкой мышечной коактивации (одновременной активации мышц агониста и антагониста) (Latash et al., 2018) у операторов экзоскелета. По мнению авторов работы (Hulliger et al., 1989), одной из возможных основных ролей коактивации является облегчение роли прориоцепции, в частности, вклада сенсорных волокон группы "Іа" для достижения более успешного выполнения задач на точность. Кроме того, как показывают исследователи (Peterka et al., 2018), в паттерн коактивации при поддержании заданной позы вовлечено большое количество групп мышц, обеспечивающих процесс мышечной синергии. Отметим, что для осуществления, как минимум, одной степени свободы необходимы две группы мышц с противоположным действием (Gottlieb et al., 1989). Так, миографические исследования во время спокойного стояния выявили у испытуемых две основные мышечные синергии с противоположным действием: с дорсальной стороны тела: трицепс голени (Musculus triceps surae), мышцы задней поверхности бедра, мышца, выпрямляющая позвоночник (Musculus erector spinae); с вентральной стороны: передняя большеберцовая

мышца (Musculus tibialis anterior), четырехглавая мышца бедра (Musculus quadriceps femoris), прямая мышца живота (Musculus rectus abdominis) (Latash et al., 2018). Кроме того, известно, что компенсирующая регулировка позы может быть достигнута путем изменения положения как голеностопного, так и, в меньшей степени, тазобедренного суставов (Afschrift et al., 2016, Фролов и др., 2019). В работах (Бабанов и др., 2018; Fasola et al., 2019) показано, что изменение кинематических соотношений, вызванных ограничением подвижности в голеностопных суставах, характерное для некоторых типов пассивных экзоскелетов, неизменно приводит к возникновению адаптационных движений в коленных суставах оператора экзоскелета. Кроме того, экспериментальные данные (Collins et al., 2015) указывают на то, что использование устройств с высокой жесткостью, призванных ослабить нагрузку на икроножные мышцы, может приводить к повышенной активации мышц-антагонистов, например, подошвенного сгибателя и передней большеберцовой мышцы. Уменьшение растяжения сухожилий приводит к уменьшению упругой отдачи при толчке ногой для совершения шага. При этом изменения механики мышц и сухожилий, действующих в суставах нижних конечностей при ношении экзоскелета, приводят к изменениям координации всего тела его оператора (Jackson et al., 2017). В работе (Nuckols et al., 2020b) по изучению влияния экзоскелета на динамику подошвенного сгибателя и мышц-антагонистов использовался метод ультразвуковой визуализации, который позволил обнаружить положительную корреляцию между изменением средней скорости активации камбаловидной мышцы и уровнем общего метаболизма у человека. В работах по оценке мышечного тонуса при изометрических сокращениях мышц (Lanza et al., 2017) показано, что нервно-мышечная активация агонистов и антагонистов различается в зависимости от угла в коленном суставе во время разгибания. В работах (Robertson et al., 2017) показано, что ношение экзоскелета может сопровождаться уменьшением развиваемой мышечной силы одновременно с увеличением ее длины. При этом вероятным механизмом, объясняющим отсутствие значимого снижения активации мышцы пропорционально уровню разгрузки, создаваемой экзоскелетом, является рассогласование реакции на афферентные сигналы механорецепторов при уменьшении мышечного растяжения. По нашему мнению, дальнейшие исследования в данном направлении позволят расширить представления о механизмах моторного контроля мышечной активации у операторов экзоскелета.

Нерешенной остается проблема оценки непосредственного влияния роботизированных устройств на центральную нервную систему испытуемых, в частности, супраспинальный уровень регуляции

движений (Tucker et al., 2015). В настоящее время в литературе очень мало работ, посвященных особенностям нейрофизиологических механизмов центрального контроля заданной позы при использования роботизированных устройств. При этом известно (Takakusaki et al., 2017), что контроль позы и вертикального равновесия требует сложной мультисенсорной интеграции и сенсомоторной координации.

Современные нейробиологические данные свидетельствуют о том, что нормальный автоматический локомоторный ритм регулируется нейронным ансамблем центрального генератора паттернов (ЦГП) спинного мозга, модифицируются периферическими сенсорными сигналами и опосредуются надспинальным контролем. В частности, активность ЦГП модулируется импульсами от супраспинальных локомоторных центров, в том числе субталамической локомоторной области в латеральной гипоталамической области; мезэнцефальной локомоторной области, соответствующая клиновидному и педункулопонтинному ядрам в дорсальной части среднего мозга; локомоторной области мозжечка, расположенной близко к фастигиальным ядрам по средней линии мозжечка; и мостовой локомоторной области в понтомедулярной ретикулярной формации (Armstrong et al., 1988; Mori et al., 2001; Shik, Orlovsky, 1976).

Принято считать, что функциональная организация, связанная с контролем постурального мышечного тонуса, находится в понтомедуллярной ретикулярной формации. В исследованиях (Такакизакі et al., 2016) показано, что нарушение интеграции сенсорной информации, в частности проприоцепции, в височно-теменном узле и первичной вестибулярной коре, может привести к дефициту внутренней постуральной модели.

В ряде работ отмечается, что при использовании экзоскелетов возникают каскады локальных и глобальных нейромеханических компенсаций (Nuckols et al., 2020с). При этом большое количество эффектов со стороны центральной нервной системы при использовании роботизированных устройств с нейроинтерфейсами обусловлено активизацией процессов нейропластичности, что является ключевым моментом для успешной реабилитации пациентов с патологией движения (Calabrò et al., 2018; Boudreau et al., 2010).

В работе (Li et al., 2018) показаны значительные изменения паттернов ЭЭГ активности в сенсомоторных областях контралатеральной конечности при ношении одностороннего экзоскелета. Авторы отмечают, что, чем меньше индекс межполушарной асимметрии при ношении одностороннего экзоскелета, тем меньше влияния оказывает экзоскелет на центральную нервную систему его оператора. При этом критерием адаптации

организма к одностороннему экзоскелету является полное исчезновение межполушарной асимметрии паттернов ЭЭГ при ходьбе. Так, индекс межполушарной асимметрии, наряду с изменением электрокимографических характеристик, является дополнительным качественным показателем адаптации организма к ношению экзоскелетов и других подобных устройств. Подтверждением этих данных можно считать работу (Nakanishi et al., 2014), где проводилось сравнение ходьбы в роботизированном ортезе Lokomat с пассивным стоянием. Было обнаружено, что в течение цикла ходьбы в устройстве происходила десинхронизация в сенсомоторной области мю- и бета-ритмов, что отображало повышенную активность нейронов в этой области. Также показано, что происходит подавление мю- и бета-ритмов в правой первичной соматосенсорной коре во время ходьбы условно здоровых добровольцев на беговой дорожке при сравнении с ходьбой в робототехническом вспомогательном комплексе (Knaepen et al., 2015). Эти данные могут быть полезны для оптимизации конструкции и управления.

Несмотря на значительный интерес исследователей к проблеме обеспечения центрального контроля моторных функций во время взаимодействия с внешними устройствами, следует отметить ограниченность методов функциональной диагностики для решения вышеназванных задач. Результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что большинство работ по оценке физиологических изменений в организме операторов экзоскелетов посвящено изучению таких показателей, как кинематика движений, параметры мышечного напряжения и других. При этом большинство работ в изучаемой нами области проведено с использованием методов классической ЭЭГ, поверхностной и стимуляционной электромиографии, компьютерной стабилометрии, которые зачастую не дают достаточного понимания нейрофизиологических механизмов организации сложных движений, в том числе обеспечения кинематики и контроля формирования новых паттернов движения при применении роботизированных устройств.

На этом фоне обращает на себя внимание появление достаточно новых, перспективных методов функциональной томографии (Zonnino et al., 2019; Surgent et al., 2019) и нейровизуализации (Thibault et al., 2016), инфракрасной спектроскопии (Кіт et al., 2020), позволяющих исследовать перестройки в ЦНС испытуемых во время взаимодействия с роботизированными устройствами. В частности, в исследованиях с применением метода StretchfMRI, во время движений, контролируемых экзоскелетом верхней конечности, были исследованы прямые нейронные корреляты Мответа ЭМГ от мышц сгибателей и разгибателей верхней конечности. Полученные в данном ис-

следовании результаты свидетельствуют о надежности метода StretchfMRI для идентификации длиннолатентного рефлекса (Хайбуллин, 2017) во время протокола fMRI (Zonnino et al., 2019).

В настоящее время одним из первых рандомизированных клинических исследований по сравнительному влиянию долгосрочных эффектов локомоторной роботизированной тренировки и стандартной тренировки на беговой дорожке в изменении корковой активности у лиц с гемипаретическим инсультом является работа южнокорейской группы ученых (Kim et al., 2020). Авторами показаны значительные нейропластические перестройки в областях первичной сенсомоторной коры, дополнительной моторной области и премоторной коры пораженного полушария у пациентов с гемипаретическим инсультом под влиянием 14-дневной тренировки с применением роботизированного экзоскелета нижних конечностей (Kim et al., 2020).

Методом функциональной ближней инфракрасной спектроскопии (fNIRS) показано, что 4-недельный курс роботизированной локомоторной тренировки приводил к достоверному увеличению уровня оксигемоглобина (охуНb) в областях первичной сенсомоторной коры, дополнительной моторной области и премоторной коры пораженного полушария у пациентов с гемипаретическим инсультом. Кроме того, лонгитюдное исследование fNIRS также выявило существенное увеличение кортикальных уровней охуНb пораженного полушария наряду с улучшением двигательной функции после двух месяцев реабилитации пациентов с подострым инсультом. Полученные авторами данные подтверждают гипотезу о том, что роботизированная локомоторная тренировка взывает реорганизацию коры больших полушарий. При этом факторами, которые, возможно, лежат в основе нейропластичности, вызванной роботизированной тренировкой, являются точная кинематическая обратная связь в реальном времени и визуальная обратная связь с информацией о распределении веса во время локомоторной роботизированной тренировки. Так, правильная зрительная и проприоцептивная обратная связь являются важными сенсорными входами в моторном обучении, которые помогают прогнозировать и корректировать двигательные результаты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, быстрорастущее количество научных публикаций по обеспечению моторного контроля за формированием "гибридных" поз во время использования роботизированных устройств промышленного и медицинского назначения свидетельствует о передовом характере данных исследований.

В ряде научных работ показано, что поддержание "гибридных" поз у операторов экзоскелетов и других роботизированных устройств напрямую обусловлено перераспределением крутящих моментов в суставах, изменением естественных синергий и паттернов коактивации мышц. При этом подстройка мышечного тонуса под рабочую задачу происходит с участием афферентного сенсорного влияния от зрительной системы, а также вестибуло-, проприо- и механорецепторов, а ведущую роль за контролем постурального мышечного тонуса отводят структурам стриопаллидарной системы, понтомедуллярной ретикулярной формации, ядрам продолговатого и среднего мозга. Кроме того, с использованием методов нейровизуализации показано, что в процессе адаптации организма к использованию роботизированных устройств важное участие принимает первичная сенсомоторная, а также премоторная и дополнительная моторная кора. Однако, несмотря на большое количество публикаций, связанных с применением роботизированных устройств, на данный момент нет достаточной ясности в вопросе о том, за счет каких именно нейронных механизмов и при каких условиях меняется стратегия моторной и мышечной организаций при поддержании "гибридных" поз у операторов роботизированных устройств. Кроме того, на сегодняшний день в литературе практически отсутствуют исследования, описывающие долгосрочные эффекты использования экзоскелетов и других роботизированных устройств.

Полагаем, что важным резервом для развития знаний в области применения экзоскелетов и других роботизированных устройств являются комплексные исследования центрального обеспечения регуляции позы и движений при их использовании. Полученные в настоящем обзоре сведения могут быть использованы в физиологии спорта, двигательной реабилитации пациентов, при разработке экзоскелетов верхних и нижних конечностей, организации работы операторов, обучении специфическим движениям.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

В рамках работы ФГАОУ ВО "Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского" и ФГБНУ "НИИ нормальной физиологии имени П.К. Анохина", согласно Соглашению о сотрудничестве № 13-15/5-2869, 14.02.2017. Поддержано грантом ФГАОУ ВО "Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского" №АААА-A20-120012090164-8.

УЧАСТИЕ АВТОРОВ

Н.Д. Бабанов — подготовка обзора литературы, оформление рукописи; Е.А. Бирюкова — подготовка обзора литературы, оформление рукописи.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной статьи подтвердили отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян Н.А., Власова И.Г., Ермакова Н.В., Торшин В.И. *Основы физиологии человека*. Под ред. В.И. Торшина. Москва. Российский университет дружбы народов. 2017. Т. 2. С. 262.
- Бабанов Н.Д., Кубряк О.В. Физиологические методики в изучении "пассивных" промышленных экзоскелетов спины и нижних конечностей. *Мед. труда и пром. экол.* 2020. Т. 60. № 5. С. 318—328. https://doi.org/10.31089/1026-9428-2020-60-5-318-328
- Бабанов Н.Д., Кобрин А.И. Применение стабилографии для исследования влияния ограничения подвижности суставов человека в задаче сохранения вертикальной позы. *Инфорино*-2018. 2018. С. 371—375.
- Кобелев А.В., Смолюк Л.Т., Кобелева Р.М., Проценко Ю.Л. *Нелинейные вязкоупругие свойства биологических тканей*. Екатеринбург. УрО РАН. 2012. Т. 244. 204 с.
- Кондур А.А. Эффективность использования нейроинтерфейса в восстановлении двигательной функции руки после инсульта. Дис. на соискание уч. ст. канд. мед. наук: спец. 14.01.11 "Нервные болезни". М.: 2017. 42 с.
- Письменная Е.В., Петрушанская К.А., Котов С.В. и др. Клинико-биомеханическое обоснование применения экзоскелета "Экзоатлет" при ходьбе больных с последствиями ишемического инсульта. Russian Journal of Biomechanics. 2019. Т. 23. № 2. С. 204.
- Чуян Е.Н., Бирюкова Е.А., Бабанов Н.Д. Двигательная реабилитация пациентов с нарушениями моторики верхних конечностей: анализ современного состояния исследований (обзор литературы). Уч. зап. Крымского фед. ун-та им. В.И. Вернадского. Биология. Химия. 2019. Т. 5 (71). № 1. С. 163—178.
- Фролов А.А., Александров А.В. "Концепция" Естественных синергий" как развитие представлений на Бернштейна о двигательных синергиях. *Идеи НА Бернштейна в наши дни*. 2019. С. 126—147.
- Хайбуллин Т.И., Гранатов Е.В., Шакирзянова С.Р. "Коротколатентные и длиннолатентные рефлексы: механизм генерации, их интерпретация и клиническая применимость" *Практическая медицина*. 2017. Т. 1. № 1 (102). С. 52—59.
- Afschrift M., Jonkers I., De Schutter J., De Groote F. Mechanical effort predicts the selection of ankle over hip strategies in nonstepping postural responses. *J. Neuro-physiology*. 2016. V. 116 (4). P. 1937–1945. https://doi.org/10.1152/jn.00127.2016
- Armstrong D.M. The supraspinal control of mammalian locomotion. *J. Physiol.* 1988. V. 405. P. 1–37.
- Boudreau S.A., Farina D., Falla D. The role of motor learning and neuroplasticity in designing rehabilitation approaches for musculoskeletal pain disorders. *Man Ther.* 2010. V. 15 (5). P. 410–414. https://doi.org/10.1016/j.math.2010.05.00820615749

- Buch E., Weber C., Cohen L.G., Braun C., Dimyan M.A., Ard T., Mellinger J., Caria A., Soekadar S.R., Fourkas A., Birbaumer N. Think to move: a neuromagnetic brain—computer interface (BCI) system for chronic. *Stroke*. 2008. V. 39 P. 910–917.
- Calabrò R.S., Naro A., Russo M. Shaping neuroplasticity by using powered exoskeletons in patients with stroke: a randomized clinical trial. *J. Neuro Engin. Rehabil.* 2018. V. 15 (1). P. 35–40. https://doi.org/10.1186/s12984-018-0377-8
- Casas J., Senft E., Gutiérrez L.F., Rincón-Rocancio M., Múnera M., Belpaeme T., Cifuentes C.A. Social Assistive Robots: Assessing the Impact of a Training Assistant Robot in Cardiac Rehabilitation. *Intern. J. Soc. Robotics*, 2020. P. 1–15.
- Collins S.H., Wiggin M.B., Sawicki G.S. Reducing the energy cost of human walking using an unpowered exoskeleton. *Nature*. 2015. V. 522 (7555). P. 212–215. https://doi.org/10.1038/nature14288
- Day J.J., Cheng R., Rogers J., Litinas K., Hrovat K., Dohring M. Feasibility of a new application of noninvasive brain computer interface (BCI): a case study of training for recovery of volitional motor control after stroke. *J. Neurol. Phys. Therapy.* 2014. V. 33. P. 203–211.
- Farkhatdinov I., Ebert J., van Oort G., Vlutters M., van Asseldonk E. Assisting human balance in standing with a robotic exoskeleton. *IEEE Robotics and Automation Letters*. 2019. V. 4 (2). P. 414–421. https://doi.org/10.1109/lra.2018.2890671
- Fasola J., Vouga T., Baud R., Bleuler H., Bouri M. Balance Control Strategies during Standing in a Locked-Ankle Passive Exoskeleton. *IEEE 16th Intern. Conf. Rehabilitat. Robotics (ICORR)*. 2019. https://doi.org/10.1109/icorr.2019.8779500
- Ganesh G., Haruno M., Kawato M., Burdet E. Motor memory and local minimization of error and effort, not global optimization, determine motor behavior. *J Neu*rophysiol. 2010 V. 104 (1). P. 382–390.
- Gao Y., Cronin N.J., Pesola A.J., Finni T. Muscle activity patterns and spinal shrinkage in office workers using a sit—stand workstation versus a sit workstation. *Ergonomics*. 2016. V. 59 (10). P. 1267—1274. https://doi.org/10.1080/00140139.2016.1139750
- Gottlieb G.L., Corcos D.M., Agarwal G.C. Strategies for the control of voluntary movements with one mechanical degree of freedom. *Behav Brain Sci.* 1989. V. 12 (2). P. 189–250. https://doi.org/10.1017/S0140525X00048238
- Hassan M., Kadone H., Ueno T., Hada Y., Sankai Y., Suzuki K. Feasibility of synergy-based exoskeleton robot control in hemiplegia. *IEEE Trans. Neural Syst. Rehabil. Eng.* 2018. V. 26 (6). P. 1233–1242. https://doi.org/10.1109/TNSRE.2018.2832657
- Howard J., Murashov V.V., Lowe B.D., Lu M.L. Industrial exoskeletons: Need for intervention effectiveness research. *Am. J. Ind. Med.* 2020. V. 63 (3). P. 201–208. https://doi.org/10.1002/ajim.23080
- Hulliger M., Dürmüller N., Prochazka A., Trend P. Flexible fusimotor control of muscle spindle feedback during a variety of natural movements. *Prog Brain Res.* 1989. V. 80. P. 87–101.

- Inoue T., Kato Y., Ozawa J. Prediction sit-to-stand movement using trunk angle and lower limb EMG for assist system. *IEEE Intern. Conf. Consumer Electron. (ICCE)*. 2017. P. 143–144.
- Jackson R.W., Dembia C.L., Delp S.L., Collins S.H. Muscle-tendon mechanics explain unexpected effects of exoskeleton assistance on metabolic rate during walking. *J. Exp. Biol.* 2017. V. 220 (11). P. 2082–2095. https://doi.org/10.1242/jeb.150011
- Kaoru T. Functional Neuroanatomy for Posture and Gait Control. *J. Mov. Disord.* 2017. V. 10 (1). P. 1–17. https://doi.org/10.14802/jmd.16062
- Kim H., Park G., Shin J.H. Neuroplastic effects of end-effector robotic gait training for hemiparetic stroke: a randomised controlled trial. *Sci. Rep.* 2020. V. 10 (1). P. 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-020-69367-3
- Knaepen K., Mierau A., Swinnen E. Human-Robot Interaction: Does Robotic Guidance Force Affect Gait-Related Brain Dynamics during Robot-Assisted Treadmill Walking? *PLoS One*. 2015. V. 10. e0140626. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140626
- Koyama S., Tanabe S., Otaka Y., Kato T., Furuzawa S., Tatemoto T., Saitoh E. Novel lateral transfer assist robot decreases the difficulty of transfer in post-stroke hemiparesis patients: a pilot study. *Disability and Rehabilitation: Assistive Technology.* 2020. P. 1–5.
- Lanza M.B., Balshaw T.G., Folland J.P. Do changes in neuromuscular activation contribute to the knee extensor angle-torque relationship? *Exper. Physiol.* 2017. V. 102 (8). P. 962–973. https://doi.org/10.1113/ep086343
- Latash M.L. Muscle coactivation: definitions, mechanisms, and functions. *J. Neurophysiol.* 2018. V. 120 (1). P. 88–104. https://doi.org/10.1152/jn.00084.2018
- Li J., Thakor N., Bezerianos A. Unilateral Exoskeleton Imposes Significantly Different Hemispherical Effect in Parietooccipital Region, but Not in Other Regions. *Sci. Rep*. 2018. V. 8 (1). P. 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-018-31828-1
- Li Z., Liu H., Yin Z., Chen K. Muscle Synergy Alteration of Human During Walking With Lower Limb Exoskeleton. *Front Neurosci*. 2019. V. 12. P. 1050. https://doi.org/10.3389/fnins.2018.0105030760972
- Luger T., Seibt R., Cobb T.J., Rieger M.A., Steinhilber B. Influence of a passive lower-limb exoskeleton during simulated industrial work tasks on physical load, upper body posture, postural control and discomfort. *Applied Ergonomics*. 2019. V. 80. P. 152–160.
- Madinei S., Alemi M.M., Kim S., Srinivasan D., Nussbaum M.A. Biomechanical Evaluation of Passive Back-Support Exoskeletons in a Precision Manual Assembly Task: "Expected" Effects on Trunk Muscle Activity, Perceived Exertion, and Task Performance. *Hum Factors*. 2020. V. 62 (3). P. 441–457. https://doi.org/10.1177/0018720819890966
- Martinez A., Lawson B., Goldfarb M. A controller for guiding leg movement during overground walking with a lower limb exoskeleton *IEEE Transactions on Robotics*. 2017. V. 34 (1). P. 183–193.

- Morasso P.G., Sanguineti V. Ankle muscle stiffness alone cannot stabilize balance during quiet standing. *J. Neurophysiol.* 2002. V. 88 (4). P. 2157–2162.
- Mori S., Matsuyama K., Mori F., Nakajima K. Supraspinal sites that induce locomotion in the vertebrate central nervous system. *Adv. Neurol.* 2001. V. 87. P. 25–40.
- Nakanishi Y., Wada F., Saeki S., Hachisuka K. Rapid changes in arousal states of healthy volunteers during robot-assisted gait training: a quantitative time-series electroencephalography study. *J. Neuroeng. Rehabil.* 2014. V. 11 (1). P. 1–9. https://doi.org/10.1186/1743-0003-11-59
- Noguchi M., Glinka M., Mayberry G.R. et al. Are hybrid sit-stand postures a good compromise between sitting and standing? *Ergonomics*. 2019. V. 62(6). P. 811–822. https://doi.org/10.1080/00140139.2019.1577496
- Nuckols R.W., Sawicki G.S. Impact of elastic ankle exoskeleton stiffness on neuromechanics and energetics of human walking across multiple speeds. *J. Neuroeng. Rehabil.* 2020a. https://doi.org/10.21203/rs.2.20510/v1
- Nuckols R.W., Dick T.J.M., Beck O.N., Sawicki G.S. Ultrasound imaging links soleus muscle neuromechanics and energetics during human walking with elastic ankle exoskeletons. *Sci Rep.* 2020b. V. 10 (1). P. 1–15. https://doi.org/10.1038/s41598-020-60360-4
- Nuckols R.W., Takahashi K.Z., Farris D.J., Mizrachi S., Riemer R., Sawicki G.S. Mechanics of walking and running up and downhill: A joint-level perspective to guide design of lower-limb exoskeletons. *PLoS One*. 2020c. V. 15 (8):e0231996. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231996
- Peterka R. J. Sensory integration for human balance control. *Handbook of clinical neurology*. Elsevier. 2018. V. 159 P. 27–42.
- Pirondini E., Coscia M., Marcheschi S. Evaluation of the effects of the Arm Light Exoskeleton on movement execution and muscle activities: a pilot study on healthy subjects. *J. Neuroeng. Rehabil.* 2016. V. 13 (1). P. 9–15. https://doi.org/10.1186/s12984-016-0117-x
- Prasard G., Herman P., Coyle D., McDonough S., Crosbie J. Applying a brain-computer interface to support motor imagery practice in people with stroke for upper limb recovery: a feasibility study. *J. Neuro. Engineer. Rehabilitat.* 2010. V. 7 (1). P. 60–68.
- Proietti T., Guigon E., Roby-Brami A., Jarrassé N. Modifying upper-limb inter-joint coordination in healthy subjects by training with a robotic exoskeleton. *J. Neuroeng. Rehabil.* 2017. V. 14 (1). P. 55–60. https://doi.org/10.1186/s12984-017-0254-x
- Robertson B.D., Vadakkeveedu S., Sawicki G.S. A benchtop biorobotic platform for in vitro observation of muscle-tendon dynamics with parallel mechanical assistance from an elastic exoskeleton. *J. Biomech.* 2017. V. 57. P. 8–17. https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2017.03.009
- Rong W., Li W., Pang M., Hu J., Wei X., Yang B., Wai H., Zheng X., Hu X. A Neuromuscular Electrical Stimulation (NMES) and robot hybrid system for multi-joint coordinated upper limb rehabilitation after stroke. *J. Neuroeng Rehabil.* 2017. V. 14 (1). P. 34–40. https://doi.org/10.1186/s12984-017-0245-y

- Rowley K.M., Engel T., Kulig K. Trunk and hip muscle activity during the Balance-Dexterity task in persons with and without recurrent low back pain. *J. Electromyography and Kinesiology*. 2020. V. 50 P. 102378.
- Saleh S., Fluet G., Qiu Q., Merians A., Adamovich S.V., Tunik E. Neural patterns of reorganization after intensive robot-assisted virtual reality therapy and repetitive task practice in patients with chronic stroke. *Front. Neurol.* 2017. V. 8. P. 452–458. https://doi.org/10.3389/fneur.2017.00452
- Schmalz T., Schändlinger J., Schuler M. et al. Biomechanical and Metabolic Effectiveness of an Industrial Exoskeleton for Overhead Work. *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 2019. V. 16 (23). P. 4792.
- Shik M.L., Orlovsky G.N. Neurophysiology of locomotor automatism. *Physiol.* 1976. V. 56 (3). P. 465–501.
- Shindo K. Effects of neurofeedback training with an electroencephalogram-based brain-computer interface for hand paralysis in patients with chronic stroke: a preliminary case series study. *J. Rehabilitat. Medicine*. 2011. V. 43 (10). P. 951–957.
- Stetter B.J., Ringhof S., Krafft F.C. Sell S. Stein T. Estimation of knee joint forces in sport movements using wearable sensors and machine learning. *Sensors*. 2019. V. 19 (17). P. 3690.
- Surgent O.J., Dadalko O.I., Pickett K.A., Travers B.G. Balance and the brain: A review of structural brain correlates of postural balance and balance training in humans. *Gait Posture*. 2019. V. 71. P. 245–252. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2019.05.011
- Takakusaki K. Functional Neuroanatomy for Posture and Gait Control. *J. Mov. Disord*. 2017. V. 10 (1). P. 1–17. https://doi.org/10.14802/jmd.16062

- Takakusaki K., Chiba R., Nozu T., Okumura T. Brainstem control of locomotion and muscle tone with special reference to the role of the mesopontine tegmentum and medullary reticulospinal systems. *J. Neural.Ttransmis*. 2016. V. 123 (7). P. 695–729.
- Theurel J., Desbrosses K., Roux T., Savescu A. Physiological consequences of using an upper limb exoskeleton during manual handling tasks. *Applied Ergonomics*. 2018. V. 67. P. 211–217. https://doi.org/10.1016/j.apergo.2017.10.008
- Thibault R.T., Raz A. Imaging Posture Veils Neural Signals. *Front Hum Neurosci*. 2016. V. 10. P. 520–525. https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00520
- Tucker M.R., Olivier J., Pagel A., Bleuler H., Bouri M., Lambercy O., Gassert R. Control strategies for active lower extremity prosthetics and orthotics: a review. *J. Neuroengineer. Rehabilitat.* 2015. V. 12 (1). P. 1–10.
- Veneman J.F., Seyfarth A., Barralon P. Evaluating postural balance erformance in exoskeleton robots. 2013.
- Yang N., Zhang M., Huang C., Jin D. Synergic analysis of upper limb target-reaching movements. *J. Biomech.* 2002. V. 35 (6). P. 739–746.
- Zonnino A., Farrens A.J., Ress D., Sergi F. StretchfMRI: a new technique to quantify the contribution of the reticular formation to long-latency responses via fMRI. *IEEE*. 2019. P. 1247–1253. https://doi.org/10.1101/582692
- Wang W., Li R., Diekel Z., Chen Y., Zhang Z., Jia Y. Controlling object hand-over in human—robot collaboration via natural wearable sensing. *IEEE Transactions on Human–Machine Systems*. 2018. V. 49 (1). P. 59–71.

Neurophysiological support of motor control in "Hybrid" positions. Literature review

N. D. Babanov^{a, #} and E. A. Biryukova^b

^a Anokhin Research Institute of Normal Physiology, Moscow, Russia
^b Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Russia
#E-mail: n.babanov@nphys.ru

The article is devoted to the analysis of the current state of research in the field of aspects of neurophysiological control of parameters of atypical postures in humans associated with the use of external devices of the type of exoskeleton. The results of this review of the literature demonstrate the problem of the need to develop a theoretical model describing the adaptive mechanisms and interaction of the internal structures of the body in conditions of limited joint mobility, changes in tactile sensations as a result of interaction with external devices. The information obtained can be used in the physiology of sports, motor rehabilitation of patients, in the development of exoskeletons of the upper and lower extremities, in organizing the work of operators, in teaching specific movements.

Key words: functional state, muscle synergy, muscles, exoskeleton, robotic systems, motor learning, functional state

REFERENCES

- Agadzhanyan N.A., Vlasova I.G., Ermakova N.V., Torshin V.I. Osnovy fiziologii cheloveka [*Fundamentals of human physiology*]. Moscow. Peoples' Friendship University of Russia. 2017. V. 2. P. 262 (in Russian).
- Babanov N.D., Kubryak O.V. Fiziologicheskie metodiki v izuchenii "passivnykh" promyshlennykh ekzoskeletov

spiny i nizhnikh konechnostei. [Physiological methods in the study of "passive" industrial exoskeletons of the back and lower extremities]. [*Meditsina truda i promyshlennaya ekologiya*] Russian Journal of Occupational Health and Industrial Ecology. 2020. V. (5). P. 318—328. https://doi.org/10.31089/1026-9428-2020-60-5-318-328 (in Russian).

- Babanov N.D., Kobrin A.I. Primenenie stabilografii dlya issledovaniya vliyaniya ogranicheniya podvizhnosti sustavov cheloveka v zadache sokhraneniya vertikal'noi pozy [Application of stabilography to study the effect of limiting the mobility of human joints in the task of maintaining an upright posture]. *Inforino-2018*. 2018. P. 371–375 (in Russian).
- Chuyan E.N., Birukova E.A., Babanov N.D. Dvigatel'naya reabilitaciya pacientov s narusheniyami motoriki verhnih konechnostej: analiz sovremennogo sostoyaniya issledovanij (obzor literatury). [Upper limbs disorders patients motor rehabilitation: of the modern studies analysis (review)] Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo Biologiya. Himiya [Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry]. 2019. V 5 (71). № 1. P. 163–178 (in Russian).
- Khaybullin T.I., Granatov E.V., Shakirzyanova S.R. Korotkolatentnye i dlinnolatentnye refleksy: mekhanizm generacii, ih interpretaciya i klinicheskaya primenimost' [Short and long latency reflexes: generation mechanism, their interpretation and clinical utility]. Prakticheskaya medicina [*Practical Medicine*]. 2017. V. 102 (1). P. 52–60 (in Russian).
- Kobelev A.V. Nelineinye vyazkouprugie svoistva biologicheskikh tkanei [Nonlinear viscoelastic properties of biological tissues]. *Ekaterinburg. UrO RAN*. 2012. V. 244. P. 204–209 (in Russian).
- Kondur A.A. Effektivnost' ispol'zovaniya nejrointerfejsa v vosstanovlenii dvigatel'noj funkcii ruki posle insul'ta [Efficiency of using a neurointerface in restoring motor function of the hand after a stroke: dis. for the degree of Candidate of Medical Sciences]: spec. 14.01.11 "Nervnye bolezni [Nervous diseases]". Moscow, 2017. P. 42–50 (in Russian).
- Pismennaya E.V., Petrushanskaya K.A., Kotov S.V. Kliniko-biomekhanicheskoe obosnovanie primeneniya ekzoskeleta "Ekzoatlet" pri khod'be bol'nykh s posledstviyami ishemicheskogo insul'ta [Clinical and biomechanical foundation of application of the exoskeleton exoatlet at walking of patients with poststroke disturbances]. *Rossijski Zurnal Biomehaniki* [Russian Journal of Biomechanics]. 2019. V. 23. № 2. P. 168 (in Russian).
- Frolov A.A., Aleksandrov. A.V. Kontseptsiya" Estestvennykh sinergii" kak razvitie predstavlenii na Bernshteina o dvigatel'nykh sinergiyakh [The concept of "Natural synergies" as a development of Bernstein's ideas about motor synergies]. *Idei NA Bernshteina v nashi dni* [Ideas on Bernstein today]. 2019 P. 126–147 (in Russian).
- Afschrift M., Jonkers I., De Schutter J., De Groote F. Mechanical effort predicts the selection of ankle over hip strategies in nonstepping postural responses. *Journal of Neurophysiology*. 2016. V. 116 (4). P. 1937–1945. https://doi.org/10.1152/jn.00127.2016
- Armstrong D.M. The supraspinal control of mammalian locomotion. *J. Physiol.* 1988. V. 405. P. 1–37.
- Boudreau S.A., Farina D., Falla D. The role of motor learning and neuroplasticity in designing rehabilitation approaches for musculoskeletal pain disorders. Man Ther. 2010. V. 15 (5). P. 410–414. https://doi.org/10.1016/j.math.2010.05.008. Epub 2010 Jul 7. PMID: 20615749.

- Buch E., Weber C., Cohen L.G., Braun C., Dimyan M.A., Ard T., Mellinger J., Caria A., Soekadar S.R., Fourkas A., Birbaumer N. Think to move: a neuromagnetic brain—computer interface (BCI) system for chronic. *Stroke*. 2008. V. 39. P. 910—917.
- Calabrò R.S., Naro A., Russo M. Shaping neuroplasticity by using powered exoskeletons in patients with stroke: a randomized clinical trial. *J. Neuro. Engineering Rehabil.* 2018. V. 15 (1). P. 35–40. https://doi.org/10.1186/s12984-018-0377-8
- Casas J., Senft E., Gutiérrez L.F., Rincón-Rocancio M., Múnera M., Belpaeme T., Cifuentes C. A. Social Assistive Robots: Assessing the Impact of a Training Assistant Robot in Cardiac Rehabilitation. *Intern. J. Soc. Robotics*, 2020, P. 1–15.
- Collins S.H., Wiggin M.B., Sawicki G.S. Reducing the energy cost of human walking using an unpowered exoskeleton. *Nature*. 2015. V. 522 (7555). P. 212–215. https://doi.org/10.1038/nature14288
- Day J.J., Cheng R., Rogers J., Litinas K., Hrovat K., Dohring M. Feasibility of a new application of noninvasive brain computer interface (BCI): a case study of training for recovery of volitional motor control after stroke. *J. Neurologic. Physical. Therapy.* 2014. V. 33. P. 203–211.
- Farkhatdinov I., Ebert J., van Oort G., Vlutters M., van Asseldonk E. Assisting human balance in standing with a robotic exoskeleton. *IEEE Robotics and Automation Letters*. 2019. V. 4 (2). P. 414–421. https://doi.org/10.1109/lra.2018.2890671. hal-02045870
- Fasola J., Vouga T., Baud R., Bleuler H., Bouri M. Balance Control Strategies during Standing in a Locked-Ankle Passive Exoskeleton. *IEEE 16th Intern. Conf. Rehabili*tat. Robotics (ICORR). 2019. https://doi.org/10.1109/icorr.2019.8779500
- Ganesh G., Haruno M., Kawato M., Burdet E. Motor memory and local minimization of error and effort, not global optimization, determine motor behavior. *J. Neurophysiol.* 2010. V. 104 (1). P. 382–390.
- Gao Y., Cronin N.J., Pesola A.J., Finni T. Muscle activity patterns and spinal shrinkage in office workers using a sit—stand workstation versus a sit workstation. Ergonomics. 2016. V. 59 (10). P. 1267–1274. https://doi.org/10.1080/00140139.2016.1139750
- Gottlieb G.L., Corcos D.M., Agarwal G.C. Strategies for the control of voluntary movements with one mechanical degree of freedom. *Behav Brain Sci.* 1989. V. 12 (2). P. 189–250. https://doi.org/10.1017/S0140525X00048238.
- Hassan M., Kadone H., Ueno T., Hada Y., Sankai Y., Suzuki K. Feasibility of synergy-based exoskeleton robot control in hemiplegia. *IEEE Trans. Neural Syst. Rehabil. Eng.* 2018. V. 26 (6). P. 1233–1242. https://doi.org/10.1109/TNSRE.2018.2832657]
- Howard J., Murashov V.V., Lowe B.D., Lu M.L. Industrial exoskeletons: Need for intervention effectiveness research. *Am. J. Ind. Med.* 2020. V. 63 (3). P.201–208. https://doi.org/10.1002/ajim.23080.
- Hulliger M., Dürmüller N., Prochazka A., Trend P. Flexible fusimotor control of muscle spindle feedback during a variety of natural movements. *Prog Brain Res.* 1989. V. 80 P. 87–101.

- Inoue T., Kato Y., Ozawa J. Prediction sit-to-stand movement using trunk angle and lower limb EMG for assist system. *IEEE Intern. Conf. Consumer Electron. (ICCE)*. 2017. P. 143–144.
- Jackson R.W., Dembia C.L., Delp S.L., Collins S.H. Muscle-tendon mechanics explain unexpected effects of exoskeleton assistance on metabolic rate during walking. *J. Exp. Biol.* 2017. V. 220 (11). P. 2082–2095. https://doi.org/10.1242/jeb.150011
- Kaoru T. Functional Neuroanatomy for Posture and Gait Control. *J. Mov. Disord.* 2017. V. 10 (1). P. 1–17. https://doi.org/10.14802/jmd.16062
- Kim H., Park G., Shin J.H. Neuroplastic effects of end-effector robotic gait training for hemiparetic stroke: a randomised controlled trial. *Sci. Rep.* 2020. V. 10 (1). P. 1–9.
 - https://doi.org/10.1038/s41598-020-69367-3
- Knaepen K., Mierau A., Swinnen E. Human-Robot Interaction: Does Robotic Guidance Force Affect Gait-Related Brain Dynamics during Robot-Assisted Treadmill Walking? *PLoS One.* 2015. V. 10 (10):e0140626. https://doi.org/10.1371/journal.pone.01406263
- Koyama S., Tanabe S., Otaka Y., Kato T., Furuzawa S., Tatemoto T., Saitoh E. Novel lateral transfer assist robot decreases the difficulty of transfer in post-stroke hemiparesis patients: a pilot study. *Disability and Rehabilitation: Assistive Technology.* 2020. P. 1–5.
- Lanza M.B., Balshaw T.G., Folland J.P. Do changes in neuromuscular activation contribute to the knee extensor angle-torque relationship? *Exper. Physiol.* 2017. V. 102 (8). P. 962–973. https://doi.org/10.1113/ep086343
- Latash M.L. Muscle coactivation: definitions, mechanisms, and functions. *J. Neurophysiol.* 2018. V. 120 (1). P. 88–104. https://doi.org/10.1152/jn.00084.2018
- Li J., Thakor N., Bezerianos A. Unilateral Exoskeleton Imposes Significantly Different Hemispherical Effect in Parietooccipital Region, but Not in Other Regions. *Sci Rep.* 2018. V. 8 (1). P. 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-018-31828-1
- Li Z., Liu H., Yin Z., Chen K. Muscle Synergy Alteration of Human During Walking With Lower Limb Exoskeleton. *Front Neurosci.* 2019. V. 12. P. 1050. https://doi.org/10.3389/fnins.2018.01050. PMID: 30760972; PMCID: PMC6361853
- Luger T., Seibt R., Cobb T. J., Rieger M. A., Steinhilber B., Influence of a passive lower-limb exoskeleton during simulated industrial work tasks on physical load, upper body posture, postural control and discomfort. *Applied Ergonomics*. 2019. V. 80. P. 152–160.
- Madinei S., Alemi M.M., Kim S., Srinivasan D., Nussbaum M.A. Biomechanical Evaluation of Passive Back-Support Exoskeletons in a Precision Manual Assembly Task: "Expected" Effects on Trunk Muscle Activity, Perceived Exertion, and Task Performance. *Hum Factors*. 2020. V. 62 (3). P. 441–457. https://doi.org/10.1177/0018720819890966
- Martinez A., Lawson B., Goldfarb M. A controller for guiding leg movement during overground walking with a lower limb exoskeleton. *IEEE Transactions on Robotics*. 2017. V. 34 (1). P. 183–193.

- Morasso P.G., Sanguineti V. Ankle muscle stiffness alone cannot stabilize balance during quiet standing. *J. Neurophysiol.* 2002. V. 88 (4). P. 2157–2162.
- Mori S., Matsuyama K., Mori F., Nakajima K. Supraspinal sites that induce locomotion in the vertebrate central nervous system. *Adv. Neurol.* 2001. V. 87. P. 25–40.
- Nakanishi Y., Wada F., Saeki S., Hachisuka K. Rapid changes in arousal states of healthy volunteers during robot-assisted gait training: a quantitative time-series electroencephalography study. *J. Neuroeng. Rehabil.* 2014. V. 11 (1). P. 1–9. https://doi.org/10.1186/1743-0003-11-59 1743-0003-11-59
- Noguchi M., Glinka M., Mayberry G.R. Are hybrid sitstand postures a good compromise between sitting and standing? *Ergonomics*. 2019. V. 62(6). P. 811–822. https://doi.org/10.1080/00140139.2019.1577496
- Nuckols R.W., Sawicki G.S. Impact of elastic ankle exoskeleton stiffness on neuromechanics and energetics of human walking across multiple speeds. *J. Neuroeng. Rehabil.* 2020a. Preprint available at 10.21203/rs.2.20510/v1
- Nuckols R.W., Dick T.J.M., Beck O.N., Sawicki G.S. Ultrasound imaging links soleus muscle neuromechanics and energetics during human walking with elastic ankle exoskeletons. *Sci Rep.* 2020b. V. 10 (1). P. 1–15. https://doi.org/10.1038/s41598-020-60360-4
- Nuckols R.W., Takahashi K.Z., Farris D.J., Mizrachi S., Riemer R., Sawicki G.S. Mechanics of walking and running up and downhill: A joint-level perspective to guide design of lower-limb exoskeletons. *PLoS One*. 2020c. V. 15 (8): e0231996. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231996
- Peterka R.J. Sensory integration for human balance control. Handbook of clinical neurology. *Elsevier*. 2018. V. 159. P. 27–42.
- Pirondini E., Coscia M., Marcheschi S. Evaluation of the effects of the Arm Light Exoskeleton on movement execution and muscle activities: a pilot study on healthy subjects. *J. Neuroeng. Rehabil.* 2016. V. 13 (1). P. 9–15. https://doi.org/10.1186/s12984-016-0117-x
- Prasad G., Herman P., Coyle D., McDonough S., Crosbie J. Applying a brain-computer interface to support motor imagery practice in people with stroke for upper limb recovery: a feasibility study. *J. Neuro. Engin. Rehabilitat.* 2010. V. 7 (1). P. 60–68.
- Proietti T., Guigon E., Roby-Brami A., Jarrassé N. Modifying upper-limb inter-joint coordination in healthy subjects by training with a robotic exoskeleton. *J. Neuroeng. Rehabi*l. 2017. V. 14 (1). P. 55–60. https://doi.org/10.1186/s12984-017-0254-x
- Robertson B.D., Vadakkeveedu S., Sawicki G.S. A benchtop biorobotic platform for in vitro observation of muscle-tendon dynamics with parallel mechanical assistance from an elastic exoskeleton. *J. Biomech.* 2017. V. 57. P. 8–17. https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2017.03.009.
- Rong W., Li W., Pang M., Hu J., Wei X., Yang B., Wai H., Zheng X., Hu X. A Neuromuscular Electrical Stimulation (NMES) and robot hybrid system for multi-joint coordinated upper limb rehabilitation after stroke.

- *J. Neuroeng. Rehabil.* 2017. V. 14 (1). P. 34–40. https://doi.org/10.1186/s12984-017-0245-y
- Rowley K.M., Engel T., Kulig K. Trunk and hip muscle activity during the Balance-Dexterity task in persons with and without recurrent low back pain. *J. Electromyography and Kinesiology*. 2020. V. 50. P. 102378.
- Saleh S., Fluet G., Qiu Q., Merians A., Adamovich S.V., Tunik E. Neural patterns of reorganization after intensive robot-assisted virtual reality therapy and repetitive task practice in patients with chronic stroke. *Front. Neurol.* 2017. V. 8. P. 452–458. https://doi.org/10.3389/fneur.2017.00452
- Schmalz T., Schändlinger J., Schuler M. Biomechanical and Metabolic Effectiveness of an Industrial Exoskeleton for Overhead Work. *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 2019. V. 16 (23). P. 4792.
- Shik M.L., Orlovsky G.N. Neurophysiology of locomotor automatism. *Physiol.* 1976. V. 56 (3). P. 465–501.
- Shindo K. Effects of neurofeedback training with an electroencephalogram-based brain-computer interface for hand paralysis in patients with chronic stroke: a preliminary case series study. *J. Rehabilitation Medicine*. 2011. V. 43 (10). P. 951–957.
- Stetter B.J., Ringhof S., Krafft F.C., Sell S., Stein T. Estimation of Knee Joint Forces in Sport Movements Using Wearable Sensors and Machine Learning. *Sensors*. 2019. V. 19 (17). P. 3690.
- Surgent O.J., Dadalko O.I., Pickett K.A., Travers B.G. Balance and the brain: A review of structural brain correlates of postural balance and balance training in humans. *Gait Posture*. 2019. V. 71. P. 245–252. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2019.05.011

- Takakusaki K. Functional Neuroanatomy for Posture and Gait Control. *J. Mov Disord*. 2017. V. 10 (1). P. 1–17. https://doi.org/10.14802/jmd.16062
- Takakusaki K., Chiba R., Nozu, T., Okumura T. Brainstem control of locomotion and muscle tone with special reference to the role of the mesopontine tegmentum and medullary reticulospinal systems. *J.Neural.Transmission*. 2016. V. 123 (7). P. 695–729.
- Theurel J., Desbrosses K., Roux T., Savescu A. Physiological consequences of using an upper limb exoskeleton during manual handling tasks. Applied Ergonomics. 2018. V. 67. P. 211–217. https://doi.org/10.1016/j.apergo.2017.10.008
- Thibault R.T., Raz A. Imaging Posture Veils Neural Signals. *Front Hum Neurosci*. 2016. V. 10. P. 520–525. https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00520.
- Tucker M.R., Olivier J., Pagel A., Bleuler H., Bouri M., Lambercy O., Gassert R. Control strategies for active lower extremity prosthetics and orthotics: a review. *J. Neuroengin. Rehabilit.* 2015. V. 12 (1). P. 1–10.
- Veneman J.F., Seyfarth A., Barralon P. Evaluating postural balance erformance in exoskeleton robots. 2013.
- Yang N., Zhang M., Huang C., Jin D. Synergic analysis of upper limb target-reaching movements. *J. Biomech*. 2002. V. 35 (6). P. 739–746.
- Zonnino A., Farrens A.J., Ress D., Sergi F. StretchfMRI: a new technique to quantify the contribution of the reticular formation to long-latency responses via fMRI. *IEEE*. 2019. P. 1247–1253. https://doi.org/10.1101/582692
- Wang W., Li R., Diekel Z.M., Chen Y., Zhang Z., Jia Y. Controlling object hand-over in human—robot collaboration via natural wearable sensing. *IEEE Transactions* on Human-Machine Systems. 2018. V. 49 (1). P. 59–71.

———— ОБЗОРЫ ——

УЛК 612.825

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ СЛУХОВОЙ КОРЫ КОШКИ

© 2021 г. Н. Г. Бибиков^{1,2,*}

¹ АО Акустический институт им. акад. Н.Н. Андреева 117036 Москва, ул. Шверника, 4, Россия

² Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН 127051 Москва, Большой Каретный пер., 19, Россия *E-mail: nbibikov1@yandex.ru
Поступила в редакцию 05.11.2020 г.
После доработки 15.12.2020 г.
Принята к публикации 12.01.2021 г.

Анализируются результаты электрофизиологических исследований реакций на звуковые стимулы нейронов первичной слуховой коры кошки. В течение более чем полувека эта зона являлась излюбленным объектом исследования и морфологов, и специалистов в области сенсорной физиологии. Некоторые ранние электрофизиологические работы выявили высокую специфичность реакции клеток интактного объекта. Однако в дальнейших работах, выполняемых, как правило, на наркотизированных животных, основное внимание уделялось анализу тонотопической организации коры и возможному выявлению иных особенностей реакции клеток, определяемых топографией этой корковой зоны. При этом ответ нейронов первичной коры на звук, как правило, возникал только в момент начала сигнала и отличался весьма слабой способностью к воспроизведению быстрых временных изменений. Сопоставление данных, полученных в разных лабораториях, выявляет существенную роль общего состояния объекта во время регистрации импульсной активности нейронов коры. В последние годы, когда получены важные результаты на нейронах слуховой коры бодрствующих грызунов и приматов, выявился явный дефицит таких данных именно для столь, казалось бы, изученного объекта, как первичная зона коры кошки.

Ключевые слова: первичная слуховая кора, кошка, кодирование признаков, наркоз, коммуникационные сигналы

DOI: 10.31857/S0235009221020037

МОРФОЛОГИЯ СЛУХОВОЙ КОРЫ

Понимание функциональных особенностей нейронов слуховой коры невозможно без краткого обзора морфологии этой зоны. Первичная зона слуховой коры (А1), реакции нейронных элементов которой являются основным предметом рассмотрения данного обзора, занимает участок каждого из полушарий, ограниченный дорсально супрасильвиевой бороздой, каудально задней эктосильвиевой бороздой, а ростровентрально — передней экстосильвиевой бороздой. Почти вся первичная кора расположена в одной плоскости на внешней поверхности коры, что существенно облегчает картирование функциональных свойств нейронных элементов, составляющих эту область.

Связи слуховых корковых зон кошки изучены чрезвычайно подробно. Их исследование началось весьма давно, а в последние годы эта работа ведется с использованием различных методов ретроградного и антероградного окрашиваний. Во многом это заслуга коллектива, который под ру-

ководством Д. Винера занимался этой проблемой на протяжении многих лет (Winer et al., 1977; Lee at al., 2004a; 2004b; Lee, Winer, 2008; 2011; Winer, 2006; Winer, Lee, 2007). Результаты проведенных исследований несколько изменили привычные взгляды на организацию первичных сенсорных зон. Ретроградное окрашивание клеток после введения красителя в первичную зону коры А1 показывает, что нейроны этой структуры более половины входов получают от клеток, расположенных в той же слуховой зоне коры. Среди входов от других центров мозга, составляющих в общей сложности около 40%, подавляющую часть (около 80%) составляют входы от других слуховых корковых зон, включая антериорную, постериорную, постеровентральную и вторичную. Только менее 10% входов в первичную кору поступают из таламических ядер, а входы из более периферических структур слухового пути практически отсутствуют. Подавляющая часть таламических входов поступает на нейроны четвертого слоя из тонотопически организованного вентрального ядра медиального коленчатого тела. При этом обнаружилось, что даже в один локус тонотопически организованной первичной слуховой коры входы могут поступать из двух пространственно разнесенных областей вентральной части медиального коленчатого тела (Read et al., 2008).

До последнего времени молчаливо предполагалось, что именно эти таламические входы и определяют характер реакции нейронов первичной слуховой зоны, в то время как корковые входы только модифицируют ответ. Такой подход в некоторой степени справедлив для характеристики поведения клеток в состоянии общего наркоза, однако, современные данные ясно показывают, что в состоянии бодрствования, как и в сонном состоянии, реакции клеток радикально отличаются от ответов нижележащих отделов слухового анализатора.

Приблизительно такое же соотношение таламических и корковых входов наблюдалось и в других зонах слуховой коры, непосредственно связанных со слуховыми отделами таламуса — антериорной и постериорной. При этом если в первичной и передней слуховых зонах таламические входы идут почти исключительно от нейронов вентральной части медиального коленчатого тела, то в постериорной зоне более широко представлены иные отделы этой структуры — медиальная и дорсальная. По мнению авторов работы (Rouiller et al., 1991) именно постериорные зоны являются высшими отделами слуховой коры, в то время как первичная и передняя зоны принимают входные сигналы, а вторичная может являться следующим уровнем обработки. В остальных слуховых зонах коры кошки, которых насчитывается около десяти, представительство слуховых таламических афферентов еще меньше. Возможное исключение составляет выделяемая некоторыми авторами дорсальная зона, располагающаяся непосредственно над первичной и предположительно получающая афферентацию от дорсального ядра медиального коленчатого тела (He et al., 1997; Kok et al., 2017), а также от ряда первичных и вторичных слуховых областей коры (Kok et al., 2015).

Эти морфологические результаты необходимо учитывать при трактовке получаемых электрофизиологических данных. В частности, они позволяют легче понять те существенные различия, которые наблюдаются при исследовании нейронов коры в условиях наркоза или при смене активного бодрствования на сонное состояние. Конечно, ответы каждого конкретного нейронного элемента обусловлены не только характером входных воздействий, которые сами по себе зависят от глубины расположения регистрирующего электрода (Atencio et all., 2010а), но определяются и непосредственно его внутренними свойствами.

Большинство аксонов клеток первичной слуховой коры заканчиваются в разных вторичных слуховых зонах, располагающихся на той же височной поверхности головного мозга. Однако существуют и прямые эфферентные связи зоны А1 с нижележащими структурами слухового пути (Winer, 2006). Связь с медиальным коленчатым телом таламуса не ограничивается его вентральной тонотопической частью, а захватывает и дорсальную зону. Довольно мощный эфферентный путь из первичной коры в ядра заднего двухолмия заканчивается главным образом в областях, окружающих центральное ядро заднего холма, включая дорсальное и ламинарное ядра. Есть некоторые основания считать, что аксоны нейронов коры достигают ядер верхней оливы, определяющих эфферентные воздействия на улитку внутреннего уха, и даже уровня вторичных слуховых нейронов, расположенных в дорсальном кохлеарном ядре (Winer, 2006; Luo et al., 2008).

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЯ НЕЙРОНОВ ПЕРВИЧНОЙ СЛУХОВОЙ КОРЫ В УСЛОВИЯХ ОБЩЕГО НАРКОЗА

Реакция нейронов коры на отрезки чистого тона и широкополосного шума

Поскольку результаты последних работ убедительно свидетельствуют о существенных различиях реакции нейронов интактной слуховой коры по сравнению с их ответами под наркозом, мы позволим себе анализировать данные, зарегистрированные в этих условиях, раздельно. Остановимся вначале на материалах, полученных в слуховой коре наркотизированной кошки, которые по своему объему более чем на порядок превышают материалы, полученные в условиях бодрствования. В подавляющем большинстве случаев исследователи применяли барбиталовый наркоз, либо комбинацию кетамина и уретана. В общем виде можно сказать, что барбитураты больше влияют на быстрые АМDA рецепторы, а кетамин на NMDA рецепторы. Ряд исследователей пытались найти иные анестезирующие вещества, при использовании которых корковые нейроны вели бы себя более близко к состоянию бодрствования (Zurita et al., 1994; Cheung et al., 2001; Osanai, Tateno, 2016). Однако эти усилия не привели к вдохновляющим результатам. Применение изофурана (Cheung et al., 2001), альфа хлоралозы (Brugge at al., 1969) или иных средств для наркоза (Osanai, Tateno, 2016) приводило к еще более резкому подавлению реакции. Хотя очевидно, что все эти препараты могут по-разному влиять на свойства корковых нейронов. В последующем мы не во всех случаях будем указывать на тип используемого наркоза, поскольку до сих пор их механизм действия обычно остается недостаточно изученным. Надо отметить, что даже в условиях наркоза ответы клеток коры могут время от времени сильно изменяться. В частности, при кетаминовом наркозе появление веретен в электроэнцефалограмме ведет к резкому усилению ответа на звуковые раздражители (Britvina, Eggermont, 2008).

В состоянии наркоза ответы нейронов первичной слуховой зоны коры на звуковые сигналы почти всегда ограничиваются генерацией одного или нескольких спайков в начале предъявляемого звука. Такая реакция до сих пор остается наиболее изученной. Этому способствовала и общепринятая повсеместно методика изучения нейронов слуховой зоны коры, состоящая в том, что для поиска реагирующих клеток при проходе электрода через кору, животному обычно предъявляли тональные отрезки с разными значениями частоты и интенсивности. Параметры предъявляемых отрезков обычно варьировали для ослабления эффекта привыкания. После обнаружения одиночного нейрона чаше всего получали так называемую двумерную функцию частотной избирательности – (настроечную кривую), у которой по оси абсцисс отложена частота звука, по оси ординат – его уровень, а цвет или размер точки соответствовали числу импульсов в ответе на отрезок. В условиях как барбиталового, так и кетаминового наркозов у большинства изученных таким образом нейронов имелось одно значение частоты, при которой ответ возникал при минимальном уровне сигнала. Наличие такой оптимальной для клетки (характеристической) частоты позволило выявить наличие тонотопической организации первичной зоны коры, а также передней и постериорной слуховых зон — т.е. тех участков, которые получают прямые таламические входы из вентрального ядра медиального коленчатого тела. Тонотопическая организация первичной слуховой коры кошек, соответствующая упорядоченному расположению нейронов с различными характеристическими частотами, была выявлена уже довольно давно и число работ, посвященных этому вопросу, весьма велико (Hind, 1953; Katsuki et al., 1959; Merzenich at al., 1975; Imig, Brugge, 1978; Imig, Reale, 1980; Reale, Imig, 1980; Phillips, Irvine, 1981; Rajan at al., 1993; Eggermont, Komiya, 2000; Pienkowski, Eggermont, 2011). Наиболее твердо установленный факт заключается в постепенном повышении характеристической частоты нейронов этой области коры в каудоростральном направлении. Этот результат был получен не только путем изучения ответов на тональные отрезки разных частот, но и в экспериментах, с непосредственной электрической стимуляцией различных волокон слухового нерва (Волков, Дембноветский, 1982).

Однако детали пространственной организации нейронов с различными характеристическими частотами, полученные в разных работах и даже в одной работе, но на разных животных (Real,

Imig, 1980; Imig, Real, 1980; Seki, Eggermont, 2002), могли существенно различаться. В некоторых публикациях указывалось на линейную зависимость логарифма характеристической частоты от расположения клетки в каудоростральном направлении (Reale, Imig, 1980; Bonham et al., 2004; Pienkowski, Eggermont, 2011), в других эта зависимость оказывалась гораздо более сложной. Необходимо также заметить, что тонотопическая организация первичной слуховой коры развивается в процессе онтогенеза. У кошек, улитка которых вскоре после рождения была повреждена антибиотиками, во взрослом состоянии эта организация отсутствовала вовсе (Fallon et al., 2013).

С целью максимально подробного описания тонотопической организации первичной слуховой коры нормальных кошек в работе (Kim et al., 2006) использовали мультиэлектродные матрицы, осуществляющие одновременную регистрацию активности почти в ста точках, расположенных внутри квадрата размером 4 × 4 мм с расстоянием между электродами 0.4 мм. Результаты этого исследования качественно подтвердили хорошо известный факт последовательного возрастания характеристических частот в каудо-ростральном направлении. Однако вновь обращает на себя внимание, что у трех исследованных в этой работе кошек относительное расположение нейронов с разными характеристическими частотами оказалось существенно различающимся. При этом у одного из животных значительную часть первичной коры занимала низкочастотная зона, в то время как у двух других явное предпочтение отдавалось высокочастотным стимулам.

Тонотопическая организация первичной слуховой коры была изучена и иными методиками, кроме непосредственной регистрации активности одиночных нейронов. В частности, она была подтверждена методом магнитно-резонансной томографии (Hall, Lomber, 2015) на людях, а также путем анализа оптического изображения коры головного мозга крысы до и после длительной звуковой стимуляции (Dinse et al., 1997).

Несмотря на многократные свидетельства корреляции характеристической частоты клетки с местом ее расположения, оказывается, что даже на одной координате вдоль каудоростральной оси нейроны иногда могут иметь совершенно разные частоты настройки. Так, при барбиталовом наркозе в одной и той же точке поверхности коры у разных животных значения характеристических частот могли варьировать от 1.5 до 22 кГц (Seki, Eggermont, 2002, fig. 8). В настоящее время принято считать, что в первичной слуховой коре, как и в других пространственно организованных зонах, реально существует только макротопичекая организация характеристических частот. В то же время отдельные клетки, даже расположенные в

непосредственной близости друг от друга, иногда могут существенно отличаться друг от друга по своей частотной настройке.

Определенное пристрастие исследователей к созданию схем пространственной организации корковых зон обусловило их внимание к поиску пространственной организации коры не только по значениям характеристической частоты, но и по иным нейрональным параметрам. Если упорядочение расположения нейронов по их характеристическим частотам естественным образом определяется тонотопикой улитки, то пространственная организация по иным спектральным и временным параметрам может формироваться только непосредственно в мозге. Несомненно, это затрагивает весьма важный и еще не решенный вопрос об общих принципах сенсорного колирования.

Одной из первых характеристик корковых нейронов коры, которая исследовалась наиболее подробно и для которой пытались обнаружить пространственную организацию, являлась острота их частотной избирательности (Phillips et al., 1981; Schreiner, Mendelson, 1990; Schreiner, Sutter, 1992; Sutter, Schreiner, 1995; Schreiner, 1998; Schreiner et al., 2000). В некоторых ранних работах весь слуховой путь рассматривали, прежде всего. как тонкий частотный анализатор, по ходу которого, по крайней мере, до медиального коленчатого тела степень частотной избирательности должна расти (Katsuki et al., 1959). Хорошо известна высокая частотная избирательность нейронов специализированной зоны коры некоторых летучих мышей (Suga, Tsuzuki, 1985).

В то же время данные, касающиеся степени частотной избирательности нейронов первичной слуховой коры кошек, в значительной степени противоречивы. Некоторые авторы действительно находили в слуховой коре кошек нейроны с очень высокой частотной избирательностью. Так, в одной из работ общая ширина пороговой кривой во всем диапазоне уровней составила 0.2 октавы (Sutter, Schreiner, 1991, fig. 7). Хотя подробное описание поведения нейронов с подобной частотной селективностью пока отсутствует, можно полагать, что такие нейроны действительно существуют, но составляют весьма малый процент от общего числа клеток, и обнаружить их весьма сложно.

В настоящее время складывается впечатление, что, несмотря на присутствие в коре небольшого числа клеток с высокой частотной избирательностью, по ходу слухового пути в среднем происходит постепенное расширение диапазона воспринимаемых клеткой частот. Экспериментальные данные, даже полученные в наркотизированном состоянии, обычно демонстрируют довольно слабую частотную избирательность нейронов пер-

вичной слуховой коры кошек. Добротность, оцениваемая как отношение характеристической частоты к ширине частотно-пороговой кривой при уровне сигнала, на 10 дБ превышающая минимальный порог, обычно оказывается меньше десяти (Schreiner et al., 2000). При вполне умеренном уровне тональных отрезков (65 УЗД) среднее значение диапазона частот, вызывающих ответы, превышающие половину максимальной реакции, составило 2.7 октавы (Pienkowski, Eggermont, 2011, tabl. 1).

Некоторое исключение составляют результаты, полученные при регистрации мультимодальных пороговых кривых (Sutter, Schreiner, 1991). Добротность отдельных участков этих кривых, настроенных на одну из мод, оказалась существенно выше и даже была близка к рекордным оценкам, полученным ранее. Данные, полученные в этой работе при анализе мультипороговых кривых нейронов дорсальной зоны первичной слуховой коры, отличаются от данных иных авторов именно высокой добротностью участков, соответствующих настройке клетки на один из минимумов кривой. При этом эксперименты с использованием парных сигналов продемонстрировали, что во многих случаях узко настроенные пороговые кривые формируются действительно за счет механизма латерального торможения, локализованного непосредственно в слуховой коре (Sutter, et al., 1999).

Косвенно о том, что в среднем добротность корковых нейронов ниже, чем в нижележащих отделах слухового пути, говорят интересные данные, полученные при изучении тонопики первичной слуховой коры в течение первых постнатальных месяцев развития котят (Bonham et al., 2004). Сам факт возрастания характеристических частот нейронов в каудоростральном направлении выявляется уже через две недели после рождения. При этом пространственный градиент частот в этом возрасте выражен даже сильнее, чем к концу наблюдаемого периода. Кроме того, в этот период острота частотной настройки большинства клеток превышает значения, наблюдаемые во взрослом состоянии. На протяжении первых постнатальных месяцев частотная избирательность постепенно падает. Этот эффект наиболее четко выражен в дорсальной и вентральной частях первичной слуховой коры. В центральной ее части добротность остается высокой, что, по-видимому, сохраняется и у взрослых кошек. Таким образом, можно сделать вывод, что спектральная интеграция в коре головного мозга развивается в процессе онтогенеза. Причиной типичных для коры широких частотно-пороговых кривых естественно считать конвергенцию на одном нейроне большого числа разных входов. Если наблюдается конвергенция двух-трех очень узкополосных входов, тогда результирующая кривая может оказаться мультипиковой, при большем числе входов произойдет расширение полосы реакции. Создается мнение, что в коре анализ поступающих сигналов осуществляется набором как узкополосных, так и широкополосных приемников, которые и выявляют разнообразные признаки сложных звуковых сигналов (Schreiner et al., 2000).

Что касается пространственной организации нейронов с разной частотной избирательностью, то согласно этим данным нейроны с высокой добротностью локализуются примерно в середине полоски коры, расположенной в дорсо-вентральном направлении и содержащей нейроны с близкими оптимальными частотами (Yuan et al., 2011). Другая зона остро настроенных клеток может быть локализована на дорсальном краю первичной слуховой зоны. Морфологические данные свидетельствуют о прямых связях между собой именно узко настроенных нейронов дорсальной и центральной областей первичной слуховой коры, разделенных областью с нейронами, имеющими более широкие пороговые кривые. Такие наблюдения, однако, следует рассматривать скорее как тенденцию, чем как четко выраженную закономерность. Вновь заметим, что в дорсальной части этих так называемых изочастотных полосок описаны клетки, имеющие не одну, а несколько сравнительно близко расположенных (обычно разность частот составляла менее одной октавы) минимумов порога, разделенных областью частот, где пороги были резко повышены (Sutter, Schreiner, 1991). Рассматривать ли эти клетки как узкополосные или широкополосные приемники, не вполне ясно.

Предпринимались попытки выявить и другие параметры стимула, которые соответствовали бы пространственной организации зоны A1. Вопрос о временных параметрах будет рассмотрен позже. Что касается порогов реакции нейронов при действии тона характеристической частоты, то даже в одной точке регистрации при прохождении электрода через разные слои коры они изменяются совершенно хаотически от —10 дБ УЗД до +50 дБ УЗД (Phillips at al., 1981a, fig. 6). Понятно, что сколь-нибудь четкой пороготопической организации коры выявить не удается.

Были также осуществлены попытки выявить пространственную организацию первичной слуховой зоны коры по значению оптимального уровня интенсивности тона характеристической частоты. По некоторым данным (Schreiner et al., 1992; Heil et al., 1994; Schreiner et al., 2000) такая организация действительно существует. При дорсо-вентральном движении электрода вдоль первичной слуховой зоны оптимальные значения интенсивности изменялись, но это изменение было немонотонным. Оно характеризовалось периодичностью с периодом, составляющим около

2 мм, причем начальная фаза была разной у разных кошек. До настоящего времени новых прямых подтверждений этому наблюдению получено не было.

Еще один аспект реакции на тональные отрезки, привлекавший внимание исследователей, стремящихся выявить пространственную организациию на поверхности первичной слуховой коры, касался зависимости реакции от уровня стимула. Среди нейронов коры встречались два основных типа такой зависимости. В большинстве случаев число импульсов в реакции монотонно росло при увеличении уровня, однако, ряд клеток даже в наркотизированном состоянии демонстрировал максимум ответа при средних значениях интенсивности, сопровождающийся резким уменьшением реакции при дальнейшем росте уровня (Phillips, Irvine, 1981a; Phillips et al., 1985).

В работе (Tan et al., 2007) была осуществлена попытка выяснить механизм, определяющий немонотонность ответа нейронов при повышении уровня сигнала. Использовалась внутриклеточная регистрация синаптических токов и потенциалов при действии тональных отрезков характеристической частоты. Продемонстрировано наличие чисто тормозных входов на нейрон, либо входов, усиливающих немонотонность ответа, либо полностью ее определяющих. Таким образом, в этом случае даже при барбиталовом наркозе именно корковые входы важны для формирования реакции исследуемой клетки. Отметим, что клетки с немонотонной зависимостью ответа от уровня тональной посылки обычно слабо отвечают на широкополосные шумовые стимулы (Phillips et al., 1985). Авторам вновь не удалось обнаружить выраженной пространственной организации нейронов с разным типом зависимости ответа от уровня звука.

В настоящее время большинство авторов признают, что в таламо-кортикальных нейронных ансамблях существуют значительная дивергенция и конвергенция возбудительных и тормозных синаптических связей. Указанная организация связей может лежать в основе наблюдавшихся отклонений свойств нейронов поля Al слуховой коры от принципа тонотопической организации.

Один из наиболее радикальных результатов, касающихся принципов пространственной организации первичной слуховой коры кошки, был получен в работе (Phillips et al., 1994). Авторы оценивали распределение нейронов по поверхности коры в зависимости от частоты, вызывающей наиболее сильный ответ, при четырех стандартных значениях уровня звукового давления в диапазоне от 10 до 80 дБ. Если при малых уровнях сигнала выявлялась стандартная тонотопическая организация, то при наиболее интенсивном сигнале, соответствующем уровню громкой речи, то-

нотопическая организация практически была полностью разрушена. Зависимость частоты тона, вызывающего наиболее сильный ответ клетки от ее пространственной координаты, была фактически непредсказуема. Авторы заключают, что "в первичной слуховой коре кошки тонотопические и изочастотные контуры являются абстракциями, которые не отражают реального пространственного представления тональных сигналов". Кроме того, не следует забывать, что пространственная тонотопическая организация даже первичной слуховой коры может существенно изменяться в результате пластических перестроек, определяемых предшествующим слуховым опытом (Силькис, Рапопорт, 1994).

Таким образом, несмотря на важность всей серии работ, касающихся тонотопической организации слуховой коры наркотизированных кошек, складывается мнение, что эти данные отражают влияние только незначительного числа входов. Вновь заметим, что стандартная методика поиска нейронов способствовала выделению именно тех клеток, которые реагируют на краткие тональные отрезки, обычно используемые как поисковые стимулы. При учете всех этих результатов функциональная роль тонотопической и иных топических организаций первичной слуховой коры представляется довольно ограниченной.

Изучению ответов нейронов коры на отрезки широкополосного шума было посвящено сравнительно небольшое число работ. В первом приближении оказалось, что эти ответы довольно близки к реакциям на тональные отрезки, характеризуясь выраженной начальной пачкой импульсов (оп-ответ) при торможении импульсации в течение дальнейшего действия стимула.

В нескольких работах реакция нейронов коры на тональные отрезки исследовалась в условиях маскировки шумовыми сигналами. При одновременном предъявлении тона и широкополосного шума ответ на тон обычно невозможно выявить, поскольку в реакции на суммарный сигнал присутствует только начальный ответ, который мало изменяется при добавлении к шуму тона. Однако если шум глубоко модулирован по амплитуде, то реакция на эти изменения амплитуды присутствует и в течение действия шумового отрезка (Nelken et al., 1999). В этом случае обнаружение тонального сигнала парадоксальным образом возможно за счет того, что его присутствие приводит к торможению активности, вызванной следующими за первым периодами модуляциями шумового сигнала. Этот эффект вполне ясно проявляется именно при частотах тона, приближающихся к характеристической частоте исследуемой клетки. Порог такой реакции может быть близок к порогу возникновения ответа на тон при полном отсутствии маскировки, хотя остается не

вполне ясным, может ли подобная информация реально использоваться для обнаружения наличия тонального сигнала.

Вновь подчеркнем, что почти все клетки, регистрируемые в состоянии барбиталового наркоза, отвечают на звуковые отрезки только на начальном участке его действия. Латентный период этого ответа и его среднеквадратичное отклонение могут сильно зависеть от параметров стимула, будучи обычно очень велики при уровнях сигнала, близких к порогу, и резко уменьшаясь при возрастании интенсивности. На больших уровнях сигнала значения минимальных латентных периодов почти всех клеток были распределены в сравнительно узком диапазоне от 8 до 20 мс (Brugge et al., 1969; Heil, 1997; Phillips, 1998). Pacсматривая всю слуховую зону коры, можно наблюдать общую тенденцию возрастания среднего значения латентных периодов от антериодорсального к каудовентральному краю (Carrasco, Lomber, 2011). При этом нейроны в первичной слуховой зоне отвечают обычно позже, чем в передней слуховой зоне, но раньше, чем в остальных слуховых областях коры.

Специальное рассмотрение связи латентного периода с формой начального участка тональных отрезков было проведено с целью выяснения, на какой именно параметр сигнала возникает ответ (Heil, 1997). Автор пришел к выводу о том, что наиболее точно предложенная им модель воспроизводит зависимость латентного периода от уровня тона, если допустить, что стимулом служит значение скорости изменения амплитуды в случае линейного нарастания и ускорения амплитуды сигнала в случае косинусодального начального участка отрезка оптимальной частоты. Этот подход в дальнейшем послужил основой для развития математической модели (Fishbach et al., 2001), позволившей удовлетворительно воспроизвести экспериментально получаемые кривые зависимости латентного периода от уровня. При этом, однако, не были воспроизведены экспериментально получаемые значения стандартного уклонения латентных периодов при малых уровнях сигнала, что не позволяет рассматривать эту модель как адекватную.

В настоящее время многие авторы полагают, что короткий ответ нейронов на звуковое воздействие не приводит к осознанной поведенческой реакции целого животного. В свете современных взглядов на работу корковых зон, сводящихся к тому, что отдельные клетки реагируют длящимся разрядом только на небольшое число достаточно сложных сигналов, ценность всех выявленных закономерностей может оказаться довольно ограниченной. Однако отметим, что при предъявлении сигналов с более сложной частотно-временной структурой, чем короткие отрезки тона или

широкополосного шума, ответы нейронов коры даже в состоянии наркоза могут быть более сложными.

Временное кодирование и реакции на естественные сигналы

Уже давно было отмечено, что нейроны слуховой коры отличаются весьма слабой способностью к воспроизведению быстрых изменений звука. Верхняя граница способности следовать за изменениями сигнала обычно варьирует вблизи значения 20 Гц, оставаясь приблизительно одинаковой для низкочастотных тонов, последовательности щелчков (Eggermont, 1991; 1992; Lu, Wang, 2000) и тональных сигналов, модулированных по амплитуде (Schreiner, Urbas, 1988; Eggermont, 1994; 1998; 2002).

При стандартном изучении ответов корковых нейронов сигналы обычно предъявляются с периодом более одной секунды, поскольку при более частом предъявлении весьма возможно ослабление ответа вследствие эффектов привыкания. Можно специально отметить, что весьма слабая способность к временному воспроизведению стимула наблюдалась даже у тех нейронов коры, у которых латентный период реакции на звуковые сигналы достаточной интенсивности оставался почти неизменным при последовательных предъявлениях одного и того же сигнала (Phillips, Hall, 1990).

При исследовании реакции на последовательность щелчков (Lu, Wang, 2000) авторы выделяли три участка, соответствующие разным интервалам между отдельными щелчками. В диапазоне интервалов, превышающих 40мс, обычно можно было отметить синхронизацию ответа со стимулом. При дальнейшем уменьшении интервала ответ оказывался весьма слабым и не синхронизированным со стимулом. Интересно, однако, что при еще более частой последовательности щелчков ответы нейронов частично восстанавливаются и характеризуются периодичностью, не связанной с сигналом и имеющей период около 100 мс. Такое поведение отчасти напоминает реакцию нейронов кохлеарного ядра и верхних олив с так называемым чередующимся разрядом. хотя интервалы между последовательными максимумами постстимульной гистограммы отличаются почти на два порядка, составляя 2–3 мс в кохлеарном ядре и более 100 мс в коре. Если в периферических нейронах этот внутренний "характеристический" временной интервал, видимо, определяется выраженной рефрактерностью (Бибиков и др., 2003), то его происхождение в нейронах коры пока не ясно.

Указанное поведение нейронов коры может иметь непосредственную связь с реакцией, возникающей после предъявления нескольких

щелчков (Eggermont, 1992). Примерно у половины исследованных нейронов после окончания этого стимула наступала пауза, за которой следовала вторичная волна возбуждения. Интервал между прямым ответом на последний щелчок и максимумом вторичного возбуждения составлял 80–160 мс. Этот диапазон интервалов примерно соответствовал задержке первого локального максимума автокорреляционной функции спонтанной активности регистрируемого нейрона (лишний раз подчеркнем, что речь идет о данных, полученных у наркотизированных животных). Кроме того, было отмечено, что наивысшая частота воспроизведения амплитудной модуляции коррелирует с максимумом автокорреляционной функции регистрируемого в данной точке локального потенциала (Kenmochi, Eggermont, 1997).

Примерно на такую же величину был задержан и максимум функций взаимной корреляции импульсной активности нейрона и пуассоновской последовательности предъявляемых на ухо животному звуковых щелчков (Pienkwoski et al., 2009). Разнообразие этих функций в разных нейронах слуховой коры наркотизированной кошки оказалось далеко не столь выраженным, как например, в слуховом центре среднего мозга обездвиженной лягушки (Бибиков, 1981).

Поскольку большая часть клеток первичной слуховой коры реагирует только на начало тональных отрезков, исследование зависимости ответов от длительности сигналов не привлекало специального внимания исследователей. Исключение представляет работа (He et al., 1997), выполненная в дорсальной зоне, которая авторами выделяется как область, тесно примыкающая, но отличная от первичной слуховой коры. В этой зоне нейроны характеризовались очень большими латентными периодами реакции, и некоторые из них отличались выраженной немотонностью зависимости ответа от длительности. Однако в некоторых случаях данное свойство могло быть обусловлено слишком частым предъявлением последовательных отрезков, реакция на каждый из которых обладала тормозным последействием, длительность которого могла расти с длительностью сигнала. Можно заметить, что, если специализированная дорсальная зона действительно существует, то данные авторов, наблюдавших очень большие латентные периоды реакции нейронов первичной коры, могли быть получены именно в этой зоне.

Частота следования спайков у нейронов коры редко превышает 100 импульсов в секунду и в редких случаях на протяжении малого временного участка ответ клетки еще может следовать за изменениями амплитуды или частоты стимула вплоть до этой частоты. В большинстве работ, посвященных изучению реакции корковых нейро-

нов на тоны, модулированные синусоидой, указываются существенно более низкие значения воспроизводимой частоты модуляции сигнала. Так, Эггермонт (Eggermont, 1994) определил, что среднее значение наивысшей частоты модуляции, воспроизводимой клетками первичной слуховой коры, составляет менее 20 Гц, а частоты, при которой воспроизведение оптимально, варьируют в диапазоне 7—10 Гц. В этой работе также было обращено внимание на тот факт, что при несимметричном характере огибающей лучше воспроизводятся сигналы с более резким фронтом нарастания.

По данным работы (Schreiner, Urbas, 1988), среднее значение оптимальной частоты амплитудной модуляции у нейронов первичной слуховой зоны составляет 14.2 Гц. Это значение ниже, чем в передней слуховой зоне (Imaizumi et al., 2010), но существенно превышает возможности нейронов остальных слуховых зон. Ясно, что такие значения никак не позволяют анализировать сколь-нибудь быстрые изменения огибающей стимула, не говоря уже о временном кодировании несущей частоты.

Приблизительно такие же свойства воспроизведения периодических сигналов были отмечены и при исследовании ответов нейронов коры глухих кошек, вызываемых электрической стимуляцией волокон слухового нерва через протез кохлеарного импланта (Fallon at al., 2014). В этой работе также отмечалась положительная корреляция ширины пороговой кривой нейрона с наивысшей частотой воспроизведения амплитудной модуляции.

Факт невозможности кодирования быстрых изменений сигнала корковыми нейронами стимулировал некоторые гипотезы общего характера, касающиеся связи нейрональной активности с поведенческими реакциями. Заметим, что у набора волокон слухового нерва верхний предел импульсации, синхронизированной со стимулом, существенно превышает 1 кГц. Примерно таким он остается и у нейронов переднего вентрального кохлеарного ядра, где точность временного воспроизведения частоты несущей даже улучшается за счет конвергенции входов от нескольких хорошо синхронизированных со стимулом и независимых друг от друга волокон. Однако в дальнейшем по ходу слухового пути эффективность воспроизведения быстрых изменений частоты и амплитуды постепенно снижается и у корковых нейронов оказывается весьма низкой. Поскольку быстрые временные изменения сигнала легко воспринимаются человеком и животными, слабая способность к временному кодированию у корковых нейронов породила спекуляции относительно реальной роли слуховой коры в восприятии звуков.

Однако существуют данные, свидетельствующие о возможности альтернативных способов кодирования в первичной слуховой коре кошек достаточно быстрых временных изменений амплитуды акустических сигналов (Langner et al., 2009). Эти авторы использовали чистые и амплитудномодулированные тоны, а также сигналы, включающие несколько гармоник и характеризуемые основной частотой, которая, отсутствуя в спектре, для человеческого слуха определяла высоту воздействующего сигнала. Ответы нейронов слуховой зоны коры оценивали методом оптического картирования участков коры после длительного воздействия исследуемых звуков. Ясно, что такая методика ничего не позволяет сказать о способности конкретных клеток воспроизводить временные изменения стимула, но может дать информации о суммарной степени выраженности ответа. Согласно этим данным, можно было выявить периодо- или высототопичекую организацию нейронов, идущую приблизительно ортогонально тонотопической. При этом в дорсальной зоне первичной слуховой коры оптимум возбуждения соответствовал сигналам с низкой частотой модуляции (около 25 Гц), а при движении в вентральном направлении оптимальная периодичность сигнала росла вплоть до 400 Гц. Приведенный пример был получен в области, где локализовались нейроны с оптимальными несущими частотами порядка 2-5 кГц.

Следует, однако, учитывать существование и иных градиентов свойств нейронов коры в указанном направлении (например, порогов реакции и ширины частотно-пороговой кривой), которые могут отчасти определять и настройку на высоту. В частности, за счет расширения области реакции в вентральной части первичной слуховой зоны коры оптимум ответа на амплитудную модуляцию может смещаться в сторону более высоких модулирующих частот (Schreiner et al... 2000). Кроме того, при исследовании зависимости способности воспроизводить временные изменения сигнала от глубины погружения электрода по нормали к поверхности выяснились большие хаотические колебания этого параметра даже в одной точке коры (Eggermont, 1991).

В первичной слуховой коре кошки не удалось обнаружить специфики ответов, определяемой наличием у человека ощущения высоты (Butler et al., 2015). В этой работе сравнивались ответы на два сигнала с идентичным гребенчатым спектром, один из которых (с фиксированными значениями разности фаз частотных компонент) вызывал у человека ощущение высоты звука, а другой (со случайными фазами) не вызывал такого ощущения. Выявить существенные различия ответов на эти сигналы в первичной слуховой коре кошки не удалось, хотя в постериорной зоне, примыкающей к низкочастотной границе A1, от-

вет на сигнал с выраженной высотой был несколько сильнее, чем на чисто шумовой стимул.

Проблема кодирования в коре быстрых временных изменений звука остается нерешенной и к настоящему времени. По мнению одной группы исследователей, решение вопроса заключается в том, что на самом деле, начиная с первичной слуховой коры, временное кодирование не связано непосредственно с восприятием (Wang et al., 2008). Эти авторы утверждают, что авторы предыдущих работ либо не замечали, либо не придавали значения другой группе клеток коры, у которых временное воспроизведение сигнала отсутствует, но при этом информация о быстрых временных изменениях сигнала неплохо сохраняется в частоте следования спайков. Такие нейроны на самом деле были обнаружены ими в слуховой коре интактных обезьян мармозеток. В обсуждении авторы подчеркивают, что большинство предыдущих работ было выполнено на наркотизированных объектах, а эта группа клеток может быть особенно восприимчива к влиянию наркоза. Однако отметим, что и у обезьян добротность обнаруженных клеток в отношении частоты модуляции оказывается весьма низкой. Практически все проиллюстрированные нейроны просто плавно изменяли число импульсов в ответе при изменении частоты модуляции сигнала в весьма широком диапазоне (например, от 10 до 300 Гц) и оптимальная реакция наблюдалась вблизи краев этого диапазона. При этом константность кодирования по отношению, например, к интенсивности стимула не была продемонстрирована. Представляет интерес задача более подробного изучения возможности периодо-топической организации и в слуховой коре животных, не относящихся к приматам, поскольку значение высоты является одним из важнейших признаков множества звуков, включая коммуникационные сигналы животных.

Кроме исследования реакции на сигналы с периодически изменяемой амплитудой рассматривался и вопрос о реакции нейронов коры на однонаправленное изменение уровня. В работе (Phillips, Hall, 1987) стимулом служил тон, уровень которого спустя 250 мс после включения звука возрастал на 6 дБ. Длительность изменения амплитуды, определяющая его скорость, а также начальный уровень сигнала являлись варьируемыми параметрами. Реакция на приращение обычно присутствовала уже при начальном уровне, соответствующем абсолютному порогу реакции клетки. Чаше всего ответ был максимален в том диапазоне уровней, в котором наблюдался наиболее резкий рост частоты импульсации при изменении уровня отдельных тональных отрезков. Однако наблюдались и клетки, прекрасно реагировавшие на возрастание уровня в том диапазоне, где ответ на отдельные отрезки достигал насыщения и был постоянен. Увеличение скорости изменения амплитуды чаще всего приводило к усилению реакции. Ответы на уменьшение амплитуды авторы не отмечали. Все эти особенности весьма характерны для нейронов слухового пути и проявляются даже на периферии, и даже у амфибий (Бибиков, 2020).

Еще одна работа, описывающая ответ на изменения амплитуды, была выполнена в контексте изучения пространственных параметров звука. Исследовались ответы на сравнительно медленное возрастание или уменьшение уровня бинаурального сигнала, моделирующие соответственно приближение или удаление источника звука (Stumpf et al., 1992). Как и следовало ожидать, реакции большинства клеток были максимальны в ответ на возрастание уровня, хотя наблюдались и единичные нейроны, ответ которых был максимален в случае постепенного уменьшения интенсивности.

Наряду с изучением реакции нейронов на сигналы, изменяемые по амплитуде, проводились и исследования их реакции на частотно-модулированные тоны с фиксированным направлением изменения частоты (Mendelson, Cynader, 1985; Heil et al., 1992). Ответ нейронов коры кошки при действии сигналов с изменяющейся частотой даже у наркотизированных животных сильно зависит от направления изменения частоты. По данным этих работ, число клеток, эффективно реагирующих на сигнал с быстро уменьшающейся частотой, было в 2 раза больше числа тех, которые предпочитали сигналы с нарастающей частотой стимула. Как правило, ответ возникает в момент вхождения частоты предъявляемого сигнала в зону реакции исследуемой клетки. Наиболее сильная реакция возникает при очень больших скоростях изменения частоты (обычно более 1 кГц/мс). В некоторых случаях узор разряда полностью меняется при смене направления сдвига частоты (Heil et al., 1992).

Кроме того, ответы на частотно-модулированные звуки могли существенно изменяться в зависимости от бинауральных параметров (Mendelson, Grasse, 1992). Нейрон, предпочитающий одно из направлений изменения частоты при предъявлении сигнала на контралатеральное ухо, может полностью инвертировать свое предпочтение при стимуляции ипсилатерального уха.

Реакции нейронов коры на сигналы с синусоидально изменяемой частотой также оказались довольно близки к реакциям на АМ сигналы, причем оптимальная частота модуляции редко превышала 10/с (Eggermont, 1994). Эти данные позволяют предположить, что при действии частотно-модулированных звуков многие нейроны реагируют просто на изменяющийся уровень входа от периферических клеток, обладающих выраженной частотной избирательностью. При одновременной маскировке тона характеристической частоты широкополосным шумом маскер практически всегда оказывал тормозное влияние, эффективность которого монотонно возрастала с усилением шума (Phillips, Cinader, 1985).

Предпринимались попытки исследовать взаимовлияние неодновременно предъявляемых сигналов на ответы нейронов первичной слуховой коры. Известно, что в периферических ядрах слухового пути наиболее распространенным явлением при следовании сигналов друг за другом является прямая последовательная маскировка. Этот эффект может определяться либо непосредственно тормозным влиянием первого отрезка и, соответственно, гиперполяризацией клетки в момент предъявления тестового сигнала, либо снижением возбудимости нейрона вследствие генерации им спайков в ответ на предшествующий стимул. Попытка выбрать одну из этих альтернатив для нейронов коры была предпринята в работе (Calford, Semple, 1995). Обнаружилось, что наиболее мощное тормозное воздействие на пробный отрезок характеристической частоты оказывали тоны, сами вызывающие импульсную активность клетки. Однако частотная зона торможения, как правило, была несколько шире возбуждающей, захватывая и те области, которые соответствовали латеральным тормозным зонам периферических нейронов. Обычно (но не всегда) нейроны с немонотонной зависимостью импульсации от уровня характеризовались также немонотонной зависимостью тормозного эффекта этого сигнала на пробный отрезок.

Прямая последовательная маскировка сравнительно слабого тона характеристической частоты была исследована и в работе (Brosch, Schreinег, 1997). Вновь было показано, что эффект постстимульного торможения обычно оказывают именно такие сигналы, которые сами возбуждают импульсный ответ клетки. При малых интервалах между маскером и тестовым тоном (30-50 мс) тормозная область включает зоны, примыкающие к частотно-пороговой кривой, и соответствующие, по-видимому, зонам латерального торможения. Если частота маскера и тестового сигнала были идентичны, то ответ на тон характеристической частоты восстанавливался быстрее, чем ответы на тоны иных частот, в результате чего острота частотной настройки на маскируемый сигнал возрастала (Nakamoto et al., 2006).

Взаимодействие двух следующих друг за другом тональных посылок может быть и более сложным, не ограничиваясь только прямой последовательной маскировкой (Brosch, Schreiner, 1997). Некоторые тональные отрезки с частотами, удаленными от характеристической частоты, могут оказывать не тормозное, а облегчающее воздействие на следующий за ними отрезок характе-

ристической частоты. Наиболее часто эти явления облегчения наблюдались при интервалах между первым и вторым отрезками порядка 100 мс.

Анализируя эти результаты, естественно сделать вывод, что зависимость реакции нейрона от интенсивности и уровня тонального отрезка может полностью измениться, если ее регистрировать не изолированно, а после воздействия другого тонального отрезка даже сравнительно небольшой длительности и интенсивности. Если в качестве маскера подавать сигнал характеристической частоты, то возможно как отсутствие ответа на некоторые тестовые сигналы, вызывавшие ответ при изолированном предъявлении, так и ситуация, при которой оптимальный ответ будет возникать при действии частот, не соответствующих характеристической частоте исследуемой клетки. При этом вид частотно пороговой кривой может зависеть от частоты и уровня маскера, а также от временного интервала между маскером и тестовым стимулом. Таким образом, само понятие частотно-пороговой кривой даже в наркотизированном состоянии оказывается вариабельным и зависящим от фоновых звуков.

По сравнению с реакциями корковых клеток на тональные отрезки значительно меньшее внимание исследователи уделяли изучению реакции нейронов коры на широкополосные сигналы с равномерным спектром. Сам ответ на такие стимулы у наркотизированных кошек мало отличался по всему временному течению от ответа на тональные отрезки, ограничиваясь обычно разрядом на включение стимула.

Если шумовой сигнал на время прерывался, то в большинстве случаев возникала и реакция на окончание паузы (Eggermont, 2000). Такой сигнал можно трактовать и как вариант прямой последовательной маскировки, поскольку реакция соответствовала моменту нарастания амплитуды после окончания паузы и росла с увеличением длительности паузы. Однако поведение одного из нейронов, иллюстрированных в работе (Eggermont, 2000), было необычно. Ответ возникал только в ответ на начало паузы, так что его можно было трактовать как off-реакцию. При этом ответ на восстановление шума после паузы не наблюдали.

Интересно, однако, что возникающий при этом ответ сильно зависел и от временной задержки начала паузы относительно начала стимуляции (Eggermont, 1999; 2000). Если эта задержка была относительно мала (5 мс), ответ отсутствовал или был слабым. При увеличении задержки между началом сигнала и началом паузы до 500 мс реакция на паузу возникала или существенно усиливалась. Этот эффект, свидетельствующий о возрастании чувствительности нейронов к изменениям сигнала в процессе адаптации и проявляющийся в психофизических экспериментах (Phil-

lips et al., 1997), наблюдали у нейронов слухового пути, начиная со среднего мозга. Задолго до этого исследования аналогичный эффект был описан при исследовании полукружного торуса амфибий (Бахтин, Бибиков, 1974).

В ряде работ, выполненных на наркотизированных кошках, осуществлялись попытки исследования ответов на сложные, жизненно важные для животного стимулы. В частности, был описан ответ одного нейрона слуховой коры (конкретная зона регистрации не была указана), который не реагировал ни на какие тональные отрезки, но генерировал четкий ответ на один из видоспецифичных сигналов (Watanabe, Katsuki, 1974). Однако в последующих работах столь убедительных результатов получено не было, хотя, видимо, работы в этом направлении проводились. Так, регистрацию ответов нейронов первичной коры кошки на коммуникационные сигналы приматов осуществляли при барбитуратовом наркозе (Wang, Kadia, 2001). Временной паттерн ответов на этот сигнал приведен не был, но судя по числу импульсов в ответе он, видимо, носил фазный характер. Было отмечено отсутствие различий в реакциях на естественный сигнал и сигнал, инвертированный во времени. В слуховой коре вида, для которого эти сигналы были специфичны (обезьяна — мармозетка), такие отличия наблюдались.

Изучали реакции нейронов коры наркотизированных животных и непосредственно на конспецифический видовой сигнал "мяу" (Gehr et al., 2000; Gourevitch, Eggermont, 2007). Авторы фактически использовали только один звук длительностью 0.87 с, в котором присутствовало несколько гармоник основной частоты 570 Гц с максимумом спектра в районе второй и третьей гармоник и наивысшей частотой около 5 кГц. Уровень сигнала составлял 65 дБ. Сравнивались ответы на естественный звук, на его инвертированную во времени копию, а также на модификации сигнала, полученные за счет полуторного удлинения и соответствующего укорочения, а также при удвоении и уменьшении вдвое всех несущих частот. Регистрация осуществлялась при использовании минимальных доз кетамина (6-13 мг/кг/ч). В этих условиях предъявление указанного сигнала в среднем вызывало усиление активности нейронов первичной слуховой зоны коры, захватывающее, однако, только первый участок ответа (около 250 мс). Около половины нейронов первичной зоны А1 отвечали только начальным фазным разрядом. Отмечалась активность клеток и при дальнейшем воздействии звука, но степень синхронности ответа нейронов с огибающей стимула не являлась предметом количественного анализа. В антериорной и постериорных слуховых зонах коры активность в течение действия звука была существенно выше. Преобразование натурального сигнала в частотной и временной области вызывало соответствующие изменения ответа, однако, ощутимого преимущества естественного сигнала над его модификациями выявлено не было. То же касалось и сравнения реального сигнала с его инвертированной копией. В данном случае парадоксальным образом наблюдалось небольшое, но вполне достоверное предпочтение сигнала, полученного после реверсии исходного звука. Это наблюдение было подтверждено и в другой работе (Carrasco, Lomber, 2011).

Среди других сложных стимулов, для которых были изучены реакции нейронов первичной слуховой коры, следует указать на два слога английского языка "be" и "pe", отличающиеся почти исключительно длительностью паузы перед гласным звуком (Schreiner, 1998). Обычно на первый из этих слогов наблюдали только начальный разряд, а на второй возникало два ответа, соответственно на начало сигнала и на включение голоса. Такое поведение довольно ясно следовало из физических особенностей предъявляемых стимулов. Автор отметил, что различия ответов были наиболее четко выражены только в определенных локальных зонах коры.

В целом это направление исследований не получило своего развития в условиях экспериментов, проводимых под общим наркозом. В дальнейшем сигналы такого типа предъявляли главным образом в опытах, при которых животное находилось без наркоза, при очень легком галатановом наркозе или при фармакологическом обездвижении и искусственном дыхании.

Специальные методики для выявления признаков сигнала, вызывающих возбуждение слуховых нейронов

Задача нахождения сигналов, оптимальным образом возбуждающих нейроны первичной слуховой коры, ставилась во многих работах. Интересный подход в этом направлении был использован в работе (Nelken et al., 1994). Предъявляли сигнал, состоящий из двух тональных отрезков, один из которых имел характеристическую частоту исследуемой клетки, а частота второго изменялась в широких пределах. Затем к паре, вызывающей наиболее интенсивный ответ, превышающий ответ на тон характеристической частоты, добавляли еще один тон также с варьируемыми частотами и вновь отыскивали оптимум для новой комбинации стимулов. Этот процесс продолжался и в дальнейшем. Таким методом удавалось достичь оптимальной реакции, причем результирующие сигналы могли включать в себя от трех до девяти одновременно звучащих тонов. Отметим, однако, что реакции практически во всех случаях оставались фазными и ответ, достигаемый даже при оптимальном наборе частот, обычно не сильно отличался от ответа, возникающего при действии пары частот.

В последние годы для изучения особенностей реакции нейронных элементов сенсорных систем весьма широко используются методики, основанные на предъявлении животному длительных широкополосных стимулов и выявлению того, на какие именно особенности этих сигналов отвечает исследуемая клетка. Метод, получивший название обратная триггерная корреляция, вначале был использован для изучения ответов волокон слухового нерва кошки (DeBoer, 1978), но в последующем нашел широкое применение при изучении различных отделов слуховой системы, включая кору. Обычно при изучении корковых нейронов используют сигналы со сравнительно медленно изменяющимися во времени частотой и амплитудой или же сигналы, состоящие из последовательности сравнительно коротких тональных отрезков, следующих со случайно выбранными интервалами и нередко перекрывающимися во времени. При этом фиксируется то, какая именно особенность сигнала предшествовала появлению спайка изучаемого нейрона.

В работе (Gourevitch et al., 2008) использованный сигнал представлял собой последовательность иногда даже перекрывающихся отрезков тона со случайно выбранными частотами. В одном наборе общий диапазон этих частот составлял семь октав, что охватывало почти всю область слышимости кошки. В другом наборе соответствующий диапазон был гораздо уже (две октавы), хотя и мог время от времени изменяться в процессе длительной стимуляции. Результаты, полученные при действии этих двух наборов, могли существенно отличаться. В частности, в широкополосном наборе некоторые частоты, весьма далекие от характеристической частоты нейрона, могли приводить к появлению реакции нейрона. Авторы связывают этот эффект с явлением возможной посттормозной отдачи, но возможно связать его и с существованием подпороговых возбуждающих воздействий. В любом случае эти факты, как и множество других данных, свидетельствуют, что каждый нейрон коры получает большое число разнообразных входных воздействий, из которых далеко не все проявляют себя при исследовании реакции на единичные предъявления тональных отрезков

В работе (Pienkowski, Eggermont, 2011) при стимуляции набором случайно следующих друг за другом тональных отрезков авторы установили хорошее совпадение характеристических частот, полученных при использовании этого метода стимуляции и при стандартной методике предъявления отдельных тональных отрезков. Более того, они отмечали, что в то время, как при подаче отдельных отрезков диапазон частот, на кото-

рые отвечает клетка, существенно растет с ростом уровня, в реакции на непрерывную смесь частот этот диапазон оказывается гораздо более устойчивым к изменению амплитуды.

Несколько иной результат был получен в работе (Norena et al., 2008), где авторы выявили существенную зависимость функции обратной триггерной корреляции от частоты следования коротких тональных отрезков. Согласно результатам этого исследования, характер функции драматически зависит от этого параметра. Если при достаточно редко следующих сигналах функция обратной триггерной корреляции имеет один максимум, соответствующий характеристической частоте клетки, то при частом повторении отрезков ситуация изменяется. В ряде клеток при этих условиях наблюдались максимумы при значениях частоты, разделенных октавными интервалами. Заметим, однако, что авторы регистрировали мультиклеточную активность, так что остается возможность того, что октавные максимумы возникали вследствие суммации реакции от разных клеток.

В качестве непрерывно звучащего стимула с медленно меняющимися частотами и уровнями можно также использовать сигналы с гребенчатым спектром. Они представляют собой сумму множества тонов с фиксированной разницей частот в линейной или логарифмической шкале при том, что огибающая этой спектральной композиции изменяется по синусоидальному закону. Если фиксировать значения одного из максимумов спектра такого сигнала на характеристической частоте нейрона и изменять частотный интервал между максимумами, ответ клетки немонотонно зависит от данного параметра. Наибольшая реакция наблюдается тогда, когда значения соседних с этим максимумом минимумов попадут в зону, соответствующую областям латерального торможения нейрона (Schreiner, Calhoun, 1994).

При длительном предъявлении сигнала с гребенчатым спектром можно постепенно изменять значения максимумов огибающей спектра и интервалы между этими максимумами. Это позволяет, используя метод обратной триггерной корреляции и усредняя значения частоты и уровня сигнала. предшествующего возникновению спайка, сравнительно быстро оценить, на какие частоты, и с какими задержками эта клетка реагирует. Результирующая картина представляется в частотно-временных координатах. Как правило, максимум ответа соответствует определенной частотной зоне, нередко окаймленной зонами, соответствующими тормозной реакции (латеральное торможение). Интервал между частотными зонами возбуждения и торможения может быть использован для ориентировочной оценки оптимального частотного состава сигнала, приводящего к импульсному ответу нейрона.

Максимум двумерной функции обратной триггерной корреляции (интенсивность ответа при этом отображается цветом) обычно возникает на характеристической частоте и при задержке, примерно соответствующей латентному периоду ответа на сигнал этой частоты. При больших задержках наблюдался участок функции, на котором уровень характеристической частоты был ниже среднего. Этот эффект можно было интерпретировать либо как задержанное торможение, либо как следствие того, что реакции нейрона возникают не в моменты максимальной амплитуды сигнала, а на участке нарастания амплитуды характеристической частоты от минимума к максимуму (Бибиков, 2020). Исходя из временного интервала между фазами возбуждения и торможения, можно было ориентировочно оценить способность клетки к воспроизведению временных изменений сигнала.

Результаты этих исследований (Atencio, Schreiner, 2010a, b, 2012; Atencio et al., 2009) в целом демонстрируют сравнительную однородность свойств популяции исследованных одиночных элементов. Даже при погружении электрода в разные корковые слои (Atencio, Schreiner, 2010a) подавляющее большинство клеток выделяли только одну частотную зону стимула и, соответственно, характеризовались единственной характеристической частотой. Более того, в 70% проходок электрода оптимальная частота модуляции, оцененная из функции обратной триггерной корреляции, была идентичной во всех слоях коры. В остальных 30% случаев наивысшая способность к воспроизведению временных изменений наблюдалась, как и следовало ожидать, в четвертом слое коры, получающем таламические входы. Наименьшая задержка между ответом и сигналом также имела место в гранулярном (скорее всего четвертом) слое коры (Atencio et al., 2009).

Хотя само значение характеристической частоты нейрона внутри колонки, перпендикулярной поверхности коры, изменялось сравнительно слабо, частотный диапазон, вызывающий возбуждение клетки, мог быть либо весьма узким, либо широким, что позволило авторам работы (Atencio, Schreiner, 2012) разделить исследованную популяцию на две соответствующие группы. Как и должно следовать из известного соотношения между эффективностью частотного и временного анализа, нейроны с узкой частотной настройкой в среднем отличались несколько более низкой способностью воспроизводить временные изменения сигнала, и наоборот. Однако неожиданным оказалось то, что точность временного воспроизведения была несколько выше у нейронов с высокой частотной избирательностью.

У этих же клеток длительность возбуждающего участка функции обратной триггерной корреляции вблизи характеристической частоты обычно была существенно меньше последующего тормозного участка. В последующей работе (Atencio, Schreiner, 2016) авторы показали, что если характеристические частоты нейронов одной колонки обычно близки друг к другу, то их временные характеристики могут быть совершенно различными.

В одной из работ этой группы (Atencio, Sharpee, 2017) функции обратной триггерной корреляции, полученные при стимуляции шумом с чередующимися спектральными максимумами, подвергались дальнейшей обработке с целью выявления оптимальной частоты изменений во временной и спектральной областях. Результаты в основном соответствовали тем, которые были получены при исследованиях, выполняемых с целью обнаружения оптимумов раздельно в спектральной и временной областях. Оптимальные частоты амплитудной модуляции обычно локализовались в районе 8—12 Гц, а частотной модуляции в диапазоне 0.5—1 цикл на октаву.

В работе (Eggermont, 2011) был специально использован целый набор разных акустических стимулов для получения функции обратной триггерной корреляции у одного и того же нейрона. Среди них были длительные серии коротких тональных отрезков со случайно выбранными значениями частоты и уровня в разных частотных диапазонах и сигналы с гребенчатым спектром. Полученные при этом результаты вновь продемонстрировали, что использование разных стимулов при получении функции обратной триггерной корреляции может приводить к существенным различиям в результирующей функции.

Были осуществлены попытки дифференцировать типичные формы функций обратной триггерной корреляции у разных типов клеток (Atenсіо, Schreiner, 2008). При этом опирались на форму потенциалов действия, которые обычно имели меньшую длительность у интернейронов (предположительно тормозных), чем у пирамидальных клеток. Кроме того, последние отличались более регулярной импульсацией. Четкой классификации клеток по особенностям регистрируемых функций получить не удалось, однако основные тенденции прослеживались достаточно ясно. Предполагаемые интернейроны характеризовались лучшей способностью следовать за временными изменениями сигнала, более коротким латентным периодом реакции и меньшей добротностью частотно-пороговой кривой.

В работе (Miller et al., 2001) авторам удавалось одновременно регистрировать активность одной таламической и одной корковой клетки. В 29 случаях из 741 такой пары корреляция активности свидетельствовала о прямой таламокортикальной

(скорее всего моносинаптической) связи. Однако свойства даже таких тесно связанных пар в большинстве случаев оказались далеко не одинаковыми. Наряду с парами, имеющими весьма близкие формы функций обратной триггерной корреляции, наблюдались и пары, у которых параметры активации различались довольно сильно. Эти авторы не отметили систематического и существенного расширения частотно-временной области ответа коркового нейрона по сравнению с иннервирующим его нейроном медиального коленчатого тела.

В целом применение разнообразных методик, объединенных подходом обратной триггерной корреляции, подтвердило значительное разнообразие реакций нейронов коры на длительные сигналы с изменяющимися во времени параметрами.

Следует обратить внимание на ограничения методики обратной триггерной корреляции. определяемые разнообразными нелинейными свойствами корковых нейронов. Очевидно, что получаемая в результате применения этого метода функция отражает среднее значение уровней сигнала определенной частоты, предшествующих моменту появления импульса (Aertsen, Johannesта, 1980). Она является линейной оценкой среднего предпочтения исследуемого нейрона в предположении о том, что свойства нейрона остаются стационарными во время стимуляции, а реакция на сигналы слабо зависит от взаимного расположения частот предъявляемых стимулов. Как уже отмечалось, совершенно очевидно, что оба эти предположения далеко не всегда выполняются.

Более того, есть основания полагать, что свойства нейронов коры даже в наркотизированном состоянии могут существенно изменяться просто с течением времени. Так, в работах (Gourévitch, Eggermont, 2008; Gourevitch et al., 2009) указывалось, что различия функций обратной триггерной корреляции, при использовании широкополосного и узкополосного случайного набора тональных отрезков, нередко начинают проявляться не с первых секунд после начала воздействия, а только после завершения процесса долговременной адаптации, обычно через 10—15 с действия звука.

Бинауральные особенности реакции нейронов коры

В подавляющем большинстве рассмотренных экспериментальных работ акустические сигналы предъявлялись животному монаурально на ухо, контралатеральное исследуемому полушарию мозга. Такой подход представляется естественным, поскольку хорошо известно, что, начиная с ядер среднего мозга, большинство нейронов слухового пути возбуждаются именно контралатеральными сигналами. При изучении зависимости реакции нейронов коры от бинауральных пара-

метров тональных отрезков (Brugge et al., 1969) или коротких щелчков (Mickey, Middlebrooks, 2001) это также было неоднократно продемонстрировано.

Подробное изучение реакций нейронов первичной слуховой зоны наркотизированной кошки на сигналы, предъявляемые раздельно на ипсилатеральное и контралатеральное ухо кошки, было осуществлено в работе (Brugge et al., 1969). В условиях хлоралозной анестезии контралатеральный сигнал приводил к возбуждению клетки, а ипсилатеральный не вызывал ответа и приводил к подавлению реакции на одновременно звучащий контралатеральный стимул. Это подавление проявлялось в уменьшении числа импульсов в ответе, но не приводило к возрастанию латентного периода. В соответствии с этим при подаче бинауральных стимулов относительное повышение уровня контралатерального сигнала обычно ведет к усилению реакции (Phillips, Irvine, 1981).

Однако уже в этих работах были описаны и клетки первичной слуховой коры с "нетипичными" бинауральными характеристиками. Для некоторых из них оптимальным оказывалась стимуляция со стороны ипсилатерального уха. Очень редко, но отмечались и тонические ответы на отрезки тона.

Нейроны коры хорошо воспроизводили так называемый психофизический эффект предшествования. Этот эффект состоит в том, что неодновременное предъявление на разные уши пары сигналов, один из которых на 1—4 мс предшествует другому, вызывает ответ, соответствующий ответу только на лидирующий (обычно контралатеральный) стимул. При дальнейшем уменьшении интерауральной задержки (именно в диапазоне реальных задержек в открытом пространстве) ответ начинает уменьшаться и при опережении ипсилатерального сигнала обычно исчезает (Mickey, Middlebrooks, 2001).

Наиболее подробное изучение бинауральных характеристик нейронов первичной слуховой коры анестезированных кошек было осуществлено, когда на два уха подавались сигналы, хорошо имитирующие условия свободного звукового пространства. Были подробно воспроизведены все спектральные и временные преобразования, осуществляемые наружным ухом кошек. При этом удавалось получить пространственные рецептивные поля исследуемых нейронов по всей сферической поверхности вокруг головы животного (Brugge et al.,1994; 1996). Это поле было довольно широким и центрированным вокруг акустической оси, т.е. направления, соответствующего оптимальному усилению данного сигнала ушной раковиной контралатерального уха. Резких специфических изменений в частотной настройке и (или) временных характеристик клетки в зависимости от виртуального пространственного положения источника обычно не наблюдали.

Прямая последовательная маскировка тональных сигналов в виртуальном пространстве была исследована в работе (Reale, Brugge, 2000). Практически все сигналы, вызывающие ответ нейрона при изолированном предъявлении, маскировали ответ на тестовый стимул. При этом довольно легко можно было создать такой маскирующий сигнал, при котором пространственная область, возбуждающая ответ на тестовый стимул, сужалась, приводя к повышению пространственной избирательности нейрона.

В работе (Zhang et al., 2009) изучали прямую последовательную маскировку бинауральных стимулов. Наиболее выраженное торможение ответа на контралатеральный звук оказывал сигнал, также поступающий на контралатеральное ухо. Ипсилатеральный стимул, даже полностью тормозящий ответ при совместном предъявлении с контралатеральным, оказывался совершенно не эффективным в режиме прямой последовательной маскировки. Более того, если маскер являлся бинауральным, то усиление ипсилатеральной составляющей ослабляло его маскирующее действие.

Влияние маскировки на чувствительность нейрона к бинауральным параметрам предъявляемых тональных отрезков характеристической частоты исследовалось в работах (Nakamoto et al., 2006; Zhang et al., 2005). Эффективная длительность прямой последовательной маскировки при одинаковой длительности маскера и тестового сигнала (50 мс) обычно превышала 500 мс. В условиях маскировки ответы нейрона на тестовый стимул не только были подавлены, но могли и существенно измениться. При этом можно было подобрать такой маскер, после которого чувствительность нейрона к бинауральным параметрам тестового звука оказывалась повышенной, так что нейрон отвечал только на сигнал с четко подобранными значениями интерауральной разности интенсивностей.

В нескольких работах изучали реакцию нейронов на движущиеся стимулы, моделируя их либо за счет изменения временной задержки между короткими щелчками (Альтман, 1972; Альтман, Никитин, 1985; Никитин и др. 2003), либо путем динамического изменения уровня на двух ушах (Тогопсник et al., 1992; Stumpf et al., 1992). Были отмечены нейроны, реакция которых существенно усиливалась при действии сигналов, имитирующих движение звука. Как правило, это были клетки, ответ которых на стационарные сигналы также зависел от бинауральных параметров. При реципрокном изменении уровня на двух ушах значительно больше нейронов реагировали на имитацию движения в контралатеральном на-

правлении, т.е. при усилении входного воздействия (Stumpf et al., 1992).

Проводились попытки выявить и описать топографическую организацию нейронов с различными бинауральными особенностями по поверхности коры. Есть некоторые основания полагать. что нейроны, получающие возбуждение от обоих ушей, и нейроны, получающие реципрокные входы, сосредоточены в отдельных кластерах, причем эти кластеры располагаются упорядочено вдоль оси, перпендикулярной к тонотопической оси (Middlebrooks et al., 1980; Imig et al., 1990; Rajan, 1990; Schreiner, 1998). Однако данные разных публикаций существенно расходятся, и поэтому установить принцип, в соответствии с которым нейроны с различными бинауральными особенностями расположены по поверхности коры, пока не удается.

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ СЛУХОВОЙ КОРЫ В ОТСУТСТВИЕ НАРКОЗА

Первые работы, характеризующие ответы нейронов слуховой коры кошек в отсутствие наркоза, были опубликованы еще в шестидесятых годах прошлого столетия. Они были осуществлены хорошо известными нейрофизиологами, в число которых входили Г. Гернштейн, Н. Кианг, Р. Галамбос, Д. Хьюбел и Е. Эванс. Эти публикации обычно не содержали конкретных количественных данных по числу исследованных клеток, вероятности их ответа на стандартные тональные отрезки различных частот и другие общепринятые характеристики реакции на звуки. В них обычно приводились конкретные примеры реакции клеток на типичные звуковые сигналы. Между тем именно эти исследования оказали важное влияние на современные взгляды, касающиеся механизмов функционирования корковых слуховых нейронов.

Так, авторы работы (Gerstein, Kiang, 1964) исследовали реакции нейронов бодрствующей кошки в процессе хронического эксперимента с вживленными в кору электродами. На наш взгляд, наиболее выразительное отличие этих данных от данных, получаемых при анестезии, состояло в том, что практически все иллюстрированные клетки обладали высокой фоновой активностью. Предъявление короткого щелчка могло вызвать совершенно разную реакцию клеток, включая довольно длительное возбуждение, весьма длительное (до полсекунды) торможение, а также последовательность этих событий при том, что первым мог быть как возбуждающий, так и тормозной ответ. Столь же сложные реакции могли вызывать и тональные отрезки.

В другой из вышеупомянутых работ (Evans, Whitfield, 1964) было указано, что в ответ на то-

нальные сигналы и шумы около половины клеток первичной слуховой коры отвечают разрядом, длящимся все время стимуляции. Остальные клетки демонстрировали различные узоры импульсации, причем чисто фазический ответ на начало тонального отрезка встречался сравнительно редко.

Изучение механизмов кодирования сложных и жизненно важных сигналов в слуховой коре бодрствующих кошек следует начать с наблюдения, отмеченного в статье (Hubel et al., 1959). Авторы обнаружили, что в состоянии бодрствования многие нейроны слуховой коры кошки, даже обладающие выраженной фоновой активностью, не реагируют на тональные отрезки, предъявляемые в качестве тестовых сигналов. При этом в одном случае клетка, не отвечавшая ни на какие тональные и шумовые отрезки, реагировала выраженным разрядом на звук, издаваемый резиновой игрушкой, которая весьма грубо имитировала мышиный писк. Более того, авторы отметили, что в ряде случаев нейрон отвечал на сигнал (шуршание бумаги или звон ключей) только тогда, когда взгляд животного был направлен в сторону источника звука. Правда, необходимо заметить, что нейроны такого типа отмечались, главным образом, вблизи краев зоны А1 или даже во вторичных

Заметим, что эти наблюдения были сделаны еще до работ по изучению особенностей реакции нейронов зрительной коры, за которые Хьюбел вместе с Визелом получили Нобелевскую премию.

Вскоре после этого интересная серия работ была выполнена в условиях комбинированного метода нейроанальголепсии — внутривенной анестезии, при которой объект находится в сознании, но не испытывает эмоций (нейролепсия) и боли (анальгезия) (Sovijarvi, Sainio, 1972; Sovijarvi, 1972; 1975). Следует заметить, что эти опыты не были хроническими.

В одной из работ (Sovijarvi, 1975) автор специально рассматривал проблему кодирования корковыми нейронами сложных, экологически значимых звуков. В зарегистрированной им популяции из ста нейронов четверть клеток не отвечала спайковой активностью на тональные отрезки интенсивностью до 85 Дб УЗД в диапазоне частот до 20 кГц. Однако две трети из этих "молчащих" клеток удалось возбудить, предъявляя сложные звуковые сигналы, которые включали, главным образом, трели разных птиц. К сожалению, в работе не были приведены подробные характеристики как исследованных нейронов, так и сигналов, вызывающих специфические ответы.

В эти же годы было выполнено несколько работ на животных, которые после операции, осуществленной под общим наркозом, непосредственно во время эксперимента были обездвиже-

ны мышечными релаксантами (Hall, Goldstein, 1968; Goldstein et al., 1968; Abeles, Goldstein, 1970). Во всех этих работах отмечалось прежде всего значительное разнообразие характеристик исследованных клеток. Так же как и в опытах с бодрствующими животными, ответ мог продолжаться все время стимуляции, очень часто нейроны отвечали на начало и окончание тональных отрезков или генерировали только off — ответ.

В работе (Abeles, Goldstein, 1970) основное внимание уделено изучению зависимости параметров ответа на тональные отрезки от глубины погружения электрода. Можно было отметить близость оптимальных частот по ходу движения электрода, направленного перпендикулярно поверхности. Особенно ясно это в тех случаях, когда частотно-пороговая кривая нейрона была сравнительно узка. Однако характер временного течения реакции на один и тот же сигнал обычно существенно различался даже для клеток, расположенных в одной корковой колонке и в непосредственной близости друг от друга.

В те же годы по той же методике проводились работы швейцарской группы (Ribaupierre et al., 1972 a,б; Poirier et al., 1997). По электроэнцефалографическим показателям животные во время этих экспериментов находились в состоянии бодрствования или легкого сна. Авторы наблюдали значительное разнообразие реакций на тональные отрезки. В отличие от данных, полученных на наркотизированных животных, очень часто ответы нейронов возникали только на окончание сигнала. Было резко повышено и число тонических ответов, когда импульсация нейрона продолжалась все время воздействия отрезка. Большая лабильность клеточных элементов коры проявлялась и в реакциях на последовательности коротких звуковых щелчков (Ribaupierre et al., 1972б). Хорошее воспроизведение частоты следования наблюдалось вплоть до 100 щелчков в секунду, а в нескольких нейронах верхняя граница воспроизведения ритма составила более 300 Гц.

Использовали регистрацию активности у обездвиженных животных в условиях безболезненной фиксации головы и в работах, посвященных изучению бинаурального кодирования сигнала в первичной слуховой коре (Hall, Goldstein, 1968). Хотя, как и в ранних опытах, сделанных под наркозом, наиболее сильное возбуждение вызывали контралатеральные стимулы, характер бинаурального взаимодействия был существенно изменен. Если при наркозе ипсилатеральные стимулы обычно резко тормозили реакцию, то без наркоза значительное большинство клеток реагировали на сигналы от обоих ушей и часто проявляли суммацию или облегчение реакций. Около 10% исследованных клеток не реагировали на оба

монауральных стимула, но отвечали на сигнал, идущий от обоих ушей.

В работе (Eisenman, 1974) у ненаркотизированного животного была исследована зависимость ответов нейронов А1 от места расположения реального внешнего источника звука. Результаты этой работы несколько отличались от данных, полученных при подаче стимулов на два разных уха. Хотя предпочтение к сигналам, поступающим с контралатеральной стороны, продолжало сохраняться и при такой стимуляции, все же число нейронов, для которых оптимальным являлось ипсилатеральное положение излучателя, составило около 17%, при том, что контралатеральное предпочтение наблюдалось у 33% изученных клеток. Остальные нейроны либо не проявляли направленности своей чувствительности, либо вовсе не отвечали на сигнал. Частотная избирательность у всех клеток была сравнительно слабой.

В другой работе (Poirier et al., 1997) у кошки, обездвиженной тубокурарином, пространственная избирательность была примерно такой же, как и у наркотизированных животных, но число клеток, предпочитающих контралатеральное положение источника, не превышало 60%. Большинство ответов продолжалось в течение действия стимула, и весьма часто наблюдали реакцию на выключение сигнала.

Принципиально тот же метод регистрации, иногда с использованием минимальных доз кетамина, применяли в киевской лаборатории, руководимой Ф. Серковым (Волков Галазюк, 1985; Волков, Дембновецкий, 1982; Серков, 1985; Серков, Сторожук, 1969; Серков, Яновский, 1971; Volkov, Galaziuk, 1986; 1991; 1992). Особенность этой серии экспериментов состояла прежде всего в том, что исследователям удавалось достичь устойчивой внутриклеточной регистрации синаптической активности. Реакции большинства нейронов вновь существенно отличались от тех, которые были получены на анестезированных объектах. Значительное большинство клеток обладало выраженной фоновой активностью, а их реакции на тональные посылки были весьма разнообразны. Примерно у четверти исследованных нейронов реакция продолжалась в течение всего действия тональных отрезков. Также большое число клеток отвечало как на начало, так и на окончание сигнала и длительность off-реакции, как правило, превышала длительность оп-ответа. При этом значения латентного периода импульсного ответа у разных клеток могли варьировать на два порядка (от 5 до 500 мс). Однако главная особенность работ этих авторов заключалась в обнаружении очень большого разнообразия тормозных синаптических входов, поступающих на нейроны слуховой коры при действии звуковых сигналов. Большинство исследованных клеток

при воздействии щелчков или коротких отрезков тона генерировали довольно длительные ТПСП. Этот потенциал иногда следовал непосредственно за коротким начальным ВПСП, обычно сопровождаемым спайком, а иногда являлся единственной компонентой ответа. Торможение, как правило, сопровождалось падением сопротивления клетки, что косвенно свидетельствует о решающей роли ГАМК в его обеспечении (Volkov, Galaziuk, 1992). Введение животному во время эксперимента средств, используемых для наркоза в большинстве острых экспериментов (хлоралоза, нембутал), приводило к резкому (иногда на порядок) возрастанию длительности торможения (Серков и др., 1974).

При трактовке этих результатов следует учитывать возможное изменение свойств нейрона при острой внутриклеточной регистрации электродами, которые в большинстве случаев были заполнены хлористым калием. Однако сам факт присутствия множества разнообразных тормозных входов на нейроны слуховой коры можно считать твердо установленным. В некоторых клетках тональные отрезки во всем диапазоне частот вызывали только гиперполяризацию мембраны (Volkov, Galaziuk, 1991). Ясно, что при внеклеточной регистрации такие клетки оставались молчащими или даже тормозили спонтанную активность в течение действия тональных отрезков.

В течение определенного периода времени работы по регистрации активности нейронов слуховой коры у бодрствующих животных были фактически свернуты, видимо, в связи со сложностями выработки методик, полностью отвечающих требованиям гуманного отношения к экспериментальным животным. По-видимому, к таким методикам можно отнести только длительные хронические опыты, в которых животное не испытывает ни боли, ни существенного неудобства при непосредственной регистрации нейронной активности. В одной из попыток достичь таких условий регистрации авторы под наркозом осуществляли только оперативное вмешательство. Во время операции обнажали сравнительно большой участок коры, над которым на черепной коробке закрепляли держатель для электродов (Mickey, Middlebrooks, 2003). С использованием этой методики были оценены пространственные характеристики реакции корковых нейронов. Был сделан вывод о том, что значительное большинство клеток имеет явное контралатеральное предпочтение, но пространственная избирательность ответов весьма невелика, так что их "рецептивное поле" обычно превышает 90° (Mickey, Middlebrooks, 2003). Результаты другой работы тех же авторов демонстрируют несколько большую лабильность корковых нейронов, отвечающих на пару звуковых щелчков, по сравнению с реакцией в наркотизированном состоянии (Mickey, Middlebrooks, 2005).

Примерно такие же условия регистрации были использованы в другой американской лаборатории (Zotova et al., 2000; Woody et al., 2000). Эти авторы в качестве стимулов использовали только щелчки и короткие отрезки шума (hiss), и при этом старались выявить различия реакций до и после выработки условного рефлекса. В некоторых случаях при стимуляции коротким щелчком наблюдали ответ нейрона, который мог продолжаться в течение сотен миллисекунд.

Необходимо также упомянуть работы, в которых утверждалось, что можно получить ответы нейронов слуховой коры, близкие к тем, которые характерны для бодрствующих животных, при использовании галотановой анестезии с добавлением обездвиживающих препаратов (Moshitch et al., 2006; Moshitch, Nelken, 2014; Bar-Yosef et al., 2002; Nelken et al., 1999). B paботе (Moshitch et al., 2006) было исследовано около 1500 клеток, реагирующих на тональные отрезки в диапазоне частот примерно до 30 кГц. Подчеркивались отличия полученных реакций от тех, которые были типичны для экспериментов, осуществляемых при барбитуратовом наркозе. Отличия вновь сводились к большей ширине частотно-пороговых кривых, нередко с несколькими минимумами, и гораздо большей длительности реакции, которая нередко значительно превышала длительность воздействующего звука. В работе авторов (Moshitch, Nelken, 2014) подчеркивалось, что при этих условиях некоторые корковые нейроны весьма чувствительны к значениям интерауральной задержки. В частности, были обнаружены некоторые клетки, для которых оптимальные значения интерауральной задержки были расположены в диапазоне, реально существующем при свободном поведении животного. Последнее наблюдение может оказаться весьма важным, учитывая, что одностороннее удаление слуховой коры приводит к практически полному нарушению локализации звука в контралатеральном полупространстве (Jenkins, Merzenich, 1994).

В этой же лаборатории исследовали реакции нейронов коры в условиях слабой галотановой анестезии при действии разнообразных естественных стимулов. В работе (Nelken et al., 1999) подчеркивалась хаотичность реально существующих в природе сигналов, которые обычно тесно коррелированы в разных частотных полосах. Есть все основания полагать, что последнее свойство позволяет животному выделять отдельные потоки звуков, обеспечивая разделение поступающей одномерной временной функции изменения давления на барабанной перепонке на ряд информационно значимых сигналов.

Специальное исследование было посвящено анализу реакции нейронов первичной слуховой коры на шесть разных звуков сравнительно короткой длительности (менее 300 мс), представляющих собой отдельные элементы сигналов, излучаемых певчими птицами, которые предположительно могли являться предметом охоты (Bar-Yosef et al., 2002). Предъявлялись исходные записи этих звуков, те же сигналы при полном исключении сопутствующих окружающих шумов и те же сигналы в отсутствие шумов и со сглаженными изменениями уровня. Указанные модификации исходных звуков сигналов в большинстве случаев приводили к резким изменениям ответа. При этом во многих случаях изменения оказывались не такими, как это можно было ожидать, исходя из априорных соображений. Так, ликвидация окружающих шумов могла приводить к ослаблению ответа на предъявляемый звук, а сглаживание амплитудной огибающей вызывало частичное восстановление реакции.

В двадцать первом столетии исследования на интактных кошках, полностью соответствующие ужесточенным правилам обращения с лабораторными животными, проводились почти исключительно одной исследовательской группой, включающей японских и китайских авторов. Начались эти работы около 20 лет назад и продолжались не менее 15 лет с использованием практически неизменных методических приемов (Chimoto et al., 2002, Qin et al., 2003). Эксперименты с каждым объектом осуществляются в течение нескольких месяцев. Предварительно на черепе животного фиксируется система, позволяющая через отверстие диаметром около 1 мм вводить стеклянный электрод непосредственно в слуховую кору. Во время регистрации за состоянием кошки следили при помощи видеокамеры, стараясь регистрировать ответы только в состоянии бодрствования. При признаках дремоты или сна животное дистанционно пробуждали.

В первой из этой серии работ (Chimoto et al., 2002) животное стимулировали исключительно тональными отрезками различных частот. Было показано, что диапазон частот, на которые отвечает конкретный корковый нейрон, может быть крайне велик, включая в некоторых случаях все используемые тестовые стимулы в диапазоне 0.1—16 кГц. В пределах этого частотного диапазона характер ответа может либо оставаться неизменным (обычно on-off), либо радикально изменяться, например, ответ на начало отрезка мог смениться ответом на его окончание или продолжаться в течение всего времени действия тона.

В последующих публикациях исследователей этой группы основные полученные результаты в целом были подтверждены. Примерно четверть исследованных клеток не изменяли своей актив-

ности во время действии тональных отрезков, а половина отвечающих нейронов реагировала тоническим разрядом, частота которого оставалась почти неизменной на протяжении длительности сигнала, обычно составляющей 500 мс. Остальные клетки с разной степенью выраженности выделяли моменты начала и (или) окончания действия отрезка. Реакция только на начало отрезка, типичная при всех вариантах наркоза, встречалась довольно редко. Фазические нейроны обычно отвечали как на начало, так и на конец отрезка, притом, что характер реакции мог различаться при разных значениях частоты стимула, оставаясь неизменным при вариации уровня (Qin et al., 2007).

Совершенно очевидно, что при анализе нейронов с выраженными фазическими компонентами реакции возникает вопрос о значении расширения спектрального состава звука в моменты резкого изменения его амплитуды, особенно при исследовании нейронов со сравнительно низкими характеристическими частотами. Исследованию этого вопроса авторы посвятили специальную работу (Qin et al., 2003). Было показано, что фазические компоненты ответа обычно остаются гораздо более устойчивыми к изменению спектра, чем ответ, возникающий на протяжении действия стимула. Это предполагает возможность того, что такие компоненты на самом деле возникают вследствие расширения спектра в моменты начала и окончания звука. Чисто тонические нейроны сохраняют временную структуру во всем диапазоне своей реакции.

Ясно, что временной узор импульсации клеток, отвечающих на начало и конец стимула, несет информацию о его длительности, хотя и не было обнаружено каких-либо специализированных детекторов этого признака сигнала, например клеток, у которых число спайков имело бы резкий максимум при определенной длительности стимула (Qin et al., 2009).

В результатах, полученных этой группой исследователей, способность к воспроизведению временной структуры сигнала довольно неожиданно оказалась невысокой. В опытах с применением последовательности интенсивных щелчков отмечались только единичные клетки, способные воспроизводить периодичность до 100 щелчков в секунду (Sakai et al., 2009). Эти значения оказались ниже тех, которые были получены в более ранних работах на животных, находящихся в обездвиженном состоянии (Ribaupierre et al., 1972 a, b).

В каудальной области первичной коры, там, где располагаются клетки со сравнительно низкими характеристическими частотами, были описаны реакции на широкополосный сигнал, состоящий из большого числа гармоник основ-

ной частоты (Qin et al., 2004а). У многих нейронов оптимальным оказывался сигнал, в котором основная частота соответствовала половине характеристической частоты клетки, определенной путем предъявления отрезков чистого тона. У большинства таких клеток выявлялись тормозные зоны, локализованные в частотном диапазоне между характеристической частотой и ее первой субгармоникой.

С этим результатом можно сопоставить еще одно наблюдение того же коллектива авторов. При предъявлении сигналов с синусоидально модулированным спектром, центральная частота которого соответствует характеристической частоте нейрона, оптимум реакции обычно наблюдается при условии, что его минимум соответствует тормозным зонам ответа клетки (Qin et al., 2004б). Отметим, что подобный результат был отмечен и в наркотизированном состоянии.

Этой же группой исследовались ответы корковых нейронов на сигналы с линейно нарастающей или линейно падающей частотой, которые могут рассматриваться в качестве упрощенной модели, приближающей к пониманию ответа на жизненно важные для этих животных сложные стимулы. (Qin et al., 2008a). В целом реакции на подобные сигналы оказались в значительной мере предсказуемы, исходя из их реакции на тональные отрезки. Тонические нейроны обычно реагировали в течение всего того времени, когда частота воздействующего звука находилась внутри частотно-пороговой кривой нейрона. Соответственно этому, временное течение реакций на возрастание и падение частоты в первом приближении было зеркально симметрично. Нейроны с фазическим ответом на начало тона обычно также демонстрировали фазный ответ в момент, когда частота воздействия входила в зоны реакции исследуемой клетки. Более вариабельной и сложной оказалась реакция фазотонических клеток и в особенности нейронов, отвечающих на окончание тональных отрезков. Некоторые из них генерировали ответы в течение действия сигнала переменной частоты, причем ответы на разнонаправленную частотную модуляцию могли существенно различаться.

В последующие годы работы данной группы осуществлялись с целью сравнения физиологических и поведенческих характеристик ответов на разнообразные стимулы. Так, анализ реакции нейронов коры на периодические стимулы не выявил клеток, эффективно воспроизводящих высокие частоты следования, в то время как в поведенческих экспериментах различение подобных сигналов достигалось весьма легко (Dong et al., 2011). При этом анализ реакции на частотно-модулированные звуки показал, что информация, получаемая от корковых нейронов, достаточна

для обеспечения поведенческой реакции животных, полученной после интенсивной тренировки (Zhang et al., 2011).

В одной из последних своих работ (Wang et al., 2014) авторы сравнивали ответы на сравнительно короткие тональные отрезки с медленно нарастающей и резко оканчивающейся огибающей и на эти же сигналы, воспроизводимые в обратном направлении. Вновь было отмечено большое разнообразие характеристик исследованных клеток. Интересно, что по данным этой работы нейроны коры в среднем сильнее отвечали на сигналы с медленно нарастающей амплитудой, чем на резко нарастающие стимулы. Во многом это определялось тем, что многие фазические клетки генерировали пачку импульсов в ответ на резкое прекращение стимула, увеличивая таким образом длительность реакции. Это может прояснить парадоксальный результат, полученный ранее в работе (Gehr et al., 2000), где ответ на мяуканье, воспроизводимое в обратном направлении, и начинающееся с очень медленного роста амплитуды, для большинства клеток оказался более эффективным, чем ответ на естественный сигнал с круто нарастающей амплитудой.

Из сравнительно сложных и экологически значимых сигналов эти авторы использовали пять вариантов мяуканья кошки и пять гласных фонем японской речи (Qin et al., 2008б). Сигналы мяуканья воспроизводились и в прямом, и в обратном направлениях. Все эти звуки представляли собой гармонические комплексы, сконцентрированные в низкочастотном диапазоне, на который настроены клетки, расположенные в каудальном конце первичной слуховой зоны. Можно было отметить только более высокую основную частоту мяуканья по сравнению с гласными звуками.

Результаты, полученные в данной работе, не продемонстрировали высокой специфичности реакции нейронов коры в отношении экологически значимых звуков. Подавляющее большинство клеток реагировали на все предъявляемые стимулы. Наблюдалась вполне ожидаемая корреляция между характером реакции одного и того же нейрона на разные стимулы. Не выявилось достоверного преимущества натуральных видовых коммуникационных сигналов перед их воспроизведением в обратном направлении. Если реакция в течение действия сигнала наблюдалась почти исключительно в клетках со сравнительно низкими характеристическими частотами, то высокочастотные нейроны отвечали обычно только в начале сигнала или в моменты резкого изменения амплитуды. Эта тенденция сохранялась и при исследовании иных звуков, чей спектр охватывал диапазон сравнительно низких для кошачьего vxa частот вплоть до 5-6 кГц. В других тонотопических зонах слуховой коры (антериорная и постериорная) эта группа авторов также не обнаружила достоверного преимущества реального мяуканья над его воспроизведением в обратном направлении (Ma et al., 2013).

Стоит заметить, что реакции на сложные звуки, описанные в работах этой группы исследователей, довольно сильно отличаются от тех, которые были получены почти полвека назад первыми исследователями слуховой коры. Отличаются они прежде всего резким повышением числа клеток с предсказуемым характером реакции на сложные стимулы. Фактически во всех последних публикациях не упоминаются клетки, которые не реагируют ни на какие тональные отрезки, но возбуждаются при действии сложных звуков. Между тем наличие подобных нейронов специально подчеркивалось в ранних публикациях. Например, в работе (Sovijarvi, 1975) это явление наблюдалось у 17 из 100 изученных нейронов. Причины этого расхождения еще предстоит исследовать. Наиболее естественное предположение сводится к тому, что в ранних работах регистрировались реакции нейронов вторичных слуховых зон. Еще одно отличие может быть связано с различиями в частотной настройке. Отметим, что почти все регистрации этой японско-китайской группы осуществлялись в каудальной части зоны А1, где располагаются главным образом нейроны с характеристическими частотами ниже 5 кГц. В этой связи можно заметить, что, например, в ранней работе (Goldstein et al., 1968) такие клетки составляли только 13% исследованной популяции.

Хотелось бы остановиться еще на одном методическом аспекте работ, выполняемых на нейронах коры. Представляется, что обычная методика регистрации тонкими микроэлектродами является в значительной степени избирательной, выявляя обычно более крупные пирамидальные нейроны. Интересное, хотя и в значительной степени косвенное свидетельство этого явления отмечено в работе (Schrainer et al., 1997), где обращено внимание на значительное превышение значений латентности реакции одиночных нейронов по сравнению с задержкой регистрируемого в этой же точке мультиклеточного потенциала. Такая особенность может быть обусловлена тем, что мелкие нейроны, вносящие свой вклад в мультиклеточный ответ, могут отличаться по своим свойствам от более крупных одиночных (скорее всего пирамидальных) клеток, регистрируемых тонкими электродами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на весьма внушительное число публикаций, посвященных анализу реакций нейронов первичной слуховой коры кошки, исследова-

тели пока слабо понимают ее роль в сложном процессе преобразования физического колебания барабанной перепонки животного в звуковые ощущения. Одна из причин такого положения является то, что значительное большинство работ было выполнено и выполняется в настоящее время на животных, находящихся в состоянии наркотического сна, которое, несомненно, резко отличается и от бодрствования, и от естественного сна. При этом исследования, выполненные в разных лабораториях в отсутствие наркоза, характеризуются крайне большой вариабельностью результатов. В некоторых работах экспериментальные результаты мало отличаются от данных, полученных на наркотизированных животных, но в других публикациях нейроны демонстрируют полную непредсказуемость ответов на сложные стимулы. Конечно, остается вероятность, что в последних случаях предметом исследования являлись нейроны, расположенные выше в иерархии последовательного анализа внешних сигналов, чем клетки первичной слуховой коры, получающие непосредственные входы от вентрального ядра медиального коленчатого тела.

Все эти данные свидетельствуют о тех трудностях, которые предстоит преодолеть при попытках понимания и моделирования реакции нейронов корковых отделов слухового анализатора при отсутствии наркоза. Заметим, однако, что в последние годы появилось много работ, посвященных исследованию слуховой коры бодрствующих приматов и грызунов. Также большой материал получен и на хорьках. Эти данные проливают новый свет на роль коры в формировании звукового образа и в пластичности коркового анализа. В одной из работ (Harper et al., 2016) удалось даже смоделировать ответы первичной слуховой коры хорька на достаточно сложные стимулы. Эти результаты вселяют надежды на то, что функциональная роль первичной слуховой коры кошек, которая весьма долго рассматривалась как классический объект слуховой физиологии, будет тщательно изучена и ее роль в восприятии звуковых сигналов полностью обоснована.

Автор выражает искреннюю признательность рецензентам, немало способствовавшим улучшению текста. Работа поддерживалась грантом РФФИ №19-04-00215а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альтман Я.А. Ответы нейронов слуховой коры кошки на звуковые сигналы с интерауральными различиями. *Физиол. журн. СССР им. Сеченова.* 1972. Т. 58 (1). С. 9–16.
- Альтман Я.А., Никитин Н.И. Тормозные процессы в реакциях нейронов слуховой коры кошки при дихотической стимуляции. Ж. эволюц. биохим. и физиол. 1985. Т. 21. С. 463—469.

- Бахтин Г.А., Бибиков Н.Г. Изменение чувствительности к прерыванию акустического сигнала в процессе адаптации слуховой системы лягушки. Акустический журн. 1974. Т. 19 (4). С. 614—616.
- Бибиков Н.Г. Кросс-корреляционный анализ активности слуховых нейронов при действии звуковых щелчков. *Биофизика*. 1981. Т. 26 (2). С. 339—345.
- Бибиков Н.Г., Самсон Ф., Имиг. Т. Функции риска и функции ожидаемой плотности импульсации нейронов кохлеарного ядра кошки. *Росс. физиол. журн. им. И.М. Сеченова.* 2003. Т. 89 (6). С. 682–699.
- Бибиков Н.Г. Относительная роль амплитуды сигнала и скорости ее изменения для генерации импульсной активности в нейронах продолговатого мозга амфибий. Ж. эволюц. биохим. и физиол. 2020. Т. 56 (1). С. 62–72.
- Волков И.О., Дембновецкий О.Ф. Рецептивные поля нейронов слуховой коры кошки. *Нейрофизиология*. 1982. Т. 13 (5). С. 328—333.
- Волков И.О., Галазюк А.В. Ответы нейронов слуховой коры неанестезированной кошки на тоны характеристической частоты. *Нейрофизиология*. 1985. Т. 17 (4). С. 500—508.
- Никитин Н.И., Варфоломеев А.Л., Котеленко Л.М. Реакция нейронов первичной слуховой коры на движущийся стимул с динамически изменяющейся межушной задержкой. Физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2003. Т. 89. С. 625–638.
- Серков Ф.Н. Нейронные и синаптические механизмы коркового торможения. *Нейрофизиология*. 1985. Т. 16 (3). С. 313—319.
- Серков Ф.Н. Сторожук В.М. Ответы нейронов слуховой коры на звуковые сигналы. *Нейрофизиология*. 1969. Т. 1 (2). С. 113–120.
- Серков Ф.Н., Яновский Е.Ш. Постсинаптические потенциалы нейронов слуховой коры кошки. *Нейрофизиология*. 1971. Т. 3. С. 339—349.
- Серков Ф.Н., Яновский Е.Ш., Тальнов А.Н. Влияние пентобарбитала, хлоралозы и уретана на тормозные постсинаптические потенциалы корковых нейронов. *Нейрофизиология*. 1974. Т. 5 (4). С. 339—346.
- Силькис И.Г., Рапопорт С.Ш. Пластические перестройки рецептивных полей нейронов слуховой коры и медиального коленчатого тела. *Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова.* 1994. Т. 44 (3). С. 548–568.
- Abeles M., Goldstein M.H. Functional architecture in cat primary auditory cortex: columnar organization and organization according to depth. *J. Neurophysiol.* 1970. V. 33. P. 172–187.
- Aertsen A.M.H.J., Johannesma P.I.M. Spectro-temporal receptive fields of auditory neurons in the grassfrog. *Biological Cybernetics*. 1980. V. 38 (4). P. 223–234. https://doi.org/10.1007/bf00337015
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Spectrotemporal processing differences between auditory cortical fast-spiking and regular-spiking neurons. *J. Neurosci.* 2008. V. 28. P. 3897–3910.
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Laminar diversity of dynamic sound processing in cat primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2010a. V. 103. P. 192–205.

- Atencio C.A., Schreiner C.E. Columnar connectivity and laminar processing in cat primary auditory cortex. *PLoS One*. 2010b. V. 5: e9521. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009521
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Spectrotemporal processing in spectral tuning modules of cat primary auditory cortex. *PLoS One.* 2012. V. 7 (2). e31537. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031537
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Functional congruity in local auditory cortical microcircuits. *Neurosci.* 2016. V. 316. P. 402–419. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.12.057
- Atencio C.A., Sharpee T.O., Schreiner C.E. Hierarchical computation in the canonical auditory cortical circuit. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2009. V. 106. P. 21894– 2189.
- Atencio C.A., Sharpee T.O. Multidimensional receptive field processing by cat primary auditory cortical neurons. *Neurosci.* 2017. V. 359. P. 130–141. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.07.003
- Bar-Yosef O., Rotman Y., Nelken I. Responses of neurons in cat primary auditory cortex to bird chirps: effects of temporal and spectral contex. *J. Neurosci.* 2002. V. 22 (19). P. 8619–8632.
- Bonham B.H., Cheung S.W., Godey B., Schreiner C.E. Spatial organization of frequency response areas and rate/level functions in the developing AI. *J. Neurophysiol.* 2004. V. 91 (2). P. 841–854. https://doi.org/10.1152/jn.00017.2003
- Britvina T., Eggermont J.J. Spectrotemporal receptive fields during spindling and non-spindling epochs in cat primary auditory cortex. *Neurosci.* 2008. V. 154 (4). P. 1576–1588.
- Brosch M., Schreiner C.E. Time course of masking curves in cat primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 1997. V. 77. P. 923–943.
- Brosch M., Schreiner C. E. Sequence sensitivity of neurons in cat primary auditory cortex. *Cerebral Cortex*. 2000. V. 10 (12). P. 1155–1167. https://doi.org/10.1093/cercor/10.12.1155
- Brugge J.F., Dubrovsky N.A., Aitkin L.M., Anderson D.J. Sensitivity of single neurons in the auditory cortex of cat to binaural stimulation: effects of varying interaural time and intensity. *J. Neurophysiol.* 1969. V. 32. P. 1005–1024.
- Brugge J.F., Reale R.A., Hind J.E., Chan J.C., Musicant A.D., Poon P.W. Simulation of free-field sound sources and its application to studies of cortical mechanisms of sound localization in the cat. *Hear. Res.* 1994. V. 73. P. 67–84.
- Brugge J.F., Reale R.A., Hind J.E. The structure of spatial receptive fields of neurons in primary auditory cortex of the cat. *J. Neurosci.* 1996. V. 16 (14). P. 4420–4437.
- Butler B.E., Hall A.J., Lomber S.G. High-field functional imaging of pitch processing in auditory cortex of the cat. *PLoS One*. 2015. V. 10 (7). e0134362. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134362
- Calford M.B., Semple M.N. Monaural inhibition in cat auditory cortex. *J Neurophysiol*. 1995. V. 73. P. 1876–1891.
- Carrasco A., Lomber S.G. Neuronal activation times to simple, complex, and natural sounds in cat primary and

- non-primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2011. V. 106. P. 1166–1178.
- Cheung S.W., Nagarajan S.S., Bedenbaugh P.H., Schreiner C.E., Wang X., Wong A. Auditory cortical neuron differences under isoflurane versus pentobarbital anesthesia. *Hear. Res.* 2001. V. 156. P. 115–127.
- Chimoto S., Kitama T., Qin L., Sakayori S., Sato Y. Tonal response patterns of primary auditory cortex neurons in alert cats. *Brain Res.* 2002. V. 934 (1). P. 34–42. https://doi.org/10.1016/s0006-8993(02)02316
- De Boer E. On cochlear encoding: Potentialities and limitations of the reverse-correlation technique. *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. V. 63 (1) P. 115–135. https://doi.org/10.1121/1.381704
- Dinse H.R., Godde B., Hilger T., Reuter G., Cords S.M., Lenarz T., Von Seelen W. Optical imaging of cat auditory cortex cochleotopicselectivity evoked by acute electrical stimulation of a multi-channel cochlear implant. *Eur. J. Neurosci.* 1997. V. 9. P. 113–119.
- Dong C., Qin L., Liu Y., Zhang X., Sato Y. Neuralresponses in the primary auditory cortex of freely behaving cats while discriminating fast and slow click-trains. *PLoS One*. 2011. V. 6v(10). e25895. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025895
- Eggermont J.J. Rate and synchronization measures of periodicity coding in cat primary auditory cortex. *Hear. Res.* 1991. V. 56. P. 153–167.
- Eggermont J.J. Stimulus induced and spontaneous rhythmic firing of single units in cat primary auditory cortex. *Hear. Res.* 1992. V. 61 (1–2). P. 1–11. https://doi.org/10.1016/0378-5955(92)90029
- Eggermont J.J. Temporal modulation transfer functions for AM and FM stimuli in cat auditory cortex. Effects of carrier type, modulating waveform and intensity. *Hear. Res.* 1994. V. 74 (1–2). P. 51–66. https://doi.org/10.1016/0378-5955(94)90175-9
- Eggermont J.J. Representation of spectral and temporal sound features in three cortical fields of the cat. Similarities outweigh differences. *J. Neurophysiol.* 1998. V. 80 (5). P. 2743–2764. https://doi.org/10.1152/jn.1998.80.5.2743
- Eggermont J.J. Neural correlates of gap detection in three auditory cortical fields in the cat. *J. Neurophysiol.* 1999. V. 81. P. 2570–2581.
- Eggermont J.J. Neural responses in primary auditory cortex mimic psychophysical, across-frequency-channel, gap-detectionthresholds. *J. Neurophysiol.* 2000. V. 84. P. 1453–1463.
- Eggermont J.J. Temporal modulation transfer functions in cat primary auditorycortex: separating stimulus effects from neural mechanisms. *J. Neurophysiol.* 2002. V. 87. P. 305–321.
- Eggermont J.J. Context dependence of spectro-temporal receptive fields with implications for neural coding. *Hear. Res.* 2011. V. 271. P. 123–132.
- Eggermont J.J., Komiya H. Moderate noise trauma in juvenile cats results in profound cortical topographic map changes in adulthood. *Hear. Res.* 2000. V. 142. P. 89–101.
- Eisenman L. Neural encoding of sound location: an electrophysiological study in auditory cortex (AI) of the cat

- using free field stimuli. *Brain Res.* 1974. V. 75. P. 203–214
- Evans E., Whitfield I. Classification of unit responses in the auditory cortex of the unanaesthetized and unrestrained cat. *J. Physiol.* 1964. V. 171. P. 476–793.
- Fallon J.B., Shepherd R.K., Irvine D.R.F. Effects of chronic cochlear electrical timulation after an extended period of profound deafness on primary auditory cortex organization in cats. *Europ. J. Neurosci.* 2013. V. 39 (5). P. 811–820.
 - https://doi.org/10.1111/ejn.12445
- Fallon J.B., Shepherd R.K., Nayagam D.A.X., Wise A.K., Heffer L.F., Landry T.G., Irvine D.R.F. Effects of deafness and cochlear implant use on temporal response characteristics in cat primary auditory cortex. *Hear. Res.* 2014. V. 315. P. 1–9. https://doi.org/10.1016/j.heares.2014.06.001
- Fishbach A., Nelken I., Yeshurun Y. Auditoryedge detection: a neural model for physiological and psychoacoustical responses to amplitude transients. *J. Neuro-physiol.* 2001. V. 85. P. 2303–2323.
- Gerstein G.L., Kiang N.Y. Responses of single units in the auditory cortex. *Experimental Neurology*. 1964. V. 10 (1). P. 1–18. https://doi.org/10.1016/0014-4886(64)90083-4
- Goldstein M.H., Hall II J.L., Butterfield B.O. Single unit activity in the primary auditory cortex of unanesthetized cats. J. Acoust. Soc. Amer. 1968. V. 43. P. 444–455.
- Gehr D.D., Komiya H., Eggermont J.J. Neuronal responses in cat primaryauditory cortex to natural and altered species-specific calls. *Hear. Res.* 2000. V. 150. P. 27–42.
- Gourevitch B., Eggermont J.J. Spatial representation of neural responses to natural and altered conspecific vocalizations in cat auditory cortex. *J. Neurophysiol*. 2007. V. 97. P. 144–158.
- Gourévitch B., Eggermont J.J. Spectrotemporal sound density dependent long-term adaptation in cat primary auditory cortex. *Eur. J. Neurosci.* 2008. V. 27. P. 3310—3321.
- Gourévitch B., Noreña A., Shaw G., Eggermont J.J. Spectrotemporal receptive fields in anesthetized cat primary auditory cortex are context dependent. *Cerebral Cortex*. 2009. V. 19 (6). P. 1448–1461. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn184
- Hall J.L., Goldstein M.H. Representation of binaural stimuli by single units in primary auditory cortex of unanesthetized cats. *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968. V. 43 (3). P. 456–461. https://doi.org/10.1121/1
- Hall A.J., Lomber S.G. High-field fMRI reveals tonotopically-organized and core auditory cortex in the cat. *Hear. Res.* 2015. V. 325. P. 1–11.
- Harper N.S., Schoppe O., Willmore B.D., Cui Z., Schnupp J.W., King A.J. Networkreceptive field modeling reveals extensive integration and multifeature selectivity in auditory cortical neurons. *PLoS Comput. Biol.* 2016. V. 12. e1005113.
- He J., Hashikawa T., Ojima H., Kinouchi Y. Temporal integration and duration tuning in the dorsal zone of cat auditory cortex. *J. Neurosci.* 1997. V. 17 (7). P. 2615–2625.

- Heil P. Auditory cortical onset responses revisited. I. First-spiketiming. *J. Neurophysiol.* 1997. V. 77. P. 2616–2641.
- Heil P., Rajan R., Irvine D.R. Topographic representation of tone intensity along the isofrequency axis of cat primary auditory cortex. *Hear. Res.* 1994. V. 76. P. 188–202.
- Hind J.E. An electrophysiological determination oftonotopic organization in auditory cortex of cat. *J. Neuro-physiol.* 1953. V. 16. P. 473–489.
- Hubel D.H., Henson C.O., Rupert A., Galambos R. Attention units in the auditory cortex. *Science*. 1959. V. 129. P. 1279–1280.
- Imaizumi K., Priebe N.J., Sharpee T.O., Cheung S.W., Schreiner C.E. Encoding of temporal information by timing, rate, and place in cat auditory cortex; PLoS One. 2010. V. 5. (e11531).
- Jenkins W.M., Merzenich M.M. Role of cat primary auditory cortex for sound-localization behavior. *J. Neuro-physiol.* 1984. V. 52 (5). P. 819–847.
- Imig T.J., Brugge, J.F. Sources and terminations of callosal axons related to binaural and frequency maps in primary auditory cortex of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1978. V. 182 (4). P. 637–660.
- Imig T.J., Reale R.A. Pattern of cortico-cortical connections related to tonotopic maps in cat auditory-cortex. J. Comp. Neurol. 1980. V. 192. P. 293–332.
- Imig T.J., Irons W.A., Samson F.R. Single unit and sound pressure level of selectivity to azimuthal direction noise bursts in cat high-frequency primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 1990. V. 63. P. 1448–1466.
- Katsuki Y., Watanabe T., Maruyama N. Activity of auditory neurons in upper levels of brain of cat. *J. Neurophysiol.* 1959. V. 22 (4). P. 343–359.
- Kenmochi M., Eggermont J.J. Autonomous cortical rhythms affect temporal modulation transfer functions. *NeuroReport.* 1997. V. 8 (7). P. 1589–1593. https://doi.org/10.1097/00001756-199705060-00008
- Kim S., Manyam S.C., Warren D.J., Normann R.A Electrophysiological mapping of cat primary auditory cortex with multielectrode arrays. *Ann. Biomed. Eng.* 2006. V. 34. P. 300–309. https://doi.org/10.1007/s10439-005-9037-9
- Kok M.A., Stolzberg D., Brown T.A., Lomber S.G. Dissociable influences of primary auditory cortex and the posterior auditory field on neuronal responses in the dorsal zone of auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2015. V. 113 (2). P. 475–486. https://doi.org/10.1152/jn.00682.2014
- Kok M.A., Lomber S.G. Origin of the thalamic projection to dorsal auditory cortex in hearing and deafness. *Hear Res.* 2017. V. 343. P. 108–117. https://doi.org/10.1016/j.heares.2016.05.013
- Langner G., Dinse H.R., Godde B. A map of periodicity orthogonal to frequency representation in the cat auditory cortex. *Frontiers in Integrative Neurosci*. 2009. V. 3 Art. 27. https://doi.org/10.3389/neuro.07.027.2009
- Lee C.C., Imaizumi K., Schreiner C.E., Winer J.A., Concurrent tonotopic processing streams in auditory cortex. *Cereb. Cortex.* 2004a. V. 14. P. 441–451.

Lee C.C., Schreiner C.E., Imaizumi K., Winer J.A. Tonotopic and heterotopic projection systems in physiologically defined auditory cortex. *Neuroscience*. 2004b. V. 128, P. 871–887.

126

- Lee C.C., Winer J.A. Connections of cat auditory cortex: I. Thalamocortical system. *J. Comp. Neurol.* 2008. V. 507. P. 1879–1900.
- Lee C.C., Winer J.A. Convergence of thalamic and cortical pathways in cat auditory cortex. *Hear. Res.* 2011. V. 274. P. 85–94.
- Lu T., Wang X. Temporal discharge patterns evoked by rapid sequences of wide- and narrowband clicks in the primary auditory cortex of cat. *J. Neurophysiol.* 2000. V. 84. P. 236–246.
- Ma H., Qin L., Dong C., Zhong R., Sato Y. Comparison of neural responses to cat meows and human vowels in the anterior and posterior auditory field of awake cats. *PLoS One.* 2013. V. 8(1). e52942. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052942
- Mendelson J.R., Cynader M.S. Sensitivity of cat primary auditory cortex (Al) neurons to the direction and rate of frequency modulation. *Brain Res.* 1985. V. 327 (1–2). P. 331–335.
- Mendelson J.R. Grasse K.L. A comparison of monaural and binaural responses to frequency modulated (FM) sweeps in cat primary auditorycortex. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 91. P. 435–454.
- Merzenich M.M., Knight P.L., Roth G.L. Representation of cochlea within primary auditory cortex in the cat. *J. Neurophysiol.* 1975. V. 38. P. 231–249.
- Mickey B.J., Middlebrooks J.C. Responses of auditory cortical neurons to pairs of sounds: correlates of fusion and localization. *J. Neurophysiol.* 2001. V. 86. P. 1333–1350.
- Mickey B.J., Middlebrooks J.C. Representation of auditory space by cortical neurons in awake cats. *Neuroscience*. 2003. V. 23. P. 8649–8663.
- Mickey B.J., Middlebrooks J.C. Sensitivity of auditory cortical neurons to the locations of leading and lagging sounds. *J. Neurophysiol.* 2005. V. 94 (2). P. 979–989. https://doi.org/10.1152/jn.00580.2004
- Middlebrooks J.C., Dykes R.W., Merzenich M.M., Binaural response-specific bands in primary auditory cortex (AI) of the cat: topographic organization orthogonal to isofrequency contours. *Brain Res.* 1980. V. 181. P. 31–48.
- Miller L.M., Escabí M.A., Read H.L., Schreiner C.E. Functional convergence of response properties in the auditory thalamocortical system. *Neuron*. 2001. V. 32. P. 151–160.
- Moshitch D., Las L., Ulanovsky N., Bar-Yosef O., Nelken I. Responses of neurons in primary auditory cortex (A1) to pure tones in the halothane-anesthetized cat. *J. Neurophysiol.* 2006. V. 95. P. 3756–3769.
- Moshitch D., Nelken I. The representation of interaural time differences in high-frequency auditory cortex. *Cerebral Cortex*. 2014. V. 26 (2). P. 656–668. https://doi.org/10.1093/cercor/bhu230
- Nakamoto K.T., Zhang J., Kitzes L.M. Temporal nonlinearity during recovery from sequential inhibition by neurons in the cat primary auditory cortex. *J. Neuro-physiol.* 2006. V. 95. P. 1897–1907.
- Nelken I., Prut Y., Vaadia E., Abeles M. In search of the best stimulus: An optimization procedure for finding

- efficient stimuli in the cat auditory cortex. *Hear. Res.* 1994. V. 72. P. 237–253.
- Nelken I., Rotman Y., Yosef O.B. Responses of auditory-cortex neurons to structural features of natural sounds. *Nature*. 1999. V. 397 (6715). P. 154–157. https://doi.org/10.1038/16456
- Norena A.J., Gourevitch B., Pienkowsky M., Shaw G., Eggermont J.J. Increasing spectrotemporal sound density reveals an octave-based organization in cat primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2008. V. 28 (36). P. 8885– 8896.
 - https://doi.org/10.1523/jneurosci.2693-08.2008
- Osanai H., Tateno T. Neural response differences in the rat primary auditory cortex under anesthesia with ketamine versus the mixture of medetomidine, midazolam and butorphanol. *Hear. Res.* 2016. V. 339. P. 69–79.
- Phillips D.P. Factors shaping the response latencies of neurons in the cat's auditory cortex. *Behav. Brain Res.* 1998. V. 93. P. 33–41.
- Phillips D.P., Cynader M.S. Some neural mechanisms in the cat's auditory cortex underlying sensitivity to combined tone and wide-spectrum noise stimuli. *Hear. Res.* 1985. V. 18. P. 87–102.
- Phillips D.P., Irvine D.R. Responses of single neurons in physiologically defined primary auditory cortex (AI) of the cat: frequency tuning and responses to intensity. *J. Neurophysiol.* 1981a. V. 45. P. 48–58.
- Phillips D.P., Irvine D.R. Responses of single neurons in physiologically defined area AI of cat cerebral cortex: sensitivity to interaural intensity differences. *Hear. Res.* 1981b. V. 4. P. 299–307.
- Phillips D.P., Hall S.E. Responses of single neurons in cat auditory cortex to time-varying stimuli: linear amplitude modulations. *Exp. Brain Res.* 1987. V. 67 (3). P. 479–492.
- Phillips D.P., Hall S.E. Response timing constraints on the cortical representation of sound time structure. *J. Acoust. Soc. Amer.* 1990. V. 88 (3). P. 1403–1411.
- Phillips D.P., Orman S.S., Musicant A.D., Wilson G.F. Neurons in the cat's primary auditory cortex distinguished by their responses to tones and wide-spectrum noise. *Hear. Res.* 1985. V. 18 (1). P. 73–86.
- Phillips D.P., Semple M.N., Calford M.B., Kitzes L.M. Level-dependent representation of stimulus frequency in cat primary auditory cortex. *Exp. Brain Res.* 1994. V. 102. P. 210–226.
- Phillips D.P., Taylor T.L., Hall S.E., Carr M.M., Mossop J.E. Detection of silent intervals between noises activating different perceptual channels: Some properties of "central" auditory gap detection. *J. Acoust. Soc. Amer.* 1997. V. 101 (6) P. 3694–3705. https://doi.org/10.1121/1.419376
- Pienkwoski M., Shaw G., Eggermont J.J. Wiener-Volterra characterization of neurons in primary auditory cortex using Poisson-distributed impulse train inputs. *J. Neurophysiol.* 2009. V. 101. P. 3031–3041.
- Pienkowski M., Eggermont J.J. Sound frequency representation in primary auditory cortex is level tolerant for moderately loud, complex sounds. *J. Neurophysiol.* 2011. V. 106. P. 1016–1027.
- Poirier P., Jiang H., Lepore F., Guillemot J.-P. Positional, directional and speed selectivities in the primary audi-

- tory cortex of the cat. *Hear. Res.* 1997. V. 113 (1-2). P. 1-13.
- https://doi.org/10.1016/s0378-5955(97)00126-3
- Qin L., Kitama T., Chimoto S., Sakayori S., Sato Y. Time course of tonal frequency-response-area of primary auditory cortex neurons in alert cats. *Neuroscience Research*. 2003. V. 46 (2). P. 145–152. https://doi.org/10.1016/s0168-0102(03)00034-8
- Qin L., Sakai M., Chimoto S., Sato Y. Interaction of excitatory and inhibitory frequency-receptive fields in determining fundamental frequency sensitivity of primary auditory cortex neurons in awake cats. *Cerebral Cortex*. 2004a. V. 15 (9). P. 1371–1383. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi019
- Qin L., Chimoto S., Sakai M., Sato Y. Spectral-shape preference of primary auditory cortex neurons in awake cats. *Brain Research*. 2004 b. V. 1024 (1–2). P. 167–175. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2004.07.061
- Qin L., Chimoto S., Sakai M., Wang J., Sato Y. Comparison between offsetand onset responses of primary auditory cortex ON-OFF neurons in awake cats. *J. Neuro-physiol.* 2007. V. 97. P. 3421–3431.
- Qin L., Wang J., Sato Y. Heterogeneous neuronal responses to frequencymodulated tones in the primary auditory cortex of awake cats. *J. Neurophysiol.* 2008a. V. 100. P. 1622–1634.
- Qin L., Wang J., Sato Y. Representations of cat meows and human vowels in the primary auditory cortex of awake cats. *J. Neurophysiol.* 2008b. V. 99. P. 2305–2319.
- Qin L., Liu Y., Wang J., Li S., Sato Y. Neural and behavioral discrimination of sound duration by cats *J. Neurosci.* 2009. V. 29 (50). P. 15650–15659.
- Rajan R., Aitkin L.M., Irvine D.R. Azimuthal sensitivity of neurons in primary auditory cortex of cats. II. Organization along frequency-band strips. *J. Neurophysiol.* 1990. V. 64 (3). P. 888–902. https://doi.org/10.1152/jn.1990.64.3.888
- Rajan R., Irvine D.R., Wise L.Z., Heil P. Effect of unilateral partial cochlear lesions in adult cats on the representation of lesioned and unlesioned cochleas in primary auditory cortex. *J. Comp. Neurol.* 1993. V. 338. P. 17–49.
- Read H.L., Miller L.M., Schreiner C.E., Winer J.A. Two thalamic pathways to primary auditory cortex. *Neurosci*ence. 2008. V. 152. P. 151–159.
- Reale R.A., Imig T.J. Tonotopic organization in auditory cortex of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1980. V. 192. P. 265–291.
- Reale R.A., Brugge J.F. Directional sensitivity of neurons in the primary auditory (AI) cortex of the cat to successive sounds ordered in time and space. *J. Neurophysiol.* 2000. V. 84. P. 435–450.
- Ribaupierre F., Goldstein M.H., Yeni-Komshian G. Intracellular study of the cat's primary auditory cortex. *Brain Research*. 1972a. V. 48. P. 185–204. https://doi.org/10.1016/0006-8993(72)90178-3
- Ribaupierre F., Goldstein M.H., Yeni-Komshian G. Cortical coding of repetitive acoustical pulses. *Brain Research*. 1972b. V. 48. P. 205–225.
- Rouiller E.M., Simm G.M., Villa A.E.P., De Ribaupierre Y., De Ribaupierre F. Auditory corticocortical interconnections in the cat evidence for parallel andhierarchi-

- cal arrangement of the auditory cortical areas. *Exp. Brain Res.* 1991. V. 86. P. 483–505.
- Sakai M., Chimoto S., Qin L., Sato Y. Differential representation of spectral and temporal information by primary auditory cortex neurons in awake cats: Relevance to auditory scene analysis. *Brain Res.* 2009. V. 1265. P. 80–92.
- Schreiner C.E., Mendelson J.R., Sulter M.L. Functional topography of cat primary auditory cortex: representation of tone intensity. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 7. P. 105–127.
- Schreiner C.E., Calhoun B.M Spectral envelope coding in cat primary auditory cortex: Properties of ripple transfer functions. *Auditory Neuroscience*. 1994. V. 1 (1). P. 39–61.
- Schreiner C.E. Spatial distribution of responses to simple and complex sounds in the primary auditory cortex. *Audiol. Neurootol.* 1998. V. 3. P. 104–122.
- Schreiner C.E., Mendelson J.R. Functional topography of cat primary auditory cortex: distribution of integrated excitation. *J. Neurophysiol.* 1990. V. 64. P. 1442–1459.
- Schreiner C.E., Mendelson J., Raggio M.W., Brosch M., Krueger K. Temporal processing in cat primary auditory cortex. *Acta Otolaryngol* Suppl. 1997. V. 532. P. 54– 60.
- Schreiner C.E., Read H.L., Sutter M.L. Modular organization of frequency integration in primary auditory cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 2000.V. 23. P. 501–529.
- Schreiner C.E., Sutter M.L. Topography of excitatory bandwidth in catprimary auditory cortex: single-neuron versus multiple-neuron recordings. *J. Neurophysiol.* 1992. V. 68. P. 1487–1502.
- Schreiner C.E., Urbas J.V. Representation of amplitude modulation in the auditory cortex of the cat: comparison between cortical fields. *Hear. Res.* 1988. V. 32. P. 49–64.
- Seki S., Eggermont J.J., Changes in cat primary auditory cortexafter minor-to-moderate pure-tone induced hearing loss. *Hear. Res.* 2002. V. 173. P. 172–186.
- Sovijarvi A.R.A., Sainio K. Neuroleptanalgesia and the function of the auditory cortex in the cat. *Anesthesiology*. 1972. V. 37. P. 406–412.
- Sovijarvi A.R.A. Detection of natural complex sounds by cells in the primary auditory cortex of the cat. *Acta physiol. scand.* 1975. V. 93. P. 318–335.
- Stumpf E., Toronchuk J.M., Cynader M.S. Neurons in cat primary auditory cortex sensitive to correlates of auditory motion in three dimensional space. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 88. P. 158–168.
- Suga N., Tsuzuki K. Inhibition and leveltolerant frequency tuning in the auditory cortex of the mustached bat. *J. Neurophysiol.* 1985. V. 53. P. 1109–1145.
- Sutter M.L., Schreiner C.E. Physiology and topography of neurons with multipeaked tuning curves in cat primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 1991. V. 65. P. 1207—1226.
- Sutter M.L., Schreiner C.E. Topography of intensity tuning in cat primary auditory cortex: single-neuron versus multiple-neuron recordings. *J. Neurophysiol.* 1995. V. 73. P. 190–204.

- Sutter M.L., Schreiner C.E., McLean M., O'Connor K.N., Loftus, W.C. Organization of inhibitory frequency receptive fields in cat primary auditory cortex. *J. Neuro-physiol.* 1999. V. 82 (5). P. 2358–2371. https://doi.org/10.1152/jn.1999.82.5.2358
- Tan A.Y., Atencio C.A., Polley D.B., Merzenich M.M., Schreiner C.E., Unbalanced synaptic inhibition can create intensity-tuned auditory cortex neurons. *Neuro-sci.* 2007. V. 146. P. 449–462.
- Toronchuk J.M., Stumpf E., Cynader M.S. Auditory cortex neurons sensitive to correlates of auditory motion: underlying mechanisms. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 88 (1) P. 169–180.
- Volkov I.O., Galazyuk A.V. Responses of auditory cortex neurons in unanesthetized cats to best-frequency tones. *Neurophysiology*. 1986. V. 17 (4). P. 360–367. https://doi.org/10.1007/bf01052348
- Volkov I.O., Galazyuk A.V. Formation of spike response to sound tones in cat auditory cortex neurons: Interaction of excitatory and inhibitory effects. *Neurosci*. 1991. V. 43 (2–3). P. 307–321.
- Volkov I.O., Galazyuk A.V. Peculiarities of inhibition in cat auditory cortex neurons evoked by tonal stimuli of various durations. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 91 (1). P. 115–120.
 - https://doi.org/10.1007/bf00230019
- Watanabe T., Katsuki Y. Response patterns of single auditory neurons of the cat to speciesspecific vocalization. *Japan. J. Physiol.* 1974. V. 24 (2). P. 135–155. https://doi.org/10.2170/jiphysiol.24.135
- Wang X., Kadia S.C. Differential representation of speciesspecific primate vocalizations in the auditory cortices of marmoset and cat. *J. Neur*ophysiol. 2001. V. 86. P. 2616–2620.
- Wang X., Lu T., Bendor D., Bartlett E. Neural coding of temporal information in auditory thalamus and cortex. *Neurosci*. 2008. V. 154 (1). P. 294–303. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2008.03.065
- Wang J., Qin L., Chimoto S., Tazunoki S., Sato Y. Response characteristics of primary auditory cortex neurons underlying perceptual asymmetry of ramped and damped sounds. *Neurosci.* 2014. V. 256. P. 309–321. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2013.10.042
- Winer J.A. Decoding the auditory corticofugal systems. *Hear. Res.* 2006. V. 207. P. 1–9.

- Winer J.A., Diamond I.T., Raczkowski D. Subdivisions of the auditory cortex of the cat: the retrograde transport of horseradish peroxidase to the medial geniculate body and posterior thalamic nuclei. *J. Comp. Neurol.* 1977. V. 176. P. 387–418.
- Winer J.A., Lee C.C. The distributed auditory cortex. *Hear. Res.* 2007. V. 229 (1–2). P. 3–13. https://doi.org/10.1016/j.heares.2007.01.017
- Woody C.D., Zotova E., Gruen E.Multiple representations of information in the primary auditory cortex of cats. *Brain Res.* 2000. V. 868 (1). P. 56–65. https://doi.org/10.1016/s0006-8993(00)02276-9
- Yuan K., Shih J.Y., Winer J.A., Schreiner C.E. Functional networks of parvalbumin-immunoreactive neurons in cat auditory cortex. *J. Neurosci.* 2011. 31 (37). P. 13333—13342.
 - https://doi.org/10.1523/jneurosci.1000-11.2011
- Zhang J., Nakamoto K.T., Kitzes L.M. Modulation of level response areas and stimulus selectivity of neurons in cat primary auditory cortex. *J Neurophysiol*. 2005. V. 94 (4). P. 2263–2274. https://doi.org/10.1152/jn.01207.2004
- Zhang J., Nakamoto K.T., Kitzes L.M. Responses of neurons in the cat primary auditory cortex to sequential sounds. *Neurosci.* 2009. V. 161. P. 578–588.
- Zhang X., Qin L., Liu Y., Dong C., Sato Y. Cat's behavioral sensitivity and cortical spatiotemporal responses to the sweep direction of frequency-modulated tones. *Behav. Brain. Res.* 2011. V. 217. P. 315–325.
- Zhang X., Yang P., Dong C., Sato Y., Qin L. Correlation between neural discharges in cat primary auditory cortex and tone-detection behaviors. *Behav. Brain Res.* 2012. V. 232 (1) P. 114–123. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.03.025
- Zotova E., Woody C.D., Gruen E. Multiple representations of information in the primary auditory cortex of cats: II. Stability and electrical microstimulation at coronal-pericruciate cortex of cat with change in early (<32 ms) components of activity after conditioning classical conditioning of different facial movements. *Brain Res.* 2000. V. 868, P. 66–78.
- Zurita P., Villa A.E., de Ribaupierre Y., de Ribaupierre F., Rouiller E.M. Changes of single unit activity in the cat's auditory thalamus and cortex associated to different anesthetic conditions. *Neurosci. Res.* 1994. V. 19. P. 303–316.

Functional investigations of the primary auditory cortex in the cat

N. G. Bibikov^{a, b, #}

 ^a JSC N.N. Andreyev Acoustical Institute, 117036 Moscow, Schvernik st. 4, Russia
 ^b A.A. Kharkevich Institute for Information Transmission Problems RAS 127051 Moscow, Bolshoy Karetnyy Pereulok, 19, Russia
 [#]E-mail: nbibikov1@yandex.ru

Electrophysiological studies of responses to sound stimuli of neurons in the cat's primary auditory cortex are analyzed. For more than half a century, this area has been a favorite subject of research for both morphologists and specialists in the field of sensory physiology. Some early electrophysiological studies revealed high specificity of the neuronal responses to some specific sounds. However, in further studies, usually performed on anesthetized animals, the primary attention was paid to the cortex's tonotopic organization and the identification of other neuronal response features determined by this cortical zone's topography. In narcotized animals,

mals, the response of neurons of the primary cortex to sound, as a rule, appeared only at the moment of the beginning of the signal and has only a feeble ability to reproduce rapid temporal changes. The comparison of the data obtained in different laboratories reveals the essential role of the general state of the object during the registration of the cortex's impulse activity. In recent years, when significant results were obtained on the auditory cortex neurons of awake rodents and primates, an apparent deficiency of such data was revealed precisely for such a seemingly studied object as the cat's cortex's primary zone.

Key words: primary auditory cortex, cat, coding of features, anesthesia, communication signals

REFERENCES

- Abeles M., Goldstein M.H. Functional architecture in cat primary auditory cortex: columnar organization and organization according to depth. J. *Neurophysiol*. 1970. V. 33. P. 172–187.
- Aertsen A.M.H.J., Johannesma P.I.M. Spectro-temporal receptive fields of auditory neurons in the grassfrog. *Biological Cybernetics*. 1980. V. 38 (4). P. 223–234. https://doi.org/10.1007/bf00337015
- Al'tman Ia.A. Reactions of cat auditory cortex neurons to acoustic signals with interaural differences in stimuli. *Fiziol Zh SSSR im I.M. Sechenova*. 1972. V. 58 (1). P. 9–16 (in Russian).
- Al'tman Ia.A. Nikitin N.I. Inhibitory processes in the responses of neurons in the auditory cortex of a cat during dichotic stimulation. *J. Evol. Biochem. Fiziol.* 1985. V. 21. P. 463–469 (in Russian).
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Spectrotemporal processing differences between auditory cortical fast-spiking and regular-spiking neurons. *J. Neurosci.* 2008. V. 28. P. 3897–3910.
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Laminar diversity of dynamic sound processing in cat primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2010a. V. 103. P. 192–205.
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Columnar connectivity and laminar processing in cat primary auditory cortex. *PLoS One*, 2010b. V. 5: e9521.
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Spectrotemporal processing in spectral tuning modules of cat primary auditory cortex. *PLoS One*. 2012. V. 7 (2). e31537. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031537
- Atencio C.A., Sharpee T.O., Schreiner C.E. Hierarchical computation in the canonical auditory cortical circuit. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2009. V. 106. P. 21894—2189
- Atencio C.A., Schreiner C.E. Functional congruity in local auditory cortical microcircuits. *Neurosci.* 2016. V. 316. P. 402–419. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.12.057
- Atencio C.A., Sharpee T.O. Multidimensional receptive field processing by cat primary auditory cortical neurons. Neurosci. 2017. V. 359. P. 130–141. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience. 2017.07.003
- Bakhtin G.A., Bibikov N.G. Changes in sensitivity to interruption of the acoustic signal in the process of adaptation of the auditory system of the frog. *Acoustic Zh.* 1974. V. 19 (4). P. 614–616 (in Russian).
- Bar-Yosef O., Rotman Y., Nelken I. Responses of neurons in cat primary auditory cortex to bird chirps: effects of temporal and spectral contex. *J. Neurosci.* 2002. V. 22 (19). P. 8619–8632.

- Bibikov N.G. Cross-correlation analysis of auditory neuron activity in response to acoustic clicks. *Biofizika*. 1981. V. 26 (2). P. 339–345 (in Russian).
- Bibikov N.G. The relative significance of signal amplitude and rate of its change for spike generation in amphibian medullary auditory neurons. *J. Evol. Bioch. Physiol.* 2020. V. 56 (1). P. 63–74. https://doi.org/10.1134/s0022093020010081
- Bonham B.H., Cheung S.W., Godey B., Schreiner C.E. Spatial organization of frequency response areas and rate/level functions in the developing AI. J. *Neurophysiol.* 2004. V. 91 (2). P. 841–854. https://doi.org/10.1152/jn.00017.2003
- Britvina T., Eggermont J.J. Spectrotemporal receptive fields during spindling and non-spindling epochs in cat primary auditory cortex. *Neurosci*. 2008. V. 154 (4). P. 1576–1588.
- Brosch M., Schreiner C.E. Time course of masking curves in cat primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 1997. V. 77. P. 923–943.
- Brugge J.F., Dubrovsky N.A., Aitkin L.M., Anderson. D.J. Sensitivity of single neurons in the auditory cortex of cat to binaural stimulation: effects of varying interaural time and intensity. *J. Neurophysiol.* 1969. V. 32. P. 1005–1024.
- Brugge J.F., Reale R.A., Hind J.E., Chan J.C., Musicant A.D., Poon P.W. Simulation of free-field sound sources and its application to studies of cortical mechanisms of sound localization in the cat. *Hear. Res.* 1994. V. 73. P. 67–84.
- Brugge J.F., Reale R.A., Hind J.E. The structure of spatial receptive fields of neurons in primary auditory cortex of the cat. *J. Neurosci.* 1996. V. 16 (14). P. 4420–4437.
- Butler B.E., Hall A.J., Lomber S.G. High-field functional imaging of pitch processing in auditory cortex of the cat. *PLoS One* 2015. V. 10 (7). e0134362. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134362
- Calford M.B., Semple M.N. Monaural inhibition in cat auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 1995. V. 73. P. 1876–1891.
- Carrasco A., Lomber S.G. Neuronal activation times to simple, complex, and natural sounds in cat primary and non-primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2011. V. 106. P. 1166–1178.
- Cheung S.W., Nagarajan S.S., Bedenbaugh P.H., Schreiner C.E., Wang X., Wong A. Auditory cortical neuron differences under isoflurane versus pentobarbital anesthesia. *Hear. Res.* 2001. V. 156. P. 115–127.
- Chimoto S., Kitama T., Qin L., Sakayori S., Sato Y. Tonal response patterns of primary auditory cortex neurons in alert cats. *Brain Res.* 2002. V. 934 (1). P. 34–42. https://doi.org/10.1016/s0006-8993(02)02316

- De Boer E. On cochlear encoding: Potentialities and limitations of the reverse-correlation technique. *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. V. 63 (1) P. 115–135. https://doi.org/10.1121/1.381704
- Dinse H.R., Godde B., Hilger T., Reuter G., Cords S.M., Lenarz T., Von Seelen W. Optical imaging of cat auditory cortex cochleotopic selectivity evoked by acute electrical stimulation of a multi-channel cochlear implant. Eur. J. Neurosci. 1997. V. 9. P. 113–119.
- Dong C., Qin L., Liu Y., Zhang X., Sato, Y. (2011). Neural responses in the primary auditory cortex of freely behaving cats while discriminating fast and slow clicktrains. *PLoS One*, 2011. V. 6 (10). e25895. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025895
- Eggermont J.J. Rate and synchronization measures of periodicity coding in cat primary auditory cortex. *Hear. Res.* 1991. V. 56. P. 153–167.
- Eggermont J.J. Stimulus induced and spontaneous rhythmic firing of single units in cat primary auditory cortex. Hear. Res. 1992. V. 61 (1–2). P. 1–11. https://doi.org/10.1016/0378-5955(92)90029m
- Eggermont J.J. Temporal modulation transfer functions for AM and FM stimuli in cat auditory cortex. Effects of carrier type, modulating waveform and intensity. *Hear. Res.* 1994. V. 74 (1–2). P. 51–66. https://doi.org/10.1016/0378-5955(94)90175-9
- Eggermont J.J. Representation of spectral and temporal sound features in three cortical fields of the cat. Similarities outweigh differences. *J. Neurophysiol.* 1998. V. 80 (5). P. 2743–2764. https://doi.org/10.1152/jn.1998.80.5.2743
- Eggermont J.J. Neural correlates of gap detection in three auditory cortical fields in the cat. *J. Neurophysiol.* 1999. V. 81. P. 2570–2581.
- Eggermont J.J. Neural responses in primary auditory cortex mimic psychophysical, across-frequency-channel, gap-detection thresholds. *J. Neurophysiol.* 2000. V. 84. P. 1453–1463.
- Eggermont J.J. Temporal modulation transfer functions in cat primary auditory cortex: separating stimulus effects from neural mechanisms. *J. Neurophysiol.* 2002. V. 87. P. 305–321.
- Eggermont J.J. Context dependence of spectro-temporal receptive fields with implications for neural coding. *Hear. Res.* 2011. V. 271. P. 123–132.
- Eggermont J.J., Komiya H. Moderate noise trauma in juvenile cats results in profound cortical topographic map changes in adulthood. *Hear. Res.* 2000. V. 142. P. 89–101.
- Eisenman L Neural encoding of sound location: an electrophysiological study in auditory cortex (AI) of the cat using free field stimuli. *Brain Res.* 1974. V. 75. P. 203–214.
- Evans E., Whitfield I. Classification of unit responses in the auditory cortex of the unanaesthetized and unrestrained cat. *J. Physiol.* 1964. V. 171. P. 476–793.
- Fallon J.B., Shepherd R.K., Irvine D.R.F. Effects of chronic cochlear electrical timulation after an extended period of profound deafness on primary auditory cortex organization in cats. *Europ. J. Neurosci.* 2013. V. 39 (5). P. 811–820. https://doi.org/10.1111/ejn.12445

- Fallon J.B., Shepherd R.K., Nayagam D.A.X., Wise A.K., Heffer L.F., Landry T.G., Irvine D.R.F.Effects of deafness and cochlear implant use on temporal response characteristics in cat primary auditory cortex. *Hear. Res.* 2014. V. 315. P. 1–9. https://doi.org/10.1016/j.heares.2014.06.001
- Fishbach A., Nelken I., Yeshurun Y. Auditory edge detection: a neural model for physiological and psychoacoustical responses to amplitude transients. *J. Neuro-physiol.* 2001. V. 85. P. 2303–2323.
- Gerstein G.L., Kiang N.Y. Responses of single units in the auditory cortex. *Experimental Neurology*. 1964. V. 10 (1). P. 1–18. https://doi.org/10.1016/0014-4886(64)90083-4
- Goldstein M.H., Hall II J.L., Butterfield B.O.Single unit activity in the primary auditory cortex of unanesthetized cats *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968. V. 43. P. 444–455.
- Gehr D.D., Komiya H., Eggermont J.J. Neuronal responses in cat primary auditory cortex to natural and altered species-specific calls. *Hear. Res.* 2000. V. 150. P. 27–42.
- Gourevitch B., Eggermont J.J. Spatial representation of neural responses to natural and altered conspecific vocalizations in cat auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2007. V. 97. P. 144–158.
- Gourévitch B., Eggermont J.J. Spectrotemporal sound density dependent long-term adaptation in cat primary auditory cortex. *Eur. J. Neurosci.* 2008. V. 27. P. 3310—3321.
- Gourévitch B., Noreña A., Shaw G., Eggermont J.J. Spectrotemporal receptive fields in anesthetized cat primary auditory cortex are context dependent. *Cerebral Cortex* 2009. V. 19 (6). P. 1448–1461. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn184
- Hall J.L., Goldstein M.H. Representation of binaural stimuli by single units in primary auditory cortex of unanesthetized cats. *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968. V. 43 (3). P. 456–461. https://doi.org/10.1121/1
- Hall A.J., Lomber S.G. High-field fMRI reveals tonotopically-organized and core auditory cortex in the cat. *Hear. Res.* 2015. V. 325. P. 1–11.
- Harper N.S., Schoppe O., Willmore B.D., Cui Z., Schnupp J.W., King A.J. Network receptive field modeling reveals extensive integration and multi-feature selectivity in auditory cortical neurons. *PLoS Comput. Biol.* 2016. V. 12. e1005113.
- He J., Hashikawa T., Ojima H., Kinouchi Y. Temporal integration and duration tuning in the dorsal zone of cat auditory cortex. *J. Neurosci.* 1997. V. 17 (7). P. 2615–2625.
- Heil P. Auditory cortical onset responses revisited. I. First-spike timing. *J. Neurophysiol.* 1997. V. 77. P. 2616–2641.
- Heil P., Rajan R., Irvine D.R. Sensitivity of neurons in cat primary auditory cortex to tones and frequency-modulated stimuli. I: Effects of variation of stimulus parameters. *Hear. Res.* 1992. V. 63. P. 108–134.
- Heil P., Rajan R., Irvine D.R. Topographic representation of tone intensity along the isofrequency axis of cat primary auditory cortex. *Hear. Res.* 1994. V. 76. P. 188–202.
- Hind J.E. An electrophysiological determination of tonotopic organization in auditory cortex of cat. *J. Neurophysiol.* 1953. V. 16. P. 473–489.

- Hubel D.H., Henson C.O., Rupert A., Galambos R. Attention units in the auditory cortex. *Science* 1959. V. 129. P. 1279–1280.
- Imaizumi K., Priebe N.J., Sharpee T.O., Cheung S.W., Schreiner C.E. Encoding of temporal information by timing, rate, and place in cat auditory cortex; *PLoS One* 2010. V. 5. e11531.
- Jenkins W.M., Merzenich M.M. Role of cat primary auditory cortex for sound-localization behavior. *J. Neuro-physiol.* 1984. V. 52 (5). P. 819–847.
- Imig T.J., Brugge, J.F. Sources and terminations of callosal axons related to binaural and frequency maps in primary auditory cortex of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1978. V. 182 (4). P. 637–660.
- Imig T.J., Reale R.A. Pattern of cortico-cortical connections related to tonotopic maps in cat auditory-cortex. J. Comp. Neurol. 1980. V. 192. P. 293–332.
- Imig T.J., Irons W.A., Samson F.R. Single unit and sound pressure level of selectivity to azimuthal direction noise bursts in cat high-frequency primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 1990 V. 63. P. 1448–1466.
- Katsuki Y., Watanabe T., Maruyama N. Activity of auditory neurons in upper levels of brain of cat. *J. Neurophysiol.* 1959. V. 22 (4). P. 343–359.
- Kim S., Manyam S.C., Warren, D.J., Normann R.A. Electrophysiological mapping of cat primary auditory cortex with multielectrode arrays. *Ann. Biomed. Eng.* 2006. V. 34. P. 300–309. https://doi.org/10.1007/s10439-005-9037-9
- Kok M.A., Stolzberg D., Brown T.A., Lomber S.G. Dissociable influences of primary auditory cortex and the posterior auditory field on neuronal responses in the dorsal zone of auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2015. V. 113 (2). P. 475–486. https://doi.org/10.1152/jn.00682.2014
- Kok M.A., Lomber S.G. Origin of the thalamic projection to dorsal auditory cortex in hearing and deafness. *Hear Res.* 2017. V. 343. P. 108–117. https://doi.org/10.1016/j.heares.2016.05.013
- Langner G., Dinse H.R., Godde B. A map of periodicity orthogonal to frequency representation in the cat auditory cortex. *Frontiers in Integrative Neurosci*. 2009. V. 3 Art. 27. https://doi.org/10.3389/neuro.07.027.2009
- Lee C.C., Imaizumi K., Schreiner C.E., Winer J.A., Concurrent tonotopic processing streams in auditory cortex. *Cereb. Cortex.* 2004a. V. 14. P. 441–451.
- Lee C.C., Schreiner C.E., Imaizumi K., Winer J.A., Tonotopic and heterotopic projection systems in physiologically defined auditory cortex. *Neuroscience*. 2004b. V. 128. P. 871–887.
- Lee C.C., Winer J.A., Connections of cat auditory cortex: I. Thalamocortical system. *J. Comp. Neurol.* 2008. V. 507. P. 1879–1900.
- Lee C.C., Winer J.A. Convergence of thalamic and cortical pathways in cat auditory cortex. *Hear. Res.* 2011. V. 274. P. 85–94.
- Lu T., Wang X. Temporal discharge patterns evoked by rapid sequences of wide- and narrowband clicks in the primary auditory cortex of cat. *J. Neurophysiol.* 2000. V. 84. P. 236–246.

- Luo F., Wang Q., Kashani A., Yan J. Corticofugal modulation of initial sound processing in the brain. *J. Neurosci.* 2008. V. 28 (45). 11615—11621. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3972-08.2008
- Ma H., Qin L., Dong C., Zhong R., Sato Y. Comparison of neural responses to cat meows and human vowels in the anterior and posterior auditory field of awake cats. *PLoS One* 2013. V. 8 (1). e52942. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052942
- Mendelson J.R., Cynader M.S. Sensitivity of cat primary auditory cortex (Al) neurons to the direction and rate of frequency modulation. *Brain Res.* 1985. V. 327 (1–2). P. 331–335.
- Mendelson J.R., Grasse K.L. A comparison of monaural and binaural responses to frequency modulated (FM) sweeps in cat primary auditory cortex. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 91. P. 435–454.
- Merzenich M.M., Knight P.L., Roth G.L. Representation of cochlea within primary auditory cortex in the cat. *J. Neurophysiol.* V. 38. 1975. P. 231–249.
- Mickey B.J., Middlebrooks J.C. Responses of auditory cortical neurons to pairs of sounds: correlates of fusion and localization. *J. Neurophysiol.* V. 86. P. 1333–1350.
- Mickey B.J., Middlebrooks J.C. Representation of auditory space by cortical neurons in awake cats. *Neuroscience*. 2003. V. 23. P. 8649–8663.
- Mickey B.J., Middlebrooks J.C. Sensitivity of auditory cortical neurons to the locations of leading and lagging sounds. *J. Neurophysiol.* 2005. V. 94 (2). P. 979—989. https://doi.org/10.1152/jn.00580.2004
- Middlebrooks J.C., Dykes R.W., Merzenich M.M., Binaural response-specific bands in primary auditory cortex (AI) of the cat: topographic organization orthogonal to isofrequency contours. *Brain Res.* 1980. V. 181. P. 31–48.
- Miller L.M., Escabí M.A., Read H.L., Schreiner C.E. Functional convergence of response properties in the auditory thalamocortical system. *Neuron*. 2001. V. 32. P. 151–160.
- Moshitch D., Las L., Ulanovsky N., Bar-Yosef O., Nelken I. Responses of neurons in primary auditory cortex (A1) to pure tones in the halothane-anesthetized cat. *J. Neurophysiol.* V. 95. P. 3756–3769.
- Moshitch D., Nelken I. The representation of interaural time differences in high-frequency auditory cortex. *Cerebral Cortex*. 2014. V. 26 (2). P. 656–668. https://doi.org/10.1093/cercor/bhu230
- Nakamoto K.T., Zhang J., Kitzes L.M. Temporal nonlinearity during recovery from sequential inhibition by neurons in the cat primary auditory cortex. *J. Neuro-physiol.* 2006. V. 95. P. 1897–1907.
- Nelken I., Prut Y., Vaadia E., Abeles M. In search of the best stimulus: An optimization procedure for finding efficient stimuli in the cat auditory cortex. *Hear. Res.* 1994. V. 72. P. 237–253.
- Nelken I., Rotman Y., Yosef O.B. Responses of auditory-cortex neurons to structural features of natural sounds. *Nature* 1999. V. 397 (6715). P. 154–157. https://doi.org/10.1038/16456
- Norena A.J., Gourevitch B., Pienkowsky M., Shaw G., Eggermont J.J. Increasing spectrotemporal sound density reveals an octave-based organization in cat primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2008. V. 28 (36). P. 8885—

- 8896.
- https://doi.org/10.1523/jneurosci.2693-08.2008
- Osanai H., Tateno T. Neural response differences in the rat primary auditory cortex under anesthesia with ketamine versus the mixture of medetomidine, midazolam and butorphanol. *Hear. Res.* 2016. V. 339. P. 69–79.
- Phillips D.P. Factors shaping the response latencies of neurons in the cat's auditory cortex. *Behav. Brain Res.* 1998. V. 93. P. 33–41.
- Phillips D.P., Cynader M.S. Some neural mechanisms in the cat's auditory cortex underlying sensitivity to combined tone and wide-spectrum noise stimuli. *Hear. Res.* 1985. V. 18. P. 87–102.
- Phillips D.P., Irvine D.R. Responses of single neurons in physiologically defined primary auditory cortex (AI) of the cat: frequency tuning and responses to intensity. *J. Neurophysiol.* 1981a. V. 45. P. 48–58.
- Phillips D.P., Irvine D.R. Responses of single neurons in physiologically defined area AI of cat cerebral cortex: sensitivity to interaural intensity differences. *Hear. Res.* 1981b. V. 4. P. 299–307.
- Phillips D.P., Hall S.E. Responses of single neurons in cat auditory cortex to time-varying stimuli: linear amplitude modulations. *Exp. Brain Res.* 1987. V. 67 (3). P. 479–492.
- Phillips D.P., Hall S.E. Response timing constraints on the cortical representation of sound time structure. *J. Acoust. Soc. Amer.* 1990. V. 88 (3). P. 1403–1411.
- Phillips D.P., Orman S.S., Musicant A.D., Wilson G.F. Neurons in the cat's primary auditory cortex distinguished by their responses to tones and wide-spectrum noise. *Hear. Res.* 1985. V. 18 (1). P. 73–86.
- Phillips D.P., Semple M.N., Calford M.B., Kitzes L.M. Level-dependent representation of stimulus frequency in cat primary auditory cortex. *Exp. Brain Res.* 1994. V. 102. P. 210–226.
- Phillips D.P., Taylor T.L., Hall S.E., Carr M.M., Mossop J.E. Detection of silent intervals between noises activating different perceptual channels: Some properties of "central" auditory gap detection. *J. Acoust. Soc. Amer.* 1997. V. 101 (6) P. 3694–3705. https://doi.org/10.1121/1.419376
- Pienkwoski M., Shaw G., Eggermont J.J. Wiener-Volterra characterization of neurons in primary auditory cortex using Poisson-distributed impulse train inputs. *J. Neurophysiol.* 2009. V. 101. P. 3031–3041.
- Pienkowski M., Eggermont J.J. Sound frequency representation in primary auditory cortex is level tolerant for moderately loud, complex sounds. *J. Neurophysiol.* 2011. V. 106. P. 1016–1027.
- Poirier P., Jiang H., Lepore F., Guillemot J.-P. Positional, directional and speed selectivities in the primary auditory cortex of the cat. *Hear. Res.* 1997. 113 (1–2). P. 1–13.
 - https://doi.org/10.1016/s0378-5955(97)00126-3
- Qin L., Kitama T., Chimoto S., Sakayori S., Sato Y. Time course of tonal frequency-response-area of primary auditory cortex neurons in alert cats. *Neuroscience Research*, 2003. V. 46 (2). P. 145–152. https://doi.org/10.1016/s0168-0102(03)00034-8
- Qin L., Sakai M., Chimoto S., Sato Y. (2004a). Interaction of excitatory and inhibitory frequency-receptive fields

- in determining fundamental frequency sensitivity of primary auditory cortex neurons in awake cats. *Cerebral Cortex*. 2004a. 15 (9). P. 1371–1383. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi019
- Qin L., Chimoto S., Sakai M., Sato Y. (20046). Spectral-shape preference of primary auditory cortex neurons in awake cats. *Brain Research*. 2004b. V. 1024(1–2). P. 167–175. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2004.07.061
- Qin L., Chimoto S., Sakai M., Wang J., Sato Y. (2007) Comparison between offset and onset responses of primary auditory cortex ON-OFF neurons in awake cats. *J. Neurophysiol.* 97. P. 3421–3431.
- Qin L., Wang J., Sato Y. Heterogeneous neuronal responses to frequency modulated tones in the primary auditory cortex of awake cats. *J. Neurophysiol.* 2008a. V. 100. P. 1622–1634.
- Qin L., Wang J., Sato Y. Representations of cat meows and human vowels in the primary auditory cortex of awake cats. *J. Neurophysiol.* 2008b. V. 99. P. 2305–2319.
- Qin L., Liu Y., Wang J., Li S., Sato Y. Neural and behavioral discrimination of sound duration by cats. *J. Neurosci.* 2009. V. 29 (50). P. 15650–15659.
- Rajan R., Aitkin L.M., Irvine D.R. Azimuthal sensitivity of neurons in primary auditory cortex of cats. II. Organization along frequency-band strips. *J. Neurophysiol*. 1990. V. 64 (3). P. 888–902. https://doi.org/10.1152/jn.1990.64.3.888
- Rajan R., Irvine D.R., Wise L.Z., Heil P. Effect of unilateral partial cochlear lesions in adult cats on the representation of lesioned and unlesioned cochleas in primary auditory cortex. *J. Comp. Neurol.* 1993. V. 338. P. 17–49.
- Read H.L., Miller L.M., Schreiner C.E., Winer J.A. Two thalamic pathways to primary auditory cortex. *Neuroscience* 2008. V. 152. P. 151–159.
- Reale R.A., Imig T.J. Tonotopic organization in auditory cortex of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1980. V. 192. P. 265–291
- Reale R.A., Brugge J.F. Directional sensitivity of neurons in the primary auditory (AI) cortex of the cat to successive sounds ordered in time and space. *J. Neurophysiol.* 2000. V. 84. P. 435–450.
- de Ribaupierre F., Goldstein M.H., Yeni-Komshian, G. Intracellular study of the cat's primary auditory cortex. *Brain Research*. 1972. V. 48. P. 185–204. https://doi.org/10.1016/0006-8993(72)90178-3
- De Ribaupierre F., Goldstein M.H., Yeni-Komshian G. Cortical coding of repetitive acoustical pulses. *Brain Research*. 1972. V. 48. P. 205–225.
- Rouiller E.M., Simm G.M., Villa A.E.P., De Ribaupierre Y., De Ribaupierre F., Auditory corticocortical interconnections in the cat evidence for parallel and hierarchical arrangement of the auditory cortical areas. *Exp. Brain Res.* 1991. V. 86. P. 483–505.
- Sakai M., Chimoto S., Qin L., Sato Y. Differential representation of spectral and temporal information by primary auditory cortex neurons in awake cats: Relevance to auditory scene analysis. *Brain Res.* 2009. V. 1265. P. 80–92.
- Schreiner C.E.. Mendelson J.R., Sulter M.L. Functional topography of cat primary auditory cortex: representa-

- tion of tone intensity. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 7. P. 105–127.
- Schreiner C.E., Calhoun B.M. Spectral envelope coding in cat primary auditory cortex: Properties of ripple transfer functions. *Auditory Neuroscience*. 1994. V. 1 (1). P. 39–61.
- Schreiner C.E. Spatial distribution of responses to simple and complex sounds in the primary auditory cortex. *Audiol. Neurootol.* 1998. V. 3. P. 104–122.
- Schreiner C.E., Mendelson J.R. Functional topography of cat primary auditory cortex: distribution of integrated excitation. *J. Neurophysiol.* 1990. V. 64. P. 1442–1459.
- Schreiner C.E., Mendelson J., Raggio M.W., Brosch M., Krueger K. Temporal processing in cat primary auditory cortex. *Acta Otolaryngol Suppl.* 1997. V. 532. P. 54–60.
- Schreiner C.E., Read H.L., Sutter M.L. Modular organization of frequency integration in primary auditory cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 2000. V. 23. P. 501–529.
- Schreiner C.E., Sutter M.L. Topography of excitatory bandwidth in cat primary auditory cortex: single-neuron versus multiple-neuron recordings. *J. Neurophysiol.* 1992. V. 68. P. 1487–1502.
- Schreiner C.E., Urbas J.V. Representation of amplitude modulation in the auditory cortex of the cat: comparison between cortical fields. *Hear. Res.* 1988. V. 32. P. 49–64.
- Seki S., Eggermont J.J., Changes in cat primary auditory cortex after minor-to-moderate pure-tone induced hearing loss. *Hear. Res.* 2002. V. 173. P. 172–186.
- Serkov F.N. Neuronal and synaptic mechanisms of cortical inhibition. *Neirofiziologiya*. 1985. V. 16 (3). P. 313–319 (in Russian). https://doi.org/10.1007/bf01065384
- Serkov F.N., Storozhuk V.M. Responses of neurons in the auditory cortex to sound stimuli. *Neirofiziologiya*. 1969. V. 1 (2). P. 113–120 (in Russian).
- Serkov F.N., Yanovskii E.S. Postsynaptic potentials of neurons of the cat auditory cortex. *Neurophysiology* 1971. V. 3. P. 251–259. https://doi.org/10.1007/BF01065273
- Serkov F.N., Yanovskii E.Sh., Tal'nov A.N. Effect of pentobarbital, chloralose, and urethane on inhibitory post-synaptic potentials of cortical neurons. *Neirofiziologiya*. 1974. V. 5 (4). P. 339–346 (in Russian).
- Sil'kis I.G., Rapoport S.Sh. Plastic reorganizations of the receptive fields of neurons of the auditory cortex and the medial geniculate body induced by microstimulation of the auditory cortex. *Neurosci Behav Physiol*. 1995. V. 25 (4) P. 322–339. https://doi.org/10.1007/BF02360045. PMID: 8570040
- Sovijarvi A.R.A., Sainio K. Neuroleptanalgesia and the function of the auditory cortex in the cat. *Anesthesiology*. 1972. V. 37. P. 406–412.
- Sovijarvi A.R.A. Detection of natural complex sounds by cells in the primary auditory cortex of the cat. *Acta Physiol. Scand.* 1975. V. 93. P. 318–335.
- Stumpf E., Toronchuk J.M., Cynader M.S. Neurons in cat primary auditory cortex sensitive to correlates of auditory motion in three dimensional space. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 88. P. 158–168.

- Suga N., Tsuzuki K. Inhibition and leveltolerant frequency tuning in the auditory cortex of the mustached bat. *J. Neurophysiol.* 1985. V. 53. P. 1109–1145.
- Sutter M.L., Schreiner C.E. Physiology and topography of neurons with multipeaked tuning curves in cat primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 1991. V. 65. P. 1207—1226.
- Sutter M.L., Schreiner C.E. Topography of intensity tuning in cat primary auditory cortex: single-neuron versus multiple-neuron recordings. *J. Neurophysiol.* 1995. V. 73. P. 190–204.
- Sutter M.L., Schreiner C.E., McLean M., O'Connor K.N., Loftus, W.C. Organization of inhibitory frequency receptive fields in cat primary auditory cortex. J. Neurophysiol. 1999. V. 82 (5). P. 2358–2371. https://doi.org/10.1152/jn.1999.82.5.2358
- Tan A.Y., Atencio C.A., Polley D.B., Merzenich M.M., Schreiner C.E., Unbalanced synaptic inhibition can create intensity-tuned auditory cortex neurons. *Neuro-sci.* 2007. V. 146. P. 449–462.
- Toronchuk J.M., Stumpf E., Cynader M.S. Auditory cortex neurons sensitive to correlates of auditory motion: underlying mechanisms. *Exp. Brain Res.* 1992. V. 88 (1). P. 169–180.
- Volkov I.O., Dembnovetskii O.F. Receptive fields of auditory cortical neurons in the cat. *Neurophysiology*. 1982.V. 13 (5). P. 328–333 (in Russian).
- Volkov I.O., Galazyuk A.V. Responses of auditory cortex neurons in unanesthetized cats to best-frequency tones. *Neurophysiology*. 1986. V. 17 (4). P. 360–367. https://doi.org/10.1007/bf01052348
- Volkov I.O., Galazyuk A.V. Formation of spike response to sound tones in cat auditory cortex neurons: Interaction of excitatory and inhibitory effects. *Neurosci*. 1991. V. 43 (2–3). P. 307–321.
- Volkov I.O., Galazyuk A.V. Peculiarities of inhibition in cat auditory cortex neurons evoked by tonal stimuli of various durations. *Exp Brain Res.* 1992. V. 91 (1). P. 115–120. https://doi.org/10.1007/bf00230019
- Watanabe T., Katsuki Y. Response patterns of single auditory neurons of the cat to speciesspecific vocalization. Japan. *J. Physiol.* 1974. V. 24 (2). P. 135–155. doi.org/10.2170/jiphysiol.24.135
- Wang X. Kadia S.C. Differential representation of speciesspecific primate vocalizations in the auditory cortices of marmoset and cat. *J. Neurophysiol.* 2001. V. 86. P. 2616–2620.
- Wang X., Lu T., Bendor D., Bartlett E. Neural coding of temporal information in auditory thalamus and cortex. *Neurosci*. 2008. V. 154 (1). P. 294–303. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2008.03.065
- Wang J., Qin L., Chimoto S., Tazunoki S., Sato Y. Response characteristics of primary auditory cortex neurons underlying perceptual asymmetry of ramped and damped sounds. *Neurosci*. 2014. V. 256. P. 309–321. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2013.10.042
- Winer J.A. Decoding the auditory corticofugal systems. *Hear. Res.* 2006. V. 207. P. 1–9.
- Winer J.A., Diamond I.T., Raczkowski D. Subdivisions of the auditory cortex of the cat: the retrograde transport of horseradish peroxidase to the medial geniculate body

- and posterior thalamic nuclei. *J. Comp. Neurol.* 1977. V. 176. P. 387–418.
- Winer J.A., Lee C.C. The distributed auditory cortex. *Hear. Res.* 2007. V. 229(1–2). P. 3–13. https://doi.org/10.1016/j.heares.2007.01.017
- Woody C.D., Zotova E., Gruen E. Multiple representations of information in the primary auditory cortex of cats. *Brain Res.* 2000. V. 868 (1). P. 56–65. https://doi.org/10.1016/s0006-8993(00)02276-9
- Yuan K., Shih J.Y., Winer J.A., Schreiner C.E. Functional networks of parvalbumin-immunoreactive neurons in cat auditory cortex. *J. Neurosci.* 2011. 31 (37). P. 13333–13342.
 - https://doi.org/10.1523/jneurosci.1000-11.2011
- Zhang J., Nakamoto K.T., Kitzes L.M. Modulation of level response areas and stimulus selectivity of neurons in cat primary auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2005. V. 94 (4). P. 2263–2274. https://doi.org/10.1152/jn.01207.2004
- Zhang J., Nakamoto K.T., Kitzes L.M. Responses of neurons in the cat primary auditory cortex to sequential sounds. *Neurosci.* 2009. V. 161. P. 578–588.

- Zhang X., Qin L., Liu Y., Dong C., Sato Y. Cat's behavioral sensitivity and cortical spatiotemporal responses to the sweep direction of frequency-modulated tones. *Behav. Brain Res.* 2011. V. 217. P. 315–325.
- Zhang X., Yang P., Dong C., Sato Y., Qin L. Correlation between neural discharges in cat primary auditory cortex and tone-detection behaviors. *Behav. Brain Res.* 2012. V. 232 (1) P. 114–123. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.03.025
- Zotova E., Woody C.D., Gruen E. Multiple representations of information in the primary auditory cortex of cats: II.Stability and electrical microstimulation at coronal-pericruciate cortex of cat with change in early (<32 ms) components of activity after conditioning classical conditioning of different facial movements. *Brain Res.* 2000, V. 868, P. 66–78.
- Zurita P., Villa A.E., de Ribaupierre Y., de Ribaupierre F., Rouiller E.M. Changes of single unit activity in the cat's auditory thalamus and cortex associated to different anesthetic conditions. *Neurosci. Res.* 1994. V. 19. P. 303–316.

———— ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА ——

УЛК 159.9.072

АНАЛИЗ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ СТРАТЕГИЙ КАТЕГОРИАЛЬНОГО ЗРИТЕЛЬНОГО ПОИСКА

© 2021 г. А. А. Дренева^{1,2,*}, А. Н. Кричевец¹

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
 125009 Москва, Моховая, д. 9, стр. 11, Россия
 ² Российская академия народного хозяйства и государственной службы при Президенте РФ
 119571 Москва, проспект Вернадского, д. 82, стр. 1, Россия

*E-mail: anna.dreneva@msupsy.ru Поступила в редакцию 12.12.2020 г. После доработки 25.01.2021 г. Принята к публикации 25.01.2021 г.

Исследования в области зрительного восприятия и, в частности, экстрафовеального анализа, базируются на предпосылке о том, что перцептивные процессы работают у большинства людей сходным образом, и потому фокусируются в основном на усредненных показателях скорости и эффективности поиска. В то же время результаты других исследований показывают выраженные межиндивидуальные различия даже при выполнении задач, обеспечиваемых довольно низкоуровневыми процессами. В рамках настоящей работы было проведено экспериментальное исследование на выборке из 29 человек, задачей которых был категориальный поиск изображения целевой пирамиды среди трех дистракторов. Результаты выполнения проб оценивались как в среднем по выборке, так и отдельно по каждому испытуемому. Анализ полученных данных позволяет говорить о наличии индивидуальных стратегий выполнения задания: существенно различается уровень использования экстрафовеального анализа при планировании саккад. Различается также динамика этого уровня в процессе тренировки. Результаты исследования указывают на важность учета индивидуальных стратегий в исследованиях категориального зрительного поиска.

Ключевые слова: межиндивидуальные различия, зрительный поиск, категориальный поиск, экстрафовеальное восприятие, перцептивные стратегии

DOI: 10.31857/S0235009221020050

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия зрительный поиск активно изучается в рамках психофизиологических исследований, результаты которых позволили выявить его основные закономерности. Эффективность поиска могут определять как простые перцептивные характеристики объектов (Wolfe, Horowitz, 2017), так и семантическая информация о категории объекта (Chen, Zelinsky, 2006; Zelinsky et al., 2013). В случае ориентации на информацию о категории объекта поиск называется категориальным, а целью является не конкретное изображение, а класс предметов (категория). Такая задача достаточно типична для повседневной жизни, поскольку мы часто ищем не конкретный предмет, а представителя класса (кафе, чтобы поесть, урну, чтобы выбросить мусор) с заранее не определенными характеристиками.

Поиск цели по ее заранее предъявленному изображению обладает большими скоростью и точностью (Vickery et al., 2005), однако и в случае

категориального поиска нахождение цели происходит быстрее, чем если бы поиск осуществлялся случайным перебором стимулов. Например, в исследовании (Yang, Zelinsky, 2009) показано, что первая саккада значимо чаще случайного направлена к целевому стимулу (неопределенному изображению плюшевого мишки среди других игрушек), а управляемость и эффективность поиска растут по мере увеличения информации о цели (Schmidt, Zelinsky, 2009).

Такие результаты указывают на то, что саккаде к целевому объекту предшествует предварительная обработка всего зрительного поля с выделением наиболее вероятных кандидатов на роль цели. Иными словами, зрительный поиск, очевидно, обеспечивается не только фовеальной областью сетчатки, на которую проецируется до 5 угл. град. зрительного поля, но также экстрафовеальной областью, которая охватывает все остальное зрительное поле (Cimminella et al., 2020). Несмотря на сниженные характеристики остроты зрения вне фовеальной области, экстрафовеальное вос-

приятие обладает достаточно широкими возможностями идентификации и категоризации визуальных стимулов (Strasburger et al., 2011).

Большинство исследований зрительного восприятия посвящено поиску универсальных закономерностей восприятия и поэтому используются усредненные тенденции по всей выборке. Это вполне разумно в тех случаях, когда перцептивная задача затрагивает, в основном, низкоуровневые процессы, которые с высокой степенью вероятности работают у большинства людей сходным образом. Однако в других случаях показаны значительные межиндивидуальные различия в обработке зрительных стимулов.

Например, в исследовании восприятия лиц как довольно сложных объектов (Wang et al., 2012) было выявлено, что степень целостности обработки лиц у конкретного индивида определяет эффективность их распознавания, причем эта взаимосвязь оказалась специфичной именно для обработки лиц и не связанной с более общими аспектами когнитивной обработки, такими как внимание или интеллект.

Логично предположить, что и в случае категориального поиска, в котором семантический уровень играет значительную роль, межиндивидуальные различия в перцептивных стратегиях могут приобретать большее значение. Эти различия были обнаружены, например, в проведенных при помощи нейровизуализации исследованиях поиска объектов из знакомых категорий в естественных сценах. Было показано, что подготовительные процессы происходят в объектно-избирательной зрительной коре, а не только в ранней, что свидетельствует о том, что обнаружение сложных объектов выборочно опосредуется предварительными процессами на более высоких уровнях зрительного восприятия (Peelen, Kastner, 2011). Более того, анализ межиндивидуальных различий в этом исследовании выявил, что участники с более выраженной активацией ранней зрительной коры хуже справились с задачей категориального поиска. Интерпретируя эти данные, авторы рассуждают о том, что испытуемые с такой особенностью готовились к обнаружению определенных визуальных характеристик вместо или в дополнение к поиску более абстрактных признаков категории, а такая стратегия в условии естественных сцен является менее выгодной.

Межиндивидуальные различия в рамках категориального поиска ярко проявляются в исследованиях экспертного восприятия на выборках людей, обладающих экспертным уровнем работы с определенным классом объектов. Различия в восприятии экспертов и непрофессионалов затрагивают не только характеристики скорости и эффективности, но также анатомо-функциональные параметры: в целом ряде исследований было

показано привлечение специализированных областей мозга для обработки стимулов из экспертной области, по сравнению с другими категориями объектов (McGugin et al., 2014; 2015). Вместе с тем эта нейронная специализация обладает высокой степенью специфичности: например, в исследовании (Bukach et al., 2010) было обнаружено, что специалисты по современным автомобилям продемонстрировали экспертный уровень дискриминации и целостной обработки только на изображениях современных автомобилей, но не ретро-, что подтверждает идею о том, что высокая степень специализации может не распространяться на отдельные субкатегории, даже если они до некоторой степени разделяют общие перцептивные и концептуальные характеристики, а обобщение происходит скорее внутри одного домена, а не между доменами.

В недавнем обзоре (Reeder, 2017) сообщалось, что межиндивидуальные различия в зрительном восприятии могут иметь значительное влияние на результаты экспериментов и их интерпретацию. В качестве факторов, определяющих межиндивидуальные различия, были названы различия в площади и функциональности зоны VI, адекватность подготовительных нейронных процессов перед выполнением задачи, уровень перцептивного опыта с категорией объекта.

Настоящая работа является продолжением серии исследований категориального поиска геометрических фигур (Кричевец и др., 2017; Дренева и др., 2019). В рамках данной работы мы сфокусировались на межиндивидуальных различиях в использовании экстрафовеального анализа в процессе категориального поиска геометрических фигур. Тем самым мы готовим почву для более детального анализа индивидуальных стратегий применения экстрафовеальной обработки зрительного поля в подобных задачах.

ОПИСАНИЕ МЕТОДИКИ

Участники. В эксперименте приняли участие 29 человек в возрасте от 19 до 28 лет с нормальным или корректированным до нормального зрением. Все участники были заранее ознакомлены с процедурой эксперимента и дали свое согласие на участие в исследовании.

Аппаратно-программное обеспечение. Для записи движений глаз использовали айтрекер SMI RED 120 Hz и программный комплекс iViewX. Для предъявления стимулов использовали программу Experiment Center 3.3; стимулы показывали на мониторе с диагональю экрана 19 дюймов и частотой обновления 60 Hz.

Стимулы и дизайн эксперимента. Стимулами служили изображения правильных пирамид. Рисунок получался проекцией трехмерной фигуры

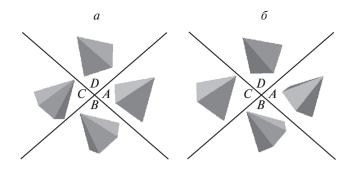


Рис. 1. Образцы стимульных слайдов:

a-в секторе А расположена 4-угольная пирамида, в секторе В – 5-угольная, в С – 6-угольная, в D – 3-угольная; $\delta-$ в секторе А расположена 5-угольная пирамида, в секторе В – 6-угольная, в С – 4-угольная, в D – 3-угольная. Согласно инструкции, целевым стимулом была либо 4-угольная, либо 5-угольная пирамида.

на плоскость экрана. Угол между направлением проекции пирамиды и плоскостью ее основания составлял 25°, т.е. пирамида виделась как бы немного сверху, пирамиды были повернуты на 45° по или против часовой стрелки вокруг направления проекции с основанием строго внизу. Каждая проба содержала слайд с четырьмя пирамидами (трех-, четырех-, пяти- и шестиугольной), центр которых находился на расстоянии 4—6° от центра экрана (рис. 1). Под трех-, четырех-, пяти- и шестиугольной пирамидами мы понимаем пирамиды с соответствующим количеством углов осно-

вания (от 3 до 6). Варьировались факторы типа цели (4- или 5-угольная пирамида) и нахождения в одном из четырех секторов (квазирандомизированным образом). В рамках данного исследования рассматриваются результаты выполнения 29 испытуемыми по 96 проб каждый.

Процедура. В начале эксперимента каждый испытуемый проходил 12-точечную калибровку айтрекера; ошибка точности не более 0.5° считалась удовлетворительной. После выполнения калибровки участнику показывали текст общей инструкции на все пробы, согласно которой его задачей было находить целевую 4- или 5-угольную пирамиду среди четырех пирамид (3-, 4-, 5- и 6-угольной) как можно быстрее и точнее. Далее перед каждой пробой на экран выводили название целевой пирамиды, например: "Найдите 4-угольную пирамиду". После прочтения этого слайда испытуемый нажимал на пробел; затем на экране появлялся фиксационный крест, на который нужно было смотреть в течение 500 мс. после чего возникал слайд с четырьмя пирамидами в отдельных секторах -A, B, C, D. Как только испытуемый находил целевую пирамиду, он должен был нажать на пробел, в результате чего слайд менялся на маскирующее изображение (рис. 2). Затем испытуемый называл букву сектора с целевой фигурой; все ответы записывал экспериментатор.

Перед началом описанного здесь этапа эксперимента испытуемому предъявлялась тренировочная серия (16 проб) и серия, в которой ему

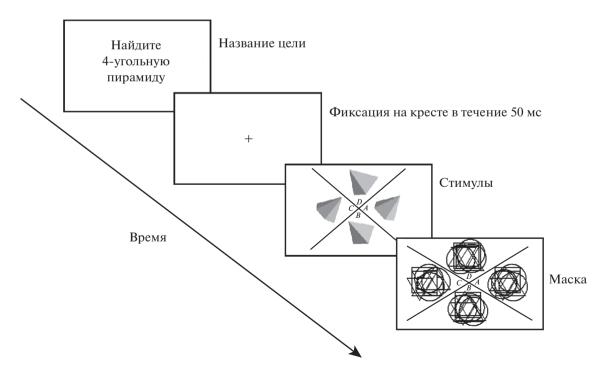


Рис. 2. Последовательность слайдов в каждой пробе.

предлагалось решать задачу без движений глаз (результаты этих серий здесь не рассматриваются).

Обработка данных. Главным образом, нас интересовал параметр эффективности экстрафовеального анализа, который рассчитывался следующим образом. При помощи программы BeGaze 3.3 каждый слайд со стимулами делился на пять секторов: четыре сектора А, В, С, D с фигурами и центральный, откуда начиналась каждая проба. Затем фиксировали последовательность посещенных секторов, причем возвраты в уже посещенный сектор не учитывали. Если предположить, что экстрафовеальное восприятие не используется при поиске, целевая зона может быть посещена с равной вероятностью первой, второй, третьей или четвертой, и тогда средний порядковый номер посещения целевой зоны будет (1 + 2 + +3+4)/4 = 2.5 - c этим числом сравнивался порядковый номер целевой зоны. Если показатель 'порядковый номер посещения целевой зоны" (ниже мы называем этот показатель FirstT) колеблется вокруг 2.5, мы можем предположить, что поиск совершался с использованием именно фовеального зрения, а данные экстрафовеального анализа не учитывались. Если же FirstT значимо ниже 2.5, значит, имела место некоторая предварительная обработка нескольких стимулов одновременно.

Предварительный анализ данных осуществляли с использованием языка программирования Python; статистическую обработку проводили при помощи пакета IBM SPSS версия 21.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего было проанализировано 2784 пробы по 29 испытуемым. Анализ результатов включал в себя два этапа. На первом проводилась оценка экстрафовеального восприятия всей выборки в целом. На втором этапе мы сфокусировались на индивидуальных стратегиях испытуемых.

Анализ результатов в среднем по выборке. Анализ правильности ответов всей выборки в целом показал, что задача поиска целевой пирамиды оказалась достаточно трудной для большинства испытуемых: средний процент правильных ответов составил 72.9 ± 11.9 , медиана — 72.1% при минимуме 50% и максимуме 93.1%. Далее в анализе учитывались только те пробы, в которых был дан правильный ответ. Сравнение среднего порядкового номера посещения целевой зоны (FirstT) по всей выборке, равного 2.28, с 2.5 с использованием одновыборочного t-теста показало t(28) = 4.9, p < 0.0001, что свидетельствует о надежном вовлечении экстрафовеального анализа в процесс категориального поиска в среднем.

Анализ динамики изменения порядкового номера посещения целевой зоны (FirstT) на протяжении

эксперимента, которая рассчитывалась как корреляция между значением FirstT и номером пробы, выявил практически нулевое значение при оценке всей выборки в среднем: среднее значение корреляции равнялось 0.0004 ± 0.16 . Однако обнаружилось, что те участники, которые в начале эксперимента более активно применяли экстрафовеальный анализ, с каждой пробой чаще всего использовали его все меньше, и наоборот, респонденты с большим показателем FirstT чаше всего его улучшали. Мы посчитали корреляцию между регрессионным коэффициентом, характеризующим динамику FirstT в течение эксперимента, и средним значением FirstT для данного участника. Соответствующие значения корреляции Спирмена составили -0.46, p = 0.011, Пирсона -0.5, p = 0.006. На рис. 3 для каждого участника его абсцисса задана средним значением FirstT по первой трети эксперимента (серии 3 и 4), а ордината средним FirstT по последней трети (серии 7 и 8). На рис. 3 изображен график рассеяния средних индивидуальных значений FirstT по первым 32 пробам (ось X) и последним 32 пробам (ось Ү) из 96 проб каждого респондента. Мы видим, что приблизительно постоянными оказываются значения в районе 2.5, большие значения уменьшаются, меньшие увеличиваются. Значения более 2.5, возможно, являются результатом случайных вариаций или систематических смещений, что может стать предметом дальнейших исследований. Соотношение дисперсий, характеризующих разброс этих показателей во всей выборке, 0.121 в первой трети против 0.075 в третьей, т.е. имеет место тенденция к стабилизации средних FirstT.

Межиндивидуальные различия наглядно представлены на рис. 4: несмотря на то, что мода распределения находится в области 2.5, результаты 13 респондентов меньше 2.3. Условно можно выделить их в группу использующих экстрафовеальный анализ, остальные 17 участников (столь же условно) демонстрируют случайные вариации среднего вокруг 2.5.

Чтобы проиллюстрировать динамику, которая понимается как корреляция между FirstT и номером пробы, и особенности индивидуальных перцептивных стратегий, рассмотрим два крайних противоположных случая. Один из участников (Т) очень активно использовал(а) экстрафовеальный анализ в начале эксперимента, но с каждой пробой эта тенденция угасала (рис. 5, а): для этого vчастника средний FirstT по всем пробам равнялся 1.79, p < 0.0001, а коэффициент регрессии по динамике изменения FirstT составил 0.38, p = 0.0015(обе значимости выдерживают поправку Бонферрони). Кроме того, у этого участника процент верных ответов рос на протяжении эксперимента: коэффициент логистической регрессии равен 0.024, p = 0.003. Напротив, другой участник (Ir)

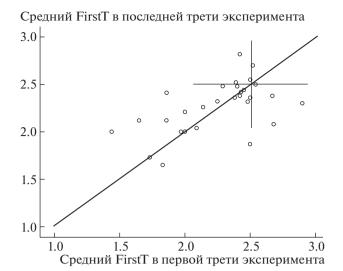


Рис. 3. Рассеяние индивидуальных средних по первой и третьей трети эксперимента.

По оси абсцисс отложен средний порядковый номер посещения целевой зоны (FirstT) в первой трети эксперимента, по оси ординат — аналогичный показатель в третьей трети эксперимента. Диагональ отграничивает тех, кто улучшил (уменьшил) показатель (под диагональю), от ухудшивших (над диагональю). Вертикальная и горизонтальная прямые отмечают значение 2.5. Видно, что имеющие в первой трети значение среднего FirstT меньше 2.5, как правило, его увеличивают, а начинающие эксперимент со значения больше 2.5, как правило, его уменьшают.

показал(а) увеличение степени применения экстрафовеального анализа (рис. 5, δ): среднее значение его/ее FirstT по всем пробам составило 2.24, коэффициент регрессии по динамике изменения FirstT был -0.23, p=0.009, а процент верных ответов несколько снизился от начала к концу эксперимента (логистическая регрессия -0.17, p=0.029) (обе значимости не выдерживают поправку Бонферрони, однако примем во внимание их согласованность).

Можно говорить о том, что некоторые участники в первых пробах использовали стратегию с активным вовлечением экстрафовеального распознавания и постепенно переходили к стратегии более тщательного изучения стимулов при помощи фовеального анализа, в то время как другие испытуемые, наоборот, сначала применяли более осторожную перцептивную стратегию, которая постепенно сменялась более уверенной и полагающейся на данные экстрафовеального анализа.

Особенно интересный пример разнонаправленной динамики индивидуальных показателей дает общее время выполнения пробы (GenT). На рис. 6 представлена эмпирическая CDF (Cumulative distribution function) значимостей индивидуальных коэффициентов корреляции между временем выполнения пробы и ее номером. Каждая

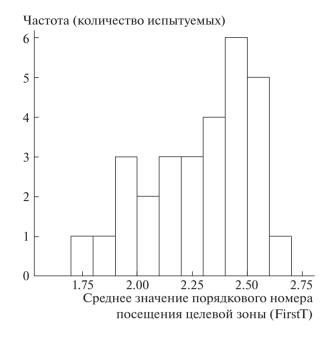


Рис. 4. Распределение средних значений порядкового номера посещения целевой зоны (FirstT) по всем испытуемым.

точка соответствует одному испытуемому, ее абсцисса — значимость (*p*-значение) коэффициента корреляции данного испытуемого. Левая сторона отражает увеличение общего времени, правая — уменьшение; значимость 0.995 по оси X показывает одностороннюю значимость, равную 0.005, для отрицательного коэффициента корреляции по данному испытуемому. По оси ординат откладывается накопленная эмпирическая частота для данного значения значимости (в процентах).

Отметим, что в случае истинности глобальной гипотезы H_0 , утверждающей, что для каждого испытуемого истинная корреляция равна нулю, р-значения в выборке будут распределены равномерно. В таком случае CDF будет колебаться вокруг прямой (с отклонениями, которые, в принципе, можно оценить статистически — например, критерием Колмогорова-Смирнова (Дренева и др., 2019)). CDF для нашей выборки приведена на рис. 6. Очевидно, что отличия от теоретической CDF равномерного распределения имеют систематический характер. Справа на рис. 6 мы видим данные участников, общее время у которых существенно снижается. Заметим, что значимости для восьми из них не превышают 0.0005 (левый "хвост" распределения у каждого из них "тяжелее" 0.9995), т.е. выдерживают поправку Бонферрони. Слева данные четырех участников показывают увеличение общего времени (значимости менее 0.0005 для трех участников, выдерживают поправку Бонферрони). Таким образом, можно

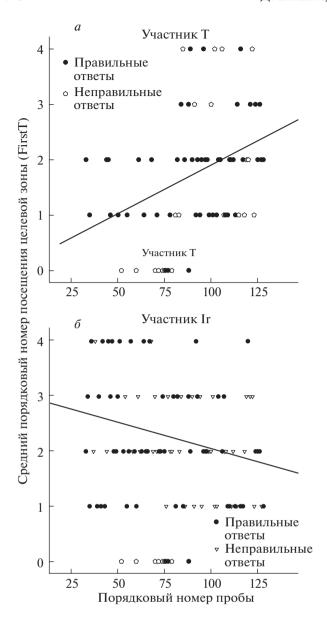


Рис. 5. Динамика изменения показателя порядкового номера посещения целевой зоны (FirstT) на протяжении эксперимента.

a — у участника T, δ — у участника Ir. На рисунке изображены значения FirstT в каждой пробе и регрессионная прямая.

считать обнаружение противоположных тенденций абсолютно належным.

Постепенное увеличение времени выполнения пробы с течением эксперимента может объясняться как накапливающейся усталостью, так и более тщательным и аккуратным поиском цели. В пользу последнего предположения говорит сопоставление коэффициента корреляции GenT и номера пробы, с одной стороны, и коэффициента логистической регрессии правильности ответа по номеру пробы, с другой. Корреляция между ними

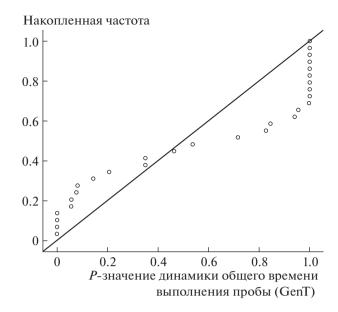


Рис. 6. Эмпирическая CDF значимостей коэффициентов корреляции общего времени выполнения пробы (GenT) и номера пробы. Теоретическая функция равномерного распределения представлена в виде диагональной линии.

составила 0.3, т.е. рост времени сопровождается обычно увеличением частоты правильных ответов. Это означает также, что уменьшение общего времени может объясняться не только тренировкой, но и снижением аккуратности выполнения залачи.

Результаты исследования подтверждают данные о том, что категориальный поиск осуществляется с использованием достаточно высокоуровневых процессов и контролируется "сверху вниз" (Rosenholtz et al., 2012; Yang, Zelinsky, 2009). В нашей работе показано, что экстрафовеальный анализ определяется не только низкоуровневыми перцептивными признаками объектов, но также характеристиками более высокого уровня, обеспечиваемыми процессами категоризации. Важно заметить, что использованные в эксперименте стимулы были достаточно трудными, что проявилось в не слишком высоком среднем проценте правильных ответов; однако даже в ситуации такого уровня трудности стимулов участники достаточно эффективно использовали экстрафовеальный анализ.

Анализ результатов в среднем по выборке показал надежное вовлечение экстрафовеального анализа в процесс категориального поиска, а также отрицательную взаимосвязь между средним индивидуальным показателем эффективности экстрафовеального поиска и изменением уровня его использования на протяжении эксперимента.

Фокусом данного исследования выступили межиндивидуальные различия в степени исполь-

зования экстрафовеального анализа. Согласно результатам, участники достаточно сильно различались как по среднему значению эффективности экстрафовеального анализа, так и по его динамике на протяжении эксперимента. Отдельные участники отчетливо меняли свою стратегию с течением исследования, причем эти изменения, в зависимости от конкретного индивида, носили разнонаправленный характер. Так, некоторые испытуемые продемонстрировали уменьшение количества посещаемых секторов до обнаружения цели, т.е. повышении роли экстрафовеального анализа в решении задачи. Другие участники, которые изначально более успешно распознавали стимулы и имели более высокие показатели эффективности экстрафовеального анализа, продемонстрировали их ухудшение в ходе эксперимента, возможно, повышая при этом процент правильных ответов. Еще более ярко различия проявились в динамике общего времени категориального поиска. Также можно предположить, что на эффективность поиска повлияли такие факторы, как индивидуальные характеристики участников, их перцептивные и когнитивные стратегии, а также ситуационная мотивация. Эти результаты согласуются с другими работами в этой области (Gandini et al., 2008; Wang et al., 2012; Fromer et al., 2015) и подтверждают важность учета индивидуальных особенностей в исследованиях зрительного восприятия.

ВЫВОДЫ

Результаты проведенного исследования позволяют сделать вывод о том, что при решении задачи на категориальный зрительный поиск геометрических фигур наблюдаются выраженные межиндивидуальные различия в степени использования экстрафовеального анализа, а также в динамике его применения. Полученные данные демонстрируют наличие межиндивидуальных различий и перцептивных стратегий отдельных испытуемых, причины которых представляют самостоятельный интерес.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 18-013-00869.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной статьи подтвердили отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дренева А.А., Кричевец А.Н., Чумаченко Д.В., Шварц А.Ю. Экстрафовеальный анализ категори-

- ально заданных трехмерных фигур. *Сибирский пси-хологический журнал*. 2019. № 72. С. 68—92. https://doi.org/10.17223/17267080/72/4
- Кричевец А.Н., Шварц А.Ю., Чумаченко Д.В., Дренева А.А. Возможности экстрафовеального восприятия геометрических фигур. *Вопросы психологии*. 2017. № 6. С. 117—128.
- Bukach C.M., Phillips W.S., Gauthier I. Limits of generalization between categories and implications for theories of category specificity. *Attent. Percept. Psychophys.* 2010. T. 72. № 7. C. 1865–1874. https://doi.org/10.3758/APP.72.7.1865
- Chen X., Zelinsky G.J. Real-world visual search is dominated by top-down guidance. *Vision Research*. 2006. T. 46. № 24. C. 4118–4133. https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.08.008
- Cimminella F., Della Sala S., Coco M.I. Extra-foveal Processing of Object Semantics Guides Early Overt Attention During Visual Search. *Attent. Percept. Psychophys.* 2020. C. 1–16. https://doi.org/10.3758/s13414-019-01955-6
- Frömer R., Dimigen O., Niefind F., Krause N., Kliegl R., Sommer W. Are individual differences in reading speed related to extrafoveal visual acuity and crowding? *PLoS One*. 2015. T. 10. № 3. C. e0121986. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121986
- Gandini D., Lemaire P., Dufau S. Older and younger adults' strategies in approximate quantification. *Acta Psychologica*. 2008. T. 129. № 1. C. 175–189. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2008.05.009
- McGugin R.W., Van Gulick A.E., Tamber-Rosenau B.J., Ross D.A., Gauthier I. Expertise effects in face-selective areas are robust to clutter and diverted attention, but not to competition. *Cerebral Cortex.* 2015. T. 25. № 9. C. 2610–2622. https://doi.org/10.1093/cercor/bhu060
- McGugin R.W., Newton A.T., Gore J.C., Gauthier I. Robust expertise effects in right FFA. *Neuropsychologia*. 2014. T. 63. C. 135–144. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.08.029
- Peelen M.V., Kastner S. A neural basis for real-world visual search in human occipitotemporal cortex. *Proc.Nat. Acad. Sci.* 2011. T. 108. № 29. C. 12125–12130. https://doi.org/10.1073/pnas.1101042108
- Reeder R.R. Individual differences shape the content of visual representations. *Vision Research*. 2017. T. 141. C. 266–281. https://doi.org/10.1016/j.visres.2016.08.008
- Rosenholtz R., Huang J., Ehinger K.A. Rethinking the role of top-down attention in vision: Effects attributable to a lossy representation in peripheral vision. *Frontiers in psychology*. 2012. T. 3. C. 13–20. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00013
- Schmidt J., Zelinsky G.J. Short article: Search guidance is proportional to the categorical specificity of a target cue. *Quarterly J. Exp. Psychol.* 2009. T. 62. № 10. C. 1904–1914. https://doi.org/10.1080/17470210902853530
- Strasburger H., Rentschler I., Jüttner M. Peripheral vision and pattern recognition: A review. *J. Vision*. 2011. T. 11. № 5. C. 13–13. https://doi.org/10.1167/11.5.13

- Vickery T.J., King L.W., Jiang Y. Setting up the target template in visual search. *J. Vision*. 2005. T. 5. № 1. C. 8–9. https://doi.org/10.1167/5.1.8
- Wang R., Li J., Fang H., Tian M., Liu J. Individual differences in holistic processing predict face recognition ability. *Psychological Science*. 2012. T. 23. № 2. C. 169–177.

https://doi.org/10.1177/0956797611420575

Wolfe J.M., Horowitz T.S. Five factors that guide attention in visual search. *Nature Human Behaviour*. 2017. T. 1.

- № 3. C. 1—8. https://doi.org/10.1038/s41562-017-0058
- Yang H., Zelinsky G.J. Visual search is guided to categorically-defined targets. *Vision Research*. 2009. T. 49. № 16. C. 2095–2103. https://doi.org/10.1016/j.visres.2009.05.017
- Zelinsky G.J., Adeli H., Peng Y., Samaras D. Modelling eye movements in a categorical search task. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. T. 368. № 1628. C. 20130058. https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0058

Analysis of individual strategies in categorical visual search

A. A. Dreneva^{a, b, #} and A. N. Krichevets^a

^a Lomonosov Moscow State University
125009 Moscow, Mokhovaya, 11-9, Russia
 ^b Russian Presidential Academy of National Economy and Public Administration
119571 Moscow, Prospect Vernadskogo, 82, Russia
 [#]E-mail: anna.dreneva@msupsy.ru

Recent research in the field of visual perception and, in particular, extrafoveal analysis, states that perception works similarly in most people. Therefore, studies in the field focus mainly on average measurements of search speed and efficiency. At the same time, the results of other studies show pronounced individual differences even when performing tasks involving low-level processes. Within this work, we performed an experiment on a sample of 29 people, whose task was to find the target pyramid among three distractors, thus performing the task of categorical search. The results were evaluated both on average, globally for the sample, and separately for each subject. The data analysis revealed that individual strategies, as well as their dynamics throughout the experiment, varied significantly among different participants: the degree of the extrafoveal analysis involvement varied from practically imperceptible in some subjects to extremely pronounced in others. The dynamics of this type of analysis involvement had individual features as well. The findings of the study underline the importance of considering individual strategies in categorical visual search studies.

Key words: individual differences, visual search, categorical search, extrafoveal perception, perceptive strategies

REFERENCES

- Dreneva A.A., Krichevets A.N., Chumachenko D.V., Shvarts A.U. Ekstrafoveal'nyj analiz kategorial'no zadannyh trekhmernyh figure [Extrafoveal analysis of categorically defined stereometric shapes]. Sibirskij psihologicheskij zhurnal [*Siberian journal of psychology*]. 2019. № 72. P. 68–92 (in Russian). https://doi.org/10.17223/17267080/72/4
- Krichevets A.N., Shvarts A.U., Chumachenko D.V., Dreneva A.A. Vozmozhnosti ekstrafoveal'nogo vospriyatiya geometricheskih figure [The possibilities of extrafoveal perception of geometric shapes]. Voprosy psihologii [*The issues of psychology*]. 2017. № 6. P. 117–128 (in Russian).
- Bukach C.M., Phillips W.S., Gauthier I. Limits of generalization between categories and implications for theories of category specificity. *Attent. Percept. Psychophys.* 2010. V. 72. № 7. P. 1865–1874. https://doi.org/10.3758/APP.72.7.1865
- Chen X., Zelinsky G.J. Real-world visual search is dominated by top-down guidance. *Vision Research*. 2006. V. 46. № 24. P. 4118–4133. https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.08.008

- Cimminella F., Della Sala S., Coco M.I. Extra-foveal Processing of Object Semantics Guides Early Overt Attention During Visual Search. *Attent.*, *Percept. Psychophys.* 2020. P. 1–16.
 - https://doi.org/10.3758/s13414-019-01955-6
- Frömer R., Dimigen O., Niefind F., Krause N., Kliegl R., Sommer W. Are individual differences in reading speed related to extrafoveal visual acuity and crowding? *PLoS One*. 2015. V. 10. № 3. P. e0121986. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121986
- Gandini D., Lemaire P., Dufau S. Older and younger adults' strategies in approximate quantification. *Acta Psychologica*. 2008. V. 129. № 1. P. 175–189. 10.1016/j.actpsy.2008.05.009
- McGugin R.W., Van Gulick A.E., Tamber-Rosenau B.J., Ross D.A., Gauthier I. Expertise effects in face-selective areas are robust to clutter and diverted attention, but not to competition. *Cerebral Cortex.* 2015. V. 25. № 9. P. 2610–2622. https://doi.org/10.1093/cercor/bhu060
- McGugin R.W., Newton A.T., Gore J.C., Gauthier I. Robust expertise effects in right FFA. *Neuropsychologia*. 2014. V. 63. P. 135–144. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.08.029

- Peelen M.V., Kastner S. A neural basis for real-world visual search in human occipitotemporal cortex. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2011. V. 108. № 29. P. 12125–12130. https://doi.org/10.1073/pnas.1101042108
- Reeder R.R. Individual differences shape the content of visual representations. *Vision Research*. 2017. V. 141. P. 266–281.
 - https://doi.org/10.1016/j.visres.2016.08.008
- Rosenholtz R., Huang J., Ehinger K.A. Rethinking the role of top-down attention in vision: Effects attributable to a lossy representation in peripheral vision. *Front. Psychol.* 2012. V. 3. P. 13–20. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00013
- Schmidt J., Zelinsky G.J. Short article: Search guidance is proportional to the categorical specificity of a target cue. *Quarterly J. Exp. Psychol.* 2009. V. 62. № 10. P. 1904–1914. https://doi.org/10.1080/17470210902853530
- Strasburger H., Rentschler I., Jüttner M. Peripheral vision and pattern recognition: A review. *J. Vision*. 2011. V. 11. № 5. P. 13–15. https://doi.org/10.1167/11.5.13

- Vickery T.J., King L.W., Jiang Y. Setting up the target template in visual search. *J. Vision*. 2005. V. 5. № 1. P. 8–9. https://doi.org/10.1167/5.1.8
- Wang R., Li J., Fang H., Tian M., Liu J. Individual differences in holistic processing predict face recognition ability. *Psychological Science*. 2012. V. 23. № 2. P. 169–177. https://doi.org/10.1177/0956797611420575
- Wolfe J.M., Horowitz T.S. Five factors that guide attention in visual search. *Nature Human Behaviour*. 2017. V. 1. № 3. P. 1–8. https://doi.org/10.1038/s41562-017-0058
- Yang H., Zelinsky G.J. Visual search is guided to categorically-defined targets. *Vision Research*. 2009. V. 49. № 16. P. 2095–2103. https://doi.org/10.1016/j.visres.2009.05.017
- Zelinsky G.J., Adeli H., Peng Y., Samaras D. Modelling eye movements in a categorical search task. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. V. 368. № 1628. P. 20130058. https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0058

———— СЛУХОВАЯ СИСТЕМА ——

YIK 159.938.25 + 004.05

ВЛИЯНИЕ СЛУХОВОЙ LTP-ПОДОБНОЙ СТИМУЛЯЦИИ НА ОБРАБОТКУ ЗВУКОВЫХ СТИМУЛОВ

© 2021 г. А. Б. Ребрейкина^{1,2,*}, Д. Ф. Клеева^{1,3}, Г. А. Согоян^{1,2,3}, О. В. Сысоева^{1,2}

¹ Научно-технологический университет "Сириус" 354340 г. Сочи, Адлерский р-н, Олимпийский пр-т, д. 1, Россия

² ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук (ИВНД и НФ РАН) 117485 Москва, ул. Бутлерова, д. 5A, Россия

³ Национальный исследовательский университет "Высшая школа экономики" (НИУ ВШЭ) 101000 Москва, ул. Мясницкая, д. 20, Россия

> *E-mail: anna.rebreikina@gmail.com Поступила в редакцию 01.12.2020 г. После доработки 28.12.2020 г. Принята к публикации 19.01.2021 г.

Высокочастотная электрическая стимуляция вызывает усиление синаптической передачи между двумя нейронами, сохраняющееся продолжительное время (долговременная потенциация/longterm potentiation, LTP). Недавние исследования показали, что сенсорная (так называемая LTP-полобная, с частотой выше 9 Гп) стимуляция может вызывать эффекты, аналогичные тем, что проявляются после электрической стимуляции и характеризуют LTP. В единичных исследованиях на людях в слуховой модальности было показано, что после LTP-подобной стимуляции увеличиваются компонент N1, отражающий репрезентацию физических характеристик сигнала в слуховой коре, и компонент MMN, связываемый с различимостью стимулов. В настоящем исследовании в дополнение к предыдущим работам исследовали эффекты стимуляции не только непосредственно после стимуляции, а также при последующем визите в лабораторию. Мы использовали пассивную оддболл парадигму с двумя редкими (10% каждый) девиантными тонами (980 и 1020 Гц) и стандартным (80%) тоном 1000 Гц. Эту парадигму предъявляли три раза: до (контрольная серия), сразу после LTPподобной стимуляции и через 7—35 дней. LTP-подобную стимуляцию проводили с использованием тона 1020 Гц, предъявляемого в течение трех минут с синусоидальной модуляцией амплитуды с частотой 26 Гц. Сразу после стимуляции компонент N1 уменьшился на стимулы с частотой 980 и 1000 Гц, а на стимул, который использовался для стимуляции (1020 Гц), этот компонент не изменился. Мы полагаем, что это может быть связано с механизмом латерального торможения. Однако во второй визит в лабораторию данный эффект уже не проявлялся, но регистрировалось увеличение амплитуды N1 на стимул 1020 Гц, что может свидетельствовать об отсроченном эффекте "потенциации" для стимулируемого тона. Различий в ММN выявлено не было. Таким образом, мы показали пластические перестройки в слуховой коре, вызываемые LTP-подобной стимуляцией, которые могут лежать в основе обучения.

Ключевые слова: слуховые вызванные потенциалы, долговременная потенциация (LTP), LTP-подобная стимуляция, латеральное торможение, компонент N1, негативность рассогласования (MMN)

DOI: 10.31857/S0235009221020074

ВВЕДЕНИЕ

Слуховая кора демонстрирует пластические изменения на протяжении всей жизни (Eggermont, 2008), которые, с одной стороны, улучшают различение одних звуков, а с другой — уменьшают чувствительность к другим. Эти пластические изменения лежат в основе научения и памяти, обеспечивают адаптивность поведения. Долговременная потенциация (англ. Long-term potentiation, LTP) — усиление синаптической передачи между двумя нейронами, сохраняющееся на протяже-

нии длительного времени после воздействия на синаптический проводящий путь. Механизм долговременной потенциации лежит в основе пластичности на клеточном и молекулярном уровне и играет ключевую роль в зависящей от опыта пластичности коры головного мозга (Takeuchi et al., 2013).

В основе LTP лежит усиление синаптических связей между нейронами под воздействием повторяющихся паттернов их активности. Было установлено, что ключевой вклад в возникновение эффекта LTP вносит активация постсинапти-

ческих NMDA-рецепторов (Collingridge, Bliss, 1987) и повышение плотности АМРА-рецепторов на поверхности постсинаптической мембраны, что увеличивает их экспрессию (Lu et al., 2001). К основным свойствам LTP относят специфичность (усиление связей стимулируемой группы синапсов не наблюдается среди остальных синапсов той же клетки); ассоциативность (выраженная активация одной группы синапсов может облегчить возникновение эффекта LTP другой группы синапсов той же клетки); и долгосрочность эффекта LTP наряду с быстротой его возникновения (эффект наступает в течение нескольких секунд и может сохраняться на протяжении часов, дней или месяцев) (Abraham, Williams, 2003; Malenka, Nicoll, 1999).

В классических парадигмах с привлечением животных LTP индуцируется извне посредством тетанизации - высокочастотной электрической стимуляции (Frey, Morris, 1997; Moser et al., 1998; Cooke, Bliss, 2006). Было показано, что часто повторяющаяся сенсорная стимуляция (LTP-подобная стимуляция) также вызывает эффекты, схожие с долговременной потенциацией (Clapp, Eckert et al., 2006; Cooke, Bear, 2012). Так, повторяющееся (с частотой 9 Гц) предъявление зрительных стимулов (решеток) крысам позволило выявить увеличение амплитуды инвазивно регистрируемых вызванных потенциалов в зрительной коре в сравнении с условием низкочастотного предъявления (Clapp, Eckert et al., 2006). При введении антагониста NMDA-рецепторов происходила блокировка потенциации, в то время как амплитуды вызванных потенциалов в условиях контроля не изменялись. Последний аспект указывает на то, что и зрительная долговременная потенциация, и стандартная процедура электрической тетанизации базируются на общих клеточных механизмах, регулируются ионотропными рецепторами глутамата. Таким образом, предположили, что часто повторяющаяся сенсорная стимуляция может использоваться для неинвазивных исследований долговременной потенциации *in vivo* у людей и сопоставления соответствующих поведенческих и электрофизиологических параметров.

Исследования LTP подобных эффектов, вызванных часто повторяющейся стимуляцией у людей, в основном проводились в зрительной модальности. Было показано, что такая стимуляция способствует билатеральному повышению амплитуды компонента N1b (Teyler et al., 2005; МсNair et al., 2006; Ross et al., 2008), специфичному к свойствам стимула и сопровождающемуся такими поведенческими изменениями, как снижение порогов обнаружения и времени реакции (Beste et al., 2011; Clapp et al., 2012). Также зрительное LTP-подобное обучение сопровождается долгосрочной десинхронизацией альфа-ритма в заты-

лочных областях (Clapp, Muthukumaraswamy et al., 2006), что может служить свидетельством повышения активации коры в результате осцилляторного распространения сигнала от нейронных ансамблей, вовлеченных в восприятие визуальных стимулов. Помимо компонента N1b, такая зрительная стимуляция может отражаться на раннем зрительном компоненте C1 (Çavuş et al., 2012).

Лишь несколько исслелований нейрофизиологических эффектов LTP-подобной стимуляции было проведено для слуховой модальности (Clapp et al., 2005; Lei et al., 2017; Kompus, Westerhausen, 2018; Zaehle et al., 2007; Mears, Spencer, 2012). B данных исследованиях использовалась слуховая стимуляция с частотой предъявления 13 Гц, так как было предположено, что такая частота, соответствующая диапазону бета-ритма (13–30 Гц), может быть оптимальной для LTP-подобного обучения в слуховом домене с учетом потенциального вклада бета-осцилляций в процессы обработки звуковой информации и сенсомоторной интеграции (Rauschecker, Scott, 2009; Todorovic et al., 2015). Однако степень, в которой частота индукции (13 Гц) является критической для LTPподобного обучения, еще не была проверена (Kirk et al., 2010).

Исследования с повторяющимся предъявлением одного типа звукового стимула показали увеличение амплитуды компонента N1 после воздействия стимуляции (Clapp et al., 2005; Lei et al., 2017). В исследовании (Lei et al., 2017) такая же парадигма использовалась для изучения влияния характеристик стимулов на данный эффект. Среди стимулов, включающих чистые тона, узкополосные шумы и белый шум, наибольшие изменения в компоненте N1 были индуцированы стимуляцией узкополосным шумом, в то время как использование белого шума приводило к наиболее стабильным по времени эффектам (Lei et al., 2017). Указанную модуляцию компонента N1 связывают с изменениями в BOLD-сигнале слуховой коры (Zaehle et al., 2007).

Иная парадигма, использованная в исследованиях LTP-подобной стимуляции, нацелена на оценку параметра негативности рассогласования (mismatch negativity, MMN) (Näätänen et al., 2007), который возникает в ответ на девиантные стимулы в череде повторяющихся стандартных и позволяет оценить эффективность пассивного обучения различению стимулов. Эта парадигма представляет особый интерес для изучения LTPподобного обучения вследствие часто повторяющейся звуковой стимуляции в связи с предположениями о том, что долговременная потенциация связана с формированием памяти. Так, было установлено, что долговременная потенциация (LTP) и долговременная депрессия (LTD) могут активизировать или обратимо подавлять форми-

рование условного рефлекса страха у крыс при оптогенетическом воздействии на сенсорные афференты латеральной амигдалы (Nabavi et al., 2014). Объективным индикатором успешности формирования слуховой сенсорной памяти в результате LTP-подобной стимуляции может выступать ММN. Данное предположение обуславливается тем, что повторение стандартного стимула обеспечивает формирование следа памяти в слуховой системе и именно наличие уже сформированной нейрональной репрезентации порождает MMN в ответ на девиант (Näätänen et al., 1989). Эффекты ММN могут обуславливаться не столько формированием следов памяти, сколько хабитуацией кортикальных нейронов в ответ на повторяющиеся стимулы (May, Tiitinen, 2010), что, впрочем, не противоречит предсказаниям модели долговременной потенциации.

Наконец, MMN может отражать улучшение различения стимулов на поведенческом уровне. Так, было установлено, что при увеличении различий между девиантным и стандартным тонами уменьшение латентности MMN коррелировало с уменьшением времени реакции на девиантный тон (Tiitinen et al., 1997); усложнение задачи различения приводило к увеличению латентности MMN и времени реакции (Novak et al., 1990). В другом исследовании увеличение в различиях приводило не только к уменьшению латентности MMN, но и к увеличению ее выраженности, что сопровождалось соответствующими изменениями во времени и точности реакции (Pakarinen et al., 2007).

В исследовании (Kompus, Westerhausen, 2018) в парадигме MMN (одд-болл парадигме) предъявляли стандартный стимул частотой 1000 Гц и два девианта (1025 и 975 Гц), блок MMN предъявляли до и после LTP-подобной стимуляции тоном частотой 1025 Гц. Было установлено, что после стимуляции выраженность MMN увеличивалась специфично для тона с частотой 1025 Гц, который использовался при стимуляции.

В работе (Mears, Spencer, 2012) авторы использовали другой вариант одд-болл парадигмы с целенаправленным поиском девианта и двумя стандартами (один из которых использовался в стимуляции), после стимуляции выявили длительный негативный сдвиг потенциала в интервале 60—350 мс в правых височных электродах на "стимулированный" стандарт.

Нам представляется важным проведение дополнительных исследований звуковой LTP-подобной стимуляции с использованием одд-болл парадигмы. Она позволяет оценить не только изменения волны MMN, являющейся одним из маркеров обучения различению стимулов и памяти, но и другие компоненты ВП, такие как N1, отражающий активность проекционных слуховых зон, и более поздние компоненты, связанные с активностью вышестоящих структур. Кроме того, такой подход позволит оценить влияние стимуляции на восприятие других близких тонов.

В настоящей работе мы изучали эффекты LTP-подобной звуковой стимуляции на компоненты N1 и MMN, используя парадигму, предложенную в исследовании (Котрив, Westerhausen, 2018). Кроме того, нас интересовал вопрос критичности частоты стимуляции для вызывания LTP-подобных эффектов, в связи с чем в настоящем исследовании мы использовали стимуляцию с модуляцией амплитуды с частотой 26 Гц. В настоящий момент показано, что эффекты LTP-подобной стимуляции сохраняются у людей, по крайней мере в течение часа, продолжительность сохранения эффектов точно не известна. Для того чтобы посмотреть долгосрочные эффекты стимуляции мы проводили повторное тестирование спустя 1—3 нед.

Установка систематических изменений активности мозга в результате LTP-подобной сенсорной стимуляции открывает перспективы для сопоставления выявленных эффектов с результатами, полученными при изучении долговременной потенциации на клеточном уровне, и разработки методов оценки когнитивных функций людей с нарушениями коммуникативных и иных навыков.

ОПИСАНИЕ МЕТОДИКИ

Участники. В исследовании приняли участие 21 испытуемый в возрасте от 18 до 35 лет без неврологических и психиатрических заболеваний, без нарушений слуха. Все испытуемые дали письменное добровольное согласие на участие в исследовании. Процедура исследования была одобрена этическим комитетом института Высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН.

Регистрация ЭЭГ. ЭЭГ регистрировалась от 32 каналов на энцефалографе "Neurotravel" (Fp1, Fp2, Fpz, F3, F4, Fz, F7, F8, FT7, FT8, T3, T4, FC3, FC4, FCz, C3, C4, Cz, T5, T6, CP3, CP4, CPz, P3, P4, Pz, PO3, PO4, POz, O1, O2, Oz). Референтами служили объединенные ушные электроды. Частота дискретизации составляла 500 Гц. Сопротивление — менее 10 кОм.

Стимулы и процедура. Во время всего исследования испытуемые сидели в затемненном помещении, слушали через наушники звуковые стимулы и смотрели беззвучный фильм, специального внимания к стимулам не привлекалось.

Стимулами служили три типа синусоидальных тонов различной частоты: 1000, 980 и 1020 Гц. Длительность каждого стимула — 50 мс, громкость — 85 Дб.

Использовали следующие экспериментальные парадигмы:

1. "Одд-болл" парадигма, 10 мин. Испытуемым через наушники предъявлялся стандартный

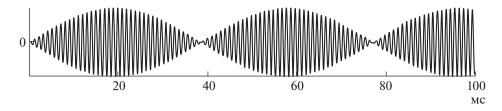


Рис. 1. Схематичное изображение LTP-подобной звуковой стимуляции тоном 1020 Гц с синусоидальной модуляцией амплитуды с частотой 26 Гц. На рисунке представлен интервал длительностью 100 мс.

тон с частотой 1000 Гц, вероятностью предъявления 80%, чередующийся с двумя девиантными синусоидальными тонами, вероятность предъявления каждого из которых составляла 10%, девиант 1 — 1020 Гц ("целевой") и девиант 2 — 980 Гц ("контрольный"), межстимульный интервал составлял 400 мс. Всего предъявлялось по 150 девиантных стимулов каждого типа и 1200 стандартных.

- 2. LTP-подобная звуковая стимуляция звуковая стимуляция в течение трех минут чистым тоном 1020 Гц, предъявляемого с синусоидальной модуляцией амплитуды с частотой 26 Гц (рис. 1).
- 3. "Одд-болл" парадигма после стимуляции (сразу после стимуляции, с теми же параметрами, что и в 1-м тесте).
- 4. "Отсроченное тестирование". Долговременный эффект оценивался через 7—34 дня после первой записи, предъявлялась парадигма "Одд-болл" с теми же параметрами, как и в первый день.

Обработка ЭЭГ. Обработку ЭЭГ проводили в программном обеспечении MNE Python. ЭЭГ фильтровали в диапазоне 0.1—40 Гц, удаление артефактов проводили при помощи анализа независимых компонент ICA. Вызванные потенциалы (ВП) были усреднены отдельно для каждого типа стимулов (стандарт, девиант1, девиант2) в тесте до стимуляции, в тесте сразу после стимуляции и при отсроченном тестировании. Число вошедших в усреднение реализаций не различалось между сериями, их средние значения и стандартное отклонение представлены в табл. 1. Анализи-

Таблица 1. Средние значения (М) и стандартные отклонения (SD) числа вошедших в усреднение реализаций до стимуляции (Условие 1), после стимуляции (Условие 2), при отсроченном тестировании (Условие 3)

Стимулы	Условие 1	Условие 2	Условие 3
Стандартный	M = 1080.4,	M = 1058.9,	M = 1056,
1000 Гц	SD = 63.9	SD = 100.8	SD = 88
Целевой	M = 135.1,	M = 101.15,	M = 132.6,
1020 Гц	SD = 8.9	SD = 11.9	SD = 11.9
Контрольный	M = 134.4,	M = 131.5,	M = 131.3,
980 Гц	SD = 6.8	SD = 11.1	SD = 11.9

ровали пиковую амплитуду компонентов N1 (70-120 мс) и среднюю амплитуду негативности рассогласования ММN (100-300 мс), полученной путем вычитания ВП на каждый из девиантов из ВП на стандартный стимул, в группе фронтально-центральных электродов F3, F4, C3, C4, FC3, FC4, Fz, Cz, FCz. Данные электроды были выбраны как оптимальные для анализа ответов на слуховую стимуляцию, которые характеризуются максимальной выраженностью во фронто-центральных отведениях. Для статистического анализа использовали дисперсионный анализ для повторных измерений (repeated measures ANOVA) отдельно для каждого компонента ВП. Анализ различий проводили для факторов "Условие" × × "Стимул" × "Электрод". В качестве фактора "Условие" выступали серии (уровень 1 – до стимуляции, уровень 2 — после стимуляции и уровень 3 — отсроченное тестирование), а переменными "Стимул" выступали амплитуда соответствующих компонентов для стандартного и двух девиантных стимулов, а также измерения разностной волны ММО. Для уточнения эффектов использовали дисперсионный анализ для фактора "Условие" (1 - до стимуляции, 2 - после стимуляции и 3 — отсроченное тестирование) отдельно для каждого типа стимулов. Оценку долговременных эффектов проводили между условием 1 до стимуляции и условием 3 (отсроченное тестирование).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 2—4 изображены усредненные по группе вызванные потенциалы (ВП) для каждого типа стимулов в различных условиях. Полученные вызванные потенциалы характеризуются типичной структурой слухового ВП с выраженными компонентами Р1, N1, Р2 и N2. Средние значения амплитуды и стандартные отклонения компонентов N1 и MMN представлены в табл. 2.

По группе электродов *F3*, *F4*, *C3*, *C4*, *FC3*, *FC4*, *Fz*, *Cz*, *FCz* для компонента N1 был значим эффект "Условие" F(2; 42) = 6.44, $p \le 0.0036$ и эффект "Стимул" F(2; 42) = 3.49, $p \le 0.039$. Для того чтобы понять, с какими параметрами связаны эти эффекты, провели сравнение для каждого стиму-

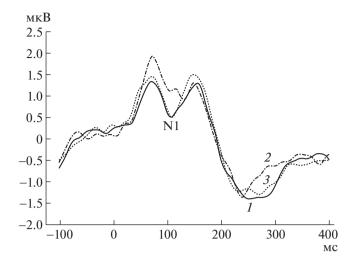


Рис. 2. Усредненный по группе (n=21) вызванный потенциал (ВП) на контрольный девиант частотой 980 Гц в отведении FCz до и после LTP-подобной стимуляции.

1 — до стимуляции; 2 — после стимуляции; 3 — при отсроченном тестировании.

ла отдельно между условиями 1 и 2 (до стимуляции — после стимуляции), а также условиями 1 и 3 (до стимуляции – отсроченное тестирование). Изменений амплитуды компонента N1 на тон 1020 Гн до и после стимуляции не было (p > 0.5) (рис. 3), тогда как на контрольный девиант 2 (980 Гц.) ("Условие" $F(1; 21) = 7.7677, p \le 0.01$)) и стандарт (1000 Гц) ("Условие" F(1; 21) = 8.4094, $p \le 0.0086$) этот компонент после стимуляции стал меньше (позитивнее) (рис. 2 и 4). Отсроченный эффект наблюдался для девианта 1 (1020 Гц), амплитуда компонента N1 стала негативнее при отсроченном тестировании, по сравнению с первым контрольным тестированием ("Условие 1-3" $F(1; 21) = 8.3930, p \le 0.0086$) (рис. 3). Для девианта 2 и стандарта долгосрочных изменений компонента N1 не выявлено.

Значимых различий для MMN между условиями выявлено не было ("Условие" и взаимодействие "Условия" \times "Стимул", p > 0.5).

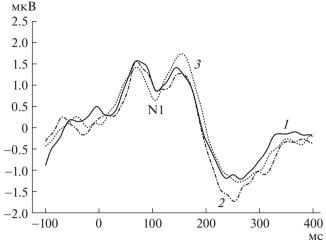


Рис. 3. Усредненный по группе (n=21) вызванный потенциал (ВП) на целевой девиант частотой 1020 Гц в отведении FCz до и после LTP-подобной стимуляции.

I — до стимуляции; 2 — после стимуляции; 3 — при отсроченном тестировании.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящем исследовании основной эффект, связанный с LTP-подобной стимуляцией, был выявлен для компонента N1: он стал менее негативным на "контрольный" девиантный стимул частотой 980 Гц и стандартный стимул частотой 1000 Гц, тогда как в ответ на "целевой" девиант частотой 1020 Гц (звук с этой частотой использовался во время стимуляции) амплитуда компонента N1 осталась неизменной. Помимо этого, впервые показан долгосрочный эффект стимуляции — проявляющееся спустя продолжительное время после нее (от одной до четырех недель) увеличение компонента N1 на девиант стимулируемой частоты.

Полученные нами результаты отличаются от выявленных в предыдущих работах эффектов. В исследовании с предъявлением одного типа стимулов (Clapp et al., 2005) эффект слуховой LTP-подобной стимуляции заключался в увеличении

Таблица 2. Средние значения (М) и стандартные отклонения (SD) пиковой амплитуды компонента N1 и средней амплитуды MMN до стимуляции (Условие 1), после стимуляции (Условие 2), при отсроченном тестировании (Условие 3)

Стимул	N1	N1	N1	ММN	ММN	ММN
	Условие1	Условие 2	Условие 3	Условие1	Условие 2	Условие 3
Стандартный 1000 Гц	M = 0.11, SD = 1.29	M = 0.51, SD = 1.34	M = 0.2, SD = 1.48	_	_	_
Целевой	M = 0.2,	M = 0.32,	M = -0.12,	M = -1.33,	M = -1.75,	M = -1.61,
1020 Гц	SD = 1.2	SD = 1.58	SD = 1.54	SD = 1.09	SD = 1.38	SD = 1.22
Контрольный	M = -0.12,	M = 0.4,	M = -0.41,	M = -1.69,	M = -1.54,	M = -1.81,
980 Гц	SD = 1.42	SD = 1.47	SD = 1.25	SD = 1.41	SD = 1.17	SD = 1.28

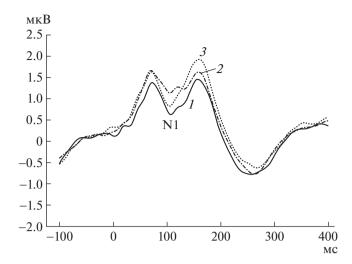


Рис. 4. Усредненный по группе (n = 21) вызванный потенциал (ВП) на стандартный стимул частотой 1000 Гц в отведении FCz до и после LTP-подобной стимуляции.

I — до стимуляции; 2 — после стимуляции; 3 — при отсроченном тестировании.

амплитуды компонента N1, что, по мнению авторов, было связано с пластическими изменениями первичной и вторичной слуховой коры. В работе (Kompus, Westernhausen, 2018) авторы использовали подобную нашей одд-болл парадигму, где было выявлено увеличение MMN на девиант "стимулируемой" частоты после LTP-подобной стимуляции, тогда как на звуки тех частот, которые не использовались в стимуляции, ММО не изменилась. Этот эффект исследователи связали с изменением нисходящей репрезентации "стимулированного" тона, что позволяет "нисходящей обработке" легче обнаружить такой девиант, чем "нестимулированный" девиантный тон. В нашей работе изменений MMN не выявлено, что может быть связано с некоторыми методическими различиями в наших экспериментальных сериях.

Одним из объяснений различий амплитуды N1 между часто предъявляемым стандартным стимулом и редкими девиантами является эффект "специфичной к стимулу нейронной адаптации" (Stimulus-specific adaptation (SSA)). Этот эффект заключается в снижении ответов избирательных нейронов в слуховой коре при повторяющемся предъявлении стимулов и в уменьшении амплитуды компонента N1. Редкие девиантные звуки активируют нейроны, которые менее "адаптированы", чем нейроны, которые стимулируются частыми стандартными звуками, и, таким образом, вызывают большую реакцию (Nelken 2014). Таким образом, одно, несколько спекулятивное, объяснение выявленному нами снижению выраженности N1 на "нестимулируемые" тоны, является адаптация к ним, возникающая вследствие

продолжительного тестирования, и нивелирование этого процесса адаптации к "простимулированному" тону с сохранением ответов на него на прежнем уровне посредством LTP-подобной стимуляции. Это предположение плохо объясняет снижение амплитуды N1 на второй девиант нестимулированной частоты, так как адаптация к редкому стимулу маловероятна.

Выявленные нами эффекты, наблюдаемые сразу после стимуляции, возможно, связаны с механизмом латерального торможения - ключевого свойства нейрональной сети. Слуховая кора имеет тонотопическую структуру (Pantev et al., 1995). Когда она получает афферентный вход от нижних уровней слуховой системы, возбуждающие нейроны с такими же характеристическими частотами активируются. Было высказано мнение, что латеральное торможение происходит при участии ингибирующих интернейронов в слуховой коре. В дополнение к возбуждающим путям эти тормозящие интернейроны, как предполагается, ингибируют латеральные нейроны, кодирующие звуки более высокой и более низкой частоты (Suga 1995). Например, в исследовании с использованием магнитоэнцефалографии (МЭГ) было обнаружено снижение компонента N1m, возникающего вследствие такого латерального торможения (Stein et al., 2013). Показано, что, когда слуховая система обрабатывает белый шум, в котором определенный частотный диапазон был удален режекторным фильтром, нейроны, кодирующие частоты в частотном диапазоне использованного фильтра, не активируются и не вызывают торможения соседних нейронов. Нейроны, кодирующие краевые частоты вокруг области с режекторной фильтрацией, становятся более возбужденными и распространяют усиленное торможение на соседние нейроны, особенно те, которые кодируют частоты режекторной фильтрации. Следовательно, обработка следующего тона с частотой, соответствующей центру режекторного фильтра, снижается, что демонстрируется значительным снижением слуховой вызванной реакции N1m (Pantev et al., 2004; Stein et al., 2013).

В соответствии с вышеприведенными данными, LTP-звуковая стимуляция с определенными характеристиками интенсивности и частоты, вероятно, может вызывать латеральное торможение "соседних" частот, что в настоящем исследовании проявилось в уменьшении компонента N1 на стимулы отличающейся от стимуляции частоты.

В нашей работе впервые показано, что увеличение компонента N1 на "стимулируемый" стимул может наблюдаться спустя довольно продолжительное время после стимуляции (до двух-трех недель), тогда как выявленный эффект подавления амплитуды N1 "соседних" стимулов пропадает. В работе (Clapp et al., 2005) эффект увеличе-

ния компонента N1 сохранялся в течение часа после стимуляции, а повторного тестирования в последующие дни не проводилось. В работах на животных было показано, что эффекты LTP могут сохраняться несколько дней и даже месяцев (Аbraham, 2003). Можно предположить, что при стимуляции с частотой 26 Гц происходит "наложение" LTP-подобного научения и механизмов "латерального торможения". При этом действие "латерального торможения" краткосрочно, проявляется только непосредственно после воздействия, а эффекты LTP более долгосрочны, могут сохраняться в течение нескольких недель.

Вероятно, что пластичность слуховой коры, возникающая вследствие высокочастотного воздействия, зависит от многих факторов — условий стимуляции (продолжительности, частоты) и используемой в исследовании парадигмы. Наше исследование показало, что частота LTP-подобной звуковой стимуляции, вероятно, влияет на вызываемый эффект. В дальнейшем мы планируем проверить эту гипотезу, сопоставив эффекты стимуляции различной частоты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящее исследование с использованием одд-болл парадигмы показало, что в результате LTP-подобной звуковой стимуляции, осуществляемой тоном 1020 Гц с модуляцией амплитуды с

частотой 26 Гц, происходит уменьшение амплитуды компонента N1 на стандартный и на один из девиантных стимулов, не использовавшихся в процессе стимуляции, при этом компонент N1 на "тон "стимулированной" частоты не изменился. Мы предположили, что этот эффект может быть связан с латеральным торможением нейронов, кодирующих тона близких частот. Выявленный эффект достаточно кратковременный и не регистрируется при повторном тестировании, проходившем через 1-4 нед после LTP-стимуляции. Однако как раз во время повторного исследования амплитуда компонента N1 для "стимулированного" звукового тона оказалась увеличенной, что может свидетельствовать об отсроченном эффекте "потенциации" стимула. Полученные результаты проливают свет на долговременные и кратковременные эффекты звуковой стимуляции на обработку звукового сигнала.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 19-313-51039).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной статьи подтвердили отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

Effect of auditory LTP-like stimulation on the processing of sounds

A. B. Rebreikina^{a,b,#}, D. F. Kleeva^{a,c}, G. A. Soghoyan^{a,b,c}, and O. V. Sysoeva^{a,b}

^a Sirius University of Science and Technology 354340 Sochi, Adler district, Olympic Ave., 1, Russian

^b Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of the Russian Academy of Sciences 117485 Moscow, Butlerova str., 5A, Russian

> ^c University Higher school of Economics (HSE) 101000 Moscow, Myasnitskaya str., 20, Russian [#]E-mail: anna.rebreikna@gmail.com

Long-term potentiation is a persistent increase in synaptic strength following high-frequency electrical stimulation, a phenomenon initially studied in animals. Recent studies suggested that repeated sensory stimulation can elicit the effects similar to what is observed for electrical stimulation. Such LTP-like stimulation was used in few human studies, suggesting that it might result in an increase in differentiation of stimulated signals, as also reflected in an increase in the components of event-related potential (ERPs) such as N1 and MMN. Here we extend this line of research and examine long-term as well as short-term ERPs changes of LTP-like auditory stimulation (26 Hz) in adults. We used an odd-ball paradigm with standard (1000 Hz, 80%) and deviant signals (1020 Hz and 980 Hz, 10% each). This block was repeated 3 times, before LTP-like stimulation (targeted on 1020 Hz), immediately after the stimulation and 7–34 days after stimulation. Participants watched the silent movie. Unlike previous studies our main effect was related to the stimuli that was not used for the stimulation: N1 amplitude was decreased for the 1000 and 980 Hz stimuli. These changes refer to plastic rearrangements in the auditory cortex, which might be related to lateral inhibition. Observed effects had short-term patterns and did not preserve on the second visit after 7-34 days. However, N1 amplitude for 1020 Hz tone was increased on the second visit indicating some delayed potentiation effect for the stimulated auditory representation. Changes in MMN were not observed. Current results bridge work on the cellular level and the systemic level of the brain and provide a valid instrument for non-invasive examination of plasticity of auditory representation with potential implementation in pathophysiological conditions.

Key words: auditory evoked potentials (ERP), long-term potentiation (LTP), LTP-like stimulation, lateral inhibition, N1 component, mismatch negativity (MMN)

REFERENCES

- Abraham W.C., Williams J.M. Properties and mechanisms of LTP maintenance. *The Neuroscientist*. 2003. V. 9 (6). P. 463–474.
 - https://doi.org/10.1177/1073858403259119
- Beste C., Wascher E., Güntürkün O., Dinse H.R. Improvement and impairment of visually guided behavior through LTP-and LTD-like exposure-based visual learning. *Current Biology.* 2011. V. 21(10). P. 876–882. https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.065
- Çavuş I., Reinhart R.M., Roach B.J., Gueorguieva R., Teyler T.J., Clapp W.C., Mathalon D.H. Impaired visual cortical plasticity in schizophrenia. *Biological psychiatry*. 2012. V. 71 (6). P. 512–520. https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2012.01.013
- Clapp W.C., Kirk I.J., Hamm J.P., Shepherd D., Teyler T.J. Induction of LTP in the human auditory cortex by sensory stimulation. *European Journal of Neuroscience*. 2005. V. 22 (5). P. 1135—1140. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.04293.x
- Clapp W.C., Eckert M.J., Teyler T.J., Abraham W.C. Rapid visual stimulation induces N-methyl-D-aspartate receptor-dependent sensory long-term potentiation in the rat cortex. *Neuroreport*. 2006. T. 17 (5). P. 511–515. https://doi.org/10.1097/01.wnr.0000209004.63352.10
- Clapp W.C., Hamm J.P., Kirk I.J., Teyler T.J. Translating long-term potentiation from animals to humans: a novel method for noninvasive assessment of cortical plasticity. *Biological psychiatry*. 2012. V. 71 (6). P. 496–502. https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2011.08.021
- Clapp W.C., Muthukumaraswamy S.D., Hamm J.P., Teyler T.J., Kirk I.J. Long-term enhanced desynchronization of the alpha rhythm following tetanic stimulation of human visual cortex. *Neuroscience letters*. 2006. V. 398 (3). P. 220–223. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2005.12.081
- Collingridge G.L., Bliss T.V.P. NMDA receptors-their role in long-term potentiation. *Trends in neurosciences*. 1987. V. 10 (7). P. 288–293. https://doi.org/10.1016/0166-2236(87)90175-5
- Cooke S.F., Bliss T.V.P. Plasticity in the human central nervous system. *Brain*. 2006. V. 129 (7). P. 1659–1673. https://doi.org/10.1093/brain/awl082
- Cooke S.F., Bear M.F. Stimulus-selective response plasticity in the visual cortex: an assay for the assessment of pathophysiology and treatment of cognitive impairment associated with psychiatric disorders. *Biological psychiatry*. 2012. V. 71 (6). P. 487–495. https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2011.09.006
- Eggermont J.J. The role of sound in adult and developmental auditory cortical plasticity. *Ear and hearing*. 2008. V. 29 (6). P. 819–829. https://doi.org/10.1097/AUD.0b013e3181853030
- Frey U., Morris R.G.M. Synaptic tagging and long-term potentiation. *Nature*. 1997. V. 385 (6616). P. 533–536.
- Kirk I.J., McNair N.A., Hamm J.P., Clapp W.C., Mathalon D.H., Cavus I., Teyler T.J. Long-term potentiation (LTP) of human sensory-evoked potentials. *Wiley In-*

- terdisciplinary Reviews: Cognitive Science. 2010. V. 1 (5). P. 766–773.
- https://doi.org/10.1002/wcs.62
- Kompus K., Westerhausen R. Increased MMN amplitude following passive perceptual learning with LTP-like rapid stimulation. *Neuroscience letters*. 2018. V. 666. P. 28–31.
 - https://doi.org/10.1016/j.neulet.2017.12.035
- Lei G., Zhao Z., Li Y., Yu L., Zhang X., Yan Y., Shen W. A method to induce human cortical long-term potentiation by acoustic stimulation. *Acta Oto-Laryngologica*. 2017. V. 137 (10). P. 1069–1076. https://doi.org/10.1080/00016489.2017.1332428
- Lu W.Y., Man H.Y., Ju W., Trimble W.S., MacDonald J.F., Wang Y.T. Activation of synaptic NMDA receptors induces membrane insertion of new AMPA receptors and LTP in cultured hippocampal neurons. *Neuron*. 2001. V. 29 (1). P. 243–254.
- Malenka R.C., Nicoll R.A. Long-term potentiation a decade of progress? Science. 1999. V. 285 (5435). P. 1870—1874. https://doi.org/10.1126/science.285.5435.1870
- May P.J.C., Tiitinen H. Mismatch negativity (MMN), the deviance-elicited auditory deflection, explained. *Psychophysiology*. 2010. V. 47 (1). P. 66–122. https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2009.00856.x
- McNair N.A., Clapp W.C., Hamm J.P., Teyler T.J., Corballis M.C., Kirk I.J. Spatial frequency-specific potentiation of human visual-evoked potentials. *Neuroreport*. 2006. V. 17 (7). P. 739–741. https://doi.org/10.1097/01.wnr.0000215775.53732.9f
- Mears R.P., Spencer K.M. Electrophysiological assessment of auditory stimulus-specific plasticity in schizophrenia. *Biological psychiatry*. 2012. V. 71 (6). P. 503—511. https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2011.12.016
- Moser E.I., Krobert K.A., Moser M.B., Morris R.G. Impaired spatial learning after saturation of long-term potentiation. *Science*. 1998. V. 281 (5385). P. 2038–2042. https://doi.org/10.1126/science.281.5385.2038
- Näätänen R., Paavilainen P., Rinne T., Alho K. The mismatch negativity (MMN) in basic research of central auditory processing: a review. *Clinical neurophysiology*. 2007. V. 118 (12). P. 2544–2590. https://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.026
- Näätänen R., Paavilainen P., Alho K., Reinikainen K., Sams M. Do event-related potentials reveal the mechanism of the auditory sensory memory in the human brain? *Neuroscience letters*. 1989. V. 98 (2). P. 217–221. https://doi.org/10.1016/0304-3940(89)90513-2
- Nabavi S., Fox R., Proulx C.D., Lin J.Y., Tsien R.Y., Malinow R. Engineering a memory with LTD and LTP. *Nature*. 2014. V. 511 (7509). P. 348–352. https://doi.org/10.1038/nature13294
- Nelken I. Stimulus-specific adaptation and deviance detection in the auditory system: experiments and models. *Biological cybernetics*. 2014. V. 108 (5). P. 655–663. https://doi.org/10.1007/s00422-014-0585-7
- Novak G. P., Ritter W., Vaughan Jr. H. G., Wiznitzer M. L. Differentiation of negative event-related potentials in

- an auditory discrimination task. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*. 1990. V. 75 (4). P. 255–275.
- Pakarinen S., Takegata R., Rinne T., Huotilainen M., Näätänen R. Measurement of extensive auditory discrimination profiles using the mismatch negativity (MMN) of the auditory event-related potential (ERP). *Clinical Neurophysiology*. 2007. V. 118 (1). P. 177–185. https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.09.001
- Pantev C., Okamoto H., Ross B., Stoll W., Ciurlia-Guy E., Kakigi R., Kubo T. Lateral inhibition and habituation of the human auditory cortex. *European Journal of Neuroscience*. 2004. V. 19 (8). P. 2337—2344. https://doi.org/10.1111/j.0953-816X.2004.03296.x
- Pantev C., Bertrand, O., Eulitz C., Verkindt C., Hampson S., Schuierer G., Elbert T. Specific tonotopic organizations of different areas of the human auditory cortex revealed by simultaneous magnetic and electric recordings. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 1995. V. 94 (1). P. 26–40. https://doi.org/10.1016/0013-4694(94)00209-4
- Rauschecker J.P., Scott S.K. Maps and streams in the auditory cortex: nonhuman primates illuminate human speech processing. *Nature neuroscience*. 2009. V. 12 (6). P. 718–724. https://doi.org/10.1038/nn.2331
- Ross R.M., McNair N.A., Fairhall S.L., Clapp W.C., Hamm J.P., Teyler T.J., Kirk I.J. Induction of orientation-specific LTP-like changes in human visual evoked potentials by rapid sensory stimulation. *Brain research bulletin*. 2008. V. 76 (1–2). P. 97–101. https://doi.org/10.1016/i.brainresbull.2008.01.021
- Suga N. Sharpening of frequency tuning by inhibition in the central auditory system: tribute to Yasuji Katsuki. *Neu*-

- roscience research. 1995. V. 21 (4). P. 287—299. https://doi.org/10.1016/0168-0102(94)00868-g
- Stein A., Engell A., Okamoto H., Wollbrink A., Lau P., Wunderlich R., Pantev C. Modulatory effects of spectral energy contrasts on lateral inhibition in the human auditory cortex: an MEG study. *PLoS One*. V. 8 (12). P. e80899. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080899
- Takeuchi T., Duszkiewicz A.J., Morris R.G. The synaptic plasticity and memory hypothesis: encoding, storage and persistence. Philosophical transactions of the Royal Society of London. *Series B, Biological sciences*. 2013. V. 369 (1633). P. 20130288. https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0288
- Teyler T.J., Hamm J.P., Clapp W.C., Johnson B.W., Corballis M.C., Kirk I.J. Long-term potentiation of human visual evoked responses. *European Journal of Neuroscience*. 2005. V. 21 (7). P. 2045–2050. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.04007.x
- Tiitinen H., May P., Näätänen R. The transient 40-Hz response, mismatch negativity, and attentional processes in humans. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*. 1997. V. 21 (5). P. 751–771.
- Todorovic A., Schoffelen J.M., van Ede F., Maris E., de Lange F.P. Temporal expectation and attention jointly modulate auditory oscillatory activity in the beta band. *PLoS One*. 2015. V. 10 (3). P. e0120288. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120288
- Zaehle T., Clapp W.C., Hamm J.P., Meyer M., Kirk I.J. Induction of LTP-like changes in human auditory cortex by rapid auditory stimulation: an FMRI study. *Restorative neurology and neuroscience*. 2007. V. 25 (3–4). P. 251–259.

——— ТЕХНИЧЕСКОЕ ЗРЕНИЕ **—**

УЛК 004.932

ПРИМЕНЕНИЕ КАРТЫ ГРАДИЕНТОВ ДЛЯ ДЕТЕКЦИИ ДОЖДЕВЫХ КАПЕЛЬ НА ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ИЗОБРАЖЕНИЙ

© 2021 г. В. В. Бурдина^{1,2,*}, О. С. Шипитько²

 1 Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования "Московский физико-технический институт (национальный исследовательский университет)" 141701 г. Долгопрудный. Институтский переулок. д. 9. Россия ² Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН 127051 Москва, Большой каретный переулок, д. 19, Россия *E-mail: burdina.vv@phvstech.edu Поступила в релакцию 16.12.2020 г.

После доработки 29.12.2020 г. Принята к публикации 12.01.2021 г.

Автономные транспортные средства используют камеры в качестве одного из основных источников информации об окружающей среде. Погодные условия и другие внешние факторы эксплуатации могут способствовать появлению различных артефактов на изображениях: дождевых капель, снега, грязи и прочих. Наличие таких артефактов существенно ухудшает качество и достоверность получаемых визуальных данных и может привести к авариям в случае несвоевременного обнаружения. Алгоритмы детекции артефактов должны соответствовать высоким требованиям: иметь возможность работать в режиме реального времени, а также с ограниченными вычислительными и энергетическими ресурсами. В данной работе мы предлагаем новый алгоритм детекции дождевых капель на объективе камеры, основанный на усреднении карты градиентов последовательности изображений. Для тестирования алгоритма был собран набор последовательностей кадров, снятых камерой, закрепленной на автомобиле во время его движения. Собирались последовательности трех типов: с настоящими дождевыми каплями, без капель и с каплями, сгенерированными искусственно. Задача детекции дождевых капель рассматривалась как задача бинарной классификации последовательности изображений, что позволило использовать AUC-ROC (area under receiver operating characteristic curve) в качестве метрики качества. Результаты тестирования алгоритма показали, что он надежно обнаруживает капли как искусственные, так и настоящие. Более того, предложенный алгоритм, в сравнении с уже существующим алгоритмом на основе попиксельной кросс-корреляции (Еinecke et al., 2014), показал более высокое качество классификации последовательностей и скорость обработки изображений. Таким образом, алгоритм на основе карты градиентов способен обеспечить высокое качество детекции капель на изображениях, а его вычислительная эффективность позволяет применять его в качестве процедуры самопроверки в автономных зрительных системах.

Ключевые слова: карта градиентов, детекция дождевых капель, детекция артефактов, автономное транспортное средство, последовательность изображений, процедура самопроверки, автономные зрительные системы, артефакты на изображениях

DOI: 10.31857/S0235009221020049

ВВЕДЕНИЕ

Один из распространенных способов получения информации об окружающей среде для автономных транспортных систем - использование видеокамер (Кунина и др., 2018; Gladkov et al., 2019), при помощи которых осуществляются детекция объектов на дороге и навигация. Однако плохие погодные условия могут негативно повлиять на работу системы (Курников и др., 2018; Минаев, Никоноров, 2012). Капли дождя или налипший снег, перекрывающие обзор камеры, делают движение системы небезопасным как для пассажиров, так и для пешеходов, и могут привести к серьезным последствиям, если их вовремя не обнаружить. В связи с этим важно, чтобы автономные транспортные системы могли выполнять самопроверку и оценивать, способны ли они попрежнему выполнять назначенную функцию.

Основные сложности, возникающие при решении задачи детекции артефактов на изображении, связаны с тем, что капли и другие загрязнения могут иметь всевозможные формы, оттенки и структуру, что сильно усложняет их параметрическое описание. Кроме того, к алгоритмам детекции артефактов предъявляются высокие требования к быстродействию и вычислительной эффективности, так как они должны, с одной стороны, работать в режиме реального времени, а с другой — являются вспомогательными процедурами при функционировании автономной системы и, следовательно, не должны быть существенным потребителем ограниченных вычислительных мощностей (Korobov et al., 2020).

В данной работе предлагается алгоритм детекции капель на объективе камеры по последовательности изображений. Алгоритм основывается на двух предположениях. Первое — в течение некоторого времени капли остаются стабильными в своем положении на изображениях, второе — за счет того, что область, перекрываемая каплей, становится размытой, внутри капли нет резких границ. Таким образом, последовательность изображений анализируется на наличие статичных объектов без резких границ внутри. Для этого рассчитывается карта градиентов каждого отдельного кадра, которая затем усредняется по всей последовательности.

Тестирование алгоритма проводилось на последовательностях, снятых камерой, закрепленной на движущемся автомобиле. В экспериментах участвовали три типа последовательностей: с настоящими дождевыми каплями, без капель, а также для расширения тестового набора данных были созданы последовательности с каплями, сгенерированными искусственно. Задача детекции дождевых капель рассматривалась как задача бинарной классификации последовательностей изображений. Качество работы алгоритма оценивалось по ROC-кривым и AUC-ROC метрике. Результаты экспериментов показали, что алгоритм достоверно обнаруживает дождевые капли, а также демонстрирует лучшее качество классификации и более высокую скорость обработки изображений в сравнении с уже существующим алгоритмом (Einecke et al., 2014). Таким образом, алгоритм на основе карты градиентов может быть применим в качестве процедуры самопроверки автономных зрительных систем.

Известно множество работ, посвященных задаче детекции артефактов на изображениях. Среди них есть работы, в которых детекция осуществляется по последовательности кадров и предполагается, что положение артефактов на изображениях со временем не меняется (Einecke et al., 2014; You et al., 2016; Cord, Aubert, 2011). B работе (Einecke et al., 2014) для анализа последовательности на наличие статичных областей считается попиксельная нормализованная кросскорреляция между парами изображений, которая затем усредняется по всем изображениям. Идея в том, что соответствующие пиксели двух последовательных кадров, принадлежащие статичным объектам, будут сильно скоррелированы между собой и покажут высокие значения корреляции, в то время как подвижные части сцены будут скоррелированы слабо. Основной недостаток этого подхода в том, что при прямолинейном движении дальние объекты со временем остаются почти неподвижными и также дают высокие значения корреляции, что приводит к ложным детекциям артефактов. Кроме того, если артефакты очень плотные и дисперсия интенсивности внутри них близка к нулю, алгоритм становится вычислительно неустойчивым, а если артефакты, наоборот, слишком прозрачные, то в зависимости от освещения и времени внутри них сильно изменяется интенсивность, что приводит к низким значениям корреляции и, следовательно, ложноотрицательным результатам детекции.

Авторы работы (You et al., 2016), помимо предположения о статичности во времени, полагают также, что изменение интенсивности пикселей капли меньше, чем у пикселей без капли. Поэтому для детекции артефактов анализируются пространственные и временные производные значений интенсивностей пикселей, для этого вычисляются оптический поток и попиксельное изменение интенсивности во времени. Подсчет оптического потока всех пикселей изображения - очень ресурсоемкая задача, из-за чего такой алгоритм не подходит для работы в фоновом режиме. Если же использовать только временное изменение интенсивностей, алгоритм становится слишком чувствительным к изменениям освещения и не подходит для работы на открытом воздухе. Стоит отметить, что в работе (You et al., 2016), как и в нашей работе, используется метод искусственной генерации капель для расширения набора тестовых данных.

В работе (Cord, Aubert, 2011) исследуется карта градиентов, усредненная по нескольким кадрам, к которой далее применяется нелинейная фильтрация. Принципиальное отличие предложенного в нашей работе алгоритма от работы (Cord, Aubert, 2011) в том, что алгоритм из их работы решает задачу детекции мелких капель, похожих на точечный шум на изображении. Карты градиентов также применяются в работе (Nashashibi et al., 2010), где появление капли на изображении детектируется за счет изменений интенсивностей между двумя соседними кадрами. Авторы используют градиент изображения для проверки области-кандидата на то, что ранее существующие на этом месте границы объектов либо исчезли, либо стали более размытыми. Предположение о том, что перекрываемая каплей область изображения становится размытой и не имеет внутри резких границ, в том числе используется и в нашем алгоритме. Также существуют алгоритмы, осуществляющие детекцию артефактов по одному изображению. В работе (Roser, Geiger, 2009) искусственно создается паттерн дождевых капель, основанный на фотометрической модели дождевой капли. Затем детекция осуществляется путем сравнивания сгенерированных капель с исходными областями изображения. Основной минус такого метода в том, что он детектирует капли только определенной формы.

Авторы работы (Akkala et al., 2016) предлагают детектировать капли за счет обнаружения гауссова размытия. В статье доказывается, что размытым частям изображения, которыми и являются дождевые капли, соответствуют меньшие коэффициенты эксцесса, чем четким. Изображение обрабатывается скользящим окном, в каждой точке вычисляется коэффициент эксцесса и отмечаются области с низкими значениями коэффициента. Для валидации полученных результатов изображение делится вертикально на две части: небо и дорогу. Подозреваемые на наличие капель области из верхней части изображения проверяются при помощи дискретного вейвлетпреобразования, а из нижней – сингулярного разложения. Алгоритм плохо справляется с деревьями в верхней части изображения, а также со слишком непрозрачными каплями и плотными загрязнениями.

В работе (Царук, 2018) решается задача детекции мелких капель дождя в сцене изображения. Для этого предполагается, что пиксели, принадлежащие областям капель, имеют более высокие значения яркости. Авторы также предлагают метод детекции снега путем применения серии фильтров: фильтра насыщенности, дифференциального фильтра и белого, который вычисляется как сумма расстояний от цвета пикселя до чистого белого.

В отдельную группу стоит выделить работы, решающие поставленную задачу с применением нейронных сетей. Авторы работы (Ivanov, Yudin, 2019) утверждают, что при помощи упрощенных модификаций VGG, ResNet и InceptionV3 за 8-12 мс классифицируют изображение (размером 540 на 300) по степени и виду загрязненности с точностью более 96%. Основной минус такого подхода заключается в существенном потреблении моделью вычислительных мощностей, что не позволяет ей работать в фоновом режиме. Таким же недостатком обладает и метод, предложенный в работе (Hu et al., 2018), где для детекции дождевых капель используется VGG-16. Для решения этой проблемы авторы работы (Bae et al., 2019) демонстрируют модифицированную версию VGG-16, в которой они существенно уменьшают число сверточных слоев, что позволяет им сократить число параметров модели примерно в 250 раз.

Кроме того, есть ряд работ, посвященных удалению капель с изображений (Gu et al., 2009; Qian et al., 2018; Hirohashi et al., 2020). Однако использование таких алгоритмов в случае автономных транспортных систем может быть опасным, так





Рис. 1. a — Изображение дорожной сцены, δ — соответствующая ему карта градиентов.

Границы исходного изображения четко прослеживаются на карте градиентов.

как никогда до конца не известно, что алгоритм воссоздаст на месте бывшей капли.

АЛГОРИТМ ДЕТЕКЦИИ КАПЕЛЬ НА ОСНОВЕ КАРТЫ ГРАДИЕНТОВ

Рассмотрим подробнее предлагаемый в этой работе алгоритм детекции капель по последовательности изображений. Алгоритм использует карты градиентов изображений, вычисленные при помощи оператора Собеля (Sobel, Feldman, 1973).

Карты градиентов широко используются для выделения границ объектов на изображении: границы на изображении имеют высокое значение градиента, а однородные области низкое (рис. 1).

Как было сказано ранее, область изображения, перекрываемая дождевой каплей, является размытой и, как следствие, не имеет внутри резких границ, а значит, соответствующие ей пиксели будут иметь низкое значение градиентов и будут темными на карте градиентов. Кроме того, в силу неподвижности капель на изображении, эти области будут оставаться темными для всей последовательности. В то же время области, в которых есть движение, будут иметь соответственно движущиеся границы, а значит, средний градиент в них будет больше, и они будут светлее на усредненной карте градиентов.

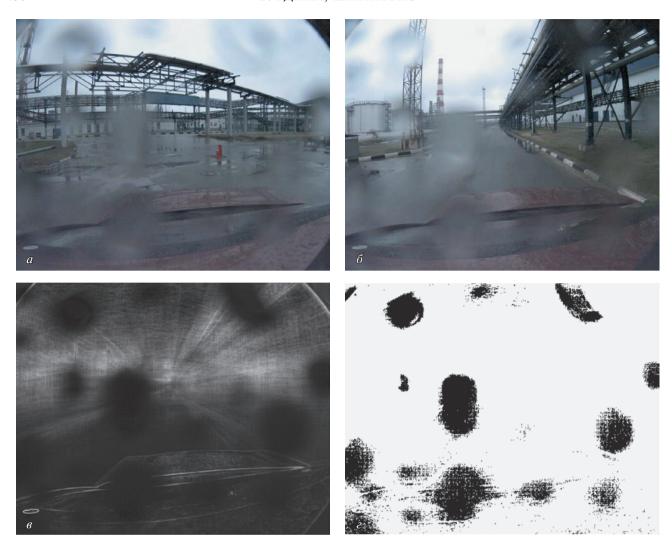


Рис. 2. Пример детекции дождевых капель. a и δ — изображения, представляющие собой первый и сотый кадры одной из экспериментальных последовательностей с настоящими дождевыми каплями. Изображение ϵ является усредненной картой градиентов для данной последовательности. Изображение ϵ иллюстрирует бинаризованную карту градиентов ϵ с порогом бинаризации ϵ — 0.7.

На вход алгоритма подается последовательность N серых изображений. Для каждого отдельного изображения считается горизонтальный и вертикальный градиенты $-G_x^{(n)}(x,y)$ и $G_y^{(n)}(x,y)$ соответственно, $n=\underline{1},\underline{N}$, где (x,y) — координаты пикселя на изображении. По ним строится единая карта градиентов $G^{(n)}(x,y)=\sqrt{G_x^{(n)2}(x,y)+G_y^{(n)2}(x,y)}, \ n=\underline{1},\underline{N}$. Далее градиент усредняется по всей последовательности:

$$G^*(x,y) = \frac{1}{N} \sum_{n=1}^{N} G^{(n)}(x,y).$$

На рис. 2 показан пример детекции дождевых капель. Два изображения a и δ сняты с интервалом в 100 кадров. На обоих изображениях видно

множество дождевых капель. Применение предложенного нами алгоритма подсчета усредненной карты градиентов по этим 100 кадрам приводит к карте градиентов, показанной на в. На этой карте артефакты четко видны по низким значениям градиента (темные пиксели).

Для фактического обнаружения артефактов усредненный градиент поэлементно делится на значение 255 и бинаризуется с порогом T_b (ε), затем в полученной бинарной карте подсчитывается процент активных пикселей (в нашем случае черных). Если это количество превышает второй порог T_d , алгоритм сигнализирует о наличии капель на последовательности изображений, иначе — о том, что капель на последовательности нет.

Подробный алгоритм детекции дождевых капель представлен на рис. 3.

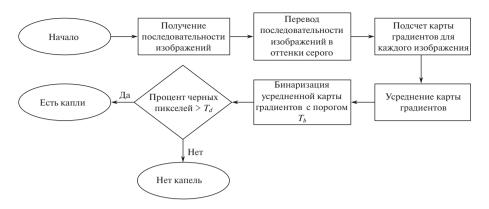


Рис. 3. Алгоритм детекции дождевых капель.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Для тестирования алгоритма было собрано 197 последовательностей по 100 изображений в каждой, снятых камерой, закрепленной на автомобиле во время его движения. В экспериментах участвовали как последовательности с настоящими дождевыми каплями, так и без них. Кроме того, с целью разнообразить данные, на некоторых последовательностях без капель капли были сгенерированы искусственно. Таким образом, в датасет вошло 95 последовательностей без капель, 63 с искусственными каплями и 39 с настоящими.

Качество классификации последовательностей оценивалось по ROC-кривым и AUC-ROC метрике. ROC-кривые строились путем изменения свободного параметра T_b — порога бинаризации карты градиентов. Во всех экспериментах T_b менялся от 0.1 до 0.9 с шагом 0.05, а порог детекции был зафиксирован как T_d = 0.1. Выбор такого значения порога детекции основывается на том, что перекрытие всего лишь десяти процентов изображения может сделать дальнейшее движение автономной системы небезопасным (рис. 4).

ГЕНЕРАЦИЯ ИСКУССТВЕННЫХ КАПЕЛЬ

Рассмотрим алгоритм генерации искусственных капель на изображении. Пусть имеется последовательность из 100 изображений, каждое размером (W,H). Для генерации искусственных капель применялся следующий алгоритм:

• Берется произвольное число капель $M \in [M_{min}, M_{max}]$, каждой присваиваются произвольные радиус $R \in [R_{min}, R_{max}]$, координаты центра капли $(x,y) \in [0,W] \times [0,H]$ и форма: 0 - круг, 1 - яйцо. Форма яйца создается комбинацией круга и полуэллипса (рис. 5,a). Также на этом этапе проверяется, нет ли капель с одинаковыми центрами, если они есть, то капли с общим центром объединяются.

- Для каждой капли создается AlphaMap черное изображение (все нули) размером (5R,4R). В центре него рисуется соответствующая форме фигура. Далее AlphaMap проходит через гауссово размытие (рис. 5, δ).
- Для каждого сгенерированного центра капли из каждого изображения последовательности вырезается соответствующий прямоугольник изображение P размером (5R, 4R). К нему применяется свертка с Гауссовым ядром и бочкообразная радиальная дисторсия (эффект "рыбий глаз").





Рис. 4. Пример настоящей дождевой капли, область которой (выделенная область) занимает менее 10% изображения, но полностью перекрывает выезжающий грузовой автомобиль.

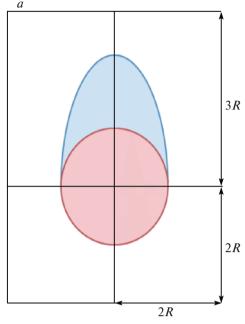




Рис. 5. Генерация искусственной капли. a — геометрия капли, δ — AlphaMap.

• Путем уменьшения яркости изображения Pс коэффициентом 0.3 (при коэффициенте, равном 1.0, получаем исходное изображение, а при 0.0 — полностью черное) создается изображение P' и вставляется на соответствующее место в исходное изображение с использованием AlphaMap в качестве карты прозрачности. Это делается для того, чтобы у сгенерированной капли были затемненные края, так как этим свойством обычно обладают натуральные капли.

• Наконец, используя AlphaMap как карту прозрачности, изображение P возвращается на исходное изображение.

Рисунок 6 (a— ϵ) иллюстрирует примеры последовательностей с каплями, сгенерированными искусственно по описанному алгоритму.

ТЕСТИРОВАНИЕ АЛГОРИТМА

На рис. 7 изображена ROC-кривая алгоритма детекции дождевых капель на основе карты градиентов, вычисленных при помощи оператора Собеля размером 5×5 на последовательностях из 100 изображений.

Значение метрики AUC-ROC в данном эксперименте получилось равным 0.86, а время обработки одной последовательности варьируется от 5 до 7 с. Кроме того, при сокращении числа изображений в последовательностях со 100 изображений до десяти, алгоритм по-прежнему показывает высокую эффективность (рис. 7). Значение метрики ROC-AUC для эксперимента на последовательностях из десяти кадров получилось равным 0.83, а время обработки последовательности уменьшилось в 10 раз и получилось равным 0.5-0.7 с. Данный результат говорит о том, что для уверенной детекции дождевых капель достаточно всего десять последовательных кадров, что соответствует 1 с съемки видео в реальном времени (тестовые последовательности были получены с камеры с частотой 10 кадров в секунду). Таким образом, алгоритм обеспечивает высокое качество классификации последовательностей при небольшом времени обработки изображений, что делает его потенциально применимым для процедуры самопроверки автономных зрительных систем.

СРАВНЕНИЕ С ДРУГИМИ ПОДХОДАМИ

Мы сравнили предложенный алгоритм с уже существующим алгоритмом на основе попиксельной нормализованной кросс-корреляции (normalized cross-correlation, далее NCC) (Einecke et al., 2014). Как утверждают авторы работы, основным недостатком NCC является его плохая работа на последовательностях, снятых во время прямолинейного движения. Это связано с тем, что в таком случае дальние объекты на изображениях становятся почти стационарными относительно наблюдателя, что приводит к высоким значениям корреляции между соседними кадрами. Таким образом, алгоритм начинает детектировать капли там, где их нет. Поэтому для сравнения предложенного нами алгоритма с NCC среди всех последовательностей были отобраны только те, что сняты во время поворота автомобиля или комбинации прямолинейного движения и поворота. В результате получилась 61 последователь-









Рис. 6. Примеры последовательностей с искусственно сгенерированными каплями с разными параметрами гауссова размытия и прозрачности капель. a и δ — первый и последний кадры изображения одной последовательности, ϵ и ϵ — другой.

ность, среди которых было 17 — без капель, 12 — с настоящими каплями и 32 — с искусственными.

ROC-кривые, получившиеся в результате тестирования двух алгоритмов на таких данных изображены на рис. 8, а. Как видно по графикам, оба алгоритма демонстрируют высокое качество классификации, однако алгоритм на основе карты градиентов показывает лучшее значение метрики: AUCROC(Grad) = 0.85, AUC-ROC(NCC) == 0.81. Кроме того, при тестировании алгоритмов на полном наборе последовательностей (б) видно, что в отличие от NCC предложенный алгоритм также хорошо справляется и с последовательностями, снятыми во время прямолинейного движения. Такое свойство дает алгоритму на основе карты градиентов несомненное преимущество, так как движение автономных транспортных систем в основном является прямолинейным.

Также мы сравнили предложенный алгоритм и NCC по времени обработки последовательности кадров. Для экспериментов использовался персональный компьютер с 2-ядерным процессором Intel Core i5 — 8210Y, 1.6 ГГц, 8.0 Гб ОЗУ. Оба алгоритма были реализованы на Python 3.7.3. Несмотря на то что NCC в реализации с box-фильтром (McDonnell, 1981), как и предложенный алгоритм, имеет вычислительную сложность обработки одного кадра - O(P), где P -число пикселей изображения, выяснилось, что время обработки одной последовательности из 100 изображений у NCC - 18 - 20 с, что почти в 3 раза больше, чем время обработки одной последовательности предложенным методом, составляющее 5-7 с. Подробно результаты экспериментов представлены в табл. 1.

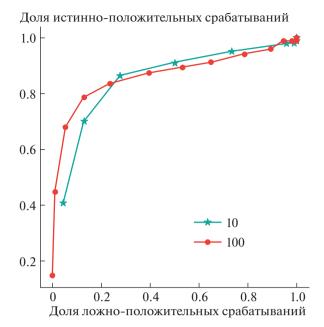


Рис. 7. ROC-кривые алгоритма на основе карты градиентов, построенные для последовательностей из 100 изображений и для последовательностей из десяти изображений: AUC-ROC(100) = 0.86, AUC-ROC(10) = 0.83.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе предложен алгоритм детекции дождевых капель на объективе камеры по последовательности изображений. Обнаружение данных артефактов происходит за счет анализа последовательности кадров на предмет наличия статичных областей без резких границ внутри. Для поиска таких областей алгоритм вычисляет карту градиентов каждого отдельного изображения, а затем усредняет ее по всей последовательности. Для фактической детекции дождевых капель усредненная карта градиентов бинаризуется.

Для тестирования алгоритма был собран набор последовательностей, по 100 кадров в каждой, снятых во время движения автомобиля. В наборе присутствовали как последовательности с настоящими дождевыми каплями, так и без них. Также для увеличения датасета были созданы последо-

Таблица 1. Результаты экспериментов. Здесь N- число изображений в последовательности; AUC-ROC(1)- метрика, вычисленная только по последовательностям, снятым во время поворота или комбинации прямолинейного движения и поворота; AUC-ROC(2)- метрика, вычисленная по всем последовательностям; T- время обработки одной последовательности

Алгоритм	N	AUC-ROC(1)	AUC-ROC(2)	Т, с
Градиент	100	0.85	0.86	5-7
NCC	100	0.81	0.41	18-20

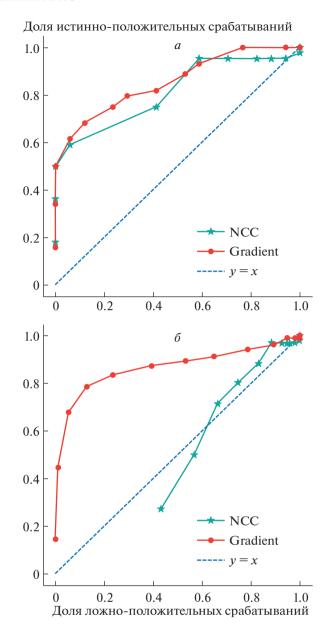


Рис. 8. Сравнение ROC-кривых предложенного алгоритма и NCC.

 $a-{
m ROC}$ -кривые, построенные только на последовательностях, снятых во время поворота или комбинации прямолинейного движения и поворота; $\delta-{
m ROC}$ -кривые, построенные на всех последовательностях.

вательности с каплями, сгенерированными искусственно.

Предложенный алгоритм показал высокое качество классификации последовательностей и скорость работы: обработка одной последовательности из 100 изображений происходит за 5—7 с. Кроме того, эксперименты показали, что надежная детекция артефактов сохраняется и при уменьшении числа изображений в последовательности от 100 до десяти, что позволяет в 10 раз

уменьшить время, необходимое для детекции дождевых капель.

По результатам сравнения предложенного алгоритма с уже существующим алгоритмом на основе попиксельной кросс-корреляции (Einecke et al., 2014) выяснилось, что алгоритм на основе карт градиентов точнее и быстрее детектирует дождевые капли, а также показывает более высокое качество классификации, как на последовательностях, снятых во время прямолинейного движения системы, так и во время поворотов.

Дальнейшее развитие предложенного алгоритма может быть направлено на разработку дополнительной проверки обнаруженных дождевых капель с целью избежать неправильную интерпретацию алгоритмом других однородных и статичных областей, таких как небо. Также данный алгоритм потенциально может быть применен для детекции других типов артефактов помимо дождевых капель, таких как снег, грязь, царапины на объективе и другие.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной статьи подтвердили отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кунина И.А., Панфилова Е. И., Поволоцкий М.А. Детектирование пешеходных переходов на изображениях дороги на основе метода динамического выравнивания временных рядов. *Труды ИСА РАН*. 2018. Т. 68. № S1. С. 23—31. https://doi.org/10.14357/20790279180503
- Курников П.А., Шоломов Д.Л., Панченко А.В. Система определения туманных дорожных сцен, основанная на ансамбле классификаторов. *Информационные технологии и вычислительные системы* (*ИТиВС*). 2018. № 2. С. 70—77. https://doi.org/10.14357/20718632180206
- Минаев Е. Ю., Никоноров А.В. Детектирование и распознавание объектов в системах автомобильной безопасности на основе фрактального анализа. *Компьютерная оптика*. 2012. Т. 36. № 1. С. 124—130.
- Царук В.Б. Выделение искажений, вносимых атмосферными осадками на видеоизображения. *Актуальные проблемы авиации и космонавтики*. 2018. Т. 2. № 4 (14). С. 176—178.
- Akkala V., Parikh P., Mahesh B.S., Deshmukh A.S., Medasani S. Lens adhering contaminant detection using spatio-temporal blur. *Intern. Conf. Signal Proc. Commun (SPCOM)*. 2016. P. 1–5. https://doi.org/10.1109/SPCOM.2016.7746664
- Bae I., Bang S., Kim W. Convolutional neural network for raindrop detection. *16th Intern. Conf. Ubiquitous Robots* (UR). 2019. P. 102–105. https://doi.org/10.1109/URAI.2019.8768613.
- Cord A., Aubert D. Towards rain detection through use of in-vehicle multipurpose cameras. *IEEE Intelligent Ve-*

- *hicles Sympos. (IV).* 2011. P. 833–838. https://doi.org/10.1109/IVS.2011.5940484
- Einecke N., Gandhi H., Deigmöller J. Detection of camera artifacts from camera images. *17th Intern. IEEE Conf. Intelligent Transportation Systems (ITSC)*. 2014. P. 603–610. https://doi.org/10.1109/ITSC.2014.6957756.
- Gladkov A., Gladilin S., Ershov E. Comparison of stereo matching algorithms for obstacle detection and collision avoidance. *Eleventh Intern. Conf. Machine Vision* (ICMV). 2019. P. 92. https://doi.org/10.1117/12.2523116
- Gu J., Belhumeur P., Nayar S., Ramamoorthi R. Removing image artifacts due to dirty camera lenses and thin occluders. *ACM Transactions on Graphics*. 2009. V. 28. P. 1–10. https://doi.org/10.1145/1618452.1618490
- Hirohashi Y., Narioka K., Suganuma M., Liu X., Tamatsu Y. and Okatani T. Removal of image obstacles for vehicle-mounted surrounding monitoring cameras by real-time video inpainting. *IEEE/CVF Conf. Computer Visi. Pattern Recogn. Workshops (CVPRW)*. 2020. P. 857–866. https://doi.org/10.1109/CVPRW50498.2020.00115
- Hu L., Chen L., Cheng J. Gray spot detection in surveillance video using convolutional neural network. *13th IEEE Conf. Industrial Electron. Applicat. (ICIEA)*. 2018. P. 2806–2810. https://doi.org/10.1109/ICIEA.2018.8398187
- Ivanov A., Yudin D. Visibility loss detection for video camera using deep convolutional neural networks. *Proc. Third Intern. Sci. Conf. "Intelligent Information Technologies for Industry" (IITI'18). 2019.* V. 1. P. 434–443. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01818-4_43
- Korobov N., Shipitko O., Konovalenko I., Grigoryev A., Chukalina M. SWaP-C Based Comparison of Onboard Computers for Unmanned Vehicles. *Proc. 14th Intern. Conf. Electromechanics and Robotics "Zavalishin's Readings"*. Springer, Singapore. 2020. P. 573–583.
- McDonnell M.J. Box-filtering techniques. *Computer Graphics and Image Processing*. 1981. V. 17. P. 65–70. https://doi.org/10.1016/S0146-664X(81)80009-3
- Nashashibi F., Charette R., Lia A. Detection of unfocused raindrops on a windscreen using low level image processing. *Intern. Conf. Control, Automat. Robot. Vision*: 2010. P. 1410–1415. https://doi.org/10.1109/ICARCV.2010.5707398
- Qian R., Tan T., Yang W. Attentive generative adversarial network for raindrop removal from a single image. *IEEE/CVF Conf. Comp. Vis. Pattern Recogn.* 2018. P. 2482–2491.
 - https://doi.org/10.1109/CVPR.2018.00263
- Roser M., Geiger A. Video-based raindrop detection for improved image registration. *IEEE 12th Intern. Conf. Computer Vision Workshops.* 2009. P. 570–577. https://doi.org/10.1109/ICCVW.2009.5457650
- Sobel I., Feldman G. A 3 × 3 isotropic gradient operator for image processing. *Pattern Classification and Scene Analysis*. 1973. P. 271–272.
- You S., Tan R.T., Kawakami R. Adherent raindrop modeling, detection and removal. *IEEE Transact. Pattern Analys. Machine Intellig.* 2016. V. 38. № 9. P. 1721–1733. https://doi.org/10.1109/TPAMI.2015.2491937

Gradient algorithm for raindrop detection on a sequence of images

V. V. Burdina^{a,b,#} and O. S. Shipitko^b

^a Moscow Institute of Physics and Technology (National Research University)
 141700 Dolgoprudny, Institutskiy Pereulok, 9, Russia
 ^b Institute for Information Transmission Problems IITP RAS
 127051 Moscow, Bolshoy Karetnyy Pereulok, 19, Russia
 [#]E-mail: burdina.vv@phystech.edu

Autonomous vehicles use cameras as one of the primary sources of information about the environment. Weather conditions and other external factors, such as raindrops, snow, mud, and others, can lead to various image artifacts. Such artifacts significantly degrade the quality and reliability of the obtained visual data and can lead to accidents in case they are not detected in time. Artifacts detection algorithms should meet high requirements: be able to work in real-time, as well as work with limited computing and power resources. In this paper, we propose a new algorithm for detecting raindrops on a camera lens, based on averaging the gradient maps of an image sequence. To test the algorithm, a set of frame sequences, taken by a camera fixed on the car while driving, was collected. Three types of image sequences were collected: with real raindrops, without raindrops, and with artificially generated drops. The problem of detecting raindrops was considered as a problem of binary classification of image sequences. So, we use AUC-ROC (area under the receiver operating characteristic curve) as a quality metric. The results of testing the algorithm show that it reliably detects raindrops, both artificial and real. Moreover, the proposed algorithm, in comparison with the existing one based on pixel-wise cross-correlation (Einecke et al., 2014), showed a higher quality of sequence classification and image processing speed. Thus, the algorithm based on the gradient map provides high-quality raindrops detection on a sequence of images and its computational efficiency allows using it as a self-checking procedure in autonomous visual systems.

Key words: gradient map, raindrop detection, artifact detection, autonomous vehicle, image sequence, self-checking procedure, autonomous visual systems, image artifacts

REFERENCES

- Kunina I.A., Panfilova E.I., Povolotskiy M.A. Detektirovaniye peshekhodnykh perekhodov na izobrazheniyakh dorogi na osnove metoda dinamicheskogo vyravnivaniya vremennykh ryadov [Zebra-crossing detection on road images using dynamic time warping]. *Proc. Instit. systems analysis RAS*. 2018. V. 68. № S1. P. 23–31(in Russian).
 - https://doi.org/10.14357/20790279180503
- Kurnikov P.A., Sholomov D.L., Panchenko A.V. Sistema opredeleniya tumannykh dorozhnykh stsen, osnovannaya na ansamble klassifikatorov [The system for foggy road scenes detection based on the ensembles of classifiers]. *J. Inform. Technol. Comput. Systems*. 2018. V. 2. № 2. P. 70–77 (in Russian). https://doi.org/10.14357/20718632180206
- Minaev E.Y., Nikonorov A.V. Detektirovaniye i raspoznavaniye obyektov v sistemakh avtomobilnoy bezopasnosti na osnove fraktalnogo analiza [Object detection and recognition in the driver assistance system based on the fractal analysis]. *Computer optics*. 2012. V. 36. № 1. P. 124–130 (in Russian).
- Tsaruk V.B. Vydelenie iskazhenii, vnosimykh atmosfernymi osadkami na videoizobrazheniya [Weather effects detection in video]. *Aktual'nye problemy aviatsii i kosmonavtik*i. 2018. V. 2. № 4 (14). P. 176–178 (in Russian).
- Akkala V., Parikh P., Mahesh B.S., Deshmukh A.S., Medasani S. Lens adhering contaminant detection using spatio-temporal blur. *Intern. Conf. Signal Proc. Commun. (SPCOM)*. 2016. P. 1–5. https://doi.org/10.1109/SPCOM.2016.7746664

- Bae I., Bang S., Kim W. Convolutional neural network for raindrop detection. *16th Intern. Conf. Ubiquitous Robots (UR)*. 2019. P. 102–105. https://doi.org/10.1109/URAI.2019.8768613
- Cord A., Aubert D. Towards rain detection through use of in-vehicle multipurpose cameras. *IEEE Intelligent Vehicles Symposium (IV)*. 2011. P. 833–838. https://doi.org/10.1109/IVS.2011.5940484
- Einecke N., Gandhi H.J., Deigmöller J. Detection of camera artifacts from camera images. 17th Intern. Conf. Intell. Transp. Systems (ITSC). 2014. P. 603–610. https://doi.org/10.1109/ITSC.2014.6957756
- Gladkov A., Gladilin S., Ershov E. Comparison of stereo matching algorithms for obstacle detection and collision avoidance. *Eleventh Intern. Conf. Machine Vision (ICMV)*. 2019. P. 92. https://doi.org/10.1117/12.2523116
- Gu J., Belhumeur P., Nayar S., Ramamoorthi R. Removing image artifacts due to dirty camera lenses and thin occluders. *ACM Transactions on Graphics*. 2009. V. 28. P. 1–10.
 - https://doi.org/10.1145/1618452.1618490
- Hirohashi Y., Narioka K., Suganuma M., Liu X., Tamatsu Y. and Okatani T. Removal of image obstacles for vehicle-mounted surrounding monitoring cameras by real-time video inpainting. *IEEE/CVF Conf. Comp. Vis. Patt. Rec. Work (CVPRW)*. 2020. P. 857–866. https://doi.org/10.1109/CVPRW50498.2020.00115
- Hu L., Chen L., Cheng J. Gray spot detection in surveillance video using convolutional neural network. 13th IEEE Conf. Industr. Electron. Applic. (ICIEA).

- 2018. P. 2806–2810. https://doi.org/10.1109/ICIEA.2018.8398187
- Ivanov A., Yudin D. Visibility loss detection for video camera using deep convolutional neural networks. Proceedings of the Third International Scientific Conference "Intelligent Information Technologies for Industry" (IITI'18). 2019. V. 1. P. 434–443. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01818-4_43
- Korobov N., Shipitko O., Konovalenko I., Grigoryev A., Chukalina M. SWaP-C Based Comparison of Onboard Computers for Unmanned Vehicles. *Proc. 14th Intern. Conf. Electromech. Robotics "Zavalishin's Readings"*. Springer, Singapore. 2020. P. 573–583.
- McDonnell M.J. Box-filtering techniques. *Comp. Graph. Image Proc.* 1981. V. 17. P. 65–70. https://doi.org/10.1016/S0146-664X(81)80009-3
- Nashashibi F., Charette R., Lia A. Detection of unfocused raindrops on a windscreen using low level image processing. *Intern. Conf. Contr. Autom.*, *Robot.* Vis: ICARV'

- 2010. P. 1410–1415. https://doi.org/10.1109/ICARCV.2010.5707398
- Qian R., Tan T., Yang W. Attentive generative adversarial network for raindrop removal from a single image. *IEEE/CVF Conf. Comp. Vis. Patt. Rec.* 2018. P. 2482–2491. https://doi.org/10.1109/CVPR.2018.00263
- Roser M., Geiger A. Video-based raindrop detection for improved image registration. *IEEE 12th Intern. Conf. Comp. Vis. Work.* 2009. P. 570–577. https://doi.org/10.1109/ICCVW.2009.5457650
- Sobel I., Feldman G. A 3 × 3 isotropic gradient operator for image processing. *Patt. Classific. Scene Anal.* 1973. P. 271–272.
- You S., Tan R.T., Kawakami R. Adherent raindrop modeling, detection and removal. *IEEE Transact. Patt. Anal. Machine Intell.* 2016. V. 38. V. 9. P. 1721–1733. https://doi.org/10.1109/TPAMI.2015.2491937

——— ТЕХНИЧЕСКОЕ ЗРЕНИЕ **——**

YIK 004.896 + 007.52

АЛГОРИТМ ЛОКАЛЬНОГО ПЛАНИРОВАНИЯ ПУТИ АВТОНОМНОГО ТРАНСПОРТНОГО СРЕДСТВА НА ОСНОВЕ МНОГОКРИТЕРИАЛЬНОЙ ОПТИМИЗАЦИИ ТРАЕКТОРИИ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ РЕШЕТКЕ СОСТОЯНИЙ

© 2021 г. И. Ю. Корнев^{1,2,*}, В. И. Кибалов^{1,2}, О. С. Шипитько^{1,2}

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН 127051 Москва, Большой Каретный переулок, дом 19, Россия
 ² ООО "Эво Карго"
 127015 Москва, Вятская улица, д. 27, Россия
 *E-mail: ivan.kornev@evocargo.com
 Поступила в редакцию 19.11.2020 г.
 После доработки 08.12.2020 г.
 Принята к публикации 27.01.2021 г.

В работе представлен алгоритм построения локального пути для беспилотных транспортных средств с неголономной кинематикой автомобильного типа. Локальный путь – последовательность переходов в графе возможных маневров, минимизирующая заданный функционал качества. Граф создается дублированием вдоль глобального пути заранее вычисленного в криволинейной системе координат шаблона кинематически выполнимых маневров. Использование однократно предпосчитанного шаблона существенно уменьшает время построения графа. Вес каждого маневра – ребра в графе переходов – вычисляется как взвешенная сумма оценок по нескольким критериям. Заданный функционал качества минимизирует маневрирование и обеспечивает поддержание безопасного расстояния до препятствий. Информация о препятствиях извлекается из априорной и динамической локальных карт проходимости. Поиск пути во взвешенном графе осуществляется алгоритмом Дейкстры. Предложенный алгоритм был протестирован на дорожных сценах. Каждая сцена представляет собой модель статичной среды с препятствиями, в которой необходимо найти безопасный локальный путь. Вычисления локальных путей производятся в режиме реального времени. Локальные пути были найдены во всех сценах, когда их существование было возможно. При этом они оказались в среднем всего на 1.3% длиннее глобальных априорно заданных путей, не учитывающих препятствия на дороге.

Ключевые слова: планирование пути, локальное планирование пути, пространственная решетка, многокритериальная оптимизация, избегание столкновений, беспилотное транспортное средство, высокоавтоматизированное транспортное средство, неголономная кинематика

DOI: 10.31857/S0235009221020062

ВВЕДЕНИЕ

Задача планирования пути является актуальной, даже несмотря на большое количество проведенных исследований в данной области. Особую значимость она получила в связи со стремительным развитием высокоавтоматизированных транспортных средств (ВАТС). Условия эксплутации ВАТС накладывают высокие требования на свойства алгоритмов, основные из них — высокая скорость вычислений и безопасность вычисленных путей. Поскольку вычислению пути предшествует распознавание объектов и анализ дорожной ситуации (Кунина и др., 2018; Vishal et al., 2019; Лобанов, Шоломов, 2019), временные ограничения на работу алгоритмов планирования ста-

новятся еще серьезнее (Gonzalez et al., 2015). Помимо этого, к планируемому пути может предъявляться и ряд дополнительных требований, например, он должен быть наикратчайшим, а в случае перевозки людей будет цениться комфорт поездки, который достигается путем минимизации первой и второй производной скорости движения. Множественность выдвигаемых требований сводит задачу планирования пути к задаче поиска оптимального решения по множеству критериев.

Задачу планирования пути принято делить на две подзадачи — глобальное и локальное планирование. Глобальный путь строится на основе заранее известной карты, соединяя начальную точ-

ку с конечной. Локальный путь позволяет транспортному средству двигаться вдоль глобального пути, принимая во внимание поступающую в реальном времени информацию, полученную от сенсоров ВАТС. Необходимость разделения задачи продиктована большой вычислительной сложностью поиска глобального пути и, как следствие, невозможностью работы лежащих в основе алгоритмов поиска в режиме реального времени. Для быстрого принятия решений о маневрировании с целью избегания столкновений с препятствиями применяется локальное планирование.

В этой работе предложен алгоритм поиска локального пути, оптимального по совокупности различных критериев. Предложенный алгоритм обеспечивает поиск пути в режиме реального времени.

Сильный толчок для развития в области планирования пути для ВАТС дало проведение соревнований Darpa Grand Challenge. Во время проведения соревнований в 2005 г. перед началом испытаний участникам выдавался файл, в котором хранилась последовательность точек - глобальный путь (Thrun et al., 2006). Для победы в соревновании было необходимо проехать вдоль глобального пути быстрее остальных команд, не выехав за пределы трассы. Все препятствия, которые могли встретиться на маршруте, были статичными. В 2007 г. соревнования проходили в воссозданных городких условиях, поэтому приходилось справляться не только со статичными препятствиями, но и избегать столкновений с другими участниками дорожного движения. Для решения этой задачи участниками были придуманы различные подходы. Так, например, команда из Массачусетского технологического института (МІТ) использовала модифицированный метод быстро растущих случайных деревьев (Kuwata et al., 2008). Главным недостатком предложенного подхода было введение "ленивой проверки". На каждой итерации работы алгоритма осуществлялся рост дерева, однако он происходил не с нуля, а на основе дерева, посчитанного на предыдущей итерации. Решение, которое было лучшим в предыдущий момент времени, могло стать наихудшим на текущей итерации. "Ленивая проверка" лишь контролировала соответствие этого решения всем накладываемым ограничениям, но не позволяла для текущей итерации найти лучшее решение. Введение такой особенности было необходимо для освобождения вычислительных ресурсов под рост дерева — увеличивение пространства поиска.

Со времен проведения Darpa Grand Challenge фокус исследователей в области планирования пути ВАТС был нацелен на разработку алгоритмов, позволяющих находить оптимальный по множеству критериев путь в режиме реального

времени для маневрирования в динамической среде (Gonzalez et al., 2015). Разработанные подходы на основе численной оптимизации (Ziegler et al., 2014; Rosmann et al., 2012) потенциально способны найти наилучшее решение и сойтись к глобальному экстремуму. Однако они вычислительно сложны, а в условиях ограниченного времени найденное решение может оказаться далеко от оптимального. Конкуренцию подходам на основе численной оптимизации составляют подходы, основанные на поиске пути в графе. Их основное преимущество - скорость вычислений. Такие методы способны найти оптимальное решение, но лишь в рамках предпосчитанного графа переходов в пространстве состояний ВАТС (так же известном как пространственная решетка). Переходы вычисляются на этапе инициализации алгоритма, затем сохраняются в память и используются на этапе планирования в режиме реального времени для сокращения затрат на формирование графа. Примеры таких методов подробно описаны в работах (Pivtoraiko, Kelly, 2005; Ziegler, Stiller, 2009; Pothan et al., 2017).

В этой работе предложен алгоритм поиска оптимального локального пути на основе пространственной решетки. Время вычислений значительно сокращается за счет дискретизации пространства поиска и построения шаблона — набора заведомо кинематически возможных маневров в момент инициализации. Шаблон изначально строится в криволинейной системе координат и используется для создания множества коротких маневров вдоль глобального пути. Введение многокритериальной оценки позволяет подсчитать вес каждого маневра по нескольким критериям и выбрать тот, который лучше других удовлетворяет заданным критериям. Найденный путь является субоптимальным, так как вычисляется не во всем пространсве состояний, а в ограниченном графе. Несмотря на это, результаты экспериментов демонстрируют, что найденные пути позволяют избегать столкновений и сохранять безопасное расстояние от препятствий на протяжении всего маршрута, за счет лишь незначительного увеличения пройденного пути. Кроме того, вычислительная эффективность предложенного алгоритма позволяет применять его в составе ВАТС для планирования пути в режиме реального времени.

АЛГОРИТМ ЛОКАЛЬНОГО ПЛАНИРОВАНИЯ ПУТИ НА ОСНОВЕ МНОГОКРИТЕРИАЛЬНОЙ ОПТИМИЗАЦИИ ТРАЕКТОРИИ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ РЕШЕТКЕ СОСТОЯНИЙ

В этой главе приводится детальное описание предложенного алгоритма планирования пути. Отдельно рассматривается процесс построения

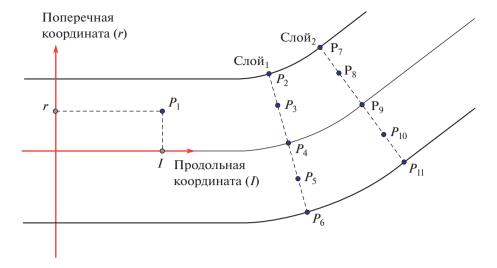


Рис. 1. Пример определения координат точки P_1 в криволинейной системе координат. Точки $P_2 - P_{11}$ образуют два слоя.

графа переходов — пространственной решетки и многокритериальной оптимизации пути в полученном графе.

ПОСТРОЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ РЕШЕТКИ

Предложенный алгоритм планирования пути взаимодействует с моделью окружающей среды, которая содержит статичное представление среды в каждый момент времени на рассматриваемом горизонте планирования. Одним из входов предложенного алгоритма является ближайший к ВАТС отрезок глобального пути — отрезок пути, который должен быть пройден на некотором горизонте планирования. Множество потенциальных локальных путей строится вдоль глобального пути. В момент инициализации алгоритма строится шаблон возможных маневров в форме направленного невзвешенного графа. Вершина такого графа представляет собой точку в криволинейной системе координат (Werling et al., 2010) и описывается двумя координатами - продольным смещением І вдоль глобального пути и поперечным смещением r относительно него. Значение продольной и поперечной координат дискретны с заданным по каждой из осей шагом $(\Delta l, \Delta r)$. Вершины с одинаковым значением продольного смещения будем называть слоем (рис. 1). Ребра в шаблоне соединяют вершины первого слоя со следующими слоями с заданными индексами. Ребра представляют из себя путь, по которому происходит движение ВАТС – маневр. Маневры задаются полиномами третьей степени, что позволяет найти кривизну ребра в любой его точке аналитически и исключить ребра, не удовлетворяющие кинематическим ограничениям ВАТС.

На рис. 2, a представлен пример набора маневров, в котором вершины первого слоя соединяются только со следующим, на (δ) приведен пример шаблона, в котором вершины первого слоя соединяются с вершинами из 2, 3, 5 слоев. Последовательность индексов слоев задается исходя из параметров ВАТС, доступных вычислительных мощностей и специфики решаемой задачи. Увеличение количества слоев в задаваемой последовательности приведет к возрастанию количества ребер и, соответственно, увеличит время вычислений, но позволит приблизиться к оптимальному пути (глобальному оптимуму). Помимо этого, более длинные ребра позволяют находить более гладкие маневры, позволяющие поддерживать высокую скорость при движении по ним, а короткие — выполнять резкие перестроения. Включение в шаблон ребер различной длины увеличивает пространство поиска и позволяет более оптимально выполнять объезды препятствий различных размеров. Локальный путь, представленный на рис. 3, a, построен на основе шаблона маневров, в котором вершины первого слоя соединяются с вершинами только второго слоя. Объезд препятствий осуществляется путем последовательного выполнения коротких маневров, что приводит к излишнему рулению (ϵ). Локальный путь, представленный на (6), построен на основе шаблона, в котором вершины первого слоя соединялись с вершинами 2, 3, 5, 7 слоев, тем самым образуя набор из коротких, средних и длинных ребер. Путь более гладкий, а сумма модулей изменения угла ориентации ВАТС при движении по пути уменьшилась в 2 раза (г) по сравнению со случаем, когда переход был возможен только между соседними слоями.

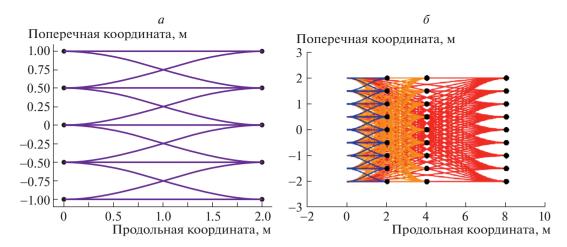


Рис. 2. Шаблоны возможных маневров.

a — продольный шаг ΔI между слоями 2 м, поперечный шаг Δr между вершинами в одном слое 0.5 м, вершины первого слоя соединяются с вершинами только второго слоя, минимальный радиус разворота ВАТС 1 м, максимальное поперечное смещение вершин 1 м; δ — продольный шаг ΔI между слоями 2 м, поперечный шаг Δr между вершинами в одном слое 0.5 м, вершины первого слоя соединяются с вершинами из 2, 3, 5 по счету слоев, минимальный радиус разворота ВАТС 1 м, максимальное поперечное смещение вершин 2 м.

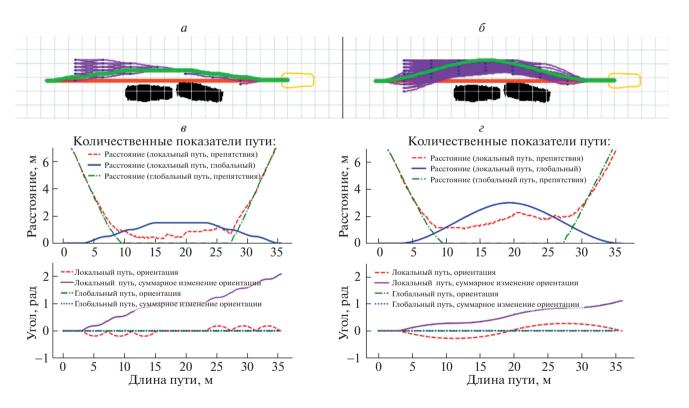


Рис. 3. Влияние длины маневров на локальный путь и его характеристики.

a — локальный путь (зеленый), построенный на основе шаблона, содержащего только короткие маневры (фиолетовый) для перехода между соседними слоями; δ — путь, построенный на основе шаблона, содержащего как длинные, так и короткие маневры. На графиках (ϵ и ϵ) приведены характеристики каждого из путей. Для верхних графиков: зеленый и красный — расстояние от глобального и локального путей соответственно до ближайших препятствий, синий — расстояние между глобальным и локальным путями. Для нижних графиков: зеленый и красный — относительное изменение угла поворота ВАТС при движении по глобальному и локальному путям соответственно, синий и фиолетовый — сумма модулей изменения угла поворота ВАТС при движении по глобальному и локальному путям соответственно.

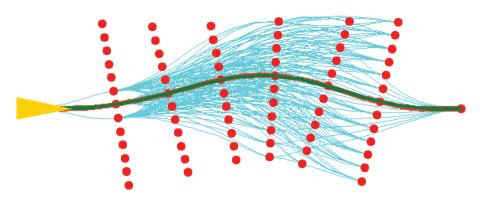


Рис. 4. Граф возможных переходов в декартовой системе координат, составленный на основе шаблона маневров в криволинейной системе координат. Шаблон включает как длинные, так и короткие ребра.

Построенный шаблон возможных маневров в криволинейной системе координат используется для получения множества потенциальных путей. Шаблон "дублируется" вдоль глобального пути в криволинейной системе координат с заданным шагом продольного смещения. Затем все вершины и ребра переводятся из криволинейной системы координат в декартову. После перевода в декартову систему координат кривизна маневров изменяется, поскольку сам глобальный путь обладает кривизной. Поэтому маневры в шаблоне должны обладать запасом по кривизне, размер которого зависит от максимальной кривизны глобального пути. Первой вершиной графа является текущее положение транспортного средства. Ребра, соединяющие первую вершину с первым слоем графа, строятся на основе полиномов пятой степени (Takahashi et al., 1989) и соединяются только с теми вершинами, переход в которые удовлетворяет кинематическим ограничениям и не приведет к столкновению. В последнем слое графа находится всего одна вершина, которая лежит строго на глобальном пути на расстоянии от автомобиля, равному горизонту планирования (рис. 4).

ПОИСК ОПТИМАЛЬНОГО ПУТИ

Построенный в декартовом пространстве граф накладывается на локальную карту препятствий. Если движение по ребру приводит к коллизии, такое ребро удаляется из графа. Каждому ребру E присваивается вес W(E). Вес ребра определяется как взвешенная сумма критериев, каждый из которых может быть интерпретирован как штрафующая функция

$$W_{E_i} = k_{safe} w_{safe} (E_i) + k_{dist} w_{dist} (E_i) + k_{man} w_{man} (E_i). (1)$$

Критерий удаленности ребра от ближайшего препятствия считается по следующей формуле: $w_{safe}\left(E_{i}\right)=\sum_{n=1}^{N}f\left(e_{n}\right)$. Для оценки w_{safe} производится деление ребра на сегменты e_{n} . Количество

сегментов определяется как продольная длина ребра $L(E_i)$, деленная на продольный шаг шаблона $N=\frac{L(E_i)}{\Delta l}$. Для каждого сегмента проводится поиск расстояния между ребром и ближайшим препятствием. На рис. 5 представлена функция безопасности f(e), которая определяет зависимость веса от минимального расстояния между ВАТС и препятствиями. Функция является квадратичной, поскольку, чем ближе ВАТС проходит к препятствию, тем опаснее двигаться по этому сегменту пути. Если расстояние больше радиуса инфляции, вес критерия безопасности равен нулю — ребро графа не штрафуется.

Критерий удаленности ребра от глобального пути: $w_{dist}(E_i) = L(E_i) dist(E_i)$. Введем следующее обозначение: r_{from} и r_{to} — поперечное смещение начала ребра и конца ребра соответственно, тогда $dist(E) = (|r_{from}| + |r_{to}|) \times 0.5$ Чем дальше от глобального пути находится ребро, тем больший штраф на него накладывается.

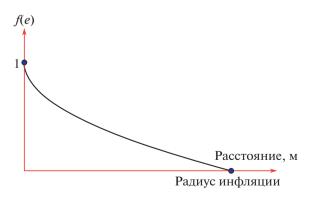


Рис. 5. Функция безопасности f(e).

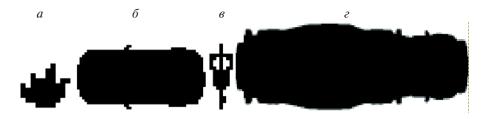


Рис. 6. Дискретизированная и приведенная к черно-белому изображению проекция. a — силуэт идущего человека; b — легкового автомобиля; b — велосипедиста; c — автобетоносмесителя .

Критерий изменения поперечного положения $w_{man}\left(E_{i}\right)=\frac{\left|r_{from}-r_{to}\right|}{L\left(E_{i}\right)}.$ Данный критерий наклады-

вает штраф на ребра, меняющие поперечное положение транспортного средства, позволяя сократить излишнее маневрирование.

Таким образом, задача поиска оптимального локального пути сводится к поиску пути с минимальным весом во взвешенном направленном графе. Значение коэффициентов k_{man} , k_{dist} , k_{safe} должно быть задано, исходя из предположений о том, какой вклад он должен вносить в общий вес ребра. Чем больше его значение, тем более значим соответствующий критерий.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ОЦЕНКА АЛГОРИТМА

Для оценки эффективности алгоритма была проведена серия экспериментов. Все входные данные для экспериментов создавались вручную. Результатом эксперимента являлась дорожная сцена в виде изображения с обозначенными на ней препятствиями глобальным и локальным путями, и положением транспортного средства в начальный момент времени. Был проведен сравнительный анализ количества потенциальных коллизий при движении по локальным путям, найденным предложенным алгоритмом, и при движении по глобальному пути.

ПОДГОТОВКА ТЕСТОВЫХ СЦЕН

Эксперименты для проверки алгоритма заключаются в вычислении локального пути объезда статичных препятствий транспортным средством для каждой сцены из заданного набора тестовых сценариев. Сцена состоит из априорной локальной карты проходимости (Shvets et al., 2016) с масштабом 10 пикселей на метр, глобального пути, положения ВАТС в начальный момент времени. При создании сцен использовались реальные участки городских дорог с соблюдением пропорций и размеров с точностью до масштаба карты. Транспортное средство аппроксимируется многоугольником, размеры которого приближе-

ны к размерам среднего легкового автомобиля (ширина среднего легкового автомобиля 1.65 м, длина 4 м). На карты проходимости (рис. 6) были добавлены различные часто встречающиеся на дорогах объекты (легковые и грузовые авто, пешеходы, велосипедисты). Размеры препятствий соответствуют реальным. Расположение препятствий, глобальный путь и стартовое положение транспортного средства задавались вручную.

Всего было создано 11 сцен, приближенных к реальным дорожным сценам, представленных на рис. 7, a-e и рис. 8, a-d. В тестовый набор были включены как сложные сцены, предполагающие объезд одного или нескольких препятствий, так и сцены без препятствий. Такие сцены предназначены для проверки свойства алгоритма локального планирования генерировать путь, который в соответствии с введенным критерием оптимальности (1) не отклоняется от глобального пути при отсутствии препятствий.

АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ

Цель проведения экспериментов — показать. что описанный алгоритм находит локальный путь, который позволит избежать столкновений с препятствиями в статичной среде с незначительным увеличением проходимого расстояния по сравнению с движением по глобальному пути. В десяти из одиннадцати тестовых сцен движение по глобальному пути приводило к столкновению, а движение по локальному пути объезда позволило избежать их полностью. При этом локальный путь объезда стал длиннее в среднем всего на 1.3% по сравнению с глобальным путем. Найденные пути удовлетворяют кинематическим ограничениям, а за счет введения длинных ребер переходы между вершинами становятся более плавными, что делает возможность их прохождения на высокой скорости. Еще для одной сцены построить безопасный путь объезда не удалось из-за большой плотности препятствий (рис. 7, г). Локальный путь не может быть найден, если отсутствует хотя бы один путь в направленном графе между начальной вершиной, соответствующей положе-

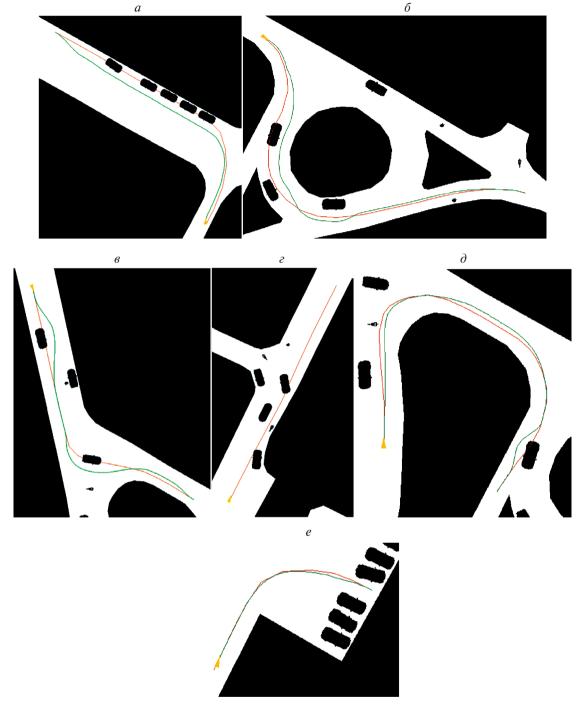


Рис. 7. Визуализация результатов экспериментов.

На всех изображениях корминерая пиния — глобальный путь, зеленая — покальный

На всех изображениях коричневая линия — глобальный путь, зеленая — локальный путь, желтый треугольник указывает на ориентацию транспортного средства, а его начальное положение совпадает с первой точкой глобального пути, $k_{safe} = 7$, $k_{dist} = 0.14$, $k_{man} = 2$.

a — движение вдоль припаркованных с правой стороны автомобилей; δ — проезд круговых развязок; ϵ и δ — проезд сложных перекрестков; ϵ — проезд участка с островком безопасности; ϵ — заезд на парковочное место.

нию BATC, и конечной — последней точкой глобального пути.

Также был проведен анализ влияния весовых коэффициентов (1) на генерируемый путь. Для проведения эксперимента был выбран тестовый

сценарий объезда препятствий (рис. 8, ϵ). В эксперименте каждый из весовых коэфициентов целевой функции поочередно приравнивался к нулю. Результаты представлены на рис. 9, a, δ . Синим цветом обозначен локальный путь, для которого

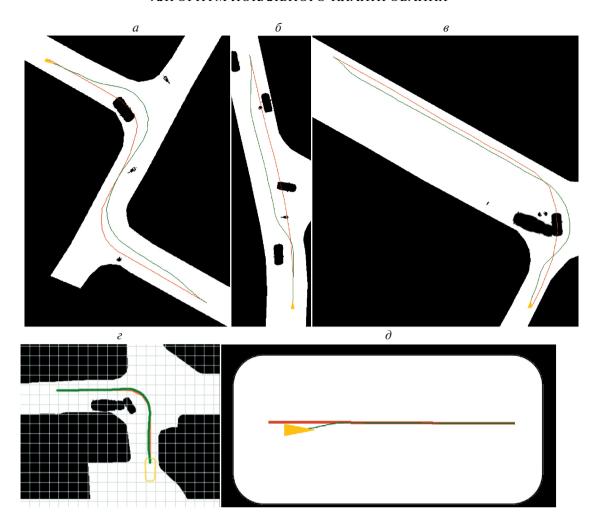


Рис. 8. Визуализация результатов экспериментов. Условные обозначения аналогичны рис. 7. a и δ — проезд перекрестков; ϵ — объезд аварии с последующим движением по прямой; ϵ — объезд аварии; δ — тестовая сцена без препятствий.

все значения коэффициентов были ненулевыми. Данный путь построен в качестве референсного. На основе полученных результатов могут быть сделаны следующие выводы:

- Обнуление коэффициента k_{man} привело к более резкому маневрированию (результаты обозначены зеленым цветом). Особенно хорошо это заметно на участках пути с 7.5 по 15 м (на референсном изображении маневры происходят с 5 по 15 м; указанные маневры выделены оранжевым цветом на обоих изображениях), при этом отклонение от глобального пути не изменилось по сравнению с референсным.
- Обнуление k_{safe} (графики, обозначенные желтым) привело к строгому следованию глобального пути, поскольку он сам по себе удовлетворяет критерию безопасности. В общем случае нулевое или малое значение коэффициента безопасности

может стать причиной построения локального пути вблизи препятствий.

• Обнуление k_{dist} (графики обозначены голубым) привело к увеличению отдаленности локального пути от глобального. На приведенном графике наблюдается увеличение суммарного изменения ориентации ВАТС. На 30-метровом пути оно составило почти три радиана (для референсного пути это значение чуть больше двух радиан).

Значительное увеличение любого из коэффициентов приводит к малому влиянию остальных критериев, что может стать причиной излишнего маневрирования, или слишком близкому прохождению от препятствий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе предложен алгоритм локального планирования на основе поиска оптимального пути в

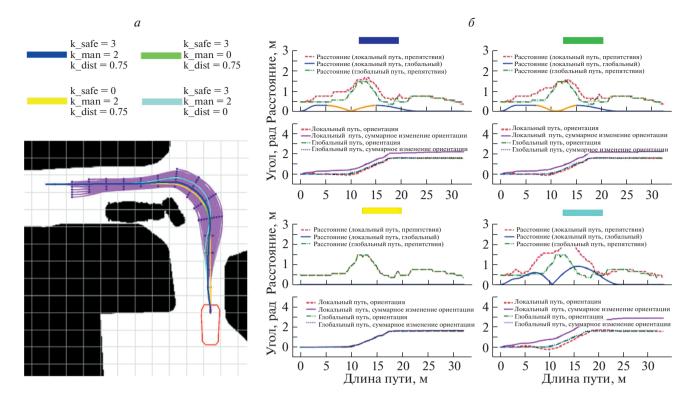


Рис. 9. Влияние весовых коэффициентов на форму локального пути. a — зависимость форм локальных путей от значений весовых коэффициентов; δ — различные показатели качества локального и глобального путей. Для верхних рядов графиков: зеленый и красный — расстояние от глобального и локального путей соответственно до ближайших препятствий, синий — расстояние между глобальным и локальным путями. Для нижних рядов графиков: зеленый и красный — относительное изменение угла поворота ВАТС при движении по глобальному и локальному путям соответственно, синий и фиолетовый — сумма модулей изменения угла поворота ВАТС при движении по глобальному и локальному путям соответственно.

направленном взвешенном графе. Граф получается путем построения пространственной решетки – повторяющегося шаблона кинематически достижимых маневров, предпосчитанных на этапе инициализации алгоритма. Предложенный в работе способ соединения не только соседних, но и отстоящих друг от друга слоев графа, позволяет находить более сглаженные, кинематически достижимые пути, оставляя при этом возможность совершать резкие маневры для объезда динамических препятствий, возникающих на пути следования ВАТС. После построения графа предложенный алгоритм осуществляет поиск наилучшего пути. Наилучшим признается путь, ребра, входящие в состав которого, минимизируют заданный функционал качества. Многокритериальность применяемого функционала, с одной стороны, гарантирует удаленность пути от препятствий, а с другой - позволяет минимизировать излишнее маневрирование. Предложенный алгоритм был протестирован на сценариях, имитирующих реальные дорожные ситуации. Алгоритм локального планирования позволил избежать столкновения во всех представленных сценариях, в которых безопасный путь мог быть

найден. Полученные локальные пути оказались в среднем всего на 1.3% длиннее априорно заданного глобального пути, не учитывающего наличие других участников дорожного движения, что подтверждает эффективность алгоритма. Дальнейшая работа по улучшению алгоритма может быть направлена на улучшение проверки кинематических ограничений после перевода ребер в декартову систему координат. Также работа может быть направлена на сравнение алгоритма с другими существующими подходами к локальному построению пути для выявления потенциальных слабых сторон алгоритма и поиска путей его дальнейшего усовершенствования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кунина И.А., Панфилова Е.И., Поволоцкий М.А. Детектирование пешеходных переходов на изображениях дороги на основе метода динамического выравнивания временных рядов. *Тр. ин-та системного анализа РАН*. 2018. Т. 68. № 1. С. 23—31. https://doi.org/10.14357/20790279180503

Лобанов М.Г., Шоломов Д.Л. Об ускорении архитектуры сверточной нейронной сети на базе ResNet в задаче распознавания объектов дорожной сцены.

- Информационные технологии и вычислительные системы. 2019. Т. 69. № 3. С. 57—65. https://doi.org/10.14357/20718632190305
- Gonzalez D., Pérez J., Milanes V., Nashashibi F. A review of motion planning techniques for automated vehicles. *IEEE*. 2015. V. 17. № 4. P. 1135–1145. https://doi.org/10.1109/TITS.2015.2498841
- Kuwata Y., Fiore G.A., Teo J., Frazzoli E., How J.P. Motion planning for urban driving using rrt. *IEEE*. 2008. P. 1681–1686. https://doi.org/10.1109/IROS.2008.4651075
- Pivtoraiko M., Kelly A. Efficient constrained path planning via search in state lattices. *Internat. Sympos. Artific. Intell.*, *Robot. Automat. Space*, 2005. P. 1–7.
- Pothan S., Nandagopal J. L., Selvaraj G. Path planning using state lattice for autonomous vehicle. *IEEE*. 2017. P. 1–5.
 - https://doi.org/10.1109/TAPENERGY.2017.8397363
- Rösmann C., Feiten W., Wösch T., Hoffmann F., Bertram T. Trajectory modification considering dynamic constraints of autonomous robots. *VDE*. 2012. P. 1–6.
- Shvets E.A., Shepelev D.A., Nikolaev D.P. Occupancy grid mapping with the use of a forward sonar model by gradient descent. *J. Communicat. Technol. Electron.* 2016. V. 61. № 12. P. 1474–1480. https://doi.org/10.1134/S106422691612024X

- Takahashi A., Hongo T., Ninomiya Y., Sugimoto G. Local path planning and motion control for agv in positioning. *IEEE*. 1989. P. 392–397. https://doi.org/10.1109/IROS.1989.637936
- Thrun S., Montemerlo M., Dahlkamp H., Stavens D., Aron A., Diebel J., Lau K. Stanley: The robot that won the darpa grand challenge. *J. Field Robotics*. 2006. V. 23. № 9. P. 661–692. https://doi.org/10.1002/rob.20147
- Vishal K., Arvind C.S., Mishra R., Gundimeda V. Traffic light recognition for autonomous vehicles by admixing the traditional ML and DL. *Intern. Soc. Opt. Photon.* 2019. V. 110. C. 110410H. https://doi.org/10.1117/12.2523105
- Werling M., Ziegler J., Kammel S., Thrun S. Optimal trajectory generation for dynamic street scenarios in a frenet frame. *IEEE*. 2010. P. 987–993. https://doi.org/10.1109/ROBOT.2010.5509799
- Ziegler J., Bender P., Dang T., Stiller C. Trajectory planning for bertha a local, continuous method. *IEEE*. 2014. P. 450–457. https://doi.org/10.1109/IVS.2014.6856581
- Ziegler J., Stiller C. Spatiotemporal state lattices for fast trajectory planning in dynamic on-road driving scenarios. *IEEE*. 2009. P. 1879–1884. https://doi.org/10.1109/IROS.2009.5354448

Local path finding in autonomous car state lattice based on multi-criteria optimization

I. Y. Kornev^{a,b,#}, V. I. Kibalov^{a,b}, and O. S. Shipitko^{a,b}

^a Institute for Information Transmission Problems RAS 127051 Moscow, Bol'shoy Karetnyy Pereulok 19, Russia
 ^b Evocargo LLC 127015 Moscow, Vyatskaya street 27, Russia
 [#]E-mail: ivan.kornev@evocargo.com

In this work algorithm of local path planning for the ground autonomous vehicle with car-type non-holonomic kinematics is proposed. The constructed path is represented by a path in a graph of possible maneuvers that minimizes predefined quality measures. The maneuvers graph is constructed by coping along the global path of precalculated in curvilinear coordinate system maneuvers' templates which are kinematically feasible. The use of a pre-calculated template speeds up runtime algorithm execution. The weight of each graph edge is a weighted sum of several criteria. The search algorithm minimizes maneuvring while keeping the maximum possible distance from obstacles. The obstacles can be dynamically detected as well as extract from static occupancy grid map. The path search in the weighted graph is executed with Dijkstra's algorithm. The proposed planning algorithm was tested on generated road scenes. Each scene is a static road situation with obstacles in which a safe path has to be found. The safe local path was found in which scenes where it was feasible. The generated local paths are on average just 1.3% longer than the predefined shortest global path, which does not account for obstacles.

Key words: path planning, local path planning, state lattice, multi-objective optimization, collision avoidance, autonomous vehicle, nonholonomic kinematics

REFERENCES

- Gonzalez D., Pérez J., Milanes V., Nashashibi F. A review of motion planning techniques for automated vehicles. *IEEE*. 2015. V. 17 (4). P. 1135–1145. https://doi.org/10.1109/TITS.2015.2498841
- Kunina I.A., Panfilova E.I., Povolotskiy M.A. Detektirovanie peshehodnyh perehodov na izobrazhenijah doro-
- gi na osnove metoda dinamicheskogo vyravnivanija vremennyh rjadov [Zebra-crossing detection on road images using dynamic time warping]. *Trudy Instituta sistemnogo analiza Rossiiskoi akademii nauk.* 2018. V. 68 (1). P. 23–31. (In Russian). https://doi.org/10.14357/20790279180503
- Kuwata Y., Fiore G.A., Teo J., Frazzoli E., How J.P. Motion planning for urban driving using rrt. *IEEE*. 2008.

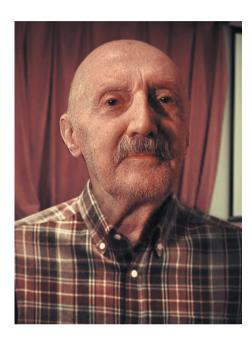
- P. 1681–1686. https://doi.org/10.1109/IROS.2008.4651075
- Lobanov M.G., Sholomov D.L. Ob uskorenii arhitektury svertochnoj nejronnoj seti na baze ResNet v zadache raspoznavanija ob#ektov dorozhnoj sceny [On the Acceleration of the Convolutional Neural Network Architecture Based on Resnet in the Task of Road Scene Objects Recognition]. *Informatsionnye tekhnologii i vychislitel'nye sistemy.* 2019. V. 69 (3) P. 57–65. (in Russian). https://doi.org/10.14357/20718632190305
- Pivtoraiko M., Kelly A. Efficient constrained path planning via search in state lattices. *International Symposium on Artificial Intelligence, Robotics, and Automation in Space*, 2005. P. 1–7.
- Pothan S., Nandagopal J.L., Selvaraj G. Path planning using state lattice for autonomous vehicle. *IEEE*. 2017. P. 1–5.
 - https://doi.org/10.1109/TAPENERGY.2017.8397363
- Rösmann, C., Feiten, W., Wösch, T., Hoffmann, F., Bertram, T. Trajectory modification considering dynamic constraints of autonomous robots. VDE. 2012. P. 1–6.
- Shvets E.A., Shepelev D.A., Nikolaev D.P. Occupancy grid mapping with the use of a forward sonar model by gradient descent. *J. Commun. Technol. Electron.* 2016. V. 61 (12). P. 1474—1480. https://doi.org/10.1134/S106422691612024X

- Takahashi A., Hongo T., Ninomiya Y., Sugimoto G. Local path planning and motion control for agv in positioning. *IEEE*. 1989. P. 392–397. https://doi.org/10.1109/IROS.1989.637936
- Thrun S., Montemerlo M., Dahlkamp H., Stavens D., Aron A., Diebel J., Lau K. Stanley: The robot that won the darpa grand challenge. *J. Field Robot*. 2006. V. 23 (9). P. 661–692. https://doi.org/10.1002/rob.20147
- Vishal K., Arvind C.S., Mishra R., Gundimeda V. Traffic light recognition for autonomous vehicles by admixing the traditional ML and DL. *Intern. Soc. Opt. Photon.* 2019. V. 110. P. 110410H. https://doi.org/10.1117/12.2523105
- Werling M., Ziegler J., Kammel S., Thrun S. Optimal trajectory generation for dynamic street scenarios in a frenet frame. *IEEE*. 2010. P. 987–993. https://doi.org/10.1109/ROBOT.2010.5509799
- Ziegler J., Bender P., Dang T., Stiller C. Trajectory planning for bertha a local, continuous method. *IEEE*. 2014. P. 450–457. https://doi.org/10.1109/IVS.2014.6856581
- Ziegler J., Stiller C. Spatiotemporal state lattices for fast trajectory planning in dynamic on-road driving scenarios. *IEEE*. 2009. P. 1879–1884. https://doi.org/10.1109/IROS.2009.5354448

—— ПАМЯТИ УЧЕНОГО —

Михаил Сергеевич Смирнов (1921-2008 гг.)

DOI: 10.31857/S0235009221020086



В январе этого года исполнилось 100 лет со дня рождения Михаила Сергеевича Смирнова, и редколлегия журнала "Сенсорные системы" не может не отметить эту дату.

Михаил Сергеевич Смирнов – необыкновенный человек и талантливый ученый, проработавший в Академии наук 56 лет и внесший большой вклад в развитие современных направлений исследования сенсорных систем. Он родился 7 января 1921 г. в Ростове-на-Дону, а с 1927 г. жил, учился и работал в Москве. Получив в 1950 г. диплом с отличием по окончании учебы на физическом факультете Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Михаил Сергеевич работал два года по распределению инженером на заводе, а затем с 1952 по 1963 гг. – младшим научным сотрудником в лаборатории биофизики зрения Института биофизики Академии наук СССР. В этой лаборатории он начал заниматься проблемами цветового зрения и вместе со своим постоянным соавтором Михаилом Моисеевичем Бонгардом, также выпускником физического факультета МГУ, опубликовал ряд важных теоретических и экспериментальных работ в журналах "ДАН СССР" и "Биофизика". Эти работы касались основ колориметрии, оценки спектральной чувствительности фоторецепторов,

анализа психофизических методов изучения цветового зрения, моделирования цветовосприятия. Такие публикации, как "Четырехмерность цветового пространства человека" (ДАН СССР, 1956) и "Моделирование цветного зрения" (Биофизика, 1956) не потеряли своего значения и по сей день.

Параллельно с работами по изучению цветового зрения, которые "два Мишки" (так называли пару соавторов в лаборатории) проводили совместно, М.С. Смирнов занимался тщательными исследованиями оптического аппарата глаза. В 1961 г. М.С. Смирнов завершил диссертационную работу, посвященную оценке аберраций (погрешностей оптики) человеческого глаза и коррекции аномалий рефракции, которая была выполнена на базе Московского научно-исследовательского института глазных болезней им. Гельмгольца. В ходе этого исследования М.С. Смирнов разработал собственный оригинальный метод точного измерения горизонтальных и вертикальных компонентов поперечной аберрации в точках, равномерно распределенных по поверхности роговицы глаза, и метод расчета характеристик контактных линз, компенсирующих эти аберрации в целях получения глаза с идеальной фокусировкой изображений. Работы М.С. Смирнова в этом направлении позже способствовали развитию современной адаптивной оптики, и М.С. Смирнов был признан одним из ее основателей. Среди офтальмологов он стал широко известен сразу же после написания своей кандидатской диссертации и регулярно работал, как консультант, и как участник в совместных проектах.

В 1963 г. Президиум АН СССР принял постановление о создании в Институте проблем передачи информации АН СССР лаборатории передачи и обработки информации в органах чувств. Для создания этого подразделения лаборатория биофизики зрения Института биофизики АН СССР была в полном составе переведена в ИПИИ АН СССР и стала называться "Лабораторией переработки информации в органах чувств". Заведующим лабораторией был назначен д.ф.-м.н. Николай Дмитриевич Нюберг.

Н.Д. Нюберг, являющийся автором классических работ по цветовосприятию, ученый мирового уровня, активно способствовал внедрению новых экспериментальных методов и передовых математических подходов в биологические ис-

следования. В новой лаборатории М.С. Смирнов совместно с М.М. Бонгардом принимал непосредственное участие в разработке большинства современных научных направлений, определивших лицо лаборатории: проблем обучения и узнавания, моделирования поведения, константности цветовосприятия.

Будучи авторитетным и широко эрудированным ученым с острым критическим умом, М.С. Смирнов быстро стал заметной фигурой и часто привлекался к экспертизе разных заявок на открытие, а также систематически работал в различных комитетах и комиссиях. Он был членом постоянной комиссии по цветовым измерениям (при Госстандарте), активно участвовал в разработке программы исследований по проблеме "Сознание", являясь членом междуведомственного научного совета ГКНТ СССР и Комиссии Президиума Совета Министров СССР (председатель Совета — академик Е.П. Велихов) и способствуя нахождению общих методологических подходов для специалистов разного профиля.

По причине врожденной въедливости и скрупулезности, а также интеллигентской безотказности Михаил Сергеевич часто тратил неоправданно много времени на экспертизу изобретений и феноменов, которые этого не заслуживали. Это мешало ему проводить собственные исследования и в еще большей степени — публиковать их результаты. Последнее было также связано с чрезвычайно высокой требовательностью Михаила Сергеевича к себе и ответственностью за свои утверждения. В итоге общее число публикаций М.С. Смирнова невелико, и особенно мало их было в последние годы, почти целиком отданные

экспертной деятельности, рецензированию статей и манускриптов, работе с молодежью. Он был ответственным редактором сборника "Моделирование обучения и поведения".

В своей последней автобиографии Михаил Сергеевич написал, что постоянная проблема, над которой он работает — "как человек думает", а общая задача — исследование организации поведения и переработки информации в целеустремленной обучающейся системе. Свои исследования по электрофизиологии и психофизике зрения, оптике глаза человека и "паранормальным" явлениям он рассматривал как вспомогательные, выросшие из общей задачи и просто случайные темы.

Работу Михаила Сергеевича в комиссиях по оценке паранормальных феноменов и способностей следует упомянуть особо. Благодаря своему физическому образованию, многолетнему опыту, эрудиции и аналитическому складу, Михаил Сергеевич умел находить естественные причины самых необыкновенных феноменов, демонстрируемых нечестными изобретателями, и развенчивать актеров-фокусников, имитирующих поразительные экстрасенсорные способности. Его вклад в работу соответствующих комиссий трудно переоценить. Хотя, по его словам, достоверно подтвердить наличие паранормальных явлений комиссиям ни разу не удалось, сам он до конца не терял надежды на возможность чуда.

Есть основания думать, что уверенность в существовании чуда он находил внутри самого себя.

Коллегам М.С. Смирнова очень повезло работать рядом с таким необыкновенным человеком.