



ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ PSYCHOPHYSIOLOGY

УДК 612.821:159.91

doi: 10.21702/rpj.2016.4.11

МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ РЕАКЦИЙ НА ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ МОДУЛЯЦИИ ЛОКАЛЬНЫХ ЗРИТЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ

Виталий В. Бабенко^{1*}, Павел Н. Ермаков¹, Зульфира М. Сафина²

¹ Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону, Российская Федерация

² Медицинское научно-производственное предприятие «Нейрон», г. Уфа, Российская Федерация

* E-mail: babenko@sfedu.ru

Результаты получены в рамках государственного задания Минобрнауки России (проект № 1741)

Зрительное восприятие начинается с параллельной пространственно-частотной фильтрации. На выходах фильтров первого порядка зрительная сцена описывается набором локальных признаков. Следующая важная операция – их пространственное объединение. Именно группирование локальных признаков лежит в основе перехода к пространственному зрению. В последние годы получены факты, свидетельствующие о том, что такое группирование выполняется зрительными фильтрами второго порядка. Считается, что ведущую роль в пространственном зрении человека играет правое полушарие.

В нашем исследовании проверяется гипотеза, согласно которой это доминирование может формироваться уже на стадии перехода от локального к глобальному описанию зрительной сцены. С этой целью исследуется межполушарная асимметрия потенциалов, обусловленных функционированием зрительных фильтров второго порядка. Эти элементы объединяют выходы фильтров первого порядка и реагируют на пространственные модуляции локальных зрительных признаков. Для решения поставленной задачи регистрировались зрительные вызванные потенциалы на немодулированную текстуру и текстуры, синусоидально модулированные по контрасту, ориентации или пространственной частоте. Затем из ответа на модулированную текстуру вычитался ответ на немодулированную текстуру.



В результате в каждом отведении получали 3 разностные волны (d-волны): на модуляцию контраста, ориентации или пространственной частоты. Сравнение d-волн в симметричных отведениях выявило, что ее амплитуда при всех использованных модуляциях выше в правом полушарии. Обнаружено также, что межполушарная асимметрия наиболее выражена при модуляции ориентации и лучше проявляется в затылочных областях. Полученные результаты указывают на ведущую роль правого полушария в реализации процессов, связанных с пространственным объединением локальных зрительных признаков.

Ключевые слова: ВП, разностная волна, текстура, пространственные модуляции, контраст, ориентация, пространственная частота, межполушарная асимметрия, локальные признаки, группирование.

Для цитирования: Бабенко В. В., Ермаков П. Н., Сафина З. М. Межполушарная асимметрия реакций на пространственные модуляции локальных зрительных признаков // Российский психологический журнал. – 2016. – Т. 13. – № 4. – С. 181–196.

Материалы статьи получены 19.09.2016

UDC 612.821:159.91

doi: 10.21702/rpj.2016.4.11

INTERHEMISPHERIC ASYMMETRY OF REACTIONS TO SPATIAL MODULATIONS OF LOCAL VISUAL INDICATIONS

Vitalii V. Babenko^{1*}, Pavel N. Ermakov¹, Zul'fira M. Safina²

¹ Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation

² "Neuron" Medical Scientific and Production Enterprise, Ufa, Russian Federation

* Correspondence author. E- mail: babenko@sfnedu.ru

Acknowledgments

This research was supported by the Ministry of Education of Russia (project 1741)

Visual perception starts with a parallel spatial-frequency filtering. A visual scene is presented by a number of local indications in outputs of first-order filters. Their spatial association is the next important operation. It is the grouping of local indicators that underlies the transition to spatial vision. Recent research indicates that second-order visual filters perform this grouping. It is believed that the right hemisphere plays the leading role in spatial vision.

The present study puts forward a hypothesis that this dominance can be formed even at the stage of the transition from a local to a global description of visual scenes.



For this purpose the authors investigated interhemispheric asymmetry of potentials caused by functioning of second-order visual filters. These elements integrate the outputs of first-order filters and respond to spatial modulations of local visual indications. To solve this problem the authors recorded visual evoked potentials to a non-modulated texture and textures sinusoidally modulated in orientation, spatial frequency, and contrast. Next, they subtracted the response to the non-modulated texture from the response to the modulated texture. In result, each derivation received three different waves (d-waves): to the modulation of contrast, orientation, or spatial frequency. The comparison of d-waves in symmetric derivations revealed that its amplitude for all the used modulations is higher in the right hemisphere. Interhemispheric asymmetry to the modulation of orientation was most pronounced; it manifested itself better in occipital regions. The findings of the study showed the leading role of the right hemisphere in the processes of spatial association of local visual indications.

Keywords: *evoked potential, d-wave, texture, spatial modulations, contrast, orientation, spatial frequency, interhemispheric asymmetry, local indications, grouping.*

For citation: Babenko V. V., Ermakov P. N., Safina Z. M. Mezhpolusharnaya asimmetriya reaktsii na prostranstvennye modulyatsii lokal'nykh zritel'nykh priznakov [Interhemispheric asymmetry of reactions to spatial modulations of local visual indications]. *Rossiiskii psikhologicheskii zhurnal – Russian Psychological Journal*, 2016, V. 13, no 4, pp. 181–196.

Original manuscript received 19.09.2016

Введение

На начальных уровнях зрительной системы человека действуют механизмы, настроенные на обнаружение градиентов яркости. В результате изображение любой сложности раскладывается на так называемые *признаки первого порядка*. Эта операция начинается в сетчатке, а завершается в стриарной коре так называемыми *фильтрами первого порядка*.

Далее действуют *фильтры второго порядка*, которые на определенном пространственном интервале группируют выходы фильтров первого порядка [8, 18]. Выпрямляющая нелинейность на выходах фильтров первого порядка преобразует пространственные вариации выделяемых ими локальных признаков в вариации интенсивности передаваемого сигнала. Фильтры второго порядка обнаруживают эти вариации и выделяют так называемые *признаки второго порядка* – пространственные модуляции признаков первого порядка [9, 16].

Фильтры первого порядка хорошо известны и изучены. Это стриарные нейроны, обладающие линейными рецептивными полями [12 и др.]. Что же



касается фильтров второго порядка, то здесь нет определенности. Нейроны, способные выделять признаки второго порядка, найдены и в стриарной и в экстрастриарной коре [9]. Исследования, выполненные с помощью fMRI, также не добавили ясности в этот вопрос, поскольку, как правило, маркируется весь зрительный путь [4]. Однако большинство авторов склоняется к тому, что фильтры второго порядка локализируются все же именно в экстрастриарной коре [13].

Зрительные признаки второго порядка – это нелокальные характеристики изображения: вариации контраста, ориентации или пространственной частоты, т. е. те изменения, которые не могут быть выделены на уровне фильтров первого порядка. А поскольку с пространственным зрением связывают в большей степени правое полушарие [7, 19], то правомерным выглядит предположение о непропорциональном распределении между полушариями механизмов, обрабатывающих пространственные изменения локальных признаков. Таким образом, цель данного исследования – определить возможную межполушарную асимметрию в обнаружении и анализе зрительных признаков второго порядка.

Для достижения поставленной цели был выбран метод зрительных вызванных потенциалов (ЗВП), который зарекомендовал себя как эффективный инструмент анализа мозговых процессов обработки информации [1, 2, 3]. Сначала в различных отведениях регистрировались ЗВП на модулированную и немодулированную текстуры. Затем в каждом отведении определялись так называемые *дифференциальные волны* (d-волны) – разница между ответами на одну из модуляций и на ее отсутствие. Считается, что эта волна отражает процессы, связанные с обнаружением и анализом пространственных модуляций локальных зрительных признаков [5, 17]. После этого вычислялись d'-волны – разница между d-волнами, регистрируемыми в симметричных отведениях. В завершение d'-волны усреднялись по всем испытуемым (отдельно по каждой паре отведений). Это и позволяло выявить межполушарную асимметрию изучаемых процессов.

Методика

Испытуемые. В исследовании приняли участие 24 испытуемых (8 мужчин и 16 женщин) в возрасте от 19 до 28 лет. Все испытуемые имели нормальное или скорректированное до нормы зрение. Все были проинформированы о цели и процедуре проводимых испытаний и убеждались в безопасности экспериментов для здоровья. Исследование проводилось с соблюдением этических норм.

Аппаратура. Основу экспериментальной установки составлял i386-совместимый персональный компьютер под управлением ОС Linux Ubuntu



с графической подсистемой на базе Intel 915G и монитором LG Flatron 775FT. Экранное разрешение устанавливалось равным 1024 на 768 пикселей, частота кадровой развертки – 85 Гц. Монитор был откалиброван с помощью люксметра-яркомера производства фирмы «ТКА» (г. Санкт-Петербург, Россия). Применяли режим, позволяющий использовать 256 градаций яркости. Уровни яркости и контраста монитора аппаратно устанавливались таким образом, чтобы максимизировать диапазон изменения яркости при минимизации шага ее изменения.

Для записи ЭЭГ использовался усилитель «НейроВизор-БММ40» фирмы «Нейроботикс», подключаемый к персональному компьютеру под управлением ОС Windows XP с программным обеспечением от производителя усилителя.

Стимулы. В качестве стимулов применялись текстуры, составленные из матрицы Габоровских патчей, расположенных в шахматном порядке. Размер условных клеток шахматного поля, в центре которых располагались патчи, составлял $0,44 \times 0,44$ угл. град. Всего использовалось 4 текстуры: немодулированная (БМ), а также модулированные по контрасту (МК), ориентации (МО), пространственной частоте (МЧ) (рисунок 1). Пространственная частота несущей в немодулированной текстуре составляла 3,5 цикл./град., ориентация патчей была вертикальной, а их контраст равнялся 0,5. Функция модуляции задавалась горизонтально ориентированной синусоидой с частотой 0,3 цикл./град. Использовался случайный сдвиг фазы модуляции. Амплитуда модуляции (максимальная разница параметра в изображении) составляла 3 дБ для контраста, 20 град. для ориентации и 1 октаву для пространственной частоты. Текстуры полностью заполняли экран и имели размер $14 \times 10,5$ угл. град. Средняя яркость всех стимулов была одинаковой и равнялась яркости фона – 30 кд/м^2 . Время экспозиции составляло 500 мс.

Процедура. Испытуемые располагались на расстоянии 130 см от экрана монитора и должны были фиксировать взгляд в его центре. Четыре текстуры, следуя друг за другом в случайной последовательности, предъявлялись по 150 раз. Интервалы между стимулами заполнялись бланком (серый экран с яркостью 30 кд/м^2). Задачей испытуемого было определить тип предъявленной текстуры, сообщая о своем решении нажатием одной из четырех клавиш на клавиатуре компьютера. Для моторного ответа все испытуемые использовали только ведущую руку (все были правшами). Время ожидания ответа не ограничивалось. Интервал между ответом испытуемого и предъявлением следующего стимула случайно варьировал в диапазоне от 1 до 3 с. В случае неправильного ответа звучал короткий звуковой сигнал. Если доля неправильных ответов превышала 30%, эксперимент прекращался, и испытуемый вновь проходил тренинг.

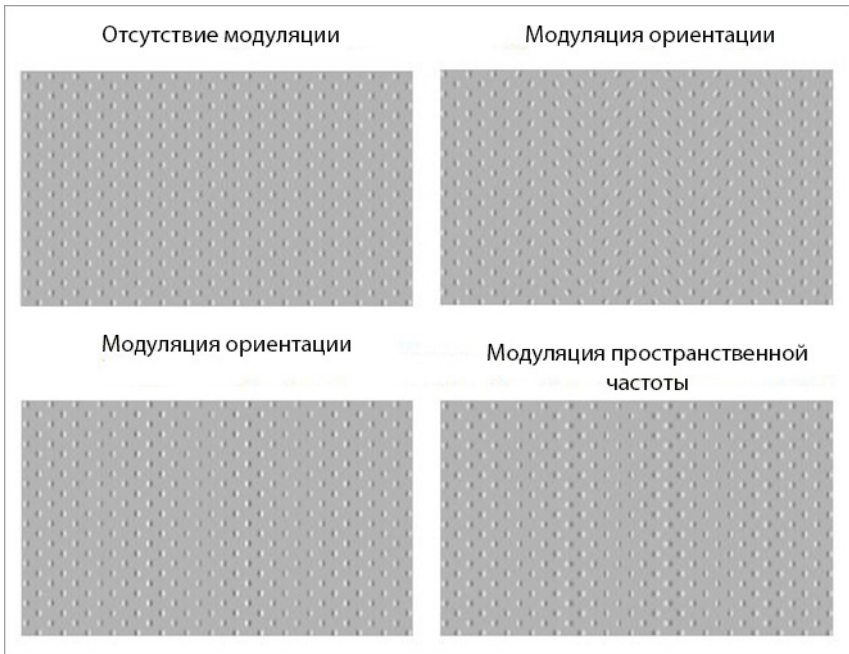


Рисунок 1. Стимулы

Figure 1. Stimuli

ЭЭГ записывалась с помощью Ag/AgCl электродов монополярно по 14 отведениям (F7, F3, F4, F8, C3, C4, T3, T5, T4, T6, P3, P4, O1, O2), выбранным среди стандартных позиций системы 10 x 20. Использовался референтный монтаж «связанные уши». Импеданс электродов поддерживался на уровне ниже 10 кОм. Одновременно велась запись окулограммы. Триггерные метки содержали информацию о типе стимула и моменте его предъявления. Запись ЭЭГ велась в диапазоне частот от 0,5 до 40 Гц. Частота оцифровки ЭЭГ-сигнала составляла 1 кГц.

Анализ данных. Для последующего усреднения использовались эпохи длительностью от 100 мс до +500 мс относительно момента подачи стимула. Записи ЭЭГ с артефактами миганий, движений глаз, мышечной активности или другими шумами внутри указанного временного диапазона удалялись. Оставшиеся эпохи усреднялись отдельно по каждому стимулу (не менее 90 эпох в каждом усреднении). Усредненный сигнал за 100 мс до включения стимула использовался для коррекции изолинии. В результате для каждого испытуемого было получено по 4 ЗВП в каждом отведении.



Затем ЗВП на немодулированную текстуру вычитался из ЗВП на каждую из модулированных текстур. Таким способом в каждом отведении было получено по 3 кривых рассогласования (d-волны для МО-БМ, МЧ-БМ и МК-БМ). Затем из d-волны левого полушария вычиталась d-волна правого полушария (для симметричных отведений). В результате для каждой пары отведений была рассчитана d'-волна.

После этого производилось усреднение d-волн и d'-волн по всем испытуемым. Статистический анализ проводился с помощью сравнения средних значений рассогласования по t-критерию.

Результаты

Изменения, вызванные пространственной модуляцией одного из параметров текстуры, затрагивают три компонента затылочного ЗВП: P2, N2 и P3. На рисунке 2 в качестве примера показаны усредненные по всем испытуемым ЗВП, полученные в отведении O1 на предъявление немодулированной текстуры и текстуры, модулированной по ориентации.

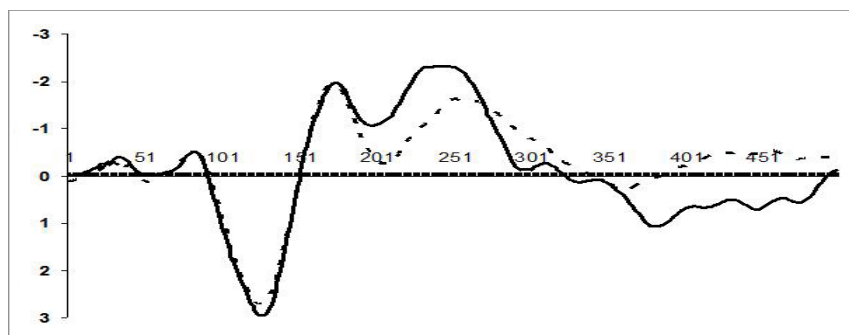


Рисунок 2. Усредненные ЗВП на ориентационно-модулированную (сплошная линия) и немодулированную (пунктир) текстуры. Отведение O1

По оси абсцисс – время после подачи стимула (в миллисекундах), по оси ординат – амплитуда (в микровольтах).

Figure 2. The averaged VEP to the orientation-modulated (solid line) and non-modulated (dotted line) textures. Derivation O1

The x-axis corresponds to the time after the effect of the stimulus (in milliseconds); the y-axis corresponds to amplitude (in micro volts).

Вычитание ответов на модулированную и немодулированную текстуры позволило получить для каждого отведения три d-волны: для модуляции контраста, ориентации и пространственной частоты. Оказалось, что d-волна имеет наибольшую амплитуду в затылочных отведениях. При этом модуляция



ориентации вызывает наиболее выраженную реакцию с более коротким латентным периодом, а модуляция контраста – наименее выраженный ответ с наиболее длительной латентностью (рисунок 3). В затылочной d-волне отчетливо проявляются 3 компонента. Сначала с пиковой латентностью порядка 225–250 мс формируется негативность, затем она сменяется позитивностью, пик которой формируется в районе 300-й мс. Третий компонент также выражается позитивностью, которая достигает максимума еще примерно через 100 мс. В передних отведениях d-волны имеют обратную полярность и меньшую амплитуду. Таким образом, реакция коры на появление в изображении признаков второго порядка начинается после 180 мс и включает 3 фазы, которые, по всей видимости, отражают разные этапы обработки зрительных признаков второго порядка.

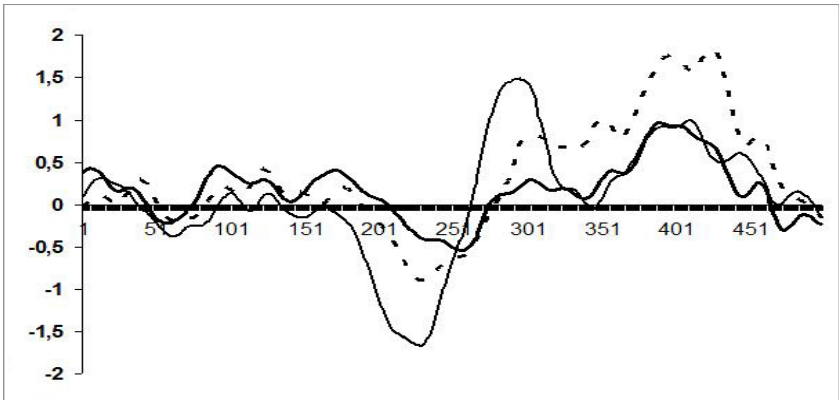


Рисунок 3. Результаты вычитания ЗВП на немодулированную текстуру из ЗВП на текстуру, модулированную по контрасту (тонкая линия), пространственную частоту (пунктир) и ориентации (жирная линия), усредненные по всем испытуемым (d-волны). Отведение O2

Обозначение осей здесь и далее как на рисунке 2.

Figure 3. The result of subtracting the VEP to the non-modulated texture from the VEP to the textures modulated in orientation (heavy line), spatial frequency (dotted line), and contrast (thin line), averaged over all subjects (d-waves). Derivation O2

The designation of axes here and below corresponds to figure 2.

Вычитание d-волн, полученных в симметричных отведениях, позволило вычислить для каждого испытуемого d'-волны, которые отражают разницу реакции полушарий на признаки второго порядка.

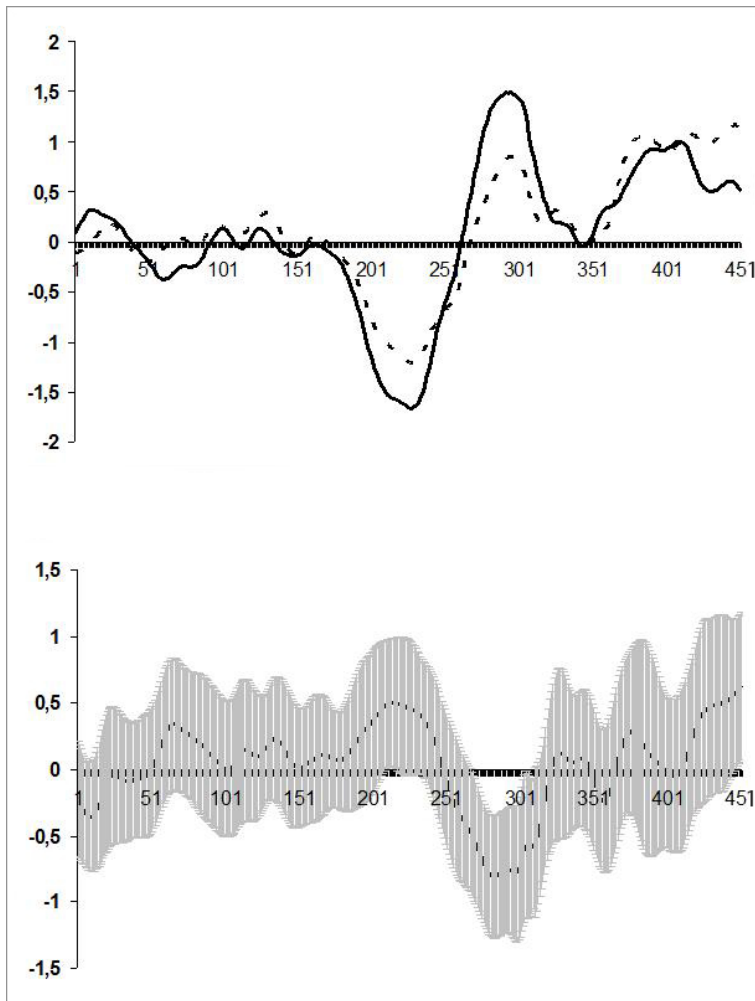


Рисунок 4. D-волны в O1 и O2 на модуляцию ориентации и их межполушарная асимметрия

На верхнем рисунке: сплошная линия – d-волна в O2, пунктир – в O1. На нижнем рисунке: d' – волна с доверительным интервалом ($p < 0,01$). Остальные пояснения – в тексте.

Figure 4. D-waves to the orientation modulation in O1 and O2 and their interhemispheric asymmetry

The top figure: the solid line corresponds to d-wave in O2, dotted line corresponds to d-wave in O1. The bottom figure: d' – wave with a confidence interval ($p < 0.01$). Other explanations are in the text.



Затем полученные d' -волны усреднялись по всем испытуемым, что позволило определить временные отрезки, на которых межполушарные различия симметричных d -волн статистически значимы. Один из результатов такого вычисления показан на рисунке 4. На верхнем рисунке совмещены две усредненные d -волны, полученные в отведениях O1 и O2 в ответ на модуляцию ориентации. На нижнем рисунке показана усредненная d' -волна. Затененная область вокруг кривой отмечает доверительный интервал ($p < 0,01$). Участки d' -волны, где доверительный интервал не пересекает ось абсцисс, отражают статистически значимые межполушарные отличия.

На рисунке 3 видно, что правополушарная d -волна, возникающая при модуляции ориентации, имеет большую амплитуду и на первой и на второй фазах реакции. При этом амплитуда первого компонента волны преобладает в O2, C4 и T4. Межполушарная асимметрия второго компонента по длительности и величине выражена в еще большей степени и, помимо O2, C4 и T4, проявляется также в отведениях P4 и T6.

При модуляции контраста d -волны также более выражены в правом полушарии (рисунок 5). Первый компонент ответа более асимметричен в передних отведениях (F8 и T4). На второй фазе реакции асимметрия не проявляется, но она появляется на третьей фазе, когда ответ преобладает в O2, P4 и T6.

При модуляции пространственной частоты межполушарная асимметрия затрагивает также первую и третью фазы d -волны. И, как и прежде, доминирует исключительно правое полушарие (рисунок 6). Первый компонент наиболее асимметричен в O2, третий – в O2 и T6.

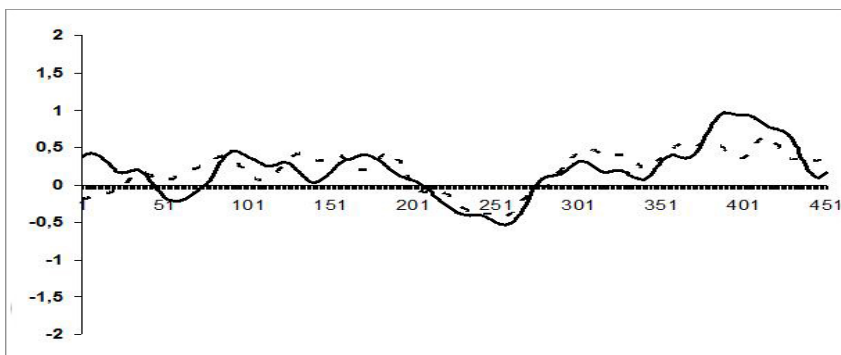


Рисунок 5. D-волны в O1 и O2 на модуляцию контраста

Сплошная линия – d-волна в O2, пунктир – в O1.

Figure 5. D-waves to the contrast modulation in O1 and O2

The solid line corresponds to d-wave in O2; dotted line corresponds to d-wave in O1.

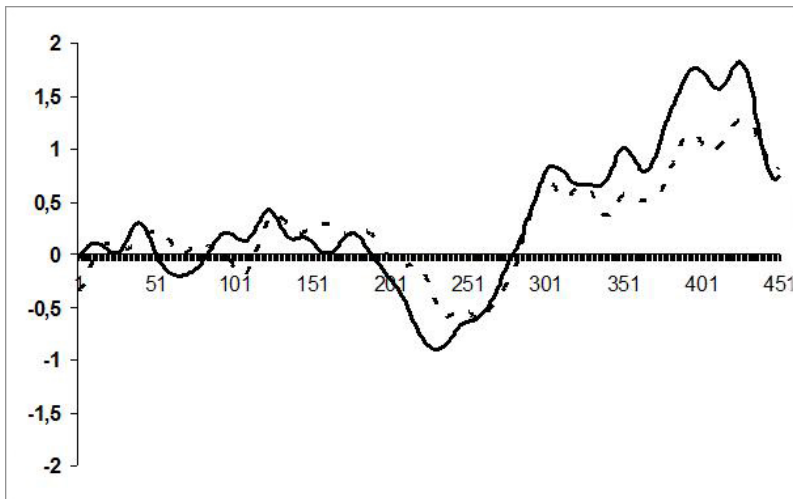


Рисунок 6. D-волны в O1 и O2 на модуляцию пространственной частоты
Сплошная линия – d-волна в O2, пунктир – в O1.

Figure 6. D-waves to the spatial frequency modulation in O1 and O2

The solid line corresponds to d-wave in O2; dotted line corresponds to d-wave in O1.

Обсуждение результатов

Все три использованные нами модуляции вызывают d-волны, которые демонстрируют межполушарную асимметрию. Причем во всех выявленных случаях асимметрии доминирует правое полушарие.

Чтобы интерпретировать полученные результаты, следует понять природу каждого из компонентов d-волны. Первый компонент по логике должен отражать активность самих фильтров второго порядка. Последующие компоненты – процессы, связанные с анализом выделенной ими информации.

Что касается первой фазы ответа, то некоторое удивление вызывает ее латентный период – он слишком велик для реакции, обусловленной восходящими процессами. Действительно, вершина первого компонента d-волны формируется в интервале с 225 по 250 мс, а этот этап генерации ВП принято ассоциировать с процессами внимания [10], но никак не с начальной обработкой. Мы полагаем, что первая фаза d-волны отражает не первичную, а повторную активацию фильтров второго порядка через обратные связи. Свое мнение мы аргументируем следующим образом.

Базовое свойство фильтров второго порядка – не реагировать на однородные (немодулированные) текстуры [20]. Для этого центр их поля формируется



возбудительными, а фланги – тормозными стриарными входами. В результате, если текстура однородна, то сумма возбудительных входов фильтра второго порядка будет равна сумме его тормозных входов. В этом случае реакция отсутствует. Если текстура модулирована, то у одной части фильтров второго порядка входное возбуждение будет превышать торможение, в то время как у другой, наоборот, торможение будет преобладать над возбуждением. А поскольку в ВП отражаются постсинаптические процессы, то сумма возбудительных и тормозных потенциалов во всем наборе нейронов, реагирующих на синусоидально модулированную текстуру, может оказаться близкой к нулю. В результате мы не обнаружим в ЗВП изменений, связанных с первой реакцией фильтров второго порядка. По-видимому, в d-волне мы видим лишь отражение их повторной активации через обратные связи. Такая нисходящая активация реализуется через механизм внимания и продемонстрирована в ряде исследований [6, 15]. Считается, что с помощью обратных, нисходящих влияний «проторяются» пути, по которым могут быть считаны «полезные» результаты преаттентивной обработки. Мы считаем, что именно повторная активация ряда фильтров второго порядка и вызывает формирование первого компонента d-волны.

Что касается природы ее последующих компонентов, то вторая фаза d-волны приходится на передний фронт волны РЗ ЗВП, а третья фаза – на ее задний фронт. Установлено, что латентность волны РЗ зависит от времени категоризации стимула [14], а ее амплитуда может отражать объем используемых мозговых ресурсов [11]. Вполне вероятно, что второй и третий компоненты d-волны – это две фазы одного процесса, связанного с принятием решения о характере стимула. Однако в d-волне, вызванной модуляцией ориентации, более выражен второй компонент, а в реакции на модуляцию контраста и пространственной частоты – третий. Возможно, это отражает то, что решение о модуляции ориентации принимается быстрее, чем решение о модуляции контраста или пространственной частоты.

Если исходить из предложенной нами интерпретации компонентов d-волны, то межполушарная асимметрия проявляется уже на уровне реакции самих фильтров второго порядка. Это наблюдается при всех типах модуляции и выражается в доминировании правого полушария. Асимметрия наиболее выражена при модуляции ориентации и, помимо затылочных отведений, обнаруживается в центральных (С4) и височных (Т4) областях. При модуляции пространственной частоты область асимметрии ограничивается лишь затылочными областями, а при модуляции контраста, напротив, передними (Т4 и F8).

Что касается второй и третьей фазы d-волны, которые, как мы считаем, связаны с классификацией стимулов, то асимметрию демонстрирует более высокоамплитудный из поздних компонентов. То есть, скорее всего тот,



который и отражает процесс принятия решения. При решении в отношении модуляции ориентации доминируют все области правого полушария, кроме фронтальных. При модуляции контраста эта область несколько сужается (P4, T6, O2). Такое сужение становится еще более выраженным при модуляции пространственной частоты (T6 и O2).

Заключение

Обнаружено, что d-волны, отражающие процессы выделения и анализа пространственных вариаций локальных зрительных признаков, демонстрируют межполушарную асимметрию. При этом она наиболее выражена при модуляции ориентации и сильнее проявляется в затылочных областях.

Полученные результаты подтверждают гипотезу о том, что правое полушарие начинает доминировать в зрительной обработке при переходе от локального к глобальному описанию зрительной сцены. Этот факт согласуется с существующим представлением, что именно правое полушарие играет ведущую роль в пространственном зрении.

Литература

1. *Ермаков П. Н., Бабенко В. В., Явна Д. В.* Исследование анализа независимых компонентов для локализации источников вызванной активности при различении текстурных модуляций // *Российский психологический журнал*. – 2012. – Т. 9. – № 3. – С. 56–64.
2. *Полянский В. Б., Алымкулов Д. Э., Соколов Е. Н., Радзиевская М. Г., Рудерман Г. Л.* Отражение в вызванных потенциалах зрительной коры кролика изменений в ориентации и интенсивности линий // *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*. – 2008. – Т. 58. – № 5. – С. 586–597.
3. *Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Яркостные компоненты зрительных вызванных потенциалов на цветовые стимулы у кролика // *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*. – 1999. – Т. 49. – № 6. – С. 1046–1051.
4. *Ashida H., Lingnau A., Wall M. B., Smith A. T.* fMRI adaptation reveals separate mechanisms for first-order and second-order motion // *J. Neurophysiol.* – 2007. – V. 97. – no. 2. – pp. 1319–1325.
5. *Babenko V. V., Ermakov P. N.* Specificity of brain reactions to second-order visual stimuli // *Vis. Neurosci.* – 2015. – V. 32. – e011. <https://doi.org/10.1017/S0952523815000085>
6. *Buffalo E. A., Fries P., Landman R., Liang H., Desimone R.* A backward progression of attentional effects in the ventral stream // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2010. – V. 107. – pp. 361–365.



7. *Gable P. A., Poole B. D., Cook M. S.* Asymmetrical hemisphere activation enhances global-local processing // *Brain & Cogn.* – 2013. – V. 83. – pp. 337–341.
8. *Graham N. V.* Beyond multiple pattern analyzers modeled as linear filters (as classical V1 simple cells): Useful additions of the last 25 years // *Vis. Res.* – 2011. – V. 51. – pp. 1397–1430.
9. *Hallum L. E., Movshon J. A.* Surround suppression supports second-order feature encoding by macaque V1 and V2 neurons // *Vis. Res.* – 2014. – V. 104. – pp. 24–35.
10. *Hillyard S. A., Anillo-Vento L.* Event-related brain potentials in the study of visual selective attention // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1998. – V. 95. – pp. 781–787.
11. *Isreal J. B., Chesney G. L., Wickens C. D., Donchin E.* P300 and tracking difficulty: evidence for multiple resources in dual-task performance // *Psychophysiology.* – 1980. – V. 17. – no. 3. – pp. 259–273.
12. *Landy M. S., Oruc I.* Properties of second-order spatial frequency // *Vis. Res.* – 2002. – V. 42. – pp. 2311–2329.
13. *Larsson J., Landy M. S., Heeger D. J.* Orientation-selective adaptation to first- and second-order patterns in human visual cortex // *J. Neurophysiol.* – 2006. – V. 95. – no 2. – pp. 862–881.
14. *Luck S. J.* Sources of dual-task interference: Evidence from human electrophysiology // *Psychological Science.* – 1998. – V. 9. – pp. 223–227.
15. *Mehta A. D., Ulbert I., Schroeder C. E.* Intermodal selective attention in monkeys. II: Physiological mechanisms of modulation // *Cerebral Cortex.* – 2000. – V. 10. – pp. 359–370.
16. *Schofield A. J., Rock P. B., Sun P., Jiang X., & Georgeson M. A.* What is second-order vision for? Discriminating illumination versus material changes // *J. Vision.* – 2010. – V. 10. – no. 9. – pp. 1–18.
17. *Straube S., Grimsen C., Fahle M.* Electrophysiological correlates of figure-ground segregation directly reflect perceptual saliency // *Vis. Res.* – 2010. – V. 50. – pp. 509–521.
18. *Sutter A., Sperling G., Chubb C.* Measuring the spatial frequency selectivity of second-order texture mechanisms // *Vision Res.* – 1995. – V. 35. – no. 7. – pp. 915–924.
19. *Volberg G.* Right-hemisphere specialization for contour grouping // *Exp. Psychol.* – 2014. – V. 61. – pp. 331–339.
20. *Wilson H. R.* Non-Fourier cortical processes in texture, form, and motion perception // *Cerebral Cortex.* – 1999. – V. 13. – pp. 445–477.

References

1. Ermakov P. N., Babenko V. V., Yavna D. V. Issledovanie analiza nezavisimyykh komponentov dlya lokalizatsii istochnikov vyzvannoi aktivnosti pri razlichenii teksturnyykh modulyatsii [The study of the analysis of independent



- components for localizing the evoked activity sources in distinguishing texture modulations]. *Rossiiskii psikhologicheskii zhurnal – Russian Psychological Journal*, 2012, V. 9, no. 3, pp. 56–64.
2. Polyanskii V. B., Alymkulov D. E., Sokolov E. N., Radzievskaya M. G., Ruderman G. L. Otrazhenie v vyzvannykh potentsialakh zritel'noi kory krolika izmenenii v orientatsii i intensivnosti linii [The reflection of changes of the orientation and intensity of lines in evoked potentials in the visual cortex of the rabbit]. *Zhurnal vysshei nervnoi deyatel'nosti im. I. P. Pavlova – I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, 2008, V. 58, no. 5, pp. 586–597.
 3. Polyanskii V. B., Evtikhin D. V., Sokolov E. N. Yarkostnye komponenty zritel'nykh vyzvannykh potentsialov na tsvetovye stimuly u krolika [Brightness components of visual evoked potentials to color stimuli in the rabbit]. *Zhurnal vysshei nervnoi deyatel'nosti im. I. P. Pavlova – I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, 1999, V. 49, no. 6, pp. 1046–1051.
 4. Ashida H., Lingnau A., Wall M. B., Smith A. T. FMRI adaptation reveals separate mechanisms for first-order and second-order motion. *J. Neurophysiol.*, 2007, V. 97, no. 2, pp. 1319–1325.
 5. Babenko V. V., Ermakov P. N. Specificity of brain reactions to second-order visual stimuli. *Vis. Neurosci.*, 2015, V. 32, e011. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0952523815000085>
 6. Buffalo E. A., Fries P., Landman R., Liang H., Desimone R. A backward progression of attentional effects in the ventral stream. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2010, V. 107, pp. 361–365.
 7. Gable P. A., Poole B. D., Cook M. S. Asymmetrical hemisphere activation enhances global-local processing. *Brain & Cogn.*, 2013, V. 83, pp. 337–341.
 8. Graham N. V. Beyond multiple pattern analyzers modeled as linear filters (as classical V1 simple cells): Useful additions of the last 25 years. *Vis. Res.*, 2011, V. 51, pp. 1397–1430.
 9. Hallum L. E., Movshon J. A. Surround suppression supports second-order feature encoding by macaque V1 and V2 neurons. *Vis. Res.*, 2014, V. 104, pp. 24–35.
 10. Hillyard S. A., Anllo-Vento L. Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, V. 95, pp. 781–787.
 11. Isreal J. B., Chesney G. L., Wickens C. D., Donchin E. P300 and tracking difficulty: evidence for multiple resources in dual-task performance. *Psychophysiology*, 1980, V. 17, no. 3, pp. 259–273.
 12. Landy M. S., Oruc I. Properties of second-order spatial frequency. *Vis. Res.*, 2002, V. 42, pp. 2311–2329.
 13. Larsson J., Landy M. S., Heeger D. J. Orientation-selective adaptation to first- and second-order patterns in human visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 2006, V. 95, no. 2, pp. 862–881.



14. Luck S. J. Sources of dual-task interference: Evidence from human electrophysiology. *Psychological Science*, 1998, V. 9, pp. 223–227.
15. Mehta A. D., Ulbert I., Schroeder C. E. Intermodal selective attention in monkeys. II: Physiological mechanisms of modulation. *Cerebral Cortex*, 2000, V. 10, pp. 359–370.
16. Schofield A. J., Rock P. B., Sun P., Jiang X., & Georgeson M. A. What is second-order vision for? Discriminating illumination versus material changes. *J. Vision*, 2010, V. 10, no. 9, pp. 1–18.
17. Straube S., Grimsen C., Fahle M. Electrophysiological correlates of figure-ground segregation directly reflect perceptual saliency. *Vis. Res.*, 2010, V. 50, pp. 509–521.
18. Sutter A., Sperling G., Chubb C. Measuring the spatial frequency selectivity of second-order texture mechanisms. *Vision Res.*, 1995, V. 35, no. 7, pp. 915–924.
19. Volberg G. Right-hemisphere specialization for contour grouping. *Exp. Psychol.*, 2014, V. 61, pp. 331–339.
20. Wilson H. R. Non-Fourier cortical processes in texture, form, and motion perception. *Cerebral Cortex*, 1999, V. 13, pp. 445–477.