

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
"МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПСИХОЛОГО-ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ"

на правах рукописи

Козунов Владимир Вячеславович

**Взаимодействие ценностно-зависимого и сенсомоторного механизмов
интеграции сенсорных признаков при целостном зрительном
восприятии предмета**

Резюме диссертации
на соискание учёной степени кандидата психологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Строганова Татьяна Александровна

Москва - 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПУБЛИКАЦИИ И АПРОБАЦИЯ	3
ВВЕДЕНИЕ	5
Положения, выносимые на защиту	15
ОПИСАНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ	17
Часть 1	17
Часть 2	19
Часть 3	23
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	27
Выводы	27
Научная новизна и значимость полученных результатов	29
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	33

Работа выполнена в Центре нейрокогнитивных исследований (МЭГ-Центре) федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный психолого-педагогический университет».

Основные результаты диссертационного исследования представлены в следующих публикациях:

1. Kozunov, V. V., & Ossadtchi, A. (2015). GALA: group analysis leads to accuracy, a novel approach for solving the inverse problem in exploratory analysis of group MEG recordings (GALA: групповой анализ ведет к точности - новый подход к решению обратной задачи при анализе данных МЭГ на группе испытуемых). *Frontiers in neuroscience*, 9, 107. DOI: 10.3389/fnins.2015.00107

2. Kozunov, V., Nikolaeva, A., & Stroganova, T. A. (2018). Categorization for faces and tools - two classes of objects shaped by different experience - differs in processing timing, brain areas involved, and repetition effects (Категоризация лиц и инструментов - двух классов предметов сформированных разным типом опыта - различается характеристиками обработки в мозге: таймингом, локализацией и эффектами повторения стимулов). *Frontiers in human neuroscience*, 11, 650. DOI: 10.3389/fnhum.2017.00650

3. Kozunov, V. V., West, T. O., Nikolaeva, A. Y., Stroganova, T. A., & Friston, K. J. (2020). Object recognition is enabled by an experience-dependent appraisal of visual features in the brain's value system (Зависимая от опыта оценка параметров зрительной стимуляции в системе ценностей мозга индуцирует восприятие предмета). *NeuroImage*, 221, 117143. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2020.117143

Избранные научные конференции, на которых были представлены результаты:

- XVII Всероссийская научно-техническая конференция «Нейроинформатика-2015», Москва, Россия, 2015

- ИВНД и НФ РАН - конференция «Интеграция информации в зрительном анализаторе: от детектора признака к единому зрительному образу», посвященная 85-летию со дня рождения академика И.А. Шевелева, Москва, Россия, 2017
- VIII Международная конференция по когнитивной науке, Светлогорск, Россия, 2018
- Всероссийская научная конференция памяти Дж. Брунера «Психология познания: низкоуровневые и высокоуровневые процессы», Ярославль, Россия, 2020
- CAICS-2020 - I Национальный конгресс по когнитивным исследованиям, искусственному интеллекту и нейроинформатике, Москва, Россия, 2020
- MEG NORD 2021 - международная конференция по исследованиям МЭГ, Москва, Россия, 2021

ВВЕДЕНИЕ

Одной из основных задач психологии является анализ закономерностей формирования и развития психических явлений. Решение этой задачи неразрывно связано с изучением физиологических процессов, лежащих в основе проявления психики. В этом контексте ключевым является вопрос о механизмах формирования «единиц анализа» [Выготский, 1999], обладающих неразложимыми свойствами, присущими психическим явлениям.

В процессе зрительного восприятия формируется картина окружающего мира, состоящего из набора обособленных предметов. Целостные образы предметов, характеризуемые своим значением на концептуальном уровне, являются единицами зрительного восприятия, отражающими своеобразие представления психических явлений. Проблема формирования единиц восприятия частично определяется тем, что поток света на сетчатке глаза не разделен на отдельные предметы, а внешние воздействия настолько сложны и переменчивы, что существует бесконечное число вариантов их перцептивной организации. Исследование интеграционных процессов, в ходе которых формируется системное свойство, выражающее концептуальное (семантическое) значение, является чрезвычайно важной задачей, решение которой позволит ответить на ряд фундаментальных вопросов психологии. Между тем, несмотря на то, что выделение отдельных признаков зрительного стимула изучено уже достаточно хорошо, критерии и механизмы их интеграции при целостном восприятии предмета до сих пор остаются не выясненными.

В структурализме (Вундт и Титченер), продолжающем идеи ассоцианизма в философии, считалось, что единицы восприятия построены из элементарных атомов, не связанных между собой локальных ощущений. Образы восприятия синтезируются в результате работы двух механизмов - суммации отдельных ощущений и их ассоциации с образами памяти. Проблемы структурализма, главным образом, были связаны с невозможностью объяснить константность

восприятия при изменении локальных элементов и, соответственно, с неадекватностью закона суммации как универсального принципа интеграции.

Возможный путь к решению данной проблемы указал фон Эренфельс [Ehrenfels, 1937]. Заметив, что перцептивные переживания, такие как восприятие мелодии или формы предмета, представляют собой нечто большее, чем просто сумма их независимых компонентов, он в один ряд со свойствами элементов поставил новое свойство, которым обладают единицы восприятия как целые. Он назвал это свойство гештальт-качеством (Gestaltqualität). В берлинской школе гештальт-психологии взгляд на целостность стал более радикальным. Вертхаймер [Wertheimer, 2007] возражал против любого описания, в котором что-то добавляется к сумме сенсорных элементов, будь то гештальт-качество фон Эренфельса, бессознательные умозаключения Гельмгольца [Helmholtz, 1866] или осознаваемые умственные операции, налагаемые на сенсорные элементы для создания целостности. Он утверждал, что мы непосредственно и сразу воспринимаем гештальт - интегрированное, структурированное целое, так что сами части могут быть определены только по отношению к целому.

Указав, что гештальт способен к «транспозиции» (операционально определяющей константность), гештальт-психология постулировала наличие независимых от сенсорного содержания функциональных структур, определяющих формы перцептивной организации. Однако априорное введение гештальт-принципов оставляет без ответа вопрос о природе перцептивных структур. Попытка свести происхождение гештальтов к существованию универсальных законов организации («физических форм») не увенчалась успехом, ибо такие законы подразумевают, по меньшей мере, их инвариантность в ходе психического развития. Ж. Пиаже [Piaget, 1947] одним из первых показал существование связанной с возрастом эволюции механизмов, завершающейся формированием перцептивных инвариантов.

Пиаже предложил рассматривать восприятие как «продукт прогрессирующего конструирования, появляющийся не в результате суммы, а вследствие

адаптивных дифференциаций и комбинированных ассимиляций» [Piaget, 1947]. Он заимствовал из «психологии мышления» понятие «антиципирующей схемы» - комплекса предварительных отношений, в котором «решение проблемы не сводится к схеме стимул-реакция, а состоит в том, чтобы заполнить пробелы, существующие внутри комплексов». В результате, восприятие было представлено как «заполнение» антиципирующей схемы при помощи «отношений», дополняющих «комплекс». А проблема целостного восприятия предстала в виде вопроса о соотношении между процессами формирования антиципирующей схемы и процессами реализации соответствующих отношений. Пиаже предложил, что антиципирующая схема задается равновесием ассимилирующих структур, которое возникает не в связи с тем или иным частным процессом дифференциации зрительного потока, а связано с «субъективным пространством и хронологией, шкалой ценностей и т. п.» [Piaget, 1947] и сохраняется на протяжении длительного времени.

В современной когнитивной психологии идея антиципации получила детальную разработку в терминах вычислительных (computational) алгоритмов. Среди них можно выделить две модели: кодирование с предсказаниями (predictive coding) [Rao, Ballard, 1999] и смещаемая конкуренция (biased competition) [Vecera, 2000]. Обе теории предполагают наличие иерархии уровней обработки и взаимодействие между нисходящими (top-down) ожиданиями и восходящими (bottom-up) сенсорными сигналами. Однако кодирование с предсказанием предполагает, что нисходящие влияния подавляют нейронную активность на величину, предсказываемую кортикальными областями более высокого уровня, так что только ошибка (остаток) между прогнозированием и восходящими сигналами распространяется от одной области коры к следующей. Напротив, модель смещаемой конкуренции предполагает, что восходящие от стимулов сигналы, усиливают нейронную активность согласующихся с ними ожиданий, тем самым смещая происходящую между ожиданиями конкуренцию в пользу одного из них (или ограниченного их числа).

Существенной особенностью теории кодирования с предсказанием является наличие формализованного правила (правил), с помощью которого вышележащие уровни генерируют предсказания на более низких уровнях - так называемая прямая модель (forward model) [Friston, 2005]. С одной стороны, это обеспечивает теории математическую ясность и делает ее особенно привлекательной для когнитивной науки, традиционно связанной с информационным подходом. С другой стороны, ценой «информационно-теоретической элегантности» кодирования с предсказаниями является его ограниченность принципами структурализма и наследование присущих ему концептуальных проблем. Действительно, «достаточные статистики», в терминах которых формулируются (генерируются прямой моделью) ожидания, (предварительно) формируются на основе регулярностей в потоке стимуляции по тому же закону суммации (с несущественным в данном случае дополнением нормировки).

Альтернативой антиципации на основе явного представления предсказанных сигналов (и их прямого сравнения с восходящими от стимула) может служить механизм, в котором сенсорные сигналы ассимилируются согласованными с ними стационарными состояниями нейронной активности мозга. Согласование в данном случае соответствует «взаимодействию» в рамках функциональной системы [Анохин, 1973] и основано не на сходстве между «шаблоном» и стимулом, а на комплементарном дополнении (добавлении недостающего) для выполнения функции (достижения результата) системы. Результатом взаимодействия, которое соответствует «заполнению пробелов, существующих внутри антиципирующих схем», является смещение конкуренции, происходящей между различными функциональными состояниями, в пользу ограниченного (малого) их числа. Модель смещенной конкуренции представляет имплицитный механизм антиципации, в котором не требуется репрезентация ожидаемых состояний системы. Антиципация, в смысле реализации дистальных (или высокоуровневых) состояний возникает в результате сопряжения (coupling) динамики на различных масштабах

организации [Pezzulo, 2008]. На глобальном уровне такая система является сопряженной с окружающей средой, что определяет функциональный критерий ее существования.

Однако безрепрезентационная система, вовлеченная в замкнутый цикл с окружающей средой, способна только реагировать на внешние изменения. Способность к произвольному поведению предполагает наличие опосредованных - отделенных (decoupled) от окружающей среды, замещающих представлений, которыми можно манипулировать даже в отсутствие стимулов. Так определяемые репрезентации должны обладать двумя противоречащими друг другу характеристиками: автономностью (от цикла с окружающей средой) и интенциональностью (направленностью на окружающую среду). Действительно, автономность от поведения предполагает абстрактные презентации, которым недостает смысла (и, как следствие, обоснования происхождения) - это проблема обоснования (grounding) символов [Harnad, 1990].

Дж. Эдельман [Edelman G.M., 1992] предложил в качестве решения данной проблемы (хотя сам Эдельман избегал понятия «репрезентации» и использовал, в зависимости от контекста, близкие по смыслу понятия «концепт» и «сцена») разделить цикл организм-среда на две относительно независимые части, которым соответствуют два вида организации нервной системы: система ценностей и таламо-кортикальная система. Система ценностей - главным образом, лимбическая система массивно связанная с эндокринной и автономной нервной системами - дифференцирует влияния среды на основе их пригодности (содействия) для удовлетворения потребностей данного организма (т.е. на основе субъективной ценности). Относительно независимо от этого таламо-кортикальная система категоризирует внешние события на основе сенсомоторных ассоциаций («перцептивная категоризация» в терминах Эдельмана). Отличительной чертой системы ценностей (являющейся следствием ее тесной связи с системами, поддерживающими гомеостаз) является ее частичная автономность от окружающей среды и возможность

«категоризировать свою собственную активность» [Edelman G.M., 1992]. В результате мозг может создавать структуры (категории концептуальной памяти), производные от субъективных оценок, но лишенные их непосредственной связи с текущим моментом. В предложенной модели восприятия категории памяти взаимодействуют с областями коры, выполняющими текущую перцептивную категоризацию, в результате чего возникает «сцена» (репрезентация), как коррелят феноменологического образа сознания.

На концептуальном уровне данная модель совпадает с идеей Пиаже - ценностно-зависимые системы ассимилируют отношения между пространственными признаками. Однако Эдельман, представив модель реализации концептуальной памяти на уровне нейронных популяций [Edelman, 1993], открыл путь для объяснения механизма появления абстрагированных антиципирующих схем. Комплементарность, генезис которой происходит в рамках одной функциональной системы, может быть («горизонтально») перенесена на другую, если обе из них являются подсистемами более глобальной системы на нижележащем - нейронном - уровне организации. В результате возникает механизм, при котором «интеграция сцены [репрезентации] координируется концептуальной памятью, даже если отдельные события перцептивной категоризации, которые входят в сцену, причинно независимы» [Edelman G.M., 1992]. Таким образом, автономность репрезентаций обеспечивается изначальной дивергенцией ценностной и сенсомоторной категоризаций, в то время как интенциональность является следствием их более поздней конвергенции при формировании осознаваемого образа. Тот факт, что при конвергенции интеграция пространственных признаков только частично определяется причинностью во внешней среде (улавливаемой перцептивной категоризацией), является предпосылкой для возникновения нового (психического) уровня детерминации поведения.

Мы предлагаем внести дополнительную дифференциацию в модель Эдельмана, которая, в частности, позволит объяснить различия при восприятии

естественных и искусственных категорий предметов. Известно, что таламо-кортикальные пути (на уровне зрительной коры) могут быть разделены на две относительно независимые подсистемы: вентральный и дорзальный зрительные потоки. Было предложено [Goodale, Milner, 1992], что выполняя различные функции, эти пути образуют зрительную подсистему «для репрезентации» (вентральный) и подсистему «для действия» (дорзальный). Согласно этим представлениям с теорией Эдельмана (и с нейроанатомическими данными), можно предположить, что указанные подсистемы различаются «удаленностью» от сенсомоторного цикла (различной степенью опосредования с помощью ценностно-зависимых структур), что и определяет их различную автономность, являющуюся необходимым атрибутом репрезентаций.

Часто безрепрезентационную дорзальную систему связывают с теорией Гибсона [Gibson, 1979], в которой моторные аффордансы определяют восприятие. Концепция аффордансов, однако, является не до конца определенной. Иногда термин используется для обозначения (практически неограниченного набора) вариантов действий или манипуляций, которые просто задаются пространственными отношениями (например, если перед вами имеются стул и мяч, то вы одинаково можете пнуть и то, и другое, так же как сесть на то и другое). Альтернативно аффордансы понимаются как (довольно ограниченный) набор вариантов действий, возникающих из опыта и изучения того, для чего создан объект (аффорданс для стула - сидеть, но не пинать, и наоборот для мяча). По этому поводу можно сделать три замечания. Во-первых, обе интерпретации аффордансов описывают их как набор моторных действий (в пространстве). Во-вторых, при первой интерпретации набор действий не может, а во второй может достаточно точно определить категорию предмета. Наконец, вторая интерпретация имеет тем больший смысл, чем более искусственный (рукотворный) предмет рассматривается.

На основе данных замечаний можно выделить два вида сенсомоторных ассоциаций (что приблизительно соответствует гипотезе о различиях подсистем

“reaching to move” и “reaching to use” - [Daprati, Sirigu, 2006]) в зависимости от того, что в них входит в качестве «сенсорной» части. Ассоциации низкого уровня связывают с моторными схемами простые пространственные признаки (статистики), при выделении которых не участвовала концептуальная память и, следовательно, на них не влияла детерминация концептуального уровня. Такие признаки являются необходимыми при представлении любых категорий и поставляют пространственное «содержание» ценностно-зависимым антиципирующим схемам. Ассоциации высокого уровня связывают с моторными схемами предварительно репрезентированные «части». Такие ассоциации определяют пути интеграции при восприятии предметов, которые были искусственно созданы как комбинации частей, функционально объединяемых по законам «со-знательного» уровня (зародившимся в недрах индивидуальной концептуальной категоризации, но необходимо распределенными между индивидами в рамках социума). В отличие от модели динамической оценки в системе ценностей, объединяемые части репрезентируются (кодируются), поэтому могут напрямую сравниваться с (также репрезентированными) предсказаниями генерируемыми прямой моделью. Соответственно, работу данного механизма можно описать моделью кодирования с предсказаниями.

Представленная теория восприятия предполагает, что основным критерием интеграции признаков в целостный образ предмета являются характеристики опыта, приведшего к выделению данной категории предметов и определяющего их значение. Как следствие, необходимо ожидать, что при восприятии различных категорий два интеграционных механизма - ценностно-зависимый и сенсомоторный - будут задействованы в разной степени. Ранее специфичные пространственные паттерны нейронных ответов были найдены для многих категорий, среди которых лица, животные, дома, места, инструменты, искусственные объекты и т. п. [например, Brassi, Veesk Op de, 2016; Ishaï и др., 2000]. Однако эксперименты в этой области преимущественно проводились с помощью функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ), что не

позволяло получить данные о временных параметрах этих различий и, соответственно, сделать вывод о том, чем они обуславливаются - досознательными процессами на этапе интеграции признаков или более поздними процессами.

В диссертационном исследовании я исследовал возникновение специфических для различных категорий пространственно-временных паттернов нейронной активности при восприятии целостных осмысленных образов. Для этого использовалась магнитоэнцефалография (МЭГ), обладающая высоким временным разрешением. В первой части работы представлен разработанный мной на основе многомерного декодирования паттернов (MVPA) инструментарий для анализа МЭГ-сигналов, с помощью которого можно получать карты локализации в мозге источников экспериментальных эффектов с миллисекундным временным разрешением. Это делает данный метод уникальным для изучения отдельных этапов таких скоротечных процессов, как зрительное восприятие.

В экспериментальном исследовании (части 2 и 3) я применял оригинальную парадигму, в ходе которой испытуемым предъявлялись битональные изображения объектов (фигуры Mooney) [Mooney, Ferguson, 1951], относящихся к двум полярным категориям с точки зрения преобладания субъективной ценности (лица) или сенсомоторных схем (инструменты) в индивидуальном опыте испытуемых. Часть из этих изображений была деградирована таким образом, что при предъявлении наивному испытуемому они не вызывали восприятия осмысленного образа. Однако после проведения обучающей процедуры, включающей демонстрацию оригинального недеградированного изображения, испытуемые распознавали на тестовых изображениях осмысленный предмет. Данная парадигма позволила сравнивать условия, когда воспринимаемый и не воспринимаемый как осмысленный объект зрительные стимулы являются полностью идентичными с точки зрения их сенсорных характеристик и различаются только опытом испытуемого.

На этой методической базе во второй части работы я проверял две гипотезы касающиеся различий в интеграционных процессах соответствующих восприятию естественных и искусственных категорий. Первая гипотеза заключалась в том, что для начала работы дорзального механизма интеграции требуется, чтобы вентральный механизм уже выполнил свою функцию и сформировал предварительные репрезентации частей, которые и связывает на основе высокоуровневых сенсомоторных ассоциаций дорзальная подсистема. Соответственно, мы ожидали, что специфическая для функционально определяемых предметов активность в отделах дорзального пути будет проявлять себя позднее чем активность связанная с работой вентрального, ценностно-зависимого механизма.

Вторая гипотеза касается динамики активности ценностно-зависимого и сенсомоторного механизмов при фасилитации распознавания предметов, вызванной многократными предъявлениями одних и тех же стимулов. Поскольку для данных механизмов стимуляция играет различные роли: ассимилируется в рамках ценностно-зависимых схем или информирует об ошибке предсказания (что описывается моделями смещаемой конкуренции и кодирования с предсказанием, соответственно), то следует ожидать, что фасилитация распознавания лиц сопровождается усилением амплитуды вызванной стимулом активности в вентральной подсистеме. Напротив, заучивание высокоуровневых сенсомоторных ассоциаций ведет к уменьшению вычислительной нагрузки, вызванной задачей устранения ошибки между предсказаниями и актуальными репрезентациями, и, следовательно, амплитуда специфической для инструментов активности будет снижаться.

В третьей части я проверял гипотезу, что быстрая оценка (на основе опыта) зрительных сигналов в отделах системы ценностей мозга может осуществлять предварительный отбор антиципирующих схем. Проблематика данного вопроса определяется тем, что в большинстве случаев пространственные признаки выделяемые из стимуляции вырождены, т.е. недостаточно специфичны, чтобы

произвести селекцию концептуальной категории, и суженный набор антиципирующих схем должен быть предварительно отобран [Pizlo, 2001]. Представленный нашей гипотезой вариант отбора является альтернативным тому, что был предложен ранее [Var и др., 2006] на основе более быстрой обработки низких пространственных частот (структурирующей интеграцию признаков выделяемых на медленно обрабатываемых высоких частотах). Он является более универсальным, поскольку решает проблему селекции концептуальных, т.е. абстрагированных от пространственных характеристик (в том числе глобальных), антиципирующих схем. В качестве подтверждения данной гипотезы мы ожидаем зарегистрировать в каждом акте восприятия измененную опытом структуру активности в системе ценностей. Причем проявление этой реорганизованной активности должно предшествовать формированию категориико-специфичных паттернов в высокоуровневых отделах зрительной коры.

Положения, выносимые на защиту

1. Для изучения микрогенеза целостного восприятия необходим инструментарий, позволяющий связывать данные об активности мозга с этапами развития психологических процессов. Метод анализа МЭГ-сигналов - RB-MVPA - предоставляет возможность одновременно определять с высоким разрешением временные параметры и локализацию активности в мозге, что является необходимым для установления связи экспериментально регистрируемых данных с характеристиками психофизиологических процессов, лежащих в основе целостного восприятия предметов.

2. Существует два механизма связывания признаков, различающихся либо ценностно-зависимыми, либо сенсомоторными критериями интеграции. При восприятии функционально определяемых предметов специфическим образом вовлекается сенсомоторный механизм дорзального зрительного пути. Его активность следует за периодом функционирования вентрального механизма,

формирующего предварительные репрезентации, но предшествует этапу возникновения осознаваемого образа предмета.

3. Интеграционные механизмы вентральной и дорзальной зрительных подсистем обладают качественно различной динамикой изменений, сопровождающих многократные повторения стимулов. Эти изменения соответствуют либо более эффективной ассимиляции восходящих от стимула сигналов соответствующей антиципирующей схемой, либо уменьшению ошибки предсказания.

4. Влияние опыта, индуцирующего восприятие осмысленного предмета, заключается в реорганизации структуры оценок зрительных сигналов в системе ценностей мозга. Только после проявления измененной структуры оценок в системе ценностей в высокоуровневых областях зрительной коры появляется категориальная структура мозговой активности, соответствующая завершению селекции необходимой для восприятия осмысленного предмета антиципирующей схемы.

ОПИСАНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

Часть 1. Формирование методики анализа МЭГ-данных для изучения процессов зрительного восприятия в мозге человека

С момента появления зрительного стимула до формирования осознаваемого образа предмета проходит 250-300 мс. Чтобы наблюдать отдельные этапы такого скоротечного процесса необходимо использовать инструментарий, позволяющий регистрировать изменения активности мозга с миллисекундным разрешением. Энцефалография обладает таким временным разрешением, однако с ее помощью во многих случаях не удастся с необходимой точностью локализовать временные эффекты в мозге. Проблема связана с тем, что измерения в энцефалографии производятся за пределами мозга, и искомая активность в коре мозга должна быть найдена в процессе решения обратной задачи. Для решения недоопределенной обратной задачи необходимо использовать модельные предположения, ограничивающие область решений и, в конечном итоге, позволяющие выбирать единственное решение.

В исследовании [Kozunov, Ossadtchi, 2015] мы предложили новый метод решения обратной задачи - GALA (Group Anatomy Leads to Accuracy), в котором в качестве основного модельного предположения использовалось «расслабленное» требование совпадения активаций у различных испытуемых в рамках группового исследования. В GALA мы, прежде всего, устанавливаем эквивалентность между отдельными источниками активности у различных испытуемых в анатомическом смысле. Для этого на представленных в виде триангуляционных решеток поверхностях коры мы с помощью анатомической сегментации в FreeSurfer сопоставляем каждому вертексу одного испытуемого один (или комбинацию, в зависимости от выбранных опций) вертекс у другого испытуемого (и так для всех испытуемых). Чтобы выразить математически модельное предположение, используемое в качестве предсказаний (приоров) для решения обратной задачи, мы используем специальную структуры повертексных матриц ковариации активности. Эта структура задает требование, что схожие

(функционально эквивалентные) активации у различных испытуемых должны быть локализованы в близких, но необязательно совпадающих (анатомически эквивалентных) вертексах триангуляционных решеток.

Корректность решения обратной задачи кардинальным образом зависит от физиологической правдоподобности модельных предположений. При использовании GALA мы обнаружили, что алгоритм дает весомое повышение точности локализации нейронной активности в отделах мозга, для которых можно ожидать высокую степень совпадения функциональной и анатомической эквивалентности отдельных вертексов (например, при изучении ответов в ретинотопических областях коры). Однако при применении GALA в более высокоуровневых областях коры результаты фактически совпадают с полученными с помощью наиболее простого алгоритма минимизации квадратичной нормы [Hämäläinen, Ilmoniemi, 1994]. Очевидной причиной этого является несостоятельность (даже «расслабленного») требования повертексного совпадения активностей у разных испытуемых при изучении высокоуровневых процессов.

В исследовании [Kozunov, Nikolaeva, Stroganova, 2018] мы предложили альтернативный подход для получения достаточно точных пространственных карт экспериментальных эффектов. Метод RB-MVPA основан на заимствованной из области машинного обучения многомерной классификации паттернов (multivariate pattern analysis - MVPA). В этом подходе мы сначала решаем обратную задачу стандартным способом. После этого группируем активности в вертексах, соответствующих предварительно отобранному на основе анатомического атласа крупномасштабным (содержащим от 50 вертексов) регионам. Основная идея, лежащая в основе этого подхода, состоит в том, чтобы сравнивать (на основе точности классификации MVPA) экспериментальные условия в пространстве признаков нейронной активности каждого отдельного испытуемого, после чего представить различия во множестве вертексов одного региона единственным числом. Только после

перехода к этому скалярному индикатору различий между условиями мы оцениваем сходство между испытуемыми, производя статистический анализ. В результате, мы, с одной стороны, отказываемся от требования повертексного совпадения активностей у разных испытуемых, корегистрируя экспериментальные эффекты лишь на уровне крупных областей, для которых совпадение функционального и анатомического сходства между испытуемыми является более физиологически правдоподобным предположением. С другой стороны, мы сохраняем способность детекции изменений во внутренней структуре активности областей с точностью до каждого вертекса (или числа главных компонентов, представляющих активность в области).

Как показано в [Kozunov, Nikolaeva, Stroganova, 2018], метод RB-MVPA позволяет получать пространственные карты экспериментальных эффектов, хорошо согласующиеся с получаемыми с помощью фМРТ, однако, с миллисекундным временным разрешением. Это делает данный метод уникальным и позволяет его с успехом применять для исследования этапов зрительного восприятия.

Часть 2. Изучение различий интегративных процессов при восприятии лиц и инструментов

В экспериментальной части работы [Kozunov, Nikolaeva, Stroganova, 2018] мы изучали последовательные этапы обработки зрительной стимуляции при восприятии предметов из естественной категории - лица, и искусственной категории - инструменты. Мы проверяли гипотезу, что в рамках этапа интеграции пространственных признаков специфичная для искусственной категории активность (в дорзальной подсистеме) будет проявляться позднее, чем для естественной (в вентральной). Кроме того, мы изучали различия в динамике активностей вентрального и дорзального механизмов, сопровождающей перцептивное научение в ходе многократных повторений стимулов.

Двадцать два испытуемых (10 мужчин, 12 женщин) - средний возраст 25,4 года (SD = 4,62) участвовали в эксперименте, в ходе которого мы предъявляли битональные изображения (Mooney figures) и просили испытуемых отвечать, какой предмет они видели на картинке. Предметы на изображениях относились к категории лиц, инструментов, животных, растений, а также изображения могли не содержать осмысленных предметов. В данной работе мы анализировали только три класса изображений: из категории лиц, категории инструментов и бессмысленные изображения. Стимулы генерировались с использованием программного обеспечения Presentation через компьютер с частотой кадров 60 Гц и проецировались на полупрозрачный белый экран, расположенный в 1,7 м перед испытуемым так, чтобы обеспечить угол обзора 8×8 градусов. Каждое изображение (из вышеуказанных классов) было представлено 160 раз в псевдослучайном порядке (вперемешку с остальными классами, чтобы снизить ожидание стимула из конкретной категории) с длительностью 800 мс и интервалом между стимулами случайным образом изменяющимся от 1000 до 1500 мс. Подача стимулов была разбита на две сессии (по два блока каждая), и ответы в каждой из них анализировались как две отдельные выборки (для генерализации результатов).

Во время демонстрации изображений мы регистрировали МЭГ-данные с помощью 306-канального детектора «Vectorview» (Neuromag). Непрерывные данные разделялись на эпохи от -500 мс до 1000 мс относительно подачи стимула. Сигналы в эпохах корректировались относительно активности на предстимульном интервале и к ним применялся фильтр низкой частоты (low-pass) 24Гц. Затем мы переводили данные в пространство источников кортикальной активности, для чего решали обратную задачу с анатомическими ограничениями, требуя чтобы источники лежали на триангуляционной решетке, представляющей поверхность коры. Эти решетки были получены на базе индивидуальных структурных МРТ сканов, полученных с помощью сканера Toshiba ExcelArt.

Дальнейший анализ МЭГ данных проводился с помощью описанной в Части 1 методики RB-MVPA и ее дополнения - анализа сходства репрезентаций (representational similarity analysis - RSA, [Kriegeskorte, Mur, Bandettini, 2008]). RSA применялся для интерпретации результатов попарной классификации паттернов, получаемой с помощью RB-MVPA. Мы построили три типа модельных матриц репрезентации для выделения экспериментальных эффектов. Первый тип соответствовал модели обработки низкоуровневых пространственных признаков различных стимулов. В данной модели высокие показатели различий в каждой комбинации попарных сравнений различных стимулов контрастировались с низкой дифференциацией одних и тех же стимулов в двух сессиях. Второй тип использовался для выделения активности, характеризующей формирование осмысленной категории - низкие показатели различий внутри классов, один из которых соответствовал осмысленной категории, а второй состоял из бессмысленных паттернов, контрастировались с высокими показателями различий между классами (модель применялась отдельно для лиц и инструментов и в ней не рассматривались попарные сравнения с группой, соответствующей альтернативной осмысленной категории). Матрица с единой структурой третьего типа использовались для двух целей: 1) для выделения «супра-категориальной» активности, т.е. соответствующей обработке осмысленных стимулов без учета их категориальной специфики; 2) для выделения специфичной активности для конкретной осмысленной категории. В этой матрице так же как в модели второго типа контрастировались низкие различия внутри классов с высокими различиями между классами. Однако одновременно рассматривались попарные сравнения для всех групп (две осмысленные категории и бессмысленные паттерны) так, что какие-то две группы объединялись в один класс. Для выделения «супра-категориальной» активности в один класс объединялись две осмысленные категории. Для выделения специфичной активности для конкретной осмысленной категории - альтернативная осмысленная категория объединялась с бессмысленной группой. Сходство между эмпирическими (основанных на

вычисленных с помощью RB-MVPA попарных сравнениях МЭГ данных) и модельными матрицами репрезентации оценивалось путем вычисления коэффициентов корреляции Спирмена.

С помощью последовательного применения RB-MVPA и RSA мы экспериментально определили временные границы и пространственную локализацию трех этапов обработки в мозге, соответствующие 1) низкоуровневой обработке, 2) процессам категорико-специфичной интеграции пространственных признаков и 3) «супра-категориальному» этапу. Специфические для формирования категории лиц пространственно-временные паттерны были обнаружены в областях вентрального зрительного пути, причем исключительно на этапе категоризации во временном окне 140-180 мс. Напротив, специфичная для инструментов активность была найдена как на этапе категоризации, так и на более поздних стадиях обработки. Представляющая наибольший интерес активность на этапе связывания признаков была найдена в межтеменной борозде (IPS) левого полушария (высокоуровневая область дорзального зрительного пути) во временном окне 210-220 мс, т.е., как и ожидалось, проявлялась позднее относительно специфичной для лиц активности.

Кроме того, мы обнаружили, что специфическая для лиц активность в вентральных областях усиливалась в ходе перцептивного обучения по мере многократного повторения соответствующих стимулов. Напротив, специфическая для инструментов активность в дорзальной подсистеме снижалась в процессе предъявления повторяющихся стимулов. Наши результаты свидетельствуют о существовании двух механизмов интеграции пространственных признаков, локализованных в разных областях мозга и обладающих различной динамикой нейронной активности.

Часть 3. Изучение влияния ценностно-зависимого опыта на процессы интеграции пространственных признаков

В исследовании [Kozunov и др., 2020] мы проверяли гипотезу, что под влиянием полученного ранее опыта происходит переоценка зрительных сигналов оперативно попадающих в отделы системы ценностей мозга, что в свою очередь индуцирует появление категориальной структуры активности в высокоуровневых отделах зрительной коры и ведет к восприятию осмысленного предмета.

Тридцать четыре испытуемых (15 мужчин, 19 женщин) - средний возраст 24,6 года ($SD = 4,31$) - участвовали в эксперименте, в ходе которого мы предъявляли битональные изображения (Mooney figures) и просили испытуемых отвечать, какой предмет они видели на картинке. Стимулы и методика их подачи полностью совпадают с описанными в Части 2. Однако в данной работе мы, в первую очередь, анализировали обработку изображений (не рассматриваемых в Части 2), в отношении которых между двумя сессиями проводилась процедура индуцирования восприятия однозначного осмысленного предмета. Эти изображения, принадлежащие к двум классам: «наивно нераспознаваемые лица» и «наивно нераспознаваемые инструменты», были специальным образом сконструированы, чтобы удовлетворять следующему требованию. Они должны быть идентифицированы как бессмысленные более чем 90% испытуемых при «наивном» (до процедуры) просмотре, но должны быть идентифицированы как осмысленный предмет (соответственно лицо или инструмент) более чем 90% испытуемых при просмотре после индуцирующей процедуры. Проверка и отбор таких стимулов осуществлялся предварительно на шестидесяти испытуемых, никто из которых затем не участвовал в основном эксперименте.

Регистрация и предварительная обработка МЭГ данных также повторяли шаги, описанные в Части 2. Дополнительно мы использовали аудио-записи ответов испытуемых, чтобы отобрать только те эпохи, в которых испытуемые «правильно» классифицировали изображение, т.е. в сессии до обучения как

бессмысленные, и как соответствующие предметы после обучения. В ходе эксперимента испытуемые могли «ошибаться» как по первому критерию (т.е. видеть осмысленный предмет - не обязательно лицо или инструмент - до обучения), так и по второму (не видеть лицо или инструмент после обучения). Мы выбраковывали все такие эпохи, а также целые классы, если для них набиралось менее 50 корректных эпох до или после обучения.

Также как в Части 2 основной анализ данных проводился с помощью RB-MVPA и RSA. В данной работе мы использовали репрезентационную матрицу для выделения эффектов, вызванных переходом к восприятию осмысленного предмета на картинке, которая до обучающей процедуры воспринималась как бессмысленное изображение. Такая матрица контрастировала две группы: одна из них состояла только из класса «наивно нераспознаваемых изображений» после обучения (т.е. распознаваемых), а вторая объединяла «наивно нераспознаваемые изображения» до обучения с классом бессмысленных изображений (в обеих сессиях), т.е. все бессмысленные изображения. Кроме того, мы применяли дополнительные методы анализа, основанные на той же стратегии декодирования, которая использовалась в RB-MVPA. Для того чтобы исследовать возможность сдвигов во времени процессов, характеризующих определенную стадию обработки для различных классов стимулов, мы применяли метод временной кросс-категориальной генерализации (temporal cross-category generalization). С помощью анализа внутренней структуры коэффициентов при проведении RB-MVPA мы также дифференцировали стадии обработки, в которых декодирование условий было вызвано либо только увеличением мощности активности всего региона в целом (т.е. пропорциональным увеличением амплитуд всех компонентов без изменения их относительных весов), либо изменением структуры самого паттерна (изменением весов без изменения суммарного изменения мощности).

Самые ранние изменения активности, зарегистрированные с помощью RB-MVPA и RSA, были обнаружены в окне 100-120 мс после подачи стимула в

экстрастриарных отделах правого полушария. Однако эти изменения не были категорико-специфическими, и характеризовались усилением мощности существовавшего до обучения (т.е. определяемого пространственными признаками) паттерна нейронной активности. Такой профиль изменений свидетельствует, что они, по всей видимости, были вызваны не индуцирующей распознавание процедурой, а постепенным перцептивным научением, сопровождающим многократные повторения стимулов.

Принципиально иной род изменений мозговой активности был обнаружен в окне 210-230 мс в областях системы ценностей мозга. Инсула, энторинальная кора и поясная извилина правого полушария для лиц и правая орбитофронтальная кора для инструментов демонстрировали реорганизацию активности (внутри областей) без общего увеличения мощности в этих областях. Эта реорганизация не только позволяла дифференцировать осмысленные изображения от бессмысленных, но и приводила к значимому повышению различения отдельных экземпляров внутри осмысленной категории (по сравнению с отсутствием такой дифференциации для тех же стимулов до обучения). То есть паттерны активности в областях системы ценностей после обучения, по всей видимости, выражали не принадлежность к определенной концептуальной категории, а измененную (после обучения) и лишь частично сходную структуру оценок различных (для разных экземпляров внутри одной категории) характеристических пространственных признаков (cues).

Далее, с помощью временной кросс-категориальной генерализации мы обнаружили, что при индуцированном восприятии лиц в области веретенообразной извилины формируются паттерны активности, выделяемые теми же классификаторами, которые были использованы для декодирования восприятия «простых» лиц (распознаваемых без необходимости проведения обучающей процедуры). Эти специфические для категории лиц паттерны появлялись не в окне 140-180 мс как при восприятии «простых» изображений, а существенно позднее - во временном окне 240-290 мс, и, что особенно важно,

следовали за реорганизацией активности в областях системы ценностей. То есть в случае индуцированного опытом восприятия можно четко разделить ранние процессы оценки в системе ценностей мозга и более поздние процессы селекции концептуальных антиципирующих схем, характеризуемые возникновением специфичной для лиц активности в правой веретенообразной извилине. При индуцированном восприятии инструментов нами не было зарегистрировано возникновения специфических для обработки искусственных категорий паттернов в дорзальной подсистеме. Этот факт находится в соответствии с тем, что наша обучающая процедура приводила к изменению оценок зрительных сигналов в системе ценностей и не изменяла сенсомоторные схемы, ответственные за генерацию специфической для инструментов активности. По всей видимости, восприятие инструментов индуцировалось измененной (более «правильной») репрезентацией частей, а не получением опыта их связывания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выводы

1. Разработанная методология RB-MVPA позволяет связать экспериментально зарегистрированные параметры сигналов МЭГ с отдельными этапами микрогенеза целостного восприятия и получить свидетельства их модуляции, вызванной распознаванием осмысленных предметов на изображениях (фигурах Моoney). Используя RB-MVPA, мы выделили этапы мозговой активности, соответствующие низкоуровневой обработке, интеграции признаков, и пост-интеграционным процессам характеризуемым наличием осознаваемого образа во время восприятия двух категорий объектов
2. Механизмы связывания, которые интегрируют отдельные признаки зрительной стимуляции в целостный образ предмета, работают на относительно ранней стадии зрительной обработки - 140–230 мс после появления стимула - и демонстрируют специфически различные пространственно-временные паттерны мозговой активности в ответ на изображения лиц и инструментов. Эти паттерны соответствуют двум механизмам связывания, различающимся либо ценностно-зависимым, либо сенсомоторным критериями интеграции.
3. При восприятии инструментов механизм дорсального зрительного пути позволяет получить доступ к сенсомоторным схемам и объединить репрезентации отдельных частей в целостный образ предмета. Его активность в окне 210-230 мс следует за периодом функционирования вентрального механизма в 140-180 мс, в котором формируются репрезентации «частей», но предшествует стадии появления сознательного образа объекта, начинающейся с 250 мс.
4. Механизмы интеграции вентральной и дорсальной зрительных подсистем имеют противоположную динамику изменений, сопровождающую многократные повторения соответствующих изображений - усиление ответов для лиц и их подавление для инструментов. Увеличение мозговых ответов на повторно представленные изображения лиц может соответствовать более эффективной ассимиляции зрительных сигналов антиципирующей схемой, что,

в свою очередь, содействует ее отбору. В то время как адаптивное снижение ответов на повторяющиеся изображения инструментов, по всей видимости, связано со снижением нагрузки на сенсомоторный механизм при объяснении ошибки предсказания.

5. Восприятие изображений из «наивно нераспознаваемого» класса, индуцированное обучающей процедурой, сопровождается реорганизацией активности в окне 210-230 мс в областях системы ценностей мозга (инсула, энторинальная кора и поясная извилина правого полушария для лиц и правая орбитофронтальная кора для инструментов), которая предшествует появлению категорико-специфичной активности (240-290 мс) в зрительных областях высокого уровня, участвующих в связывании признаков.

6. Новые паттерны активности в областях системы ценностей во время восприятия индуцированных процедурой осмысленных предметов позволяют лучше (чем до обучения) декодировать различные экземпляры изображений внутри категории. То есть эти паттерны в областях системы ценностей, скорее всего, выражают не принадлежность к определенной категории, а являются измененными (после обучения) картами салиентности отдельных зрительных признаков.

7. Результаты исследования показывают, что перцептивный синтез в высокоуровневых областях зрительной коры становится возможным благодаря зависящей от опыта оценке зрительных сигналов в системе ценностей мозга, которая обеспечивает выбор антиципирующей схемы необходимой для связывания отдельных признаков зрительного входа в целостный образ предмета.

Научная новизна и значимость полученных результатов

Нами были разработаны два новых метода анализа МЭГ данных. В GALA мы впервые предложили использовать вариативность измеренных на индивидуальных испытуемых данных (которая обычно затрудняет анализ) в качестве дополнительного источника информации, снижающего неопределенность при решении обратной задачи и улучшающего точность локализации. Результат этой работы был положен в основу новых алгоритмов для решения обратной задачи МЭГ [Janati и др., 2020]. В методе RB-MVPA мы реализовали новый подход к анализу пространственно-временной структуры мозговой активности на основе применения алгоритма MVPA к активностям источников в рамках границ анатомически выделенных областей (полный набор которых покрывает всю кору). Для этого нами была решена проблема (возникающая из-за того, что переход в пространство источников при анализе МЭГ данных производится с помощью решения некорректной обратной задачи) баланса между сохранением специфичности эффектов для данной области (локации) и обеспечением достаточной размерности пространства признаков, чтобы декодировать экспериментальные условия. До сих пор локализация активности специфической для зрительного восприятия различных категорий регистрировалась преимущественно с помощью фМРТ, что не давало возможность разделять процессы проходящие на сознательном и досознательном этапах восприятия. Мы с помощью МЭГ и RB-MVPA исследовали пространственно-временную структуру мозговой активности при зрительном восприятии целостных образов предметов и впервые представили прямые доказательства вовлечения механизмов дорзального пути в досознательные процессы интеграции признаков в целостный образ предмета при восприятии функционально определяемых предметов.

Наши результаты позволяют существенно продвинуться в понимании взаимной роли двух различных критериев интеграции пространственных признаков в целостный образ предмета. О существовании в мозге двух подсистем -

вентральной и дорзальной - а также об их дифференциальном вовлечении в восприятие естественных и искусственных предметов известно достаточно давно [Mishkin, Ungerleider, Macko, 1983; Goodale, Milner, 1992]. Однако вопрос о том, как два различных критерия интеграции - ценностно-зависимый и сенсомоторный - взаимодействуют друг с другом и определяют представление единого целостного образа предмета, до сих пор оставался не выясненным. Мы впервые показали, что этап досознательной интеграции признаков разделяется на два подэтапа, характеризуемые последовательным включением ценностно-зависимого и сенсомоторного механизмов, различающихся динамикой изменений, сопровождающих многократные повторения стимулов.

Эти данные обосновывают новую схему интегративных процессов при зрительном восприятии. Селекция и репрезентирование антиципирующих схем на основе ценностно-зависимого критерия в вентральной подсистеме является необходимым условием при восприятии любых категорий предметов. Эти процессы выражены сильнее для естественных категорий предметов, богатство ценностно-зависимых характеристик которых обуславливает больший потенциал для информативной селекции схем. Дорзальный механизм начинает функционировать после репрезентации ограниченного набора антиципирующих схем. Он пытается произвести (если возможно, как в случае инструментов) связывание промежуточных репрезентаций - «частей» - на основе функционального (высокоуровневого сенсомоторного) опыта. Последовательное, но достаточно быстрое (в частности, не различимое с помощью фМРТ) включение в рамках данной схемы механизмов, которым соответствует различная динамика процессов, позволяет объяснить ряд противоречивых данных по вопросу мозговых механизмов фасилитации распознавания [обзор в Segaert и др., 2013].

Полученные нами результаты подтверждают значимость тезиса о «единстве аффективных и когнитивных процессов» для решение фундаментального вопроса о формировании единиц, обладающих неразложимыми свойствами

присущими восприятию. Мы обнаружили, что ценностно-зависимые (аффективные) оценки стимуляции выполняются в мозге не независимо от когнитивных процессов восприятия, а позволяют произвести селекцию антиципирующих схем, что является необходимым условием формирования образа осмысленного предмета. Данные, служащие предпосылками для такого вывода, уже были представлены ранее. Так было показано [Adolphs, 2002] наличие двух путей, по которым зрительные сигналы оперативно попадают в отделы системы ценностей мозга, в частности, «коркового», служащего для выделения ценностных характеристик, сформированных в результате личного опыта. В фМРТ исследовании [Ludmer, Dudai, Rubin, 2011] было показано, что активность структур системы ценностей мозга во время проведения обучающей процедуры служила предиктором последующей распознаваемости деградированных изображений. В нашей работе мы впервые показали, что проявление реорганизованной структуры оценок в системе ценностей мозга действительно предшествует интеграции зрительных признаков в каждом отдельном акте восприятия.

Наконец, наши результаты представляют до этого недостающий аргумент для выяснения вопроса: «что делает восприятие лиц особенным?» В многочисленной психологической литературе описан ряд специфических эффектов при распознавании лиц, характеризующих целостность их восприятия. В споре между сторонниками существования в мозге специализированного модуля для восприятия лиц и теми, кто утверждает, что их специфика обусловлена набором зависящих от ценностного опыта признаков, мы, безусловно, склоняемся ко второй точке зрения. Факты ее подтверждающие, главным образом, заключаются в демонстрации, каким образом опыт (так называемого «экспертного» уровня) обращения с предметами из категории делает их восприятие более целостным как на поведенческом [например, Boggan, Bartlett, Krawczyk, 2012], так и на физиологическом уровнях [Gauthier и др., 2000; McGugin и др., 2014]. Мы же впервые представили аргумент «от обратного», показав, что интеграционные процессы в вентральной подсистеме при восприятии лиц в усложненных

условиях обладают промежуточными характеристиками между восприятием лиц в «простых» условиях и восприятием других (лишенных богатства ценностно-зависимых признаков) категорий. Мы показали, что «особенность» обработки лиц может проявляться не сразу, а только после того, как опыт оценки в системе ценностей мозга дополнит существенно вырожденные пространственные признаки и индуцирует селекцию соответствующей антиципирующей схемы.

Актуальность разработки темы диссертационного исследования связана не только с фундаментальными научными задачами изучения принципов организации и осуществления психической деятельности, но и практической значимостью результатов. Проблемы восприятия тесно связаны с нашим пониманием природы субъективности и произвольного действия. Их решение откроет путь к созданию принципиально новых технологий предотвращения ошибочных действий человека, вызванных так называемым «человеческим фактором». Другой важной сферой применения новых знаний о мозговых механизмах интеграции является создание технологий реабилитации людей с нарушениями функций восприятия после повреждений мозга в результате травм, нарушений мозгового кровообращения и других патологических процессов, в том числе и психических заболеваний. В перспективе новые знания о реорганизации функциональных структур мозга под влиянием опыта могут и должны быть использованы для создания более эффективных обучающих программ, в том числе и у людей, чья способность к обучению изменена в результате нарушений развития или нейродегенеративных заболеваний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Adolphs R. Recognizing emotion from facial expressions: psychological and neurological mechanisms. // *Behav. Cogn. Neurosci. Rev.* 2002. Т. 1. № 1. С. 21–62.
2. Bar M. и др. Top-down facilitation of visual recognition // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2006. Т. 103. № 2. С. 449–454.
3. Boggan A.L., Bartlett J.C., Krawczyk D.C. Chess masters show a hallmark of face processing with chess // *J. Exp. Psychol. Gen.* 2012. Т. 141. № 1. С. 37–42.
4. Bracci S., Beeck H. Op de. Dissociations and associations between shape and category representations in the two visual pathways // *J. Neurosci.* 2016. Т. 36. № 2. С. 432–444.
5. Daprati E., Sirigu A. How we interact with objects: learning from brain lesions // *Trends Cogn. Sci.* 2006. Т. 10. № 6. С. 265–270.
6. Edelman G.M. Neural Darwinism: Selection and reentrant signaling in higher brain function // *Neuron.* 1993. Т. 10. № 2. С. 115–125.
7. Edelman G.M. *Bright air, brilliant fire: On the matter of the mind.* : Basic books, 1992.
8. Ehrenfels C. V. On Gestalt-qualities // *Psychol. Rev.* 1937. Т. 44. № 6. С. 521–524.
9. Friston K. A theory of cortical responses // *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 2005. Т. 360. № 1456. С. 815–836.
10. Gauthier и др. Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition. // *Nat. Neurosci.* 2000. Т. 3. № 2. С. 191–197.
11. Gibson J.J. *The Ecological Approach to Visual Perception* // Hought. Mifflin-Bost. 1979.
12. Goodale M.A., Milner A.D. Separate visual pathways for perception and action // *Trends Neurosci.* 1992. Т. 15. № 1. С. 20–25.
13. Hämmäläinen M.S., Ilmoniemi R.J. Minimum-Norm Estimation // *Med. Biol. Eng. Comput.* 1994. Т. 32. № 1. С. 35–42.
14. Harnad S. The symbol grounding problem // *Phys. D Nonlinear Phenom.* 1990. Т. 42. № 1–3. С. 335–346.
15. Helmholtz H. von. *Treatise on Physiological Optics.* , 1866.

16. Ishai A. и др. The representation of objects in the human occipital and temporal cortex. // *J. Cogn. Neurosci.* 2000. Т. 12 Suppl 2. С. 35–51.
17. Janati H. и др. Multi-subject MEG/EEG source imaging with sparse multi-task regression // *Neuroimage.* 2020. Т. 220.
18. Kriegeskorte N., Mur M., Bandettini P. Representational similarity analysis - connecting the branches of systems neuroscience. // *Front. Syst. Neurosci.* 2008. Т. 2. С. 4.
19. Ludmer R., Dudai Y., Rubin N. Uncovering Camouflage: Amygdala Activation Predicts Long-Term Memory // *Neuron.* 2011. Т. 69. № 5. С. 1002–1014.
20. McGugin R.W. и др. Robust expertise effects in right FFA // *Neuropsychologia.* 2014. Т. 63. С. 135–144.
21. Mishkin M., Ungerleider L.G., Macko K.A. Object vision and spatial vision: two cortical pathways // *Trends Neurosci.* 1983. Т. 6. С. 414–417.
22. Mooney C.M., Ferguson G.A. A new closure test. // *Can. J. Psychol.* 1951. Т. 5. № 3. С. 129–133.
23. Pezzulo G. Coordinating with the future: The anticipatory nature of representation // *Minds Mach.* 2008. Т. 18. № 2. С. 179–225.
24. Piaget J. *The Psychology of Intelligence.* , 1947.
25. Pizlo Z. Perception viewed as an inverse problem // *Vision Res.* 2001. Т. 41. № 24. С. 3145–3161.
26. Rao R.P.N., Ballard D.H. Predictive coding in the visual cortex: A functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects // *Nat. Neurosci.* 1999. Т. 2. № 1. С. 79–87.
27. Segaert K. и др. The suppression of repetition enhancement: A review of fMRI studies // *Neuropsychologia.* 2013. Т. 51. № 1. С. 59–66.
28. Vecera S.P. Toward a biased competition account of object-based segregation and attention // *Brain Mind.* 2000. Т. 1. № 3. С. 353–384.
29. Wertheimer M. Gestalt theory. // *A source book of Gestalt psychology.* , 2007. С. 1–11.
30. Анохин П.К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем // *Принципы системной организации функций.* , 1973. С. 5–61.
31. Выготский Л.С. *Мышление и речь.* , 1999. 323 с.