

СИСТЕМНАЯ ЭКВИВАЛЕНТНОСТЬ МОЗГОВЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ P300 И P600 В ЗАДАЧАХ СЕНСОМОТОРНОГО ВЫБОРА И КАТЕГОРИЗАЦИИ СЛОВ¹

©2015 г. Б. Н. Безденежных

*Ведущий научный сотрудник лаборатории психофизиологии им. В.Б. Швыркова
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института психологии РАН,
Москва, доктор психологических наук
e-mail: bezbornik@mail.ru*

В статье решается актуальная для психофизиологии проблема выявления эквивалентных по содержанию электрических потенциалов мозга путём их сопоставления с системными процессами (по П.К. Анохину), которые инвариантны для разных действий. Выявлялись компоненты связанных с событием потенциалов, соответствующие процессам афферентного синтеза. Предполагалось, что процессу афферентного синтеза соответствует тот компонент вызванных потенциалов, который имеет устойчивую связь с количеством одновременно активных систем. Описываются два эмпирических исследования с регистрацией ЭЭГ. В первом исследовании (50 участников 18–37 лет, 22 женщины и 28 мужчин) ставилась задача сенсомоторного выбора: предъявлялись два равновероятных альтернативных зрительных сигнала, появление которых участники исследования прогнозировали с разной вероятностью. Во втором исследовании независимая выборка участников (50 человек 18–25 лет, 24 женщин и 26 мужчин) выполняла категоризацию слов-мишеней, обозначающих конкретный предмет или живой объект, с применением семантической преднастройки. В качестве преднастройки выступали 2 слова-прайма (“организмы” и “предметы”), предъявляемые в случайном порядке. В задаче сенсомоторного выбора было выявлено, что амплитуда переднего фронта P300, связанного с ответом на субъективно менее вероятный сигнал, достоверно меньше, чем амплитуда переднего фронта P300, связанного с ответом на более вероятный сигнал. В задаче категоризации было выявлено, что амплитуда переднего фронта P600, связанного с категоризацией слов-мишеней, не соответствующих слову-прайму, меньше, чем амплитуда переднего фронта P600, связанного с категоризацией слов-мишеней, соответствующих слову-прайму. Приведены аргументы в пользу представления о том, что снижение амплитуды переднего фронта компонентов P300 и P600 характеризует увеличение количества одновременно активированных систем в индивидуальном опыте участников исследования. На основании полученных результатов был сделан вывод о системной эквивалентности потенциалов P300 и P600.

Ключевые слова: системные процессы, афферентный синтез, дифференцированные действия, сенсомоторный выбор, категоризация слов, связанные с событием потенциалы, P300, P600.

В последние десятилетия для исследования активности головного мозга было разработано и внедрено много новых методов. Однако регистрация суммарной электрической активности мозга – электроэнцефалограммы (ЭЭГ) сохраняет свою популярность в разных областях нейронауки и клинической практики. Это обусловлено тем, что техника ЭЭГ является неинвазивной, относительно дешевой, простой в применении, доступной в разных условиях, и, самое главное, техника ЭЭГ,

в отличие от других методик, позволяет с высоким временным разрешением (в миллисекундных интервалах) анализировать активность головного мозга. Устойчивость электроэнцефалографических показателей активности мозга, наблюдаемых при многократном повторении определенного действия, позволила проводить статистическую обработку ЭЭГ методом усреднения ее фрагментов, связанных во времени с этим действием. Получаемые таким методом усредненные электрические потенциалы мозга получили название “связанные с событием потенциалы” (ССП). СПП состоят из ряда чередующихся позитивных и негативных компонентов. Насчитывается около

¹ Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-28-00229), ФГБУН Институт психологии РАН.

десятка этих компонентов, полученных в разных экспериментах, они узнаваемы и имеют общепринятые обозначения. Амплитуды и латентные периоды пиков компонентов ССП коррелируют с теми или иными характеристиками действий, во время которых развиваются эти потенциалы [19, 20, 26]. Поэтому сопоставление процессов, изучаемых в психофизиологии, в когнитивной психологии и психолингвистике с компонентами ССП в реальном режиме времени остается одним из привлекательных и перспективных методов изучения мозговой активности, связанной с этими процессами. По мнению Свик и соавторов [28], ССП позволяет сузить огромный концептуальный разрыв между психологическими теориями и точной нейрофизиологией.

Однако, простое сопоставление гипотетических информационных, когнитивных или лингвистических процессов с определенными компонентами ССП приводит к тому, что разные авторы в зависимости от задачи исследования и методологических взглядов соотносят один и тот же компонент ССП с разными процессами даже в простых задачах, связанных с ответами на сенсорные сигналы. Наглядным примером является выделение авторами, использующими одну и ту же информационную метафору, разных гипотетических процессов в такой экспериментальной модели как задача сенсомоторного выбора. Одни авторы считают, что компонентам ССП при выполнении этой задачи соответствуют последовательные стадии обработки информации [13], другие авторы сопоставляют развитие компонентов с последовательной активацией сенсорных и моторных каналов [18] или с последовательными трансляционными механизмами между стимулом и ответом [29]. В результате такого произвольного подхода к обозначениям процессов, выделяемых даже в достаточно простых психофизиологических экспериментальных моделях, создаются значительные трудности в идентификации компонентов ССП по их содержательной характеристике [17].

Такой же сложной является проблема сопоставления компонентов ССП с когнитивными процессами. Известно, что после того как в 1965 году Саттон с соавторами [27] описали поздний компонент *P300*, характеристики которого (латентный период и амплитуда пика) зависели не от физических особенностей сигнала, а от того, какое действие предпримет субъект в ответ на один из альтернативных сигналов, началась эра сопоставления поздних компонентов ССП с самыми разными гипотетическими когнитивными

процессами. Стремительный рост психофизиологических исследований с регистрацией ЭЭГ в последние годы привел к такому разнообразию сопоставлений поздних компонентов ССП с теми или иными когнитивными процессами, что в работах разных авторов появляются непреодолимые противоречия между теоретическими трактовками соответствия того или иного компонента ССП тому или иному когнитивному процессу [26]. Например, развитие *P300* связывают с такими когнитивными конструктами, как принятие решения, выбор мишени, сенсорная дискриминация, рассогласование, вызванное предъявлением неожиданного человеком сигнала, разрешение неопределенности, прогнозирование [25]. В разных работах одни и те же гипотетические когнитивные процессы могут сопоставляться с разными компонентами ССП и, наоборот, разные когнитивные процессы связывают с развитием одного и того же компонента ССП. В результате, более чем полувековые исследования компонентов ССП не привели к какому-то единому мнению об их происхождении и не установили однозначной связи этих компонентов с какими-либо психическими процессами [19, 20, 26]. Анализ работ по сопоставлению компонентов ССП с предполагаемыми когнитивными процессами показывает, что этих процессов насчитывается значительно больше, чем всех компонентов ССП. Мы считаем, что ни в традиционных подходах к психофизиологической проблеме, ни в когнитивной психологии нет каких-то единых понятий, которые бы охватили собой все гипотетические процессы, связываемые с тем или иным компонентом ССП.

Другая проблема заключается в возможности выявлять эквивалентные компоненты ССП, полученные в разных экспериментальных задачах. Ценность анализа электрической активности мозга с помощью ССП и сопоставление этой активности с поведенческими показателями и психическими процессами существенно возрастет, если будет выявлена эквивалентность компонентов ССП, полученных в разных экспериментальных моделях. Это позволит нам глубже понять происхождение и содержание каждого из них. Отрицательный ответ будет указывать на уникальность каждого ССП, связанного с выполнением конкретного действия, и ССП будут иметь иное научное значение для исследования активности мозга.

Важно отметить, что необходимость идентификации компонентов возникает и в случаях, когда сопоставляют ССП, полученные в экспериментах

на человеке и животных. Более того, широкое применение метода ССП в клинических исследованиях, несомненно, требует точного описания мозговых процессов, проявляющихся в тех или иных компонентах электрических потенциалов, а для этого необходимо решить вопрос об эквивалентности компонентов ССП [32].

Однако, как уже было сказано, сопоставление компонентов ССП с гипотетическими психическими, когнитивными или информационными процессами, предлагаемыми с позиций разных научных парадигм, приводят лишь к увеличению списка корреляций между физиологическими и психологическими процессами, но вряд ли приведут к определенному ответу. Остается одно – отказаться от прямого сопоставления компонентов ССП с гипотетическими психическими процессами и рассмотреть эту проблему с позиции другой научной парадигмы.

При решении вопроса об эквивалентности компонентов ССП, полученных в разных исследованиях, нужно определить показатель их эквивалентности. Прежде всего, мы исходим из общепринятого представления о том, что ЭЭГ – это суммарная составляющая электрической активности большой популяции нервных клеток. Следует отметить, что эта активность не хаотична. С позиции теории функциональных систем П.К. Анохина [3] на разных этапах активной жизнедеятельности организма те или иные нейроны образуют системы, необходимые для достижения определенного положительного приспособительного результата для организма. Каждая система формируется на основе и в тесном взаимодействии с ранее сформированными системами. Система никогда не реализуется одна. Системы всегда реализуются группами в тесном взаимодействии друг с другом. Сходной точки зрения придерживаются и другие авторы [21]. С позиций системно-эволюционного подхода, развивающего теорию функциональных систем П.К. Анохина, предложено решение психофизиологической проблемы, согласно которому в компонентах ССП отражается системная организация импульсной активности нервных клеток [1, 4, 6, 7, 11]. Более того, системная организация активности нервных клеток проявляется в особенностях поведения; внутренним же отражением этой организации являются психические процессы [8].

Согласно представлениям П.К. Анохина, системные процессы, обеспечивающие реализацию любого действия у человека и у животных, развиваются по единому сценарию [3]. Афферентный

синтез (АС) обеспечивает согласованную активность функциональных систем, сформированных на разных этапах развития организма, и, как результат, реализацию определенного действия, направленного на достижение полезно-приспособительного результата. Параметры достигнутого результата оцениваются в акцепторе результатов действия (нейрофизиологический субстрат образа действия) [3]. Результаты этой оценки влияют на формирование последующего действия. Поскольку организация системных процессов, обеспечивающая реализацию любых действий, является единой, то мы предлагаем сопоставлять компоненты ССП не с гипотетическими информационными или когнитивными процессами, а с описанными выше системными процессами организации нейронной активности. И показателем эквивалентности компонентов ССП, полученных при выполнении разных действий, будет связь этих компонентов с одним и тем же системным процессом.

Мы считаем, что системным процессом, наиболее удобным для изучения в эмпирических исследованиях, является АС. Ведь именно во время этого системного процесса происходит объединение систем, которые будут обеспечивать действие. Для объединения систем необходимо, чтобы их нейроны были активны [1, 6]. В результате между нейронами этих систем формируются связи, которые определяют особенности межсистемного взаимодействия, а именно: последовательность реализации тех или иных систем, что и будет определять внешне наблюдаемое поведение [6]. Иными словами, только во время АС возникает электрический потенциал, отражающий одновременную активность нейронов всех систем, обеспечивающих действие. Следовательно, если какой-либо из компонентов ССП будет иметь устойчивую связь с количеством одновременно активных систем, то этот компонент соответствует развитию АС.

В настоящей работе с позиции системно-эволюционного подхода проанализированы особенности действий (время действия, субъективная оценка сложности действия, ошибочные действия), направленных на выполнение двух разных задач выбора – задачи сенсомоторного выбора и задачи категоризации слов, а также зарегистрированы электрические потенциалы мозга, связанные с выполнением этих действий.

Целью исследования было выявление компонентов ССП, соответствующих процессам АС в ходе сенсомоторного выбора и категоризации слов.

Эксперимент 1. Сенсомоторный выбор

МЕТОДИКА

Участники исследования. В задаче сенсомоторного выбора принимали участие 50 человек (22 женщины и 28 мужчин в возрасте от 18 до 37 лет, медиана 21 год).

Процедура исследования. Участник исследования сидел перед монитором компьютера, на который с равной вероятностью в случайном порядке предъявляли один из двух альтернативных зрительных сигналов (“А” или “Б”). Каждый зрительный сигнал состоял из предъявления светлой вертикальной полосы на черном фоне экрана и последующего изменения (увеличения или снижения) ее высоты. Альтернативные зрительные сигналы “А” и “Б” представляли собой противоположное изменение высоты предъявленной вертикальной полосы (контрсбалансировано для разных участников исследования). Кроме того, в сигнале “А” интервал между появлением вертикальной полосы и её изменением составлял 700 мс, а в сигнале “Б” этот интервал составлял 950 мс. Участникам исследования необходимо было при изменении высоты вертикальной полосы как можно быстрее дать дифференцированный ответ – нажать соответствующую сигналу клавишу на клавиатуре (стрелку “вправо” или “влево”). Следующий сигнал предъявлялся через 1.5 сек после ответа на предыдущий сигнал. Всего участнику исследования предъявляли по 30 сигналов “А” и “Б” в случайном порядке. После завершения исследования участник письменно отвечал на следующие вопросы:

- 1) Заметили ли Вы ошибочные ответы и сколько примерно совершили ошибок?
- 2) На какой сигнал было легче отвечать?
- 3) Заметили ли Вы различия между сигналами “А” и “Б”?

Разница интервалов в 250 мс между появлением вертикальной полосы и её изменением в альтернативных сигналах служила скрытой подсказкой о появлении сигнала “Б” и тем самым облегчала участнику исследования прогнозирование сигнала “Б” по сравнению с сигналом “А”. Обычно для такой манипуляции используют традиционную процедуру “случайного шара” (*oddball paradigm*), в которой один из сигналов предъявляется значительно чаще (стандартный), чем другой (девиантный), и, следовательно, имеет более высокую степень правильного прогнозирования. Однако, в данной процедуре формируется “нервная модель стандартного стимула” по Е.Н. Соколову и имеет

место эффект повторения [12, 22]. В результате такой процедуры время ответа и его дисперсия на часто предъявляемый сигнал сокращаются быстрее, чем на редкий сигнал, что связано с большей готовностью отвечать на частый сигнал по сравнению с редким сигналом [22]. В предложенной в настоящем исследовании экспериментальной процедуре производится манипулирование только субъективной оценкой вероятности появления сигналов при сохранении их равновероятного предъявления.

Регистрация показателей. ЭЭГ регистрировали неполяризующимися хлорсеребряными электродами монополярно в отведениях $F3$, $F4$, Cz , $P3$, $P4$ по международной системе 10–20; индифферентным электродом служили объединенные электроды, прикрепленные к мочкам ушей. Выбор регистрируемых структур основан на многочисленных данных об их функциональном различии. Для контроля над движениями глаз регистрировали вертикальную и горизонтальную составляющие ЭОГ. Контактное сопротивление не превышало 5 кОм для ЭЭГ-электродов и 10 кОм для ЭОГ-электродов. Верхняя граница полосы пропускания регистрирующей системы составляла 70 Гц, постоянная времени – 10 сек.

Анализ результатов. Время от момента изменения вертикальной полосы до момента нажатия клавиши отчёта рассматривалось как время ответа. Сравнивали медианы времени ответов на сигналы “А” и “Б” по t -критерию для парных случаев. ССП получали при усреднении безартефактных фрагментов ЭЭГ, связанных с определенным ответом. Эпоха анализа составляла 1000 мс: 500 мс до референтной точки – момента изменения вертикальной полосы и 500 мс после этой точки. В качестве средней линии для ответа на изменение вертикальной полосы брали среднюю величину мгновенных амплитуд ЭЭГ в интервале 100 мс перед изменением вертикальной полосы. Такие ССП получали для каждого участника исследования и по отдельности для ответов на сигналы “А” и “Б”. Усредненные потенциалы анализировали визуально: определяли интервал, в котором наиболее выражены различия между потенциалами, связанными с разными сигналами; в этом интервале вычисляли средние мгновенных амплитуд от средней линии, которые сравнивали по t -критерию для парных случаев.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У всех участников исследования время ответа на сигнал “Б” было достоверно короче времени

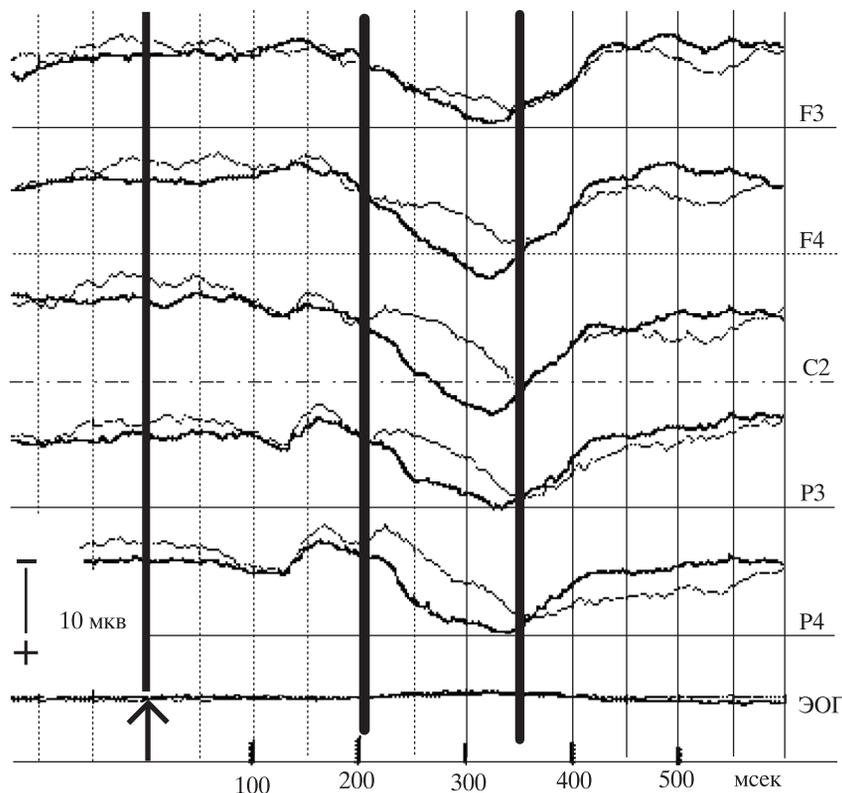


Рис. 1. Пример потенциалов, связанных с ответами на сигнал “Б” (толстая линия) и на сигнал “А” (тонкая линия) (участник исследования SOZ).

ответа на сигнал “А” и составляло соответственно 315.8 ± 30.7 мс и 376.6 ± 52.5 мс ($t = 12.113$, $df = 49$, $p < .001$). Все участники исследования совершали меньше ошибочных действий на сигнал “Б”, и им было легче на него отвечать, чем на сигнал “А”.

В усредненных потенциалах мозга, связанных с ответами на сигналы “А” и “Б” наиболее выраженным и устойчивым был компонент P300. Было проведено сравнение P300 для ответов на сигналы “А” и “Б”. Анализ средних мгновенных амплитуд показал, что передний фронт P300 (в интервале от 200 до 350 мс) имеет выраженный негативный сдвиг в потенциалах, связанных с ответами на сигнал “А”, по сравнению с P300, связанным с ответом на сигнал “Б” ($t = 5.6$, $df = 49$, $p < .001$) (рис. 1).

На рис. 1 видно (см. интервал между жирными вертикальными полосами), что передний фронт P300, связанный с ответом на сигнал “А”, развивается более негативно (имеет меньшую амплитуду), чем P300, связанный с ответом на сигнал “Б”. Кроме того, латентный период пика P300, связанного с ответом на сигнал “А”, является более длительным, чем у P300, связанного с ответом на сигнал “Б”.

Эксперимент 2. Категоризация слов

МЕТОДИКА

Участники исследования. В исследовании участвовали 50 человек (24 мужчины и 26 женщин в возрасте от 18 до 25 лет, медиана 20 лет).

Процедура исследования. Категоризация слов проводилась с использованием методики семантической преднастройки. Участникам исследования в случайном порядке и равновероятно в течение 200 мс предъявлялось одно из двух слов-праймов, обозначающих определенную категорию (“организмы” или “предметы”). Через 750 мс после предъявления слова-прайма предъявлялось слово-мишень, обозначающее конкретный предмет или организм. Слова-мишени были примерно одинаковыми по частотности и предъявлялись в случайном порядке. В ответ на предъявление слова-мишени участнику исследования нужно было дать дифференцированный ответ, а именно, быстрым нажатием той или другой клавиши (стрелка “влево” или “вправо”) нужно было указать, соответствует или не соответствует категориально предъявленное слово-мишень преднастройке – слову-прайму (рис. 2). Всего в случайном поряд-

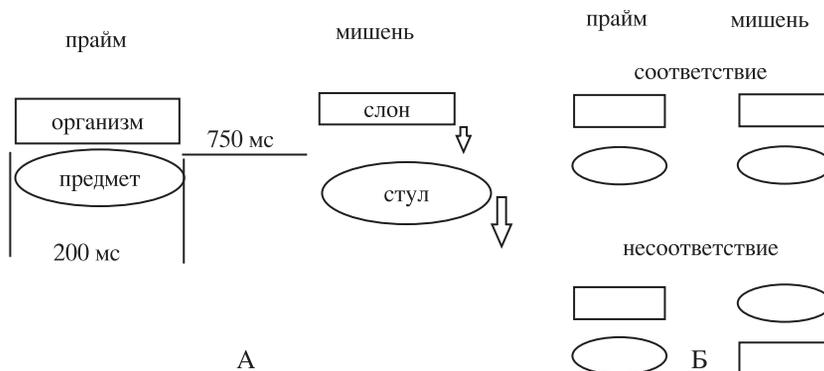


Рис. 2. А – схема процедуры категоризации слов с использованием преднастройки. Стрелки вниз – момент нажатия клавиши. Б – варианты последовательного предъявления слова-прайма и слова-мишени.

ке предъявлялось по 30 разных слов-мишеней, категориально соответствующих одному из двух слов-праймов. В данном эксперименте предполагалось, что в ситуации несоответствия слова-мишени слову-прайму должны активироваться системы, связанные с обеими категориями слов (“организмы” и “предметы”), тогда как при категориальном соответствии слова-мишени слову-прайму будут активироваться системы, связанные только с одной категорией слов (“организмы” или “предметы”).

Регистрация показателей. У участников исследования сравнивали время категоризации каждого слова-мишени – время от момента предъявления слова-мишени до момента нажатия клавиши отчета. Также анализировались количество ошибочных категоризаций и субъективный отчет о степени сложности категоризации. В ходе исследования у участников регистрировали ЭЭГ-потенциалы в отведениях $F3$, $F4$, $P3$, $P4$ и Cz (по международной системе 10–20). ССП получали при усреднении безартефактных фрагментов от момента предъявления слова-мишени в следующих ситуациях: а) при соответствии и при несоответствии между словом-праймом и слова-мишенями, б) при соответствии слова-прайма и слов-мишеней, обозначающих организмы, и при соответствии слова-прайма и слов-мишеней, обозначающих предметы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Время категоризации составляло для разных участников исследования от 500 до 2000 мс. Его распределение значимо отличалось от нормального ($Z = 24.87$, $p < .001$). Для того, чтобы можно было применять параметрический метод анализа времени категоризации, его показатели были нормализованы методом Тьюки. После этой процеду-

ры полученное распределение не отличалось от нормального распределения.

В ходе анализа результатов был обнаружен эффект преднастройки. Этот эффект проявлялся в том, что время категоризации было достоверно короче в случае категориального соответствия слова-мишени слову-прайму по сравнению с временем категоризации слова-мишени, категориально не соответствовавшей слову-прайму ($t = 4.9$, $p < .001$).

Сопоставление времени категоризации в случае соответствия слова-мишени слову-прайму показало, что время категоризации слов, обозначающих организмы, достоверно короче времени категоризации слов, обозначающих предметы (*post-hoc* анализ, $p < .001$). По отчетам участников исследования им сложнее было категоризовать слова, обозначающие предметы. Следует отметить, что при несоответствии слова-мишени слову-прайму время категоризации для обеих комбинаций несоответствия достоверно не различалось, но было значительно выше, чем время категоризации при соответствии слова-мишени слову-прайму ($t = 5.17$, $p < .001$, сравнение для слов, обозначающих предметы).

При визуальном анализе ССП оказалось, что наиболее устойчивым компонентом является позитивный компонент $P600$. Анализ мгновенных амплитуд ССП в интервале от 400 до 640 мс по выборке из 40 участников исследования показал, что фронт $N400$ – $P600$ достоверно негативнее у потенциала, связанного с категоризацией слова-мишени, не соответствующего слову-прайму ($t = 5.65$, $df = 38$, $p < .001$) (рис. 3.1). При этом этот фронт достоверно негативнее при категоризации слов, обозначающих предметы, нежели при категоризации слов, обозначающих организмы ($t = 3.6$, $df = 38$, $p < .001$) (рис. 3.2).

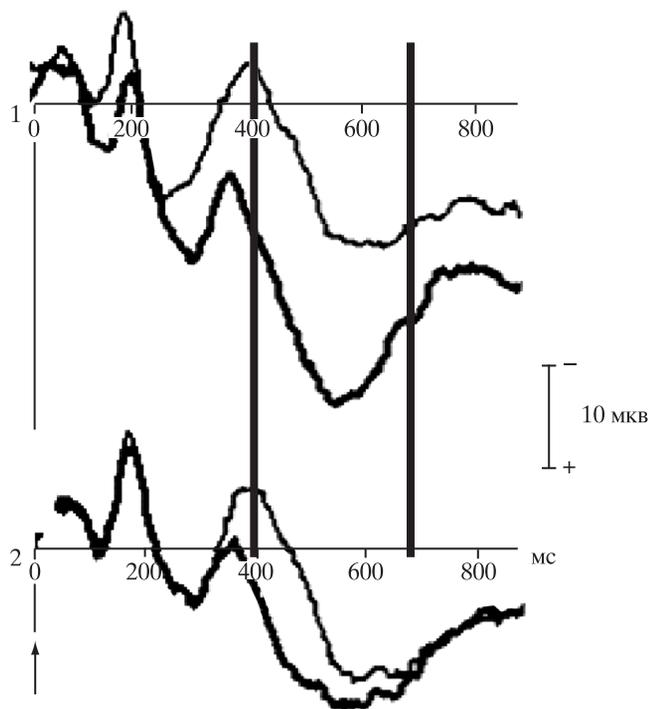


Рис. 3. Потенциалы мозга, связанные с категоризацией слова-мишени (общее усреднение по отведениям *F3, F4, Cz, P3, P4* у участника *ВНР*): 1. При соответствии слова-мишени слову-прайму – жирная линия, при несоответствии слова-мишени слову-прайму – тонкая линия ($n = 30$). 2. При соответствии слова-мишени слову-прайму: категоризация организмов – жирная линия; категоризация предметов – тонкая линия ($n = 28$). Стрелка указывает момент предъявления слова-мишени. Интервал 400–640 мс обозначен вертикальными линиями.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Я.А. Пономарев пишет: “Большинство понятий, используемых современной психологией, приурочено либо к описательно-объяснительному, либо к эмпирическому типу знания. Таковы, например, понятия: ощущение, восприятие, память, воображение, мышление, познание, речь, внимание, интеллект, эмоция, воля, деятельность, действие, задача, проблема, цель, мотив, потребность... и т.п. Все они отображают конкретные явления. **Однако при абстрактно-аналитическом подходе предметом исследования становится не само по себе конкретное явление, а структурный уровень его организации**” [9, с. 208]. Системно-эволюционный подход рассматривает структурно-динамический уровень организации поведения, а именно взаимодействия между функциональными системами, вовлеченными в обеспечение поведения. По-видимому, разные аспекты межсистемных отношений проявляют себя в виде тех или иных психических процессов.

Исучаемый в настоящем исследовании системный процесс – афферентный синтез, отражает необходимый этап в межсистемных отношениях, а именно установление синаптических связей между нейронами разных систем, вовлекаемых в обеспечение действия [5, 6]. Выбор для изучения именно этого системного процесса обусловлен тем, что, во-первых, в ходе данного процесса активируются все системы будущего действия и, во-вторых, можно экспериментально контролировать количество одновременно активных систем (одного уровня).

Участники исследования выполняли разные задачи выбора из двух альтернатив – сенсомоторный выбор и категоризация слова. В первой задаче участники исследования выполняли дифференцированное действие – быстро нажимали клавишу, соответствующую по инструкции тому или другому простому зрительному сигналу. Во второй задаче они быстро нажимали соответствующую клавишу в ответ на визуальное предъявление слова, обозначающего живой организм или предмет. Обе задачи выбора обеспечиваются определенными наборами взаимодействующих между собой функциональных систем. Взаимодействие между системами формируется во время общего для всех систем АС, когда устанавливаются эффективные синаптические связи между нейронами этих систем. То есть, во время АС активируются все системы, которые обеспечивают достижение результата данного действия. Причем в АС также активны и те системы, которые будут исключены из обеспечения действия [6]. Количество одновременно активных систем при выполнении обеих задач контролировалось в настоящем исследовании путём создания определенных условий.

Задача сенсомоторного выбора. В начале предъявления любого сигнала, то есть общей для сигналов “А” и “Б” светлой полоски, участник прогнозировал появление одного из изменений (уменьшение или увеличение) высоты этой полоски. Прогноз зависит от ранее предъявляемых сигналов и получил название “эффект последовательности” [6, 22]. Можно предположить, что из памяти извлекаются все системы, которые будут обеспечивать ответ на прогнозируемый сигнал, но при ошибочном прогнозе происходят разные системные процессы для сигналов “А” и “Б”. Если участник ждал появления сигнала “Б”, а был предъявлен сигнал “А”, то происходит рассогласование, и одновременно с системами, связанными с ошибочно прогнозируемым сигналом, из памяти извлекаются системы, связанные с предъявленным сигналом. Полученное в на-

стоящем исследовании уменьшение амплитуды (негативный сдвиг) переднего фронта $P300$ в сигнале “А” по сравнению с сигналом “Б” может отражать активность двух оппонентных наборов систем в АС. Если же участник ждал появления сигнала “А”, а был предъявлен сигнал “Б”, то рассогласование из-за ошибки происходило ещё до изменения полосы. Дело в том, что в представленной в настоящем исследовании задаче сенсомоторного выбора разница в интервалах между предъявлением и изменением полосы в альтернативных зрительных сигналах приводила к тому, что спустя 700 мс с момента предъявления полосы и отсутствии сигнала “А” вероятность правильного прогнозирования сигнала “Б” (соответствующего изменению высоты полосы) начинала возрастать, а вероятность ошибочного прогнозирования сигнала “А” – падать [6]. Это означает, что полученный участником промежуточный результат (отсутствие изменения полосы спустя 700 мс после её появления) приводил к смене набора активных систем: системы, обеспечивающие ответ на сигнал “А”, становились неактивны, и к моменту изменения высоты полосы становились активны системы, обеспечивающие ответ на сигнал “Б”.

Пока не изучен механизм взаимодействия систем оппонентных действий в АС, но на это взаимодействие необходимо больше времени, чем на взаимодействие систем одного действия, что подтверждается тем, что время ответа на сигнал “А” достоверно больше времени ответа на сигнал “Б”. Как было обнаружено в настоящем исследовании, с объемом одновременно активных систем коррелирует амплитуда переднего фронта $P300$, связанного с ответом в задаче сенсомоторного выбора. При увеличении числа одновременно активных систем происходит снижение амплитуды переднего фронта компонента $P300$. Следовательно, $P300$ манифестирует развитие АС дифференцированного действия на предъявленный сигнал.

Категоризация слов. При категориальном несоответствии слова-мишени слову-прайму в задаче категоризации слов эти слова активируют два набора систем, связанных с двумя категориями, в результате время категоризации слов-мишеней в этой ситуации достоверно больше, чем в ситуации категориального соответствия слов-мишеней слову-прайму, когда оба слова активируют только один набор систем. Причем при обоих видах категориального несоответствия (рис. 2Б) время категоризации одинаково, что может указывать на то, что в нашей задаче при несоответствии сло-

ва-прайма и слова-мишени всегда активируются одни и те же наборы систем. И в этой ситуации выявляется компонент ССП, характеристики которого устойчиво связаны с количеством одновременно активных систем. Это позитивный компонент $P600$. При увеличении количества активных систем, наблюдаемом при категориальном несоответствии слова-прайма и слова-мишени, имеет место негативный сдвиг переднего фронта этого компонента (рис. 3.1).

В ходе сравнения категоризации слов при соответствии слова-прайма и слова-мишени было обнаружено, что время категоризации слов, обозначающих предметы, достоверно больше времени категоризации слов, обозначающих живые организмы. Кроме того, передний фронт $P600$, связанный с категоризацией слов, обозначающих предметы, достоверно негативнее переднего фронта $P600$, связанного с категоризацией слов, обозначающих организмы (рис. 3.2). На основании этих данных можно предположить, что в индивидуальном опыте участников исследования активируется значительно больше систем, связанных со знанием предметов, чем систем, связанных со знанием живых организмов. Данное предположение соответствует данным, полученным Вольфом с соавторами, которые провели анализ частотности употребления слов, указанных в разных изданиях оксфордского словаря с XVI по XX век, и выявили значительное сокращение в речи на протяжении XX века слов, обозначающих организмы, и существенное увеличение слов, обозначающих объекты и предметы [30]. С применением магнитно-резонансной томографии было показано, что при воспоминании предметов активируется значительно больше областей мозга, чем при воспоминании организмов [31].

На основании результатов настоящего исследования можно сделать вывод о том, что $P300$ и $P600$ отражают процессы АС, и поэтому они системно эквивалентны. В литературе находят разные связи между этими компонентами и когнитивными конструктами. Так, разные авторы связывают компонент $P300$ с обновлением рабочей памяти в связи с реалиями внешней среды, категоризацией стимула, завершением когнитивного процесса, принятием решения, выбором мишени, сенсорной дискриминацией, процессами рассогласования, разрешением неопределенности и т. п. [16, 19, 20, 25, 26]. Все разнообразие корреляций этих компонентов с предполагаемыми разными авторами процессами можно объяснить тем, что эти процессы являются лишь ас-

пектами объединения и взаимодействия систем в АС.

Попытки дать интегральную, системную, оценку компонентам ССП предпринимались и раньше [2, 4, 10]. Так, Александров и Максимова указывали на то, что все конструкты, коррелирующие с *P300*, представляют собой психологические описания смены состояния “субъекта поведения”, которое можно связать с конкретным составом систем двух сменяемых состояний “субъекта поведения” [1, 11]. Однако, ограниченность экспериментальных процедур не позволила авторам в то время выявить *P600* и дать этому компоненту системную оценку, что могло привести их к идее об эквивалентности *P300* и *P600*. Компонент *P600* может быть зарегистрирован только при выполнении более сложных задач, таких как категоризация слов в нашем исследовании, обнаружение нарушений в синтаксической структуре предложений или рассогласования с семантическим ожиданием [14, 15], а также обнаружение нарушения математических правил [23].

Следует отметить, что идея об эквивалентности позитивных компонентов *P300* и *P600* появилась в конце 1990-х годов. Причем одни авторы утверждали, что эта идея является ложной [24], тогда как другая группа исследователей на основании анализа собственных результатов и критики аргументов Остерхаута с соавторами [24] пришла к заключению об эквивалентности этих потенциалов по целому ряду признаков [14, 15]. Как считают данные авторы, основным фактором, способствующим появлению *P300* и *P600*, являются субъективная вероятность событий и основанное на ней прогнозирование и планирование действия. С системных позиций этот фактор может быть рассмотрен как один из аспектов межсистемных отношений в афферентном синтезе: неточное прогнозирование простого сигнала или нарушения синтаксических или арифметических правил сопровождается коррекцией прогнозирувавшихся действий с извлечением из памяти дополнительного набора систем.

ВЫВОДЫ

При выполнении участниками исследования задачи сенсомоторного выбора и категоризации слов экспериментально контролировался системный процесс – афферентный синтез действия, а именно количество одновременно активных систем, объединяющихся для реализации действия. В электрических потенциалах мозга, связанных с действиями выбора и категоризации, были выяв-

лены компоненты *P300* и *P600*, соответственно, снижение амплитуды переднего фронта которых было связано с увеличением количества одновременно активных систем. Предполагается, что *P300* и *P600* отражают мозговые процессы, связанные с афферентным синтезом в разных действиях, поэтому данные компоненты являются системно эквивалентными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров И.О., Максимова Н.Е. Функциональное значение колебания *P300* // Психол. журн. 1985. Т. 6. № 3. С. 86–95.
2. Александров Ю.И., Самс М., Лавикайнен Ю., Рейникайнен К., Наатанен Р. Зависимость свойств, связанных с событиями потенциалов от возраста элементов субъективного опыта, актуализируемых при категоризации слов родного и иностранного языков // Психол. журн. 1997. Т. 18. № 1. С. 133–145.
3. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональных систем. М.: Наука, 1978.
4. Безденежных Б.Н. Динамика ЭЭГ-потенциалов при выполнении задачи на внимание // Психол. журн. 1993. Т. 14. № 1. С. 120–130.
5. Безденежных Б.Н. *P300* как показатель системных процессов // Психология: состояние и перспективы исследований. Часть 2 (Материалы юбилейной научной конференции ИП РАН, 28–29 января 2002 г.). М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2002. С. 155–166.
6. Безденежных Б.Н. Динамика взаимодействия функциональных систем в структуре деятельности. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2004.
7. Гаврилов В.В. Соотношение ЭЭГ и импульсной активности нейронов у кроликов в поведении // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. Под ред. В.Б. Швыркова. М.: Наука, 1987. С.33–44.
8. Ломов Б.Ф., Швырков В.Б. Вступление к книге “Теория функциональных систем в физиологии и психологии”. М.: Наука, 1978. С. 3–10.
9. Пономарев Я.А. Психология творчества. М.: Наука, 1976.
10. Швырков В.Б. Введение в объективную психологию: Нейрональные основы психики: Избранные труды. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2006.
11. Aleksandrov I., Maksimova N. *P300* and psychophysiological analysis of the structure of behavior // Electroencephalography and clinical Neurophysiology. 1985. 61. P. 548–558.
12. Bertelson P., Tisseyre F. Choice reaction time as a function of stimulus versus response relative frequency of occurrence // Nature. 1966. V. 212. P. 1069–1070.

13. *Coles M.G.H., Gratton G., Fabiani M.* Event-related brain potentials // In: Principals of psychophysiology: physical, social, and inferential elements // Eds. Cacioppo J.T., Tassinari L.G. Cambridge, New York, Port Chester: Cambridge University Press, 1990. P. 413–455.
14. *Coulson S., King J.W., Kutas M.* Expect the unexpected: event-related brain response to morphosyntactic violations // Language and cognitive processes. 1998. Vol. 13. № 1. P. 21–58.
15. *Coulson S., King J.W., Kutas M.* ERPs and domain specificity: beating a straw horse // Language and cognitive processes. 1998. Vol. 13. № 6. P. 655–672.
16. *Hruby T., Marsalek P.* Event-Related Potentials-the P3 Wave // Acta Neurobiol. Exp. 2003. Vol. 63. P. 55–63.
17. *Gaillard A.W.K.* Problems and paradigms in ERP research // Biological Psychology. 1988. Vol. 26. P. 91–109.
18. *Gratton G., Coles M.G.H., Sirevaag E.J., Eriksen Ch.W., Donchin E.* Pre- and post stimulus activation of response channels: a psychophysiological analysis // Journal of experimental psychology: Human Perception and Performance. 1988. Vol. 14. № 3. P. 331–344.
19. *Fabiani M., Gratton G., Coles M.* Event-related brain potentials. Methods, theory and applications // Handbook of Psychophysiology. 2nd ed. Eds. Cacioppo J.T., Tassinari L.G., Berntson G.G. Cambridge University Press. 2000. P. 53–84.
20. *Fonaryova A., Dove G., Maguire M.* Linking brainwaves to the brain: an ERP primer // Developmental neuropsychology. 2005. Vol. 27 (2). P. 183–215.
21. *Kim J., Baxter M.* Multiple brain memory systems: the whole does not equal the sum of its parts // Trends in Neurosciences. 2001. Vol. 24. № 6. P. 324–328.
22. *LaBerge D., Tweedy J.R.* Presentation probability and choice time // Journal of Experimental Psychology, 1964. V. 68. № 5. P. 477–481.
23. *Niñez-Peña M., Honrubia-Serrano M.* P600 related to rule violation in an arithmetic task // Cognitive Brain Research. 2004. 18. P. 130–141.
24. *Osterhout L., McKinnon R., Bersick M., Corvey V.* On the language – specificity of the brain response to syntactic anomalies: Is the syntactic positive shift a member of the P300 family? // Journ. of cognitive neuroscience. 1996. Vol. 8. P. 507–526.
25. *Picton T.* The P300 wave of the human event-related potential // Journ. of Clinical Neurophysiology. 1992. Vol. 9. P. 456–479.
26. *Picton T., Bentin S., Berg P., Donchin E., Hillyard S., Johnson R., Miller G., Ritter W., Ruchkin D., Rugg M., Taylor M.* Guidelines for using human event-related potentials to study cognition: Recording standardization and publication criteria // Psychophysiology. 2000. Vol. 37. P. 127–152.
27. *Sutton S., Braren M., Zubin J., John E.R.* Information delivery and the sensory evoked potential // Science. 1965. Vol. 150. P. 1187–1188.
28. *Swick D., Kutas M., Neville H.* Localizing the Neural Generators of Event-Related Brain Potentials // Localization and Neuroimaging in Neuropsychology. Academic Press, Inc. 1994. P. 73–121.
29. *Welford A.T.* Fundamentals of skill. London: Methuen, 1968.
30. *Wolff P., Medin D.L., Pankratz C.* Evolution and de-volution of folk biological knowledge // Cognition. 1999. V. 73. № 2. P. 177–204.
31. *Vitali P., Abutalebi J., Tettamanti M.* Generating animal and tool names: an fMRI study of effective connectivity // Brain and Language. 2005. Vol. 93. P. 32–45.
32. *Vanhaudenhuyse A., Laureys S., Perrin F.* Cognitive event-related potentials in comatose and post-comatose states // Neurocrit. Care. 2008. Vol. 8. P. 262–270.

SYSTEM EQUIVALENCE OF BRAIN POTENTIALS *P300* AND *P600* IN SENSORY-MOTOR SELECTION TASKS AND WORDS CATEGORIZATION

B. N. Bezdenezhnykh

Dr. Sci. in Psychology, Leading Staff Researcher, V.B. Shvyrkov laboratory of Psychophysiology, Federal State-financed Establishment of Science, Institute of Psychology RAS, Moscow

Actual for psychophysiology problem of revealing identical by content brain electrical potentials has been solved in the present research by means of comparison of potentials with system processes (according to P.K. Anohin), that are invariant for different actions. Components of event-related potentials corresponding to the processes of afferent synthesis were examined. It was hypothesized that the component of evoked potentials that has stable association with the number of simultaneously active systems corresponds to the process of afferent synthesis. Two empirical studies with EEG registration are described. In the first study (50 participants, aged 18–37, 22 females and 28 males), sensory-motor selection task was set: two equiprobable alternative visual signals were presented and the participants predicted their occurrence with different probability. In the second study (50 persons aged 18–25, 24 females and 26 males) the sample categorized target words that designated specific object or living object with previous semantic priming. Two prime-words used for priming (“organisms” and “objects”) were presented in random order. In sensory-motor selection task, it was revealed that the amplitude of the frontal slope of *P300* related to the answer on subjectively less probable signal, was significantly less than the amplitude of the frontal slope of *P300* related to the performance on more probable signal.

In categorization task, it was revealed that the amplitude of the frontal slope of *P600* related to target-words' categorization when the prime word was different, was less than the amplitude of the frontal slope of *P600* related to target-words' categorization when prime word corresponded to the latter.

The arguments for conception that the decrease of the amplitude of the frontal slope of *P300* and *P600* components characterizes the increase of the number of simultaneously active systems in the individual experience of participants of the study are adduced. Based on the results, the conclusion about system equivalence of *P300* and *P600* potentials was drawn.

Key words: system processes, afferent synthesis, differentiated actions movements, sensomotor choic, categorization of words, event-related potentials, *P300*, *P600*.