

# **БИНОКУЛЯРНАЯ КОНКУРЕНЦИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ: ОТ АСИММЕТРИИ К ВЗАИМОДЕЙСТВИЮ ПОЛУШАРИЙ ОБЗОР СОСТОЯНИЯ ПРОБЛЕМЫ**

Д.Н. Берлов, И.Е. Кануников, Л.П. Павлова  
НИИ физиологии им. А.А. Ухтомского, СПбГУ

## **Введение**

Человек видит окружающий его мир с помощью двух глаз, в результате чего возможно объемное, стереоскопическое восприятие внешней среды. Это дает ему дополнительные адаптивные возможности. Однако, существуют особые ситуации (многочисленные варианты окклюзии, некоторые латеральные зрительные поражения), при которых информация поступающая на правый и левый глаз противоречива. Тем не менее, в большинстве случаев это не является препятствием для реконструкции адекватного продуктивного образа, что свидетельствует о значительной роли центральных мозговых процессов в создании единой картины и гибкости бинокулярного механизма.

Рассмотрим варианты бинокулярного взаимодействия в зависимости от сходства стимулов, видимых левым и правым глазом (рис. 1).

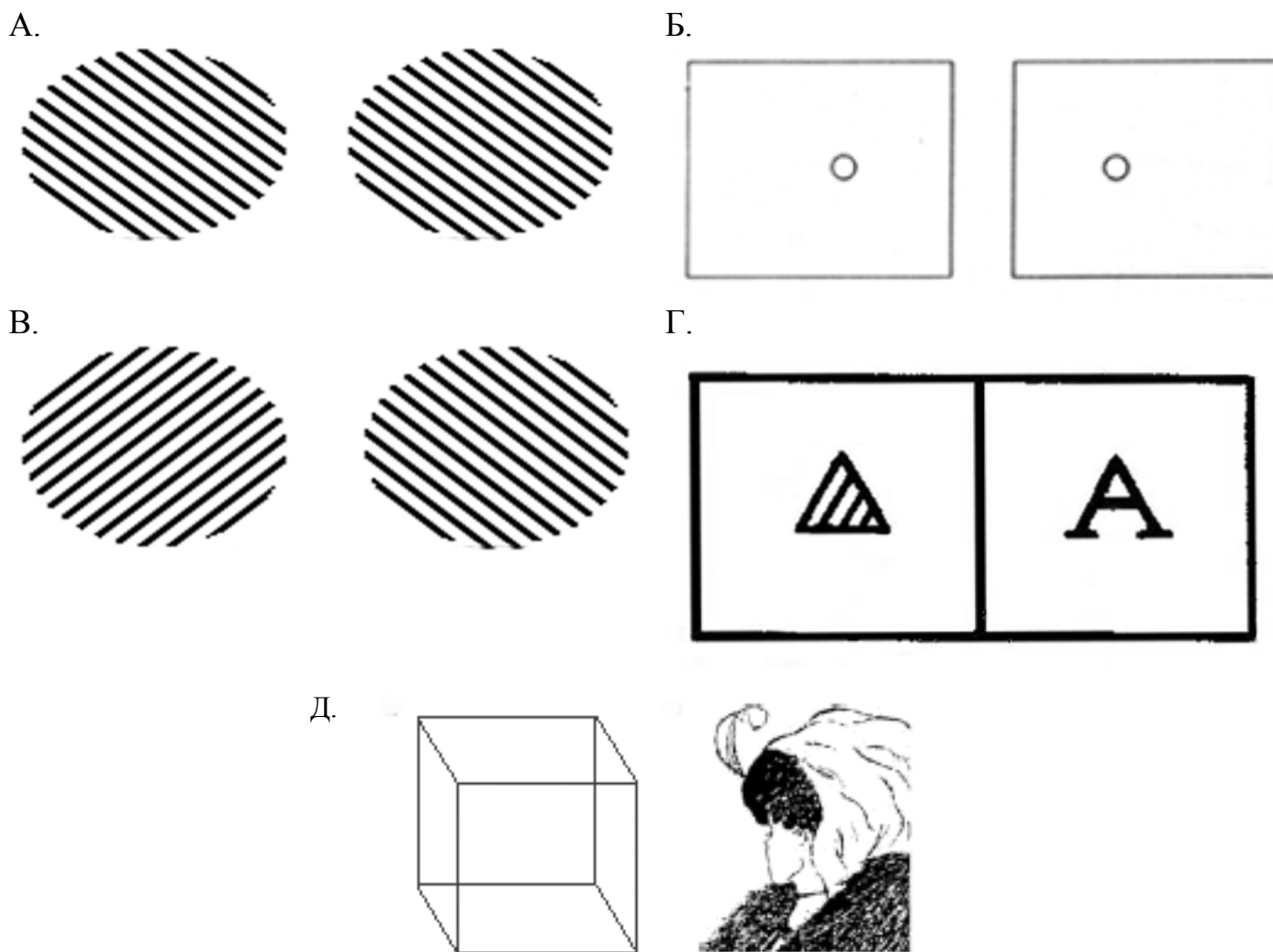


Рис. 1. Варианты бинокулярной стимуляции. Примеры стимулов. А. Идентичные изображения. Б. Стереоскопическое восприятие. При использовании стереоскопа кружок будет виден перед плоскостью. Пример взят из Д. Хьюбел (1990). В., Г. Стимулы, вызывающие бинокулярную конкуренцию. Д. Примеры бистабильных изображений.

Если изображения идентичны, то они легко сливаются (рис. 1, А.).

В случае, когда изображения отличаются не сильно, то наблюдается стереоскопическое зрение (стереопсис) (рис. 1, Б.).

Если же зрительные стимулы отличаются очень сильно (рис. 1, В., Г.), то фузия (т.е. процесс слияния двух изображений) не возможна, возникает противоречивая ситуация и часть информации подавляется. В крайнем случае стимулы уже не могут сформировать устойчивого образа. В этих условиях обнаруживаются попеременные эффекты субъективного отчетливого видения либо правоглазного, либо левоглазного изображения, тогда как другое полностью (или частично) перестает восприниматься, на время "исчезает", подавляется. Это явление и называется соревнованием

полей зрения (СПЗ) или бинокулярной конкуренцией. Парные зрительные системы как бы соревнуются в "борьбе" за доминирование, при этом, как правило, в СПЗ проявляется тот или иной тип билатеральной асимметрии – в виде более длительного удержания правоглазного либо левоглазного перцепта (при частичной альтерации один из перцептов при этом кажется значительно более ярким). В зависимости от ряда обстоятельств возможно полное доминирование или частичное (piecemeal). Таким образом, бинокулярную конкуренцию можно определить как явление субъективной альтерации перцептов, возникающее при их значительном различии в дихоптических условиях подачи.

При умеренной степени различий, которые слишком велики для стереопсиса, но не могут привести сразу же к бинокулярной конкуренции, наблюдается достаточно стабильный образ, состоящий из элементов правого и левого изображений. Надо отметить, что подобная ситуация почти не затрагивается исследователями, т.к. рассматривается как своего рода промежуточная, переходная между двумя явлениями: стереопсисом и бинокулярной конкуренцией и кроме того сложнее поддается формальному исследованию. Более того, у этого состояния даже не существует общепринятого термина, здесь мы будем называть такое состояние как устойчивое глазодоминирование, или стадия устойчивого глазодоминирования, поскольку, как правило, рано или поздно наблюдается переход к бинокулярной конкуренции. По нашим данным, смена доминирования перцептов правого и левого глаза в начальной фазе дихоптического тестирования находит непосредственное отображение в смене билатеральной асимметрии не только задних (зрительных), но и передних областей коры головного мозга человека по данным регистрации ЭЭГ. Это дает возможность исследовать межполушарные взаимодействия на основе сравнительно простой дихоптической методики в целях психофизиологического мониторинга в норме и патологии (Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988; Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988; Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Д.Н. Берлов, 1998а; Г.Н. Баскакова с соавт., 1999).

Таким образом, когда человек наблюдает СПЗ, то при неизменной стимуляции субъективный характер наблюдаемой картины заметно меняется. В этом отмечается сходство бинокулярной конкуренции с целой группой бистабильных (или реверсивных) изображений, которые тоже могут быть видны в одном из двух состояний (рис. 1, Д.). Многими авторами отмечается подобное сходство и предполагается единство (по крайней мере частичное) механизмов, лежащих в основе этих явлений (R.S. Woodworth, H. Schlosberg, 1956; N.K. Logothetis, 1998; P.A. Dayan, 1998 и др.). Однако отмечается (H. Fukuda, R. Blake, 1992), что в то время,

как бистабильные образы обращаются практически мгновенно, при бинокулярной конкуренции наблюдаются значительные переходные процессы. Кроме того, в отличие от СПЗ реверсия может наблюдаться в монокулярных условиях.

Интенсивные исследования по бинокулярной конкуренции проводятся уже почти 200 лет, тем не менее, функция и механизмы СПЗ во многом остаются непонятными (D. Alais et al., 2000; R. Blake, N.K. Logothetis, 2002). В настоящее время существуют две гипотезы относительно роли и места СПЗ в иерархии механизмов стереоскопического зрения (Г.И. Рожкова, 1992). Согласно одной из них бинокулярная конкуренция является специфическим результатом работы механизмов фузии в определенных условиях. С другой стороны, возможно, что СПЗ связано с механизмом оценки и увязки гипотез, поступающих из подсистем зрительного анализа (т.н. когнитивные модели). В последнем случае термин “бинокулярная конкуренция” не вполне удачен, поскольку этих подсистем может быть несколько (J.M. Wolfe, 1986). Впрочем, возможно, что и термин “СПЗ” не точно отражает реальность. В основе этих споров лежит нерешенный до сих пор вопрос, происходит ли соревнование между глазами (или полями зрения), как участниками бинокулярного процесса, либо же бинокулярной является только форма предъявления стимулов, а “борьбу” между собой ведут два информационных потока. Единой точки зрения на этот счет нет, не случайно названия некоторых работ можно перевести как “Что подавляется во время соревнования полей зрения?” (R. Blake et al., 1980), “Что соревнуется во время соревнования полей зрения?” (N.K. Logothetis et al., 1996) и “Конкурирующие идеи о бинокулярной конкуренции” (S.H. Lee, R. Blake, 1999). В любом случае, мы будем придерживаться исторически сложившейся терминологии.

Несмотря на большое количество работ, посвященных стереоскопическому зрению (стереопсису), мы далеки от полного понимания механизмов работы мозга, лежащих в основе этого феномена. Современные теории фузионных процессов противоречивы (конвергенция-подавление) (Э.С. Аветисов, И.Л. Смольянинова, 1976; Г.И. Рожкова, 1992; R. Blake, 1989 и др.). Хотя существует множество моделей стереопсиса, как нейрофизиологических (Д. Хьюбел, 1990), так и вычислительных (А.М. Бонч-Осмоловский, А.П. Петров, 1992; G.S. Stent, 1981), однако они обычно оставляют в стороне явления подобные бинокулярной конкуренции и интерокулярному переносу (R. Blake, R.P. O’Shea, 1988). Во многом это связано с недостаточной изученностью этих явлений, однако, несомненно, что если теория не объясняет частных феноменов, то она не может считаться разработанной до конца. Более того, именно труднообъяснимые и противоречивые явления часто

оказываются ключевыми для разрешения всей проблемы. Поэтому, очевидно, что изучение СПЗ должно привести к пониманию механизмов стереопсиса в целом (B.L. Andersson, K. Nakayama, 1994).

Имеются данные, что результаты исследований билатеральной конкуренции можно применить в области психофизиологии более широко, в частности, в плане усиления наших представлений о мыслительном процессе и креативной (творческой) функции мозга (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Л.П. Павлова, 1990, 2000; В.И. Лобачев, Л.П. Павлова, 1994). Это явление рассматривается в университетской физиологической школе И.М. Сеченова - Н.Е. Введенского - А.А. Ухтомского как одно из проявлений механизма доминантно-субдоминантных взаимодействий в парных мозговых морфо-функциональных зрительных системах (А.А. Ухтомский, 1954), что непосредственно связано с проблемой роли функциональной асимметрии в работе мозга (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Л.П. Павлова, 1976; 1988; 1990; 2000; 2001). Таким образом, посредством принципа доминанты как универсального механизма интегративной деятельности мозга изучение явления бинокулярной конкуренции не ограничивается его ролью в зрительной функции, но органически входит в проблему роли функциональной асимметрии в концепции оптимизации живых систем на основе общенаучных экстремальных принципов (В.А. Ассеев, 1977; Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Л.П. Павлова, 1990; 1998). Более того, такой видный представитель современной науки, как Френсис Крик (1996) считает, что исследование СПЗ может продвинуть наши представления об организации сознания.

Наконец, возможно использование различных эффектов бинокулярной конкуренции как методик диагностирующих индивидуальные отличия (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Д.Н. Берлов, 1998а; Г.Н. Баскакова с соавт., 1999; Berlov, 1998). Этому способствует ряд факторов: простота и краткость задания, гибкость, легкость автоматизации и др. На индивидуальные особенности протекания бинокулярной конкуренции указывает целый ряд авторов (Т.П. Тетерина с соавт., 1987; J.L. Sanders, 1977 и др.). Отмечается, также, что процессы в которых принимает участие СПЗ являются весьма чувствительными к факторам внешней среды (E.L. Smith et al., 1994). Многие показатели бинокулярного зрения являются индивидуально характерными (Е.Ф. Рыбалко, 1963; Г.И. Рожкова, 1992 и др.). Таким образом, дигиплоскопическая методика (ДГМ) позволяет сравнительно просто и быстро определять не только устойчивое глазодоминирование, но и динамику его смены в виде явления СПЗ (Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988; Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988; Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Д.Н. Берлов, 1998а).

## **История исследования бинокулярной конкуренции**

Следует отметить, что в последние годы появился ряд работ, касающихся истории исследования соревнования полей зрения. Само по себе это очень симптоматично, т.к. свидетельствует о накоплении критической массы экспериментального и теоретического материала, требующего упорядочивания, а также о значительном интересе к проблеме. Из этих публикаций прежде всего следует обратить внимание на обзоры N.J. Wade (1998), D. Alais с соавт. (2000), R. Blake, N.K. Logothetis (2002). Ряд экспериментальных фактов, касающихся исследований XIX века можно также найти в R.S. Woodworth, H. Schlosberg (1956).

По всей видимости, впервые бинокулярная конкуренция была упомянута Porta в 1592 году (N.J. Wade, 1998).

Позднее, в XVII – XVIII веках стали появляться первые экспериментальные исследования - работы Dutour, Gassendi, LeClerc (R.P. O'Shea, 1999). В исследованиях Dutour было обнаружено, что левое (желтое) и правое (синее) изображения не смешиваются и не дают зеленое, как это можно ожидать исходя из законов оптики, а попеременно виден то желтый, то синий круг. Dutour также упоминает о случаях конкуренции двух изображений. Автор высказывает предположение, что в определенные моменты времени только одно из сетчаточных изображений оказывает влияние на разум, в котором видны истоки представления о фоновом протекании СПЗ. Dutour приводит также сходное высказывание Gassendi (XVII век) о том, что пока сетчатка одного глаза концентрируется, сетчатка другого расслабляется, так что один действует, пока другой простаивает.

J.Th. Desaguliers - один из крупнейших экспериментальных психологов XVIII века в области восприятия (цвет и пространственное восприятие), проводивший свои опыты на основе Ньютоновской оптики (N.J. Wade, 2000). В 1716 году, при помощи метода бинокулярной комбинации, им было выявлено, что красный и зеленый цвета не смешиваются, а вызывают соперничество.

В XIX веке исследования бинокулярной конкуренции приняли систематический характер. Большую роль в этом сыграли исследования С. Wheatstone, который изучал стереоскопическое зрение (в том числе и бинокулярную конкуренцию) с помощью изобретенного им стереоскопа (С. Wheatstone, 1838). К его заслугам можно отнести и обнаружение конкуренции между вербальными стимулами. Позднее появилась первая монография посвященная СПЗ, автор которой также открыл явление монокулярной конкуренции (В. Breese, 1899).

В XIX веке СПЗ обратила на себя взоры великих физиологов – Н. von Helmholtz и Е. Hering (D. Alais et al., 2000), которые и в этом вопросе разошлись во мнении. Если Гельмгольц рассматривал СПЗ как сдвиги произвольного внимания, то Геринг - как низкоуровневый процесс, простое торможение на нижних уровнях зрительной системы и сетчаточную адаптацию. Фактически, Геринг и Гельмгольц явились первыми представителями двух противоположных направлений к трактовке бинокулярной конкуренции, причем популярность обоих подходов периодически изменяется. Если сторонники "низкоуровневых" теорий рассматривают СПЗ с точки зрения реципрокного торможения на ранних стадиях зрительного анализа и уделяют внимание простым свойствам стимулов, то представители лагеря "высокоуровневых", когнитивных теорий (к ним можно отнести также Ч. Шеррингтона и У. Джеймса (R. Blake, N.K. Logothetis, 2002)) охотнее используют понятия внимания и семантики стимулов.

В одной из работ (D. Alais et al., 2000), вспоминаются эксперименты выполненные Е. Diaz-Caneja еще в 1928, которые удивительно перекликаются с ведущимися в последнее время дискуссиями. В этих опытах предъявление глазам половинок концентрических кругов и параллельных линий приводило к конкуренции гештальтов, а не глаз. Е. Diaz-Caneja предположил, что половинки "хороших форм" генерируют синхронизированные осцилляции в зрительной системе которые позволяют воспринимать две половинки, как целое. Гипотеза о роли синхронизации активности нейронов при фузии и конкуренции в последнее время активно обсуждается ( P. Fries et al., 1997; A.K. Engel et al., 1999).

Судя по количеству публикаций, в шестидесятые годы прошлого века произошло еще большее увеличение интереса к СПЗ. Среди этих работ прежде всего обращает внимание фундаментальный труд W.J.M. Levelt (1965).

Исследования бинокулярной конкуренции остаются весьма актуальной темой - известный библиографический список, ведущийся Robert O'Shea ([http://psy.otago.ac.nz/r\\_oshea/br\\_bibliography.html](http://psy.otago.ac.nz/r_oshea/br_bibliography.html)), содержит более 700 наименований и интенсивно пополняется. Количество работ в России относительно небольшое. Из них, прежде всего, надо отметить крупную статью А.Я. Рапопорт (1962). Кроме того, заметной оказалась и публикация 1987 года в журнале "Физиология человека" (Т.П. Тетерина с соавт., 1987). Пожалуй, наибольший вклад в разработку данной темы из отечественных исследователей внесла Г.И. Рожкова, авторству которой принадлежит ряд работ (Г.И. Рожкова, С.Ю. Трифонов, 1995 и др.) и наиболее полный обзор состояния дел по данному вопросу за последние годы (Г.И. Рожкова, 1992). Исследования феномена СПЗ как отражение

доминантных состояний мозга (одновременно с регистрацией ЭЭГ) проводились в Ленинградском (Санкт-Петербургском) государственном университете под руководством Л.П. Павловой (Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988; Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988; Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988). Кроме того, хотелось бы отметить и монографию В.В. Суворовой с соавт. (1988), хотя авторы в основном разрабатывают проблему зрительной асимметрии по параметру глазодоминирования и не касаются рассмотрения бинокулярной конкуренции.

### **Условия возникновения бинокулярной конкуренции и основные закономерности ее протекания**

Соревнование полей зрения возникает в тех случаях, когда стимулы, попадающие на разные сетчатки и сетчаточные проекции коры мозга отличаются между собой в значительной степени, разнокачественны по форме и смыслу (рис. 1, В., Г.). Любопытно, что бинокулярная конкуренция иногда возникает даже при наблюдении лиц с различными эмоциональными выражениями (Т. Ogawa, N. Suzuki, 2000). Бинокулярную конкуренцию можно вызвать экспериментально, в частности, с помощью применения так называемых гаплоскопических методик, когда информация, поступающая левый и правый глаза физически разделена перегородкой. Существует точка зрения (А.Я. Рапопорт, 1962; J.M. Wolfe, 1986), что смена доминирования левого и правого образов происходит и в реальной жизни, однако естественно, что она субъективно не различается.

Важным условием для возникновения бинокулярной конкуренции является длительность наблюдения. Известно, что при длительности предъявления стимула менее 150 мс сливаются практически любые образы. Это явление называют ложной фузией и считается, что оно не эквивалентно обычной фузии (R. Blake et al., 1991). При низком контрасте также происходит слияние соревнующихся при других условиях образов, не эквивалентное ложной фузии (L. Liu et al., 1992; D. Burke et al., 1999). В такой ситуации можно считать, что повышение степени диспаратности является шумом для фузионного процесса (а понижение контрастности изображений соответственно уменьшает этот шум) и рассматривать СПЗ с точки зрения статистической теории оценки сигналов.

Стимулы, применяемые для исследования СПЗ, носят разнообразный характер. Весьма распространено использование различного вида решеток и полосок, как правило ортогонально ориентированных (K. Crain, 1961; N.J. Wade, C.M.M. de Weert, 1986; I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995; S.R. Lehky, J.H.R. Maunsell, 1996 и др.).

Достаточно обосновано применение хроматических стимулов. Исторически именно соревнование между цветовыми стимулами



наблюдало большинство первых исследователей (R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956, D. Alais et al., 2000). Любопытны данные E.L. Smith et al. (1982), об изменении цветочувствительности в фазе подавления, причем чувствительность к СПЗ зависит от длины волны (E.L. Smith et al., 1994). Вообще, роль различных типов рецепторов в бинокулярной конкуренции в настоящий момент достаточно активно изучается. В частности, известно, что при скотопических условиях, т.е. когда уровень освещенности недостаточен для работы колбочек и восприятие происходит исключительно за счет палочек, СПЗ протекает более медленно, фазы выделяются четче, а площадь подверженная соревнованию больше, чем при фотопических условиях, т.е. при освещении, достаточном для работы колбочек (R.P. O'Shea et al., 1994). Различие в протекании бинокулярной конкуренции при использовании хроматических и ахроматических стимулов отмечал еще в 1929 г. А.А. Ухтомский (1954). Кроме того, отмечается неодинаковая роль различных типов колбочек: больший вклад в бинокулярную конкуренцию вносят коротковолновые рецепторы (E.L. Smith et al., 1994; R.P. O'Shea, D.R. Williams, 1996), тогда как колбочки, отвечающие за восприятие синего цвета практически не участвуют в СПЗ.

В этой связи особую значимость приобретает использование светофильтров, в частности А.Я. Рапопорт (1962). У нас гапლოსкопические исследования с красными, желтыми, зелеными и голубыми светофильтрами (в сопоставлении со сдвигами ЭЭГ) были начаты в 1990 г. совместно с Ю.А. Налетовой (в сопоставлении с ЭЭГ сдвигами, см. статью Павлова и др. в настоящем сборнике) и использованы в оценке сдвигов и коррекции функционального состояния мозга (В.П. Галанцев с соавт., 1994 а, б; Г.Н. Баскакова с соавт., 1999; Г.Н. Баскакова, Л.П. Павлова, 2000, и др.).

Использование дополнительных цветов усиливает завершенность фаз СПЗ (N.J. Wade, 1975), что часто применяется как методический прием. Считается, что зоны полуокклюзии не способны вызвать СПЗ (B.L. Andersson, K. Nakayama, 1994). Однако, M. Suzuki (1996) показал, что это возможно при использовании случайно-точечных цветных стереограмм. Многочисленные данные о одновременном подавлении цвета и формы (E.L. Smith et al, 1982; T.L. Ooi, M.S. Loop, 1994; Г.Н. Баскакова с соавт., 1999) привели к мнению, что обработка информации о цвете и форме во время СПЗ может протекать независимо (I.P. Howard, V.J. Rogers, 1995).

В исследовании СПЗ используются другие стимулы (Г.И. Рожкова, 1992), например, изображения с семантическим содержанием, такие как изображения предметов, лиц, животных (K. Matsuoka, 1984; K. Yu, R.

Blake, 1993 и др.), разнонаправленные треугольники (T. Kobayashi et al., 1996) и т.д.

В литературе можно обнаружить данные об исследованиях СПЗ на животных: кошках (F.J. Varela, W. Singer, 1987; F. Sengpiel et al., 1995; R.M. Vickery, J.W. Morley, 1997) и обезьянах (N.K. Logothetis, J.D. Schall, 1989; S.R. Lehky, H.J.R. Maunsell, 1996; D.A. Leopold, N.K. Logothetis, 1996). Существует, однако, проблема переносимости данных, полученных на животных, в отношении людей. В силу субъективности СПЗ мы не можем быть до конца уверенными в идентичности и даже самом существовании этого феномена у других видов. Однако, тщательные исследования (D.A. Leopold, N.K. Logothetis, 1996) показывают, что наблюдается достаточно большое феноменологическое межвидовое сходство. В частности, в одинаковых условиях наблюдается сходное распределение длительностей фаз доминирования. Регистрация СПЗ у животных возможна с использованием условно-рефлекторного метода, а также движущихся в разные стороны изображений, что создает основу для возникновения опто-кинетического нистагма (I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995). В одной из новейших работ (R.J. Brown, A.M. Norcia, 1997) были найдены ВП-корреляты фаз доминирования. Авторы предполагают, что таким образом методика вызванных потенциалов (ВП) может быть применена к исследованию СПЗ у животных, а также детей доречевой стадии развития.

В ранних исследованиях бинокулярной конкуренции в основном анализировалась зависимость протекания этого процесса от физических характеристик стимулов. Согласно R. Woodworth, H. Schlosberg (1956) подобного рода данные могут быть выделены в виде следующих тезисов:

Скорость СПЗ:

1. увеличивается с ростом интенсивности,
2. увеличивается с увеличением размеров изображения,
3. уменьшается при расфокусировке изображений,
4. в центре больше, чем на периферии.

Из двух стимулов доминировать будет:

1. более яркий,
2. изображение по сравнению с фоном,
3. движение,
4. тот, к которому привлечено внимание.

Позднее были выдвинуты представления о “силе” зрительного сигнала, как основе доминантно-субдоминантных отношений при бинокулярной конкуренции (W.J.M. Levelt, 1965; R. Blake, 1989; I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995). Согласно этим взглядам, такие характеристики воспринимаемого материала, как размер, яркость, контрастность, контурность, пространственная частота и т.д. влияют на глобальную

характеристику перцепта, называемую обычно “силой”. То, какое изображение будет доминировать в процессе бинокулярной конкуренции, а также, начнется ли она вообще, или произойдет устойчивое подавление (В.В. Суворова с соавт., 1988), во многом зависит от соотношения этого параметра у конкурирующих изображений. Интересно, однако, что увеличение силы стимула как правило влияет на длительность фазы подавления, но не доминирования (W.J.M. Levelt, 1965).

Также известно, что с удаленностью от центра сетчатки скорость альтераций уменьшается, а фазы становятся более завершенными (R. Blake et al., 1992), причем авторы считают, что это связано не только с плотностью рецепторов. Анализируя зоны, в которых СПЗ протекает преимущественно целиком, авторы обнаружили что на периферии размер таких зон больше. Эти области были названы пространственными зонами бинокулярной конкуренции. Согласно этой модели, конкуренция протекает локально внутри отдельных взаимосвязанных областей, преимущество одного из стимулов в некоторой зоне способствует его доминированию и в соседних зонах. Кроме того, было показано (R.P. O'Shea et al., 1996), что скорость и пространственные зоны бинокулярной конкуренции зависят от пространственной частоты и размеров стимула, которые связаны между собой обратной U-образной кривой. На важную роль в характере протекания бинокулярной конкуренции наличия зон локальной конкуренции и пространственной частоты указывается и D. Burke с соавт. (1999).

В среднем частота смены образов составляет 15-20 колебаний в минуту, при этом с течением времени она несколько увеличивается (R.S. Woodworth, H. Schlosberg, 1956).

Кроме того, скорость альтераций уменьшается при увеличении сложности стимула (R.L. Rogers et al., 1977; Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988). Лица доминируют больше, чем паттерны, уравненные по пространственной частоте, яркости и контрасту (K. Yu, R. Blake, 1993). D. Alais и R. Blake (1999) обнаружили влияние гештальт-ключей на протекание бинокулярной конкуренции. Таким образом при СПЗ явно происходит семантическая оценка стимулов. С другой стороны, существует множество работ в которых возможность семантического анализа во время СПЗ ставится под сомнение. Так, L.D. Zimba, R. Blake (1983) не нашли каких-либо свидетельств в пользу возможности влияния смысла слов в фазе подавления. Анализируя работы, в которых получены противоположные результаты, авторы пришли к выводу, что во многих из них исследователи имели дело с эффектами маскировки, а не с бинокулярной конкуренцией. Отмечается также (I.P. Howard, V.J. Rogers, 1995), что результаты многих исследований, посвященных оценке роли семантического анализа в СПЗ, могут быть интерпретированы другим

образом. R. Blake (1989) считает, что смысловое значение предъявляемых стимулов может влиять на бинокулярную конкуренцию только через фазу доминирования, путем усиления “силы” стимула и, следовательно, увеличения тормозных центрифугальных влияний на подавляемое изображение. На наш взгляд, отсутствие эффекта в этих исследованиях может быть объяснено и особенностями предъявляемого материала. Если эффект семантического анализа в фазе подавления существует, то по сути мы имеем дело с подсознательным (субсенсорным) восприятием. В таких условиях наиболее эффективным может оказаться использование значимых для субъекта сообщений, а некоторые авторы считают это обязательным условием (Э.А. Костандов, 1983; И.В. Смирнов с соавт., 1996).

Существует представление о вентильном эффекте, т.е. об определяющей роли внешнего стимула (яркого внешнего кольца) на исход бинокулярной конкуренции. Однако, в последнее время показано, что конечный результат во многом зависит от конкретных параметров внешнего стимула (Г.И. Рожкова, С.Ю. Трифонов, 1995; I.P. Howard, 1995; R. Blake et al., 1998). Н. Fukuda и R. Blake (1992) рассматривали эту модель в рамках теории пространственных зон бинокулярной конкуренции. Авторы выяснили, что эффект зависит от расстояния, расположения на сетчатке и текстуры (или ориентации) окружности. Подобные данные привели к мысли, что “вариабельность и неоднозначность перцептов в условиях бинокулярной конкуренции - это ее фундаментальное свойство” и необходимо “искать способы рационального описания ее вероятностных закономерностей в контексте общего функционального подхода” (Г.И. Рожкова, С.Ю. Трифонов, 1995).

Часто отмечается явление, когда подаваемый стимул воспринимается субъективно немного в другом месте, в отличие от его реального месторасположения (В.В. Суворова с соавт., 1988). Например, “один кружок как бы сползает с другого” (Л.Н. Могилев, 1982). Это свидетельствует о возможности мозга в значительной степени манипулировать исходными образами для создания приемлемой итоговой картины. Зона подавления также захватывает не только сам участок пересечения контуров, но и область вокруг него. Предложена модель, объясняющая это явление (I.P. Howard, V.J. Rogers, 1995).

Переходы от фазы доминирования к фазе подавления и обратно как правило происходят не мгновенно (хотя и очень быстро), а волнообразно. Например, в наших исследованиях часто переход начинался справа или слева, а потом распространялся на все поле зрения. До недавнего времени не было методических приемов, позволяющих анализировать этот процесс, однако применение особых стимулов позволило наблюдать и выяснить некоторые закономерности бегущей волны в зрительном

восприятию (H.R. Wilson et al., 2001). В этой работе в качестве стимулов использовались спиральные и радиальные решетки, которые располагались вокруг центральной фузируемой окружности. Такие стимулы позволяют распространяться волне только по определенным траекториям. Было найдено, что волна бежит быстрее на периферии сетчатки, а также обнаружено, что ее скорость зависит от особенностей контуров (вокруг концентрических решеток волна распространяется быстрее, чем вокруг радиальных).

Любопытный факт приводит J.D. Pettigrew (2000). По его наблюдению, во время смеха бинокулярная конкуренция прекращается и наблюдается смешанное мозаичное состояние. Автор предполагает, что причиной этого может являться изменяющаяся межполушарная коммуникация, т.к. смех является деятельностью, которая требует активности обоих полушарий.

### **Бинокулярная конкуренция и стереопсис** **Модели бинокулярной конкуренции**

Говоря о природе процессов, лежащих в основе бинокулярной конкуренции в целом можно отметить существование целого ряда гипотез, касающихся таких механизмов, как процессы кратковременной адаптации (утомления), сдвиги внимания, механизмы взаимного торможения и т.д.

Некоторые авторы считают (R.S. Woodworth, H. Schlosberg, 1956; K. Matsuoka, 1984; R. Blake et al., 1990), что в динамике СПЗ значительную роль играют процессы кратковременной адаптации (утомления). Образно можно говорить о том, что когда один из глаз "устаёт смотреть", то он отдаёт свои командирские полномочия второму, а сам занимает подчиненное место. Таким образом, для уточнения природы бинокулярной конкуренции может быть применено представление И.М. Сеченова об активном отдыхе.

Трактовка СПЗ как сдвига внимания является одной из самых древних, здесь ещё раз можно вспомнить о Гельмгольце. Привлечение внимания к стимулу может привести к увеличению длительности его доминирования в два раза (R.S. Woodworth, H. Schlosberg, 1956; T.L. Ooi, Z.J. He, 1999). Периодические сдвиги внимания являются обычной вещью в повседневной жизни и было бы заманчиво иметь внешний объективный критерий этого процесса. К. Crain (1961) на основе предположения, что периодическое возвращение альфа-ритма электроэнцефалограммы (ЭЭГ) также отражает сдвиги внимания, провел соответствующее исследование, однако результаты его были неоднозначны. Возможно, это связано с небольшим количеством испытуемых или отсутствием учета функционального состояния (ФС) испытуемых. Кроме того, не бесспорен

тезис об отношении периодического возвращения альфа-ритма ЭЭГ к вниманию. По поводу его природы, а также происхождения похожего явления модуляции альфа-ритма существует множество различных гипотез (Биопотенциалы..., 1987).

У. Найссер (1981) исследовал внимание с использованием методик, называемых им избирательным слушанием и смотрением. Если первая из них является вариантом классического дихотического прослушивания и не представляет для нас интереса, то на второй стоит остановиться. Во время избирательного смотрения на левый и правый глаза испытуемых предъявлялись две различные игры с мячом, причем задача испытуемых состояла в том, чтобы наблюдать одну игру и игнорировать при этом вторую. Указанная процедура как правило не вызывала сложностей у испытуемых и они не могли воспроизвести после эксперимента содержание второй игры. В опытах У. Найссера выяснилось, однако, что если подаваемое сообщение содержало важную информацию (например, имя испытуемого или продолжение первичного сообщения), то тогда происходило непроизвольное переключение внимания к вторичному сообщению. Стоит подчеркнуть, что в отличие от бинокулярной конкуренции в данных исследованиях использовалось активное привлечение внимания. Кроме того, стимулы носили динамический характер, тогда как при исследовании СПЗ все же как правило используется статическое изображение. R. Blake (1988) повторил эксперименты У. Найссера со стимульным материалом, более подходящим для вызова бинокулярной конкуренции и пришел к противоположным по сравнению с предшественником заключениям. В его исследовании испытуемые не могли читать одно из текстовых сообщений, игнорируя при этом второе. По мнению автора, одна из возможных причин может заключаться в разнице между вербальными и невербальными стимулами.

Рассматривая имеющиеся данные, можно утверждать, что произвольные сдвиги внимания возможны только во время фазы доминирования, тогда как во время фазы подавления могут происходить только непроизвольные сдвиги внимания (R. Blake, N.K. Logothetis, 2002).

Многие гипотезы, касающиеся природы СПЗ, основываются на представлениях о взаимном торможении в парных структурах мозга. Основное различие между ними заключается как правило в вопросе о факторах, влияющих на длительность и величину торможения (R. Blake, 1989; I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995).

Анализ взаимодействия парных систем с точки зрения их доминирования-подчиненности неизбежно приводит к вопросу, не скрывается ли за наблюдаемым при СПЗ антагонизме зрительных образов механизм доминанты? Сам А.А. Ухтомский высказывался на этот счет

достаточно определено. В частности, в его лекциях по физиологии нервной системы можно встретить положение, что “одна из убедительнейших демонстраций доминантных установок со всеми ее обязательными признаками дана нам в соотношениях между “предметом” и “фоном” всякий раз, как мы имеем дело с рецепцией или воспроизведением зрительного образа среди его окружения” (А.А. Ухтомский, 1954). В любом случае, этот вопрос требует дальнейшей теоретической и экспериментальной проработки. Такой подход, однако достаточно продуктивен. Если предположить, что в смене фаз СПЗ отражается смена доминант, то тогда мы получаем модель для изучения антагонизма доминант. Некоторые экспериментальные данные свидетельствуют в пользу подобных представлений (D. Westendorf et al., 1982).

Исходя из принципа доминанты А.А. Ухтомского феномен СПЗ может рассматриваться как периодическая смена конкурирующих доминантных установок, отражающая текущее индивидуальное функциональное состояние коры мозга, что подтверждается одновременной регистрацией ЭЭГ (Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988; Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988; Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988). Причем наблюдается значительное усиление и удлинение времени правого или левоглазного доминирования (и одновременно соответствующей смены доминирования определенных областей левого и правого полушария по ЭЭГ) в зависимости от типа предшествующей умственной деятельности – решения вербальных или невербальных задач.

В настоящее время предложено множество моделей, пытающихся объяснить стереопсис. Определенная часть из них так или иначе затрагивает бинокулярную конкуренцию. Подробный обзор этих моделей не входит в нашу задачу, однако укажем некоторые факты.

J.M. Wolfe (1986) придерживается точки зрения, что блок СПЗ работает одновременно и параллельно с работой блока стереопсиса и результат, наблюдаемый субъектом, является следствием простой взвешенной суммации этих блоков. Вскоре после опубликования этой теории завязалась оживленная дискуссия (R. Blake, R.P. O'Shea, 1988; J.M. Wolfe, 1988). В частности, обсуждался обнаруженный факт, что распознавание стимулов в условиях СПЗ приводит к появлению большего положительного уклона в распределении времени реакции по сравнению с фузионными условиями (R.P. O'Shea, 1987), то есть ситуация отличается от обычного состояния. Однако отмечается (I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995), что если бинокулярная конкуренция может протекать в фоновых условиях, то ее динамика может отличаться от таковой в классических для СПЗ условиях.

Возможно восприятие глубины в условиях бинокулярной конкуренции без каких либо других стереоключей (R.P. O'Shea, R. Blake, 1987; I.P. Howard, 1995).

Определенный интерес представляет характеристика фазы подавления. Несмотря на отсутствие субъективной перцепции во время этой фазы информация поступает в мозг, что лишнее свидетельствует о центральной природе СПЗ. Отмечается, что предъявление подавленному глазу подпороговых стимулов облегчает обнаружение парных стимулов доминирующим глазом (D. Westendorf et al., 1982). Более того, предложено определять степень доминирования стимула путем подачи другого стимула в заторможенный глаз (T. Sohmiya, K. Sohmiya, 1985; T. Sohmiya et al., 1999; H.F. Norman et al., 2000). Фаза доминирования менее отличается от бинокулярной, однако показано (E.L. Smith et al., 1982), что чувствительность во время нее слегка выше. Контрастная чувствительность глаза, которому предъявлялась статическая решетка менялась с максимума до минимума на протяжении перехода от идентичного изображения до ортогонального (A.W. Freeman, V.A. Nguyen, 2001).

По данным V.A. Nguyen и P. Wenderoth (2001) независимо от типа стимулов (стимуляция средне или длинноволновых колбочек, разная длительность, пространственная частота и ориентация решеток), контрастная чувствительность в фазе подавления была около 64% от фазы доминирования. То есть контрастная чувствительность при СПЗ уменьшается, но гораздо менее явно, чем наблюдаемый при этом перцептивный эффект.

Ряд исследований касался вопроса взаимодействия между бинокулярной конкуренцией и восприятием движения. Было выявлено, что величина подавления больше для двигающихся объектов, чем для статичных (H.F. Norman et al., 2000). На протекание бинокулярной конкуренции оказывает влияние не только движение стимулов, но и направление движения фона вокруг их (R. Blake et al., 1998).

### **Динамика бинокулярной конкуренции**

СПЗ - протекающий во времени процесс с переменным ритмом. Известна весьма значительная роль ритмических процессов в ЦНС. В этой связи динамика фаз СПЗ очень важна, в том числе и для оценки биологической роли СПЗ. В частности, некоторые исследования (Т.П. Тетерина с соавт., 1987; J.D. Pettigrew, 2001) привели к мнению, что СПЗ можно рассматривать как проявление биоритмической активности организма.

Вопрос о динамике зрительных альтераций представляется чрезвычайно важным в модельных исследованиях зрительного процесса,



поскольку корректное предсказание динамики СПЗ может свидетельствовать о верности модели. Так T.J. Mueller (1990), предлагает модель из 4 дифференциальных уравнений, при этом для функционирования модели необходимо выполнение дополнительных условий: пресинаптическое торможение, моторная задержка, зависящая от моторного поведения и различие минимальных порогов для различных нейронных групп.

Необходимо отметить, однако, что поиск закономерностей в динамике СПЗ далеко не всегда приносит однозначные результаты (R. Blake et al., 1990). С другой стороны, иногда предлагаются сравнительно простые модели, как например в работе S.R. Lehky (1995), который считает, что продолжительность фазы глазодоминирования является функцией корня квадратного от времени наблюдения. В компьютерном моделировании СПЗ K.F. Arrington (1993), основанном на использовании габитуации медиаторов в нелинейных интернейронах конкурирующих популяций, именно соответствие наблюдаемому распределению являлось критерием достоверности модели. Предлагаются и другие модели (P.A. Dayan, 1998; E.D. Lumer, 1998; C.R. Laing, C.C. Chow, 2002).

Распределение фаз доминирования при СПЗ зависит, вероятно, от конкретных условий, поскольку отмечаются различные данные на этот счет. Как правило наблюдается гамма-распределение (I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995; K.F. Arrington, 1996; C. Kaernbach, 1999). S.R. Lehky считает, что здесь применимо нормальное логарифмическое распределение (1995). Между тем, прямое сравнение соответствия распределения фаз доминирования пятью известным типам распределений дало отрицательный результат (R. Cogan, 1973). Возможно, причина заключается в полноте субъективного выделения фаз, которая во многом зависит от стимульного материала. Также определенную роль может играть тип регистрации реакции (R. Cogan, 1973).

Интересной представляется динамика частоты альтераций в ходе непрерывного наблюдения. Известно, что в течение первой минуты наблюдения (общее время наблюдения в большинстве экспериментов) происходит увеличение частоты СПЗ (R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956), которая, однако, затем падает (А.Я. Рапопорт, 1962). Согласно данным В.И. Тетериной и соавторов (1987), если средняя частота в ходе первой минуты составляла 9,67 колебаний в минуту, то на третью минуту она упала до 6,8 ( $p < 0,001$ ).

Динамику инициализации бинокулярной конкуренции удобно изучать при помощи стимулов, вызывающих довольно длительную стадию устойчивого глазодоминирования. При таких условиях в начале дихоптического восприятия (от 1 до 10-15 с.), как правило, достаточно ярко проявляется тот или иной индивидуально-устойчивый тип

глазодоминирования, причем зачастую вместо распределенного по всему полю право- или левоглазного доминирования проявляется четкое мозаичное распределение участков глазодоминирования, индивидуально своеобразное в вертикальном и горизонтальном направлениях (Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988; Г.Н. Баскакова с соавт., 1999). В дальнейшем наблюдается инверсия перцепта - возникает краткое отчетливое видение до этого невидимых изображений (на 2 - 4 с.) и затем реверсия перцепта - вновь возвращение к первоначальному более устойчивому и яркому индивидуальному образцу видения. В условиях нормального освещения экранов дигаллоскопа дневным светом такая устойчивая инверсивно-реверсивная асимметризация перцептивно-зрительного процесса сохраняется довольно значительное время – от 30 с. и до нескольких минут у разных исследуемых (Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988). И в явной зависимости от текущего функционального состояния мозга, (определяемого так же факторами новизны-привычности, уровнем активного внимания, мотивации, утомления) рано или поздно наблюдается переход ко второй стадии бинокулярной конкуренции - непосредственно к явлению СПЗ, характеризующемуся учащением смены фаз глазодоминирования и постепенным уменьшением билатеральной асимметрии, т.е. выравниванием по времени доминирования обоих глаз. Этот процесс сопровождается перестройками альфа-ритма ЭЭГ в виде уменьшения билатеральной асимметрии и резкого снижения лобно-затылочного градиента кортикальной активации (Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988).

### **Бинокулярная конкуренция и клинические данные**

Дискутируется вопрос, не связано ли возникновение СПЗ с теми или иными оптическими аберрациями. Однако, именно у лиц с некоторыми нарушениями стереоскопического зрения бинокулярная конкуренция вызывается достаточно трудно, в частности, у людей страдающих косоглазием. Хотя чередующееся косоглазие внешне весьма напоминает бинокулярную конкуренцию, Д. Хьюбел (1990) отмечает, что эта форма косоглазия характерна прежде всего для детей, тогда как для взрослых более типична ситуация с тотальным подавлением одного из глаз. Более того, предполагается, что механизмы, препятствующие двойному зрению те же, что и при СПЗ (А. Thiele et al., 1997). Часто само косоглазие рассматривается как нарушение взаимодействия парных структур (Г.И. Рожкова, Г.А. Плосконос, 1988; В.В. Суворова с соавт., 1988).

Также отмечается, что если у здоровых людей большей чувствительностью к СПЗ обладают “коротковолновые стимулы”, то у лиц с ненормальным бинокулярным зрением наблюдается обратная

картина (E.L. Smith et al., 1994). T.S. Hofeldt и A.J. Hofeldt (1999) считают, что подавление цветового СПЗ является одним из клинических признаков при амблиопии. Наконец, в отличие от бинокулярно здоровых людей у больных степень подавления не зависит от типа стимула (A.W. Freeman, N. Jolly, 1994). В целом, такая ситуация понятна, если предположить, что СПЗ отражает работу одной из подсистем бинокулярного зрения.

Таким образом, можно считать, что СПЗ не является следствием отклонений, хотя, как подчеркивает R. Blake (1989), этот вопрос еще не решен окончательно.

Известно, также, что заболевания мозга различной этиологии влияют на СПЗ, хотя не всегда такие влияния поддаются простой трактовке (А.Я. Рапопорт, 1962). J.D. Pettigrew и S.M. Miller (1998) обнаружили, что скорость бинокулярной конкуренции у субъектов с маниакально-депрессивным психозом (МДП) была достоверно меньше, чем у здоровых (0,27 против 0,6 Гц). Авторы предполагают, что МДП связано с генетически медленным межполушарным переключением, что отражается в скорости СПЗ. То есть пациенты как бы застревают в одном из полушарий. Более того, авторы предполагают, что скорость межполушарных переключений может быть диагностическим признаком и биологическим маркером при биполярных нарушениях. В свете этих фактов становятся более актуальными данные об изменении восприятия пространства у лиц, страдающих МДП (Е.А. Фрайман, 2000).

G. Tononi и G.M. Edelman (2000), проанализировавшие нервные механизмы бинокулярной конкуренции с помощью магнитоэнцефалографии пришли к выводу, что дефектное взаимодействие в распределенных мозговых областях может лежать в основе определенных дисфункций сознательной интеграции, таких как наблюдаются при шизофрении.

Определенное феноменологическое сходство СПЗ имеет с симультанной агнозией, при которой субъекты не способны видеть одновременно больше одного объекта (А.Р. Лурия, 1973). Однако, у лиц с симультанной агнозией наблюдаются нарушения в глазодвигательной системе. Вообще, характер нарушений движений глаз (ДГ) является достаточно информативным для различных нейропсихологических синдромов (А.Р. Лурия, 1973). В то же время, если ДГ и влияют на бинокулярную конкуренцию (см. соответствующий раздел), то при этом не наблюдается нарушений их функций.

### **Роль движений глаз в проявлениях бинокулярной конкуренции**

Исследования со стабилизацией образа на сетчатке показывают, что движения глаз не являются единственным источником СПЗ (R. Blake et al., 1971). О возможности альтернативной трактовки известного феномена

исчезновения образа при стабилизации упоминает также Г.И. Рожкова (1992). В работе К. Crain (1961) приводятся некоторые логические аргументы против предположения, что бинокулярная конкуренция определяется только ДГ. В частности, при рассматривании цветочных полей смещение взора не приводит к изменению информации поступающей в глаза. Отмечается, также, что движения глаз происходят содружественно, однако не исключено, что один из них начинает двигаться немного быстрее. Так или иначе, еще в начале двадцатого века было показано, что скорости СПЗ и ДГ не коррелируют (R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956). В работе N.J. Wade (1974) наблюдалась бинокулярная конкуренция между последовательными образами, т.е. в отсутствие реальных изображений. Наконец, имеются факты, что в пределах функционального поля зрения направление взора может не совпадать с точкой фиксации (Н.А. Барабанщикова, 1989; В.И. Белопольский, 1989).

Кроме того известно, что СПЗ влияет на зрачковый рефлекс (W. Richards, 1966). Теоретически можно предположить, что изменение субъективной яркости одного из перцептов при асимметричном изменении диаметра зрачков и является причиной флуктуаций, наблюдаемых при бинокулярной конкуренции. Однако необходимо помнить, что зрачковая реакция является во многом следствием когнитивной деятельности субъекта, даже в отсутствии зрительных задач (И.М. Смородин, 1984). Кроме того, известно, что “игра зрачка” протекает синхронно для обоих глаз (Л.И. Леушина, 1971).

С другой стороны, известно что структура ДГ зависит от типа задачи (А.А. Митькин, 1974; Ю.Б. Гиппенрейтер, 1978), причем не только сенсорной, но и внутренней психической (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Н.А. Барабанщикова, 1989; G.E. Schwarts et al., 1975).

Поэтому ДГ и динамика воспринимаемых образов если и не обуславливают друг друга, то, по крайней мере, теоретически могут коррелировать.

Нами было замечено, что часто переход между фазами СПЗ происходит после мигания. Подобные наблюдения были описаны и другими авторами (I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995). Тот факт, что мигание влияет на СПЗ представляется весьма интересным. Известно, что переход между ритмами во время реакции усвоения ритма происходит после миганий (Биопотенциалы..., 1987). Таким образом, мигание выступает в роли своеобразного триггера в переходе между микросостояниями. Стоит, также, отметить данные (W.H. Ridder, A. Tomlinson, 1995) о единой природе торможения при саккадах, миганиях и СПЗ. В отношении нашей темы любопытно, что частота и другие характеристики морганий зависит от многих факторов, в том числе и от ФС (А.А. Митькин, 1974;

В.В. Ананин, А.Н. Кудрин, 2000). Тем не менее, устранение мигания за счет кокаинизации глаза не приводит к изменению скорости бинокулярной конкуренции, так же как и искусственное учащение частоты миганий (Практикум..., 1972).

### **Бинокулярная конкуренция и функциональная асимметрия**

Традиционно роль правого и левого полушарий в процессах зрительного восприятия исследуют с использованием тахистоскопических методик (Э.А. Костандов, 1983; Р.Ю. Ильюченко с соавт., 1989; М.Р. Bryden, 1982 и др.). Эти эксперименты свидетельствуют о преимуществе правого полушария при обработке пространственной информации и левого полушария при анализе вербальной информации. Были обнаружены и другие виды специализаций полушарий, а также их отражение в ЭЭГ (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; И.Е. Кануников и др., 1997; И.Е. Кануников, Н.А. Кавшбая, 2001, и др.). Представления о том, что полушария обрабатывают специфичную информацию уступили место современной точке зрения о том, что различия между полушариями скорее обусловлены способом обработки информации (В.С. Ротенберг, 1994 и др.). Более того, все чаще стали появляться исследования, в которых для успешной деятельности показана необходимость взаимодействия, в т.ч. межполушарного, различных регионов коры мозга, можно говорить о разных типах взаимодействия полушарий (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Р.Ю. Ильюченко с соавт., 1989; И.Е. Кануников с соавт., 1997 и др.).

При классическом подходе к исследованию функциональной асимметрии бинокулярная конкуренция выглядит достаточно парадоксально, т.к. в тот или иной момент доминирует стимул, предъявляемый одному из глаз и соответственно проецирующийся при длительном наблюдении в оба полушария. Причина, однако, заключается не в том, что изображение проецируется в один глаз и находится в пределах одной сетчатки, т.к. показано, что при предъявлении двух половинок изображения соревнуются целые образы (I. Kovacs et al., 1996, D. Alais et al., 2000).

Тем не менее, противоречие между подходами скорее кажущееся, т.к. изменение межполушарной асимметрии неминуемо ведет к изменению в глазодоминировании. В качестве убедительного примера такой точки зрения можно привести данные Н.Н. Николаенко (1997) о значительном изменении полей зрения и субъективной локализации объектов при угнетении одного полушария (с помощью метода унилатеральных электросудорожных припадков).

Вопрос о ведущем глазе поднимался в ряде исследований (М.Р. Bryden, 1982; I.P. Howard, V.J. Rogers, 1995). При этом отмечается, что

ведущий глаз можно выделить по трем критериям: лидирующий глаз (собственно *ведущий* – доминирующий в ситуациях, когда может быть использован только один глаз и определяемый с помощью пробы Розенбаха (Г.А. Литинский, 1929)), глаз с большей остротой зрения, доминирующий глаз в условиях конкуренции. Эти три варианта зачастую между собой не коррелируют. Известно, например, что лидирующий глаз остается таковым, даже если острота зрения искусственно с помощью линз понижена в несколько раз (Г.А. Литинский, 1929). В работе E.L. Smith с соавт. (1982) отмечено отсутствие связи между лидирующим (*ведущим*) глазом и закономерностями протекания СПЗ. С другой стороны, в некоторых работах отмечается (С. Rogas, S. Coren, 1978), что существует тенденция большей длительности фаз для лидирующего глаза по сравнению с подчиненным. Наши данные также свидетельствуют о том, что индивидуально устойчивый тип зрительной асимметрии, выявленный с помощью ДГМ, в значительной степени сохраняется при бинокулярной конкуренции (Д.Н. Берлов, 1998 б). Важно подчеркнуть, что оценка ведущего глаза в этих работах проводилась бинокулярно, поскольку связь с показателями доминирования, определяемыми в монокулярных условиях практически отсутствует (T.L. Ooi et al., 2001). М.Р. Bryden отмечает, что в большинстве исследований, касающихся доминирующего глаза имеется в виду именно лидирующий глаз, поскольку острота зрения зависит от микроаббераций, а СПЗ относительно мало изучено. Доля людей у которых достаточно четко выделяется *ведущий* глаз достаточно высока. В частности, в выборке В.В. Суворовой и соавт. (1988) отмечалось 74% испытуемых с доминированием одной из монокулярных систем.

Считается, что в асимметрии зрительной системы проявляется принцип оптимального ее функционирования, когда доминантный и субдоминантный глаза берут на себя различные функции в перцепции (Г.А. Литинский, 1929 и др.). В связи с этим, становятся понятны высказывания, что "фузионный образ, являющийся продуктом межполушарных отношений, не должен быть простой суммой одинаковых монокулярных образов" (В.В. Суворова с соавт., 1988). Попутно заметим, что как бинокулярное восприятие цвета (Е.Н. Соколов, Ч.А. Измайлов, 1984), так и бинокулярная аккомодация (Flitcroft et al., 1992) не является ни результатом простой суммации, ни результатом простого торможения одного из образов. Кроме того, соотношение между бинокулярной и монокулярной остротой зрения сильно варьирует у разных людей (Г.И. Рожкова с соавт., 2001).

В зрительной системе важную роль играет не только билатеральная асимметрия, но и морфофункциональная асимметрия различных регионов сетчатки. Процессы в центре и на периферии (в том числе и бинокулярная

конкуренция (R. Blake et al., 1992)) протекают по разному. Показано (В.В. Суворова с соавт., 1988), что с помощью периферического зрения возможно восприятие как образного, так и вербально оформленного материала. При этом восприятие зависит не только от того, куда, в центр или на периферию, попадет стимул. Отмечается функциональное и морфологическое неравенство назальных и темпоральных отделов, отражающееся, в том числе, и на процессе СПЗ (В.В. Суворова с соавт., 1988; M. Fahle, 1987). Вызванные потенциалы, при подаче стимулов в верхние и нижние половины сетчаток во время бинокулярной конкуренции отличаются (C. de Labra et al., 2001).

Частным случаем наблюдения бинокулярной конкуренции у человека является закрытие одного глаза и рассматривание равномерно освещенной поверхности другим глазом. При таких условиях возникают периодические потемнения зрительного поля (А.Я. Рапопорт, 1962; Г.И. Рожкова, 1992). Известно, например, что периодические потемнения возникали у некоторых пациентов, которым накладывалась повязка на глаз по медицинским причинам. Иногда это происходило во время ведения машины. Любопытно, что такое явление отмечалось значительно чаще в тех случаях, когда закрывался ведущий (47%) глаз по сравнению с не ведущим (16%) (R.B. Ellingham et al., 1993). P.G. Spry с соавт. (2002) сообщают, что у некоторых лиц наблюдаются сходные нарушения во время процедуры стандартной автоматизированной периметрии, при которой не тестируемый глаз, закрывался непрозрачным экраном. 24 человека из 55 обследованных (44%) сообщали о конкуренции или исчезновении изображения во время этой процедуры. Хотя эти нарушения чаще наблюдались при закрытии доминантного глаза, однако достоверной связи с доминантностью глаза не было обнаружено.

Наши и литературные данные позволяют рассматривать бинокулярную конкуренцию и предшествующую ей стадию устойчивого глазодоминирования как единый сложный процесс. На наблюдаемый субъектом во время стадии устойчивого глазодоминирования образ, значительное влияние оказывают мозговые доминанты, внимание и мотивационная составляющая, которые и отражаются в наблюдаемом типе межполушарного взаимодействия (Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988; Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988). Бинокулярная конкуренция может рассматриваться как переключение между образами, перцепция которых уже не требует активного внимания со стороны субъекта, и переключения в значительной степени происходят автоматически.

## **Морфологические и нейрофизиологические основы бинокулярной конкуренции**

Нейрофизиологические механизмы ответственные за СПЗ изучены недостаточно. При этом необходимо отметить противоречивость гипотез.

Некоторые исследователи связывают СПЗ с наружным колленчатом телом (НКТ) и нисходящими кортикальными связями. Действительно, отмечается (В.В. Суворова с соавт., 1988; I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995), что НКТ является первой структурой, в которой возможно бинокулярное взаимодействие. Однако, до сих пор не вполне ясна функция кортикофугальных связей в зрительной системе (А.М. Масс, 1971). Как подчеркивает Г.И. Рожкова “в целом информация о ... роли НКТ в бинокулярном зрении пока довольно ограничена” (1992, с.647). Согласно ряду данных (F. Sengpiel et al., 1995; S.R. Lecky, Mounsell, 1996) отсутствуют корреляции между СПЗ и поведением нейронов в НКТ. Существует точка зрения, что нисходящие связи слишком диффузны, чтобы обеспечить локальное вытормаживание в НКТ (А.С. Батуев, Г.А. Куликов, 1983).

Большинство исследователей указывает на корковый генезис бинокулярной конкуренции, однако относительно конкретного места локализации ведутся споры. Д. Хьюбел (1990) на основании мозаичности СПЗ при некоторых условиях наблюдения предположил, что “принятие решений” в этом процессе происходит на достаточно ранних этапах переработки зрительной информации, возможно в поле 17 Или 18” (с.163), отмечая при этом, однако, что в настоящий момент для принятия однозначного решения недостаточно фактов. R. Blake (1989) предполагает, что СПЗ осуществляется за счет тормозных связей между монокулярными нейронами поля 17.

Однако, в последнее время такая точка зрения усиленно критикуется. Мнение, что СПЗ протекает после V1 становится все более распространенным. Получены факты, что СПЗ нарушает протекание некоторых экстрастриарных процессов. Наибольшее количество нейронов, реагирующих согласованно с перцептивными сдвигами при бинокулярной конкуренцией отмечается в зонах V3, V4, MT (D.A. Leopold, N.K. Logothetis, 1996). Кроме того, большинство реагирующих на СПЗ нейронов находятся в слоях 5 и 6 (D.A. Leopold, N.K. Logothetis, 1996). Регистрация активности нейронов в области 21а у анестезированных кошек свидетельствует в пользу участия экстрастриарных областей в СПЗ (R.M. Vickery, J.W. Morley, 1997).

Тем не менее нельзя сказать, что все последние работы соответствуют подобным взглядам. Так F. Tong и S.A. Engel (2001) в очередной раз поднимают вопрос - идет ли соревнование между паттернами репрезентации или монокулярными каналами. Для выяснения



этого вопроса использовали функциональную магнитно-резонансную томографию монокулярных областей первичной зрительной коры, соответствующих слепому пятну. Активность в монокулярном представителе области слепого пятна менялась синхронно с субъективными изменениями. Эти данные предполагают, что исход конкуренции может быть полностью определен в монокулярной зрительной коре. В работе S. He и W.L. Davis (2001) также указывается на роль заполнения области слепого пятна в протекание бинокулярной конкуренции.

Но пожалуй самым сложным аргументом для сторонников "центральных" теорий являются данные об исследовании СПЗ у комиссуротомированных лиц (R.P. O'Shea, P.M. Corballis, 2001). В этом исследовании у двух комиссуротомированных испытуемых, описанных в свое время M. Gazzaniga была обнаружена бинокулярная конкуренция как в левом, так и в правом полушариях, сходная с той, что протекает у здоровых испытуемых.

Подобная закономерность наблюдалась независимо от типа стимулов – использовались простые стимулы (синусоидальные решетки) и более сложные (цветная решетка – цветное лицо человека), адресующиеся к разным уровням зрительной обработки. Теоретически, информация между полушариями может быть передана через субкортикальные связи, однако R.P. O'Shea и P.M. Corballis справедливо утверждают, что эти связи не оказывают заметного влияния на другие когнитивные функции у комиссуротомированных лиц. То же касается и передней комиссуры – теоретически эта структура могла бы передавать межполушарную информацию, но у человека она проводит, вероятно, исключительно обонятельную информацию.

С другой стороны, авторы теории межполушарного переключения (S.M. Miller et al., 2000) и не утверждают, что переключение между полушариями связано с мозолистым телом. В частности, они обращают внимание на отсутствие мозолистого тела у птиц и рыб, что не препятствует у них межполушарным переключениям. Предполагается, что переключения определяются бистабильными подкорковыми осцилляторами. Позднее эта гипотеза получила дальнейшее развитие (J.D. Pettigrew, 2001) в виде представления о существовании системы из структур среднего мозга и таламуса, занимающихся интеграцией биоритмических подсистем организма с наличием каудально-фронтального градиента по возрастанию скорости (от нескольких суток до миллисекунд). Исходя из длительности, в качестве предполагаемого осциллятора СПЗ J. Pettigrew рассматривает вентральную тегментальную область (ventral tegmental area, VTA), в которой скорость переключений составляет несколько секунд. По мнению автора особенности

морфологического строения VTA тоже свидетельствуют в пользу такого предположения.

Попытка согласовать противоречивые данные сделаны в работе R. Blake и N. Logothetis (2002). Авторы призывают рассматривать бинокулярную конкуренцию как сложный процесс, осуществляющийся с помощью нескольких различных операций (доминирования, подавления, переключения) которые могут осуществляться на разных уровнях иерархии зрительной системы. С этой точки зрения неправомерно говорить о каком-то одном месте в нервной системе, где происходит СПЗ, а следует рассматривать бинокулярную конкуренцию как системное явление. При таком подходе особую роль в трактовке полученных данных может играть учет внутрикоровых связей, при этом известно, что в пределах зрительной системы нисходящие внутрикоровые связи преобладают над восходящими (О.С. Адрианов, 1999).

Другой подход в исследовании центральных механизмов ответственных за бинокулярную конкуренцию заключается в анализе влияния СПЗ на другие зрительные явления, предположения о нервной локализации которых уже имеются. В этом плане как правило используются различные эффекты последействия (N.J. Wade, C.M.M. de Weert, 1986; R. Blake, 1989; H. Wiesenfelder, R. Blake, 1990; I.P. Howard, V.J. Rogers, 1995). Поскольку эффект последействия часто напрямую зависит от длительности наблюдения, регистрация в условиях бинокулярной конкуренции может влиять или не влиять на эту динамику. Хотя эти исследования и указывают в основном на экстрастриарную природу бинокулярной конкуренции, однако, в целом они не приносят однозначных результатов, что во многом связано с недостаточной изученностью различных вариантов явления последействия. Резюмируя данное направление R. Blake (1997) отмечает, что СПЗ не влияет на эффекты последействия, которые наблюдаются при простом движении и опосредуются стриарной корой, но при этом ухудшает эффекты последействия вызванные восприятием сложного комплексного движения, восприятие которого связано с более высокими кортикальными уровнями.

Таким образом, наибольший интерес для возможного анализа механизмов бинокулярной конкуренции представляют престриарные зоны зрительной коры. Это подтверждается, также, некоторыми электрофизиологическими данными (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; T. Kobayashi et al., 1996). К сожалению, эти зоны в настоящее время недостаточно изучены. Ниже мы приводим краткое описание современного состояние проблемы основанное на следующих обзорах (И.Н. Пигарев, 1992; В.Д. Глезер, 1993), однако зададимся в начале вопросом, какой же тип информации должны обрабатывать нейроны

структур, ответственных за бинокулярную конкуренцию? Безусловно, это должны быть нейроны, участвующие каким-то образом в стереопсисе. Важна роль цвета и структуры, участвующие в СПЗ, безусловно должны быть цветочувствительными. Роль цвета в стереопсисе заметно ниже, одно время считалось даже что механизмы глобального стереопсиса цветослепы (Г.И. Рожкова, 1992). Вероятно, это свидетельствует в пользу гипотез, в которых СПЗ представлена самостоятельным механизмом. Также нейроны отделов, ответственных за бинокулярную конкуренцию должны быть чувствительными к движению (Н. Wiesenfelder, R. Blake, 1990).

Опишем теперь работу нейронов в наиболее интересных для нас зонах экстрастриарного пояса в коре обезьян и человека:

V2: Возбуждение нейронов зоны при определенном положении стимула по глубине относительно точки фиксации; реагирование на скорость движения стимула (предпочтение медленной скорости в центре и быстрой скорости на периферии), избирательность к направлению движения, цветовая чувствительность и ориентационная избирательность положения стимула. Известно, что возможно проявление СПЗ между иллюзорными контурами (М. Fahle, Palm, 1992). С другой стороны, известно, что в V2 наблюдаются нейроны, которые реагируют на иллюзорные контуры (И.Н. Пигарев, 1992).

V3 и VP: По нейронному составу в зоне V3 доминируют нейроны с дирекциональной избирательностью, в зоне VP - цветоизбирательные нейроны.

V4, VA/V4, V4T: В V4 и V4T преобладают нейроны с цветовой чувствительностью. Отмечены нейроны с дирекциональной и ориентационной избирательностью (движение стимулов), избирательностью к определенной длине стимула и чувствительностью к текстурным поверхностям. "Можно предположить, что часть нейронов V4 служит для отфильтровывания той информации, которая не входит в наше сознание" (В.Д. Глезер, 1993).

V5 = MT: Особая чувствительность к движению (интервал скоростей от 2 до 256 гр/с). Многие нейроны проявляют избирательность к направлению движения и к скорости. Часть нейронов, кроме того, настроена на определенные диспаратности проекций стимулов на сетчатку глаз, т.е. избирательны к положению стимула по глубине относительно точки фиксации.

V3A: Зона V3A расположена в пограничной области между затылочной и теменной корой. У нейронов зоны V3A замечена интересная особенность: величина их ответов на одинаковую стимуляцию сетчатки в значительной степени менялась при изменении направления взора животного.

Таким образом, на сегодняшний момент невозможно выделить единого кандидата на роль участка мозга, ответственного за бинокулярную конкуренцию. Не исключено, что этих зон на самом деле несколько, по крайней мере предположение об отсутствии одного места, где бы протекала бинокулярная конкуренция, выглядит весьма правдоподобным (R. Blake, N.K. Logothetis, 2002).

Отмечается, что не до конца известна роль мозолистого тела в бинокулярном взаимодействии (А.М. Масс, 1971; Д. Хьюбел, 1990).

Вероятно, значительную роль играет височная кора (Sheinberg, N.K. Logothetis, 1997).

Практически совсем не исследована степень участия в бинокулярной конкуренции фронтальной коры, которая может быть очень значительной, учитывая ее значение в организации центрифугальных связей. Кроме того, отмечается роль фронтальной коры в обработке значимых сигналов (А.С. Батуев, Г.А. Куликов, 1983; О.С. Адрианов, 1999).

Долгое время исследования бинокулярной конкуренции касались в основном феноменологии этого явления и проводящиеся эксперименты можно было трактовать как психофизические и экспериментально-психологические. Исследование СПЗ с помощью объективных физиологических методов началось только в шестидесятые годы прошлого века.

Показано, что наиболее значимо временное преобладание право-левоглазных фаз СПЗ коррелирует с лево-правополушарной билатеральной асимметрией реакции активации (по депрессии альфа-ритма) в затылочных и теменных зонах (Д.Р. Белов, Л.П. Павлова, 1988). Значимая корреляция глазодоминирования с реакцией активации по ЭЭГ, прослеживается так же с передними зонами коры мозга особенно в новых условиях напряженной дихоптической перцепции (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988; Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988). Следует отметить наблюдавшийся факт, что достоверная корреляция доминантного состояния коры мозга по ЭЭГ с динамикой СПЗ возникает лишь в условиях наличия активного внимания, ясно осознаваемой перцепции, и она исчезает при длящемся (более 1 минуты) пассивном дихоптическом восприятии простых, уже мало интересующих исследуемого изображений, при этом скорость бинокулярной конкуренции увеличивается (Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988). Это свидетельствует о том, что если эффекты устойчивого глазодоминирования в начале дихоптического восприятия осуществляются корой мозга (с помощью асимметричных высших кортикальных доминант происходит асимметризация перцептивно-зрительного процесса), то последующие эффекты СПЗ, очевидно, осуществляются на более низких уровнях мозговой.

Т. Kobayashi с соавторами (1996) сравнивали различия в ЭЭГ в условиях бинокулярной фузии и бинокулярной конкуренции. Авторы обнаружили наибольшие различия в этих условиях в диапазоне альфа-ритма в теменных, задневисочных и затылочных зонах, причем по их мнению различия именно в теменных зонах являются специфическими для СПЗ.

Поскольку бинокулярная конкуренция является субъективно протекающим явлением, то регистрация времени с точностью, необходимой для классического варианта регистрации вызванных потенциалов (ВП) невозможна. Поэтому исследователям приходится идти на всевозможные методические хитрости для регистрации вызванных потенциалов при наблюдении СПЗ. В первых работах в основном производилась оценка разницы между условиями СПЗ и фузии без попыток вычленивать фазы СПЗ. Согласно данным J.I. Martin (1970) бинокулярное взаимодействие отражается в ВП сложным образом, что неудивительно, учитывая некоторую ограниченность такого подхода. Также исследователи регистрировали ВП на стимулы, подаваемые во время фаз доминирования и подавления. Большинство таких работ (см. R. Blake, N.K. Logothetis, 2002) продемонстрировали уменьшение амплитуды ВП при предъявлении стимулов в фазу подавления. В 1997 году был предложен метод получивший название меток разной частоты, когда соревнующиеся стимулы наблюдаются на фоне мелькающего света, причем частота мельканий отличается для правого и левого глаза. В результате удалось вычленивать паттерны ВП, связанные с фазами бинокулярной конкуренции (R.J. Brown, A.M. Norcia, 1997). Метод меток разной частоты, предложенный в свое время R.J. Brown и A.M. Norcia был использован ими для анализа СПЗ у детей первого года жизни (5 - 15 месяцев) (R.J. Brown et al., 1999). Результаты показали отсутствие бинокулярной конкуренции при наличии бинокулярного взаимодействия (дихоптическая маскировка), что может свидетельствовать о незрелости некоторых структур (отвечающих за кросс-ориентационное взаимодействие). Надо отметить, что есть основания полагать, что мелькающий свет оказывает мало влияния непосредственно на процесс бинокулярной конкуренции, различия в частоте мелькающего света не приводят к СПЗ (R.P. O'Shea, R. Blake, 1986; T.A. Carlson, S. He, 2000), однако существует явное влияние на ФС мозга, выражающееся, например, в реакции усвоения ритма (Биопотенциалы..., 1987) и сдвигах доминантных межполушарных соотношений (Г.Н. Баскакова, Л.П. Павлова, 2000). Поэтому пользоваться этим методом следует с осторожностью.

С. Kaernbach и соавторы (1999) регистрировали ВП в ответ на изменение стимулов с вызывающих СПЗ на не вызывающие. В случаях,

когда эти изменения не вызывали субъективных переживаний, в ВП наблюдалась меньшая амплитуда N1 и большая латентность и меньшая амплитуда P3 по сравнению с условиями не-СПЗ. Здесь интересно отметить, что N1-P3 комплекс ВП является чувствительным в задачах связанных с работой внимания и зрительной селекцией (И.Н. Баранов-Крылов с соавт., 2002).

В работе F. Valle Inclan и соавторов (1999) предъявление стимула в фазе подавления вызывало потенциал подобный P300 (400-700мс.). Авторы выделили потенциал, связанный с конкуренцией (*rivalry-related potential, RRP*) начинающийся после 70 мс и имеющий широкое центротемно-затылочное распределение. Во время СПЗ вызванные потенциалы на стимуляцию нижнего полуполя зрения при латентностях от 100 до 300 мс более позитивны для доминантного глаза, чем для подавленного (C. de Labra et al., 2001). При стимуляции верхнего полуполя зрения ситуация меняется на противоположную, что говорит в пользу нервной природы RRP, который отражает разницу в обработке в течение доминирования и подавления и не сдвигается при доминировании.

S. Vanni и соавторы (1999) анализировали изменения мю-ритма (МЭГ) в процессе СПЗ. Стимулы были асимметричны по силе и слабый стимул иногда был виден до трех секунд. Мю-ритм в постцентральной области увеличивался на 10 - 15 процентов через 450 мс после смены фазы глазодоминирования.

Ряд исследователей воспользовалась методом меток разной частоты для регистрации магнитоэнцефалографических коррелятов бинокулярной конкуренции (R. Srinivasan et al., 1999; G. Tononi et al., 1998; G. Tononi, G.M. Edelman, 2000). При этом наблюдалось увеличение нейромагнитного ответа в ряде точек затылочной, теменной и лобной зонами в частотном диапазоне соответствующем маркерам при сознательном восприятии. Кроме того, на данной частоте увеличивалась как межполушарная, так и внутрислошарная когерентность. В этой связи надо отметить, что межполушарная когерентность может трактоваться как степень "связанности" полушарий, в частности при повреждениях мозолистого тела она падает (Саконова, 1993).

F. Tong и соавт. (1998) использовали магнитно-резонансной томографию для мониторинга стимул-специфических реакций в области слияния человеческого лица (*human fusiform face area (FFA)*) и парагиппокамповой области (*parahippocampal place area (PPA)*) во время бинокулярной конкуренции которая вызывалась с использованием изображения лица и дома в качестве стимулов. Изменения в СПЗ сопровождались увеличением активности в FFA и уменьшением ее в PPA при доминировании лица и наоборот при доминировании дома. Эти

ответы во время бинокулярной конкуренции были равны по величине тем, что вызваны чередованием не соревнующихся стимулов при стимуляции бинокулярной конкуренции. Это предполагает, что активность в FFA и PPA отражает скорее восприятие, чем сетчаточную стимуляцию и что нейрональное соперничество во время бинокулярной конкуренции осуществляется на этих стадиях зрительной обработки. Тем не менее в другом исследовании было обнаружено, отражение перцептивных свигов при бинокулярной конкуренции в области V1 (A. Polonsky et al., 2000). При этом величина составила 55% от чередующегося предъявления двух монокулярных стимулов без конкуренции. Связанная с СПЗ активность в V1 была примерно равна подобной активности в других зонах (V2, V3, V3a, V4), что может говорить о том, что первичные зрительные зоны все же вносят свой вклад в СПЗ. Авторы считают, что неудачные попытки обнаружить ранее специфичные изменения в V1 связаны в основном с методическими причинами.

Еще в одном исследовании с использованием томографии было обнаружено (E.D. Lumer et al., 1998; E.D. Lumer, G. Rees, 1999), что кортикальные зоны, которые активно реагировали на СПЗ, включали экстрастриарные области вентрального зрительного пути и париетальные и фронтальные области, которые вовлечены в пространственное внимание. При этом, активность фронтопариетальной коры была специфична по отношению к восприятию изменений при конкуренции и, вероятно, может детерминировать переключения.

### **Другие явления с перцептивной неоднозначностью**

Существует определенная феноменологическая аналогия между СПЗ и бистабильными фигурами (рис.1, Д.), что было неоднократно отмечено (Ю.Б. Гиппенрейтер, 1978; R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956; J.L. Sanders, 1977; N.K. Logothetis et al., 1996). С другой стороны, некоторые авторы считают (I.P. Howard, B.J. Rogers, 1995), что процессы, лежащие в основе реверсии связаны скорее с монокулярной конкуренцией, которая хотя и весьма похожа по своим проявлениям на бинокулярную (R.L. Gregory, J.P. Harris, 1975), основана, вероятно, на других механизмах.

Также показано, что варианты, которые видят испытуемые при наблюдении бистабильных фигур, во многом зависят от точки перевода взора (R.L. Ruggierri, M.F. Fernandez, 1994), а способность к самопроизвольной регуляции сопровождается переводом взора (Ю.Б. Гиппенрейтер, 1978). В этой связи интересно, что существует связь между частотой смены образов и количеством движений глаз (R.S. Woodwarth, H. Schlosberg, 1956). Хлорпромазин уменьшает частоту

реверсии (J.P. Harris, O.T. Phillipson, 1981). При этом известно, что хлорпромазин влияет на движения глаз (J.F. Green et al., 1996).

Многие аспекты наблюдения бистабильных фигур имеют отношение к индивидуальным различиям. В частности, наблюдаются отличия в способности к произвольной регуляции (R.M. Liebert, D.Burk, 1985; Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988), личностных характеристиках (K. Shiomi, 1982) и т.д.

Считается, что в реверсии основную роль играют процессы утомления, а не внимания (G.M. Long, T.C. Torpino, 1981), хотя с другой стороны известно, что информация о возможности реверсии часто важна для возникновения самого явления реверсии (I. Rock et al., 1994).

Любопытным представляется факт, что одни и те же стимулы реверсируют значительно медленнее, когда они воспринимаются испытуемыми как трехмерные по сравнению с ситуацией, когда они воспринимаются двумерными (J. Radilov, T. Radil-Weiss, 1984).

Высказывается предположение, что субъективные изменения при наблюдении бистабильных фигур в основном отражаются в ЭЭГ в гамма-диапазоне (A. Keil et al., 1999).

Приведенные факты, подтверждают родство бинокулярной конкуренции и бистабильных изображений. Однако некоторые особенности, протекания реверсии (связь с движением глаз, другая динамика переходов между фазами) заставляет предполагать, что помимо общих нервных механизмов, для этих явлений характерны и свои, уникальные механизмы.

### **Вопросы объективного исследования сознания**

J.R. Searle (2000) отмечает, что до недавнего времени большинство нейрофизиологов не рассматривали сознание как подходящую тему для научных исследований. Это нежелание было основано на определенных философских заблуждениях. Основной ошибкой было предположение, что субъективизм сознания делает его недоступным методам объективной науки. Однако, поскольку сознание - биологическое явление, то оно может быть исследовано с помощью нейробиологических методов.

В рамках этого подхода бинокулярная конкуренция относится к классу явлений, которые именуется нервными коррелятами сознания (neural correlates of consciousness, NCC) (F. Crick, 1996; Frith et al., 1999; W. Singer, 1999). Когнитивные функции, такие как восприятие, память, язык, или сознание основаны на высоко параллельной и распределенной обработке информации мозгом. Один из главных нерешенных вопросов - то, как информация может быть объединена и как когерентные репрезентационные состояния могут быть установлены в распределенных нейронных системах, содействующих этим функциям. Предполагается,



что эта проблема, называемая "проблемой связывания", может быть решена при исследовании бинокулярной конкуренции, т.к. синхронизация нейронных вспышек, может служить для интеграции распределенных нейронов в клеточные ансамбли и что этот процесс может лежать в основе выбора перцептивно и поведенчески релевантной информации А.К. Engel et al. (1999). R. Srinivasan и соавт. (1999) на основании своих исследований СПЗ считают, что при осознании увеличивается синхронность работы больших популяций нейронов неокортекса.

В работе J. Newman и А.А. Grace (1999) выдвигается гипотеза, что 40-Гц синхронизация (временное связывание) является необходимым условием для быстрого выбора перцептивно релевантной информации. Авторы обращают внимание, что гиппокамп является основным реципиентом выходов нижнетеменной коры, которая связана с СПЗ. Согласно J. Newman и А.А. Grace, субкортикальная матрица, связывающая гиппокамп и префронтальный комплекс, играет большую роль в организации сознания.

Ряд других исследователей (J. Smythies, 1999; M. Kurthen, 1999) также считают, что СПЗ является неплохой экспериментальной методикой для исследования проблемы связывания, в т.ч. и у животных. R. Blake (1997) образно характеризует бинокулярную конкуренцию как хирургический инструмент, который позволяет оценить, для каких процессов необходимо участие сознания, а какие могут проходить без него, по степени нарушения процесса за счет фазы подавления.

В работе В.В. Ваарс (1998) утверждается, что данные о нейронных механизмах СПЗ свидетельствуют в пользу существования места, где происходит необходимая для осознания интеграция зрительной информации.

Некоторые авторы (J.R. Searle, 2000) критикуют современные подходы, в которых изучают элементы сознания, в виде поиска нервных коррелятов сознания, таких как СПЗ, поскольку считают, что целое сознание больше, чем сумма частей. J.R. Searle предлагает исследовать различия между состоянием отсутствия сознания (например, сон) и его присутствием (бодрствование в тихой темной комнате).

Впрочем, существование разных точек зрения на природу сознания неудивительно и в нашу задачу не входит полный анализ современных взглядов на эту проблему. Скорее нам хотелось показать, что обсуждение экспериментов касающихся бинокулярной конкуренции стало в последнее время обычным делом в дискуссиях, касающихся природы и механизмов сознания.

## **Индивидуальные различия в протекании бинокулярной конкуренции**

Как уже отмечалось ранее, данные, касающиеся СПЗ, в основном связаны с зависимостью протекания процесса от физических характеристик стимула. Вопрос о зависимости СПЗ от индивидуальных особенностей человека и его функционального состояния изучен значительно слабее.

Некоторые данные в литературе все же можно найти. Паттерны взаимодействия глаз проявляют большую стабильность на протяжении многих лет, хотя и меняются на протяжении времени с образом жизни (В.В. Суворова с соавт., 1988), что позволяет их использовать для задач дифференциальной психофизиологии. Наблюдается отрицательная корреляция между консервативностью по Рокичу и частотой альтераций двойственных стимулов (J.L. Sanders, 1977). Согласно данным К. Grain (1961) большая скорость СПЗ сочетается с более высоким интеллектом по некоторым шкалам. В его исследовании испытуемые разделялись на высокоскоростных (больше 15) и низкоскоростных (меньше 10) по фактору скорости СПЗ. В работе В.И. Тетериной и соавт. (1987) отмечается увеличение частоты СПЗ после нагрузки (10 приседаний) и с течением суток. Параметром, характеризующим индивидуальные различия в протекании бинокулярной конкуренции, также может служить момент перехода к СПЗ (Л.П. Павлова, И.Н. Михеев, 1988).

Про индивидуальную стабильность скорости бинокулярной конкуренции и диагностический потенциал этого показателя пишут J.D. Pettigrew и S.M. Miller (1998). Подчеркивается индивидуальная устойчивость скорости СПЗ - тест-ретестовая корреляция составляет более 0,8.

В наших исследованиях (Д.Н. Берлов, 1998а; D.N. Berlov, 1998) применение кластерного анализа позволило выделить две подгруппы испытуемых. Основные различия между двумя группами заключались в скорости бинокулярной конкуренции, тогда как в асимметрии бинокулярной конкуренции значительных различий не наблюдалось. Для лиц вошедших в группу с большей скоростью бинокулярной конкуренции были характерны большие значения умственной продуктивности, эргичности, пластичности и меньшие значения тревожности, нейротизма по сравнению с субъектами вошедшими в группу с низкой скоростью бинокулярной конкуренции.

С возрастом частота смены образов уменьшается (А.Я. Рапопорт, 1962; Т.П. Тетерина с соавт., 1987), также существуют половые различия (Т.П. Тетерина с соавт., 1987): у женщин частота колебаний несколько выше, чем у мужчин. С другой стороны, А.Я. Рапопорт (1962) не нашел каких либо межполовых различий.

Фармакологические агенты, влияя на ЦНС, должны оказывать воздействие на СПЗ. Однако таких исследований почти не проводилось. Известно, что алкоголь ослабляет бинокулярную конкуренцию и приводит к синтезу ранее соревнующихся образов. При этом считается, что это связано не с ДГ, а с изменением пространственной чувствительности (M. Donnelly, R.J. Miller, 1995). Известно, что алкоголь вызывает усиление альфа-ритма на ЭЭГ (Ф. Фогель, А. Мотульски, 1990) и, следовательно, можно ожидать, что люди с разной степенью легкости возникновения СПЗ будут иметь различную степень выраженности альфа-ритма в фоне, однако такие данные в литературе отсутствуют.

Отмечается (Л.П. Павлова, А.Ф. Романенко, 1988), что инерционность исходного типа кортикальной активационной структуры (КАС) во многом зависит от индивидуально-личностных параметров, в то время, как бинокулярная конкуренция демонстрирует связь со сменой системообразующего компонента КАС - фокуса максимальной активации.

### **Заключение**

Представленные факты свидетельствуют, о значимости изучения явления бинокулярной конкуренции для проблемы функциональной асимметрии, хотя его механизмы еще далеки от полной ясности. Тем не менее, можно утверждать, что научные взгляды на этот вопрос прошли эволюцию от упрощенных моделей взаимодействия на низших уровнях зрительной системы к пониманию СПЗ как сложного комплексного иерархического мозгового процесса, требующего работы многих, в том числе кортикальных, отделов мозга.

Сходную эволюцию претерпели и взгляды на проблему функциональной асимметрии в целом, которую уже невозможно рассматривать без раскрытия механизма межполушарных взаимодействий и роли влияния психической деятельности на структуру этих отношений. Как нам кажется, такой параллелизм не случаен и демонстрирует общий вектор развития исследования мозга.

### **Литература**

1. Аветисов Э.С., Смольянинова И.Л. Психофизиология бинокулярного зрения // Физиология человека и животных. Т.18. Психофизиология зрительного восприятия. - М., 1976. - С. 5-32.
2. Адрианов О.С. О принципах структурно-функциональной организации мозга. – М., 1999, 251 с.
3. Ананин В.Д., Кудрин А.Н. Методика изучения локализации и типа воздействия веществ на структуры головного мозга по изменению

- по изменению семи параметров мигательного рефлекса глаза человека // Сенсорные системы. - 2000. - Т. 14, №1. - С. 18-32.
4. Ассеев В.А. Экстремальные принципы в естествознании. - Л.: ЛГУ, 1977. – 231 с.
  5. Барабанщикова В.А. Взаимосвязь движений глаз и зрительного восприятия: новый методический подход // Психология восприятия. М., Наука, 1989. - С. 14-27.
  6. Баранов-Крылов И.Н., Кануников И.Е., Шуваев В.Т., Берлов Д.Н., Кавшбая Н.А. Оценка состояния активации кортикальных отделов у человека при зрительном внимании и селекции // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. – 2002. - Т. 88, №1. - С. 13 – 21.
  7. Баскакова Г.Н., Павлова Л.П., Ткаченко С.Э., Январева И.Н. Диагностика и коррекция функционального состояния мозга у детей дошкольного возраста // Психофизиологические основы социальной адаптации ребенка. - СПб., 1999. - С. 159-167.
  8. Баскакова Г.Н. Павлова Л.П. Диагностика и коррекция невротических состояний // Оптимизация функций сердца и мозга немедикоментозными методами. - Тамбов, 2000. - С. 19-23.
  9. Батуев А.С., Куликов Г.А. Введение в физиологию сенсорных систем. - М.: Высш. школа, 1983. - 247 с.
  10. Белов Д.Р., Павлова Л.П. Корреляция между ЭЭГ-показателями межполушарной асимметрии и показателями асимметрии бинокулярной конкуренции // Психофизиология человека в условиях перестройки. - Уфа, 1989. - С. 8 - 9.
  11. Белопольский В.И. О механизме управления взором человека // Психология восприятия. - М., Наука, 1989. - С. 46-58.
  12. Берлов Д.Н. Психофизиологическое исследование процесса бинокулярной конкуренции // XVII съезд всероссийского физиологического общества им. И.П. Павлова, Ростов-на-Дону, 1998а, С.414.
  13. Берлов Д.Н. Взаимосвязь функциональной асимметрии зрения и доминирования глаз при бинокулярной конкуренции // Человек. Природа. Общество. Актуальные проблемы. – СПб., 1998б. - С. 240-242.
  14. Биопотенциалы мозга человека. Математический анализ // Под ред. В.С. Русинова. - М.: Медицина, 1987. - с.256.
  15. Бонч-Осмоловский А.М., Петров А.П. Вычислительные теории и модели бинокулярного стереосинтеза // Физиология зрения. - М., 1992. – С. 665-703.
  16. Галанцев В.П., Баранова Т.И., Павлова Л.П., Январева И.Н. Активация адаптивных механизмов человека как способ улучшения здоровья // Вестник СПбГУ. - 1994а. - № 4. - С. 82-91.

17. Галанцев В.П., Баранова Т.И., Павлова Л.П., Ткаченко С.Э., Январева И.Н. Системный подход к проблеме функционального состояния при исследовании адаптивных реакций на холодо-гипоксическое воздействие // *Фундаментальные основы диагностики состояния человека*. - М.: МГУ, 1994б, С. 159-166.
18. Гиппенрейтер Ю.Б. Движения человеческого глаза. М.: МГУ, 1978. - 256 с.
19. Глезер В.Д. Зрение и мышление. - СПб.: Наука, 1993. - 279 с.
20. Ильюченко Р.Ю., Финкельберг А.Л., Ильюченко И.Р., Афтанас Л.И. Взаимодействие полушарий мозга у человека: Установка, обработка информации, память. - Новосибирск: Наука, 1989. - 169 с..
21. Кануников И.Е., Белов Д.Р., Семенихин В.А. Зависимость вербальных и пространственных способностей от уровня межполушарной синхронизации спонтанной ЭЭГ // *Вестник СПбГУ. Сер. 3*. - 1997. - Вып. 1, №3. - С. 68-71.
22. Кануников И.Е., Кавшбая Н.А. Взаимосвязь пространственной синхронизации ЭЭГ с вербально-логическими и зрительно-пространственными способностями человека // *Росс. Физиол. Ж.* - 2001. - Т. 87, № 7. - С. 889-894.
23. Костандов Э.А. Межполушарная асимметрия мозга и неосознаваемое восприятие. - М.: Наука, 1983. - 172 с.
24. Леушина Л.И. Зрачок и его функции // *Физиология сенсорных систем. Ч.1. Физиология зрения*. - Л., 1971. - С. 78-87.
25. Литинский Г.А. Функциональная асимметрия глаз // *Русский офтальмологический журнал*. - 1929. - т.9, №4. - С. 450-467.
26. Лобачев В.И., Павлова Л.П. Парадоксы мышления. - СПб: Культ-информ-пресс, 1994. - 175 с.
27. Лурия А.Р. Нейропсихология. - М., 1973. - 374 с.
28. Масс А.М. Электрофизиологический анализ корковых и ретикулярных влияний на проведение возбуждения в наружном коленчатом теле у кролика. - автореф. дис. кбн, М., 1971. - С. 20.
29. Митькин А.А. Электроокулография в инженерно-психологических исследованиях. - М., 1974. - 140 с.
30. Могилев Л.Н. Механизмы пространственного зрения. - Л.: Наука, 1982. - 112 с.
31. Найссер У.А. Познание и реальность. - М.: Прогресс, 1981, с.230.
32. Николаенко Н.Н. Роль правого и левого полушарий мозга в оценке положения объектов в бинокулярном поле зрения // *Журнал Эволюционной Биохимии и Физиологии*. - 1997. - Т. 33, № 4-5. - С. 449-461.

33. Павлова Л.П. Следовые процессы как основа изменения работоспособности при упражнении и активном отдыхе // Нервная система. - Л., 1970. - №11. - С. 105-113.
34. Павлова Л.П. Принцип неравновесия (асимметрии) в учении о доминанте применительно к теории работоспособности // Нервная система. - Вып. 17. - ЛГУ. 1976. - С. 46-70.
35. Павлова Л.П. Доминантные механизмы работоспособности // Принцип доминанты. Нервная система. Л.: ЛГУ, Вып.26. - 1988. - С.203-219.
36. Павлова Л.П. Принцип доминанты и его современное развитие в области психофизиологии деятельности человека // Учение А.А. Ухтомского о доминанте и современная нейрофизиология. Л., 1990. С. 263-293.
37. Павлова Л.П. Труд и доминанта // Развитие учения А.А. Ухтомского в современной российской физиологии и психологии. Нервная система. СПбГУ, Вып. 36. - 2000. – С. 57-86.
38. Павлова Л.П. Системный подход к психофизиологическому исследованию мозга человека и принцип доминанты // Мозг, психика, поведение. СПбГУ. Вып.35. - 2001. - С. 153-171.
39. Павлова Л.П., Михеев И.Н. Асимметризация перцептивно-зрительного процесса как критерий индивидуально-типологических особенностей динамики кортикальной доминантной установки // Психофизиология человека в условиях перестройки. – Уфа. 1988. - С. 43-45.
40. Павлова Л.П., Романенко А.Ф. Системный подход к психофизиологическому исследованию мозга человека. - Л., 1988, 213 с.
41. Пигарев И.Н. Экстрастриарные зрительные зоны коры мозга // Физиология зрения. - М., 1992. - С. 345-400.
42. Практикум по психологии. Под. ред. А.Н. Леонтьева, Ю.Б. Гиппенрейтер, М. МГУ, 1972, с. 248.
43. Рапопорт А.Я. Феномен соревнования полей зрения в норме и при некоторых заболеваниях головного мозга // Вопросы нейроофтальмологии. - Харьков, 1962. - Т.10. – С. 51-80.
44. Рожкова Г. И. Бинокулярное зрение // Физиология зрения. - М., 1992. - С. 586-664.
45. Рожкова Г.И., Плосконос Г.А. Множественность механизмов бинокулярного синтеза и их избирательные нарушения при косоглазии // Сенсорные системы. - 1988. - Т.2, №2. - С. 167-176.
46. Рожкова Г.И., Трифонов С.Ю. Неоднозначность влияния яркого окаймляющего кольца на результат бинокулярной конкуренции // Сенсорные системы. – 1995. - Т.9, №2-3. - С. 74-78.

- 47.Рожкова Г.И., Токарева В.С., Родионова Е.И, Ващенко Д.И., Васильева Н.Н. Возрастная динамика остроты зрения у школьников. III Соотношение бинокулярных и монокулярных показателей // Сенсорные системы. - 2001. - Т. 15, №3. - С. 264 – 272.
- 48.Ротенберг В.С. Церебральные механизмы двух компонентов мышления: противоречия, перспективы и новая парадигма // Мозг и разум. М.: Наука, 1994. - С. 121-132.
- 49.Рыбалко Е.Ф. К вопросу о функциональной асимметрии зрения // Проблемы общей и индустриальной психологии. - 1963, Л.: ЛГУ, С. 14-23.
- 50.Сазонова О.Б. Характеристики биоэлектрической активности мозга человека при повреждениях различных областей мозолистого тела // ЖВНД. – 1993. – Т. 43, № 4. – С. 738-47.
- 51.Смирнов И.В., Безносюк Е.В., Журавлев А.Н. Психотехнологии: Компьютерный психосемантический анализ и психокоррекция на неосознаваемом уровне. - М.: “Прогресс”-“Культура”, 1995. - 416 с.
- 52.Сморозин И.М. Использование характеристик реакции зрачка глаза для оценки функционального состояния человека // Методы и средства оценки состояний человека в процессе деятельности. - Л., 1984. - С. 87-93.
- 53.Соколов Е.Н., Измайлов Ч.А. Цветовое зрение. - М.: МГУ, 1984. - 175 с.
- 54.Суворова В.В., Матова М.А., Туровская З.Г. Асимметрия зрительного восприятия: Психофизиологическое исследование. - М., 1988. – 184 с.
- 55.Тетерина Т.П., Волков В.В., Кочеткова Л.П. Биоритмы бинокулярного зрения // Физиология человека. - 1987. - Т.13, №5. - С. 779-782.
- 56.Ухтомский А.А. Собрание сочинений. - М., Т.4, 1954, 253 с.
- 57.Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. Т.3. - М.: Мир. – 1990. – 364 с.
- 58.Фрайман Е.А. Изменение зрительно-пространственного восприятия при стойких изменениях эмоционального состояния // Сенсорные системы. - 2000. - Т. 14, №1. - С. 88-93.
- 59.Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. - М., Мир, 1990. - 239 с.
- 60.Alais D., Blake R. Grouping visual features during binocular rivalry // Vision Res. – 1999. –Vol. 39. – P. 4341–4353.
- 61.Alais D., O'Shea R.P., Mesana-Alais C., Wilson I.G. On binocular alternation // Perception. – 2000. - Vol. 29, N 12. - P. 1437-45.

62. Andersson B.L., Nakayama K. Towards a general theory of stereopsis: binocular matching, occluding contours, and fusion // *Psychological Review*. - 1994. - Vol. 101. - P. 414-45.
63. Arrington K.F. Binocular rivalry model using multiple habituating nonlinear reciprocal connections [Abstract] // *Neuroscience Abstracts*, 1993, Internet papers, <http://cns-web.bu.edu/pub/karl/www/abstractRivalry.html>.
64. Arrington K.F. Stochastic properties of segmentation-rivalry alternations [19ecvp abstract] // *Perception*. – 1996. - Vol. 25 (Supplement). – P. 62.
65. Baars B.J. Metaphors of consciousness and attention in the brain // *Trends Neurosci.* - 1998. – Vol. 21. – P. 58–62.
66. Berlov D.N. The Individual Peculiarities in the Binocular Rivalry // *International Medical Conference for Students and Young Doctors*, Lublin, 24 - 26 April 1998, P. 65.
67. Blake R. Dichoptic reading: the role of meaning in binocular rivalry // *Perception and Psychophysics*. - 1988. - Vol. 44. - P. 133-41.
68. Blake R. A neural theory of binocular rivalry // *Psychological Review*. - 1989. - Vol. 96, №1. - P. 145-67.
69. Blake R. What can be perceived in the absence of visual awareness? // *Current Directions in Psychological Science*. – 1997. – Vol. 6. - P. 157-162.
70. Blake, R.R., Fox R., McIntyre C. Stochastic properties of stabilized-image binocular rivalry alternations // *J Exp Psychol*. - 1971. - Vol. 88, №3. - P. 327-32.
71. Blake R., Logothetis N.K. Visual competition // *Nat Rev Neurosci*. - 2002. - Vol. 3, N 1. - P 13-21.
72. Blake R., O'Shea R.P. "Abnormal fusion" of stereopsis and binocular rivalry // *Psychological Review*. - 1988. - Vol. 95. - P. 151-4.
73. Blake R., O'Shea R.P., Mueller T.J. Spatial zones of binocular rivalry in central and peripheral vision // *Visual Neuroscience*. - 1992. - Vol. 8. - P. 469-78.
74. Blake R.R., Westendorf D.J., Overton R. What is suppressed during binocular rivalry? // *Perception*. – 1980. – Vol. 9. - P. 223-231.
75. Blake R., Westendorf D., Fox R. Temporal perturbations of binocular rivalry // *Perception & Psychophysics*. - 1990. - Vol. 48. - P. 593-602.
76. Blake R., Yang Y., Westendorf D. Discriminating binocular fusion from false fusion // *Investigative Ophthalmology and Visual Science*. - 1991. - Vol. 32. - P. 2821-25.
77. Blake R., Yu K., Lokey M., Norman H. Binocular rivalry and motion perception // *J Cogn Neurosci*. - 1998. - Vol. 10, N 1. - 46-60.
78. Breese B. On inhibition. // *Psychological Review*. - 1899. – Vol. 3. - P. 65.



79. Brown R.J., Candy T.R., Norcia A.M. Development of rivalry and dichoptic masking in human infants // *Invest Ophthalmol Vis Sci.* – 1999. – Vol. 40, N 13. – P. 3324-33.
80. Brown R.J., Norcia A.M. A method for investigating binocular rivalry in real time with the steady-state VEP // *Vision Res.* – 1997. – Vol. 37, №17. – P. 2401-08.
81. Bryden M.P. *Laterality. Functional asymmetry in the intact brain.* – N.Y., 1982. – P. 331.
82. Burke D., Alais D., Wenderoth P. Determinants of fusion of dichoptically presented orthogonal gratings // *Perception.* – 1999. – Vol. 28, N 1. – P. 73-88.
83. Carlson T.A., He S. Visible binocular beats from invisible monocular stimuli during binocular rivalry // *Curr Biol.* – 2000. – Vol. 10, N 17. – P. 1055-8.
84. Cogan R. Distribution of durations of perception in the binocular rivalry of contours // *Journal of General Psychology.* – 1973. – Vol. 89. – P. 297-304.
85. Crain K. Binocular rivalry: Its relation to intelligence and general theory of its nature and physiological correlates // *Journal of General Psychology.* – 1961. – Vol. 64. – P. 259-283.
86. Crick F. Visual perception: Rivalry and consciousness [Comment on Leopold and Logothetis (1996)] // *Nature.* – 1996. – Vol. 379. – P. 485-486.
87. Dayan P.A. hierarchical model of binocular rivalry // *Neural Comput.* – 1998. – Vol. 10, N 5. – P. 1119-1135.
88. Donnelly M., Miller R.J. Ingested ethanol and binocular rivalry // *Invest Ophthalmol Vis Sci.* – 1995. – Vol. 36, №8. – P. 1548-54.
89. Ellingham R.B., Waldock A., Harrad R.A. Visual disturbance of the uncovered eye in patients wearing an eye patch // *Eye.* – 1993. – Vol. 7 (Pt 6). – P. 775-8.
90. Engel A.K., Fries P., Konig P., Brecht M., Singer W. Temporal binding, binocular rivalry, and consciousness [see comments] // *Conscious Cogn.* – 1999. – Vol. 8, N 2. – P. 128-51.
91. Fahle M Binocular rivalry: suppression depends on orientation and spatial frequency // *Vision Res.* – 1982. – Vol. 22, N 7. – P. 787-800.
92. Fahle M., Palm G. Perceptual rivalry between illusory and real contours // *Biological Cybernetics.* – 1991. – Vol. 66. – P. 1-8.
93. Flitcroft D.I., Judge S.J., Morley J.W. Binocular interactions in accommodation control: Effects of anisometric stimuli // *Journal of Neuroscience.* – 1992. – Vol. 12. – P. 188-203.

94. Freeman A.W., Jolly N. Visual loss during interocular suppression in normal and strabismic subjects // *Vision Res.* - 1994. - Vol. 34. - P. 2043-50.
95. Freeman A.W., Nguyen V.A. Controlling binocular rivalry // *Vision Res.* - 2001. - Vol. 41, N 23. - P. 2943-50.
96. Fries P., Roelfsema P.R., Engel A.K. et al. Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry // *Proc Natl Acad Sci USA.* - 1997. - Vol. 94. - P. 699-704.
97. Fukuda H., Blake R. Spatial interactions in binocular rivalry // *Journ. of Exper. Psychol.* - 1992. - Vol. 18, N 2. - P. 362-370.
98. Green J.F., McElholm A., King D.J. A comparison of the sedative and amnesic effect of chlorpromazine and lorazepam // *Psychopharmacology.* - 1996. - Vol. 128, N 1. - P. 68-73.
99. Gregory R.L., Harris J.P. Loss of stereopsis with orthogonal sets of bar // *Journal of Physiology.* - 1975. - Vol. 45, №2. - P. 47.
100. Harris J.P., Phillipson O.T. Chlorpromazine reduces the perceptual ambiguity of reversible visual figure // *Neuropharmacology.* - 1981. - Vol. 20, N 12B. - P. 1337-1338.
101. He S., Davis W.L. Filling-in at the natural blind spot contributes to binocular rivalry // *Vision Res.* - 2001. - Vol. 41, N 7. - P. 835-40.
102. Hofeldt T.S., Hofeldt A.J. Measuring colour rivalry suppression in amblyopia // *Br J Ophthalmol.* - 1999. - Vol. 83, N 11. - P. 1283-6.
103. Howard I.P. Depth from binocular rivalry without spatial disparity // *Perception.* - 1995. - Vol. 24. - P. 67-74.
104. Howard I.P., Rogers B.J. *Binocular vision and stereopsis.* - New York: Oxford University Press, 1995. - P. 381.
105. Kaernbach C., Schroger E., Jacobsen T., Roeber U. Effects of consciousness on human brain waves following binocular rivalry // *Neuroreport.* - 1999. - Vol. 10, N 4. - P. 713-6.
106. Keil A., Muller M.M., Ray W.J. et al. Human Gamma Band Activity and Perception of a Gestalt // *The Journal of Neuroscience.* - 1999. - Vol. 19, N 16. - P. 7152-7161.
107. Kobayashi T., Kato K., Kuriki S. Scalp distribution of the attenuated EEG rhythmic activities for dissimilar and/or moving images in binocular vision // *Frontiers of Medical & Biological Engineering*, 1996. - Vol. 7. - P. 143-53.
108. Kovacs I., Papatomas T.V., Yang M., Feher A. When the brain changes its mind: Interocular grouping during binocular rivalry // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* - 1997. - Vol. 93. - P. 15508 - 15511.
109. Kurthen M. Conscious behavior explained [comment] // *Conscious Cogn.* - 1999. - Vol. 8, N 2. - P. 155-8.

110. de Labra C., Valle-Inclan F. Electrical activity in primary visual area due to interocular suppression // *Neuroreport*. – 2001. – Vol. 12, N 18. – P. 4099-102.
111. Laing C.R., Chow C.C. A spiking neuron model for binocular rivalry // *J Comput Neurosci*. - 2002. – Vol. 12, N 1. - P 39-53.
112. Lee S.H., Blake R. Rival ideas about binocular rivalry // *Vision Res*. - 1999. – Vol. 39, N 8. - 1447-54.
113. Lehky S.R. Binocular rivalry is not chaotic // *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. - 1995. - Vol. 23, N 259. - P. 71-6.
114. Lehky S.R., Maunsell J. H.R. No binocular rivalry in the LGN of alert macaque monkeys // *Vision Res*. - 1996. - Vol. 36. - P. 1225-1234.
115. Leopold D.A., Logothetis N.K. Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry // *Nature*. - 1996. - Vol. 379. - P. 549-53.
116. Levelt W.J.M. On Binocular Rivalry. *Vision: Binocularity and Binocular Depth*. Assen, Royal VanGorcum Ltd.: 1965. - P. 110.
117. Liebert R.M., Burk B. Voluntary control of reversible figures // *Percept Mot Skills*. - 1985. - Vol. 61, N 3, Pt 2. - P. 1307-10.
118. Liu L., Tyler C.W., Schor C.M. Failure of rivalry at low contrast: evidence of a suprathreshold binocular summation process // *Vision Res*. - 1992. - Vol. 32. - P. 1471-9.
119. Logothetis N.K., Schall J.D. Neuronal correlates of subjective visual perception // *Science*. - 1989. - Vol. 245. - P. 761-3.
120. Logothetis N.K. Single units and conscious vision // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. - 1998. - Vol. 353, N 1377. – P. 1801-18.
121. Logothetis N.K., Leopold D.A., Sheinberg D.L. What is rivaling during binocular rivalry? // *Nature*. - 1996. - Vol. 380. - P. 621-624.
122. Long G.M., Toppino T.C. Multiple representations of the same reversible figure: implication for cognitive decisional interpretations // *Perception*. - 1981. - Vol. 10, N 2. - P. 231-234.
123. Lumer E.D. A neural model of binocular integration and rivalry based on the coordination of action-potential timing in primary visual cortex // *Cereb Cortex*. - 1998. – Vol. 8, N 6. – P. 553-61.
124. Lumer E.D., Friston K.J., Rees G. Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain // *Science*. - 1998. – Vol. 280, N 5371. – P. 1930-4.
125. Lumer E.D., Rees G. Covariation of activity in visual and prefrontal cortex associated with subjective visual perception // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1999. - Vol. 96. - P. 1669–1673.
126. Martin J.I. Effects of binocular fusion and binocular rivalry on cortically evoked potentials // *Electroencephalography & Clinical Neurophysiology*. - 1970. - Vol. 28. - P. 190-201.

127. Matsuoka K. The dynamic model of binocular rivalry // *Biological Cybernetics*. - 1984. - Vol. 49. - P. 201-8.
128. Miller S.M., Liu G.B., Ngo T.T. et al. Interhemispheric switching mediates perceptual rivalry // *Curr Biol*. - 2000. - Vol. 10, N 7. - P 383-92.
129. Mueller T.J. A physiological model of binocular rivalry // *Visual Neuroscience*. - 1990. - Vol. 4. - P. 63-73.
130. Newman J., Grace A.A. Binding across time: the selective gating of frontal and hippocampal systems modulating working memory and attentional states // *Conscious Cogn*. – 1999. - Vol. 8, N 2. – P. 196-212.
131. Norman H.F., Norman J.F., Bilotta J. The temporal course of suppression during binocular rivalry // *Perception*. - 2000. - V. 29, N 7. – P. 831-41.
132. Ogawa T., Suzuki N. Emotion space as a predictor of binocular rivalry // *Percept Mot Skills*. - 2000. - V. 90, N 1. - P 291-8.
133. Ooi T.L., He Z.J. Binocular rivalry and visual awareness: the role of attention // *Perception*. – 1999. - Vol. 28, N 5. – P. 551-74.
134. Ooi T.L., Loop M.S. Visual suppression and its effect upon color and luminance sensitivity // *Vision Research*. - 1994. - Vol. 34. - P. 2997-3003.
135. Ooi T.L., Optom B., He Z.J. Sensory eye dominance // *Optometry*. - 2001. – Vol. 72, N 3. – P. 168-78.
136. O'Shea R.P. Chronometric analysis supports fusion rather than suppression theory of binocular vision // *Vision Res*. - 1987. - Vol. 27. - P. 781-91.
137. O'Shea R.P. Translation of Dutour (1760) [On-line]. 1999. - Available: [http://psy.otago.ac.nz/r\\_oshea/dutour60.html](http://psy.otago.ac.nz/r_oshea/dutour60.html).
138. O'Shea R.P., Blake R. Dichoptic temporal frequency differences do not lead to binocular rivalry // *Perception & Psychophysics*. - 1986. - Vol. 39. - P. 59-63.
139. O'Shea R.P., Blake R. Depth without disparity in random-dot stereograms // *Perception & Psychophysics*. - 1987. - Vol. 42. - P. 205-214.
140. O'Shea R.P., Blake R., Wolfe J.M. Binocular rivalry and fusion under scotopic luminances // *Perception*. - 1994. - Vol. 23. - P. 771-784.
141. O'Shea R.P., Corballis P.M. Binocular rivalry between complex stimuli in split-brain observers // *Brain and Mind*. - 2001. – Vol. 2. - 151-160.
142. O'Shea R.P., Sims A.J.H., Govan D.G. The effect of spatial frequency and field size on the spread of exclusive visibility in binocular rivalry // *Vision Res*. – 1996. – Vol. 37, N 2. – P. 175-183.

143. O'Shea R.P., Williams D.R. Binocular rivalry with equiluminant stimuli visible only via short-wavelength-sensitive cones // *Vision Res.* - 1996. - Vol. 36. - P. 1561-1571.
144. Pettigrew J.D. Laughter abolishes binocular rivalry // *Society for Neuroscience's 30th Annual Meeting, New Orleans, LA.* – 2000.
145. Pettigrew J.D. Searching for the switch: Neural bases for perceptual rivalry alternations // *Brain and Mind.* - 2001. – Vol. 2. – P. 85-118.
146. Pettigrew J.D., Miller S.M. A 'sticky' interhemispheric switch in bipolar disorder? // *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* - 1998 Nov 22. – Vol. 265, N 1411. – P. 2141-8.
147. Polonsky A., Blake R., Braun J., Heeger D.J. Neuronal activity in human primary visual cortex correlates with perception during binocular rivalry // *Nat Neurosci.* - 2000. – Vol. 3, N 11. – P. 1153-9.
148. Porac C., Coren S. Sighting dominance and binocular rivalry // *Am J Optom Physiol Opt.* - 1978. - Vol. 55, N 3. - P. 208-13.
149. Radilov J., Radil-Weiss T., Subjective figure reversal in two- and three-dimensional perceptual space // *Int J Psychophysiol.* - 1984. - Vol. 2, N 1. - P. 59-62.
150. Richards W. Attenuation of the pupil response during binocular rivalry // *Vision Research.* - 1966. - Vol. 6. - 239-40.
151. Ridder W.H., III, Tomlinson A. Spectral characteristics of blink suppression in normal observers // *Vision Res.* - 1995. - Vol. 35. - P. 2569-2578.
152. Rock I., Hall S., Davis J. Why do ambiguous figures reverse? // *Acta Psychol.* - 1994. - Vol. 87, N 1. – P. 33-59.
153. Rogers R.L., Rogers S.W., Tootle J.S. Stimulus complexity and rate of alternation in binocular rivalry // *Percept Mot Skills.* - 1977. - Vol. 44, N 2. - P. 669-70.
154. Ruggierrri V., Fernandez M.F. Gaze orientation in perception of reversible figures // *Percept Mot Skills.* - 1994. - Vol. 78, N 1. - P. 299-303.
155. Sanders J.L. The relationship of dogmatism to the nonrecognition of perceptual ambiguity // *J Psychol.* - 1977. - Vol. 95, N 2d Half. - P. 179-83.
156. Schwarts G.E., Davidson R.J., Fostermayer L. Hemispherical lateralisation in the emotional and cognitional process // *Science.* - 1975. - Vol. 190, N 4211. - P. 286-288.
157. Searle J.R. Consciousness // *Annu Rev Neurosci Annual Review of Neuroscience.* - 2000. - Vol. 23. - P. 557-78.
158. Sengpiel F. Binocular rivalry: ambiguities resolved // *Curr Biol.* – 1997. – Vol. 7, N 7. – P. 447-50.

159. Sengpiel F., Blakemore C., and Harrad R. Interocular suppression in the primary visual cortex: a possible neural basis of binocular rivalry // *Vision Research*. - 1995. - Vol. 35. - P. 179-95.
160. Sheinberg D.L., Logothetis N.K. The role of temporal cortical areas in perceptual organization // *Proc Natl Acad Sci USA*. - 1997. - 1, Vol. 94, N 7. - P. 3408-13.
161. Shiomi K. Relationship between reversible-figure latencies and scores on two personality scales // *Percept Mot Skills*. - 1982. - Vol. 54, N 3. - P. 803-7.
162. Smith E.L., Levi D.M., Harwerth R.S., White J.M. Color vision is altered during the suppression phase of binocular rivalry // *Science*. - 1982. - Vol. 218. - P. 802-4.
163. Smith E.L. 3rd, Fern K., Manny R., Harwerth R.S. Interocular suppression produced by rivalry stimuli: a comparison of normal and abnormal binocular vision // *Optom Vis Sci*. - 1994. - Vol. 71, N 8. - P. 479-91.
164. Smythies J. Consciousness: some basic issues--A neurophilosophical perspective // *Conscious Cogn*. - 1999. - Vol. 8, N 2. - P. 164-72.
165. Sohmiya T., Sohmiya K. Method for measuring strength of suppression in binocular rivalry // *Perceptual and Motor Skills*. - 1985. - Vol. 61. - P. 843-846.
166. Sohmiya T., Sohmiya S., Sohmiya K. Pattern of cortical activity, degree of synchronization, binocular fusion, and binocular rivalry // *Percept Mot Skills*. - 1999. - Vol. 89, N 2. - P. 665-83.
167. Spry P.G., Furber J.E., Harrad R.A. The effect of ocular dominance on visual field testing // *Optom Vis Sci*. - 2002. - Vol. 79, N 2. - P 93-7.
168. Srinivasan R., Russell D.P., Edelman G.M., Tononi G. Increased synchronization of neuromagnetic responses during conscious perception // *J Neurosci*. - 1999. - Vol. 19, N 13. - P. 5435-48.
169. Stent G.S. Cerebral hermeneutics // *J. Social Biol Struct*. - 1981. - Vol. 4. - P. 107-124.
170. Suzuki M. Binocular rivalry in half-occluded regions of coloured random-dot stereograms [19ecvp abstract] // *Perception*. - 1996. - Vol. 25 (Supplement). - N 65.
171. Tong F., Engel S.A. Interocular rivalry revealed in the human cortical blind-spot representation // *Nature*. - 2001. - Vol. 411, N 6834. - P 195-9.
172. Tong F., Nakayama K., Vaughan J.T., Kanwisher N. Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex // *Neuron*. - 1998. - Vol. 21, N 4. - P. 753-9.

173. Tononi G., Edelman G.M. Schizophrenia and the mechanisms of conscious integration // *Brain Res. Brain Res Rev* . - 2000. - Vol. 31, N 2-3. – P. 391-400.
174. Tononi G., Srinivasan R., Russell D.P., Edelman G.M. Investigating neural correlates of conscious perception by frequency-tagged neuromagnetic responses // *Proc Natl Acad Sci USA*. - 1998. – Vol. 95, N 6. - P. 3198-203.
175. Thiele A., Bremmer F., Ilg U.J., Hoffmann K.P. Visual responses of neurons from areas V1 and MT in a monkey with late onset strabismus: a case study // *Vision Res*. - 1997. – Vol. 37, N 7. – P. 853-63.
176. Valle Inclan F., Hackley SA., de Labra C., Alvarez A. Early visual processing during binocular rivalry studied with visual evoked potentials // *Neuroreport*. - 1999. - Vol. 10, N 1. - P. 21-5.
177. Vanni S., Portin K., Virsu V., Hari R. Mu rhythm modulation during changes of visual percepts // *Neuroscience*. - 1999. - Vol. 91, N 1. - P. 21–31.
178. Varela F.J., Singer W. Neuronal dynamics in the visual corticothalamic pathway revealed through binocular rivalry // *Experimental Brain Research*. - 1987. - Vol. 66. - P. 10-20.
179. Vickery R.M., Morley J.W. Orientation-dependent binocular interactions in area 21a of the cat // *Neuroreport*. - 1997. – Vol. 8, N 14. – P. 3173-6.
180. Wade N. J. The effect of orientation in binocular contour rivalry of real images and afterimages // *Percept. Psychophys*. - 1974. – Vol. 15. – P. 227–232.
181. Wade N.J. Monocular and binocular rivalry between contours // *Perception and Psychophysics*. - 1975. - Vol. 4. - P. 85-95.
182. Wade N.J. Early studies of eye dominance // *Laterality*. – 1998. – Vol. 3. – P. 97-108.
183. Wade N.J. Jean Theophile Desaguliers (1683-1744) and eighteenth century vision research // *Br J Psychol*. - 2000. – Vol. 91 (Pt 2). - P. 275-85.
184. Wade N.J., de Weert C.M.M. Aftereffects in binocular rivalry // *Perception*. - 1986. - Vol. 15. - P. 419-34.
185. Westendorf D. H., Blake R., Sloane M., and Chambers D. Binocular summation occurs during interocular suppression // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. - 1982. - Vol. 8. - P. 81-90.
186. Wheatstone C. On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision // *Phil. Trans. R. Soc. Lond*. - 1838. – Vol. 128. – P. 371–394.

187. Wiesenfelder H., Blake R. The neural site of binocular rivalry relative to the analysis of motion in the human visual system // *J Neurosci.* - 1990. - Vol. 10, №12. - P. 3880-8.
188. Wilson H.R., Blake R., Lee S.H. Dynamics of travelling waves in visual perception // *Nature.* - 2001. - Vol. 412, N 6850. - P. 907-10.
189. Wolfe J.M. Stereopsis and binocular rivalry // *Psychological Review.* - 1986. - Vol. 93. - P. 269-82.
190. Wolfe J.M. Parallel ideas about stereopsis and binocular rivalry: A reply to Blake and O'Shea (1988) // *Psychological Review.* - 1988. - Vol. 95. - P. 155-158.
191. Woodworth R.S., Schlosberg H. *Experimental psychology.* - N.Y., 1956, P. 761.
192. Yu K., Blake R. Do recognizable figures enjoy an advantage in binocular rivalry? // *Journal of Experimental Psychology.* - 1992. - Vol. 18. - P. 1158-73.
193. Zimba L.D., Blake R. Binocular rivalry and semantic processing: out of sight, out of mind // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance.* - 1983. - Vol. 9. - P. 807-15.