

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ КОЛЕБАНИЯ  $P_{300}$ *Александров И. О., Максимова Н. Е.*

Среди многочисленных феноменов, найденных в психофизиологических исследованиях поведения и психики, особое место принадлежит так называемому колебанию  $P_{300}$ . Пристальное внимание психофизиологов к  $P_{300}$  связано с несомненной эндогенностью этого колебания, богатством психологических коррелятов и высокой экологической валидностью [8, 22]. В последнее время при использовании  $P_{300}$  как инструмента исследования все более актуальной становится необходимость выяснения функционального значения этого колебания. Следует подчеркнуть, что именно обширный список коррелятов, найденных разными авторами, явился причиной возникновения проблемы «феномена  $P_{300}$ », решение которой, как предполагается, состоит в определении общего фактора, объясняющего все свойства и парадоксы  $P_{300}$ .

Предполагается, что этот фактор может быть выявлен, с одной стороны, через определение общего психологического смысла события в поведении, с которым связано появление  $P_{300}$  в разнообразных экспериментальных ситуациях, и, с другой — через анализ нейрональной активности, лежащей в основе этого явления [16, 22]. Под «общим психологическим смыслом» понимается обычно нахождение таких психологических описаний всех ситуаций, где имеет место  $P_{300}$ , содержащие общий «процесс» или «функцию», «коррелятом» которой и можно было бы считать колебание  $P_{300}$ . Нейрональная же активность должна быть привлечена для выяснения генеза и подкорковых «источников» этого колебания [22].

С позиций психофизиологической концепции поведения, основанной на теории функциональной системы [3, 4], ни «чисто психологическое» описание поведения, ни «чисто физиологическое» описание мозговых процессов неправомерны, так как в основе поведения лежат качественно специфические системные процессы, субстрат которых — элементарные физиологические процессы, а информационное содержание — свойства и отношения внешних объектов [10, 11]. Как показано в работах многих авторов, нейроны во всех областях коры мозга функционально специализированы относительно различных аспектов поведения [2, 12, 18, 21]; эта специализация отражает, по-видимому, существование в структуре памяти фиксированных функциональных систем и межсистемных отношений [11]. Специфика поведения, т. е. его психологическая характеристика и организация физиологических процессов, определяется в рамках этого подхода спецификой состава извлеченных из памяти систем и их отношений.

Задача работы заключалась в том, чтобы решить проблему функционального значения  $P_{300}$  на основе описания структуры систем и динамики их отношений, составляющих основу поведения, в ситуации, характерной для регистрации колебания  $P_{300}$ .

В отдельных сериях экспериментов предполагалось идентифицировать колебание  $P_{300}$  традиционными способами у человека и попытаться

ся выявить аналог этого колебания в ЭЭГ животных; если такой аналог в ЭЭГ животных существует, то попытаться выяснить его системное психофизиологическое значение на основе анализа активности корковых нейронов, поскольку об извлечении из памяти тех или иных систем в настоящее время можно судить главным образом по активности системоспецифичных нейронов. В качестве экспериментальной модели была использована ситуация обнаружения сигнала, которая широко применяется при исследовании колебания  $P_{300}$  и достаточно проста, чтобы быть модифицированной для опытов с животными.

## МЕТОДИКА

В экспериментах и с человеком и с животными для задания ситуации обнаружения был использован метод границ в восходящем варианте. Предъявлялись серии бесшумных вспышек света (по 4—7 в серии) нарастающей интенсивности (от  $10^{-5}$  до  $10^{-2}$  нт) с интервалами между вспышками 1 или 1,2 с. Длительность вспышек составляла 50 мс. Диапазон изменения яркости подбирался так, чтобы могла быть обнаружена лишь третья или четвертая вспышка света в серии. Опыты проводились в тщательно затемненном помещении после 30 мин темновой адаптации.

Данная модификация метода границ дает возможность выделить правильные ответы, ложные тревоги и пропуски сигнала. Феноменологически поведение при обнаружении сигнала может быть представлено как последовательность двух этапов: наблюдения и отчета. Тогда правильный ответ может быть описан как смена этих этапов в соответствии с предъявлением сигнала, ложные тревоги — как смена этапов при отсутствии сигнала, а пропуски — как отсутствие смены этапов при предъявлении сигнала.

В экспериментах с человеком (10 испытуемых) инструкцией задавалось, фиксируя взгляд на заданной точке, как можно быстрее нажимать на кнопку при появлении вспышки света и отчитываться об особенностях выполнения инструкции в каждом случае. Интервал наблюдения начинался предупреждающим звуковым сигналом, после которого через 1—4 с предъявлялась серия вспышек света. При выполнении испытуемыми задачи обнаружения сигнала регистрировались следующие показатели: 1) ЭЭГ в семи монополярных отведениях —  $F_3, F_4, P_3, P_4, O_1, O_2, C_2$ ; референтным служил объединенный ушной электрод (характеристики записи ЭЭГ: постоянная времени — 2 с, верхняя граница полосы пропускания усилителей — 1 кГц); 2) ЭОГ для контроля артефактов; электроды располагались в назальной части нижнего и в височной части верхнего края глазницы; 3) механограмма нажатия на кнопку; конструкция кнопки позволяла регистрировать как усилие при нажатии кнопки после обнаруженной вспышки света, которое задавалось инструкцией и составляло  $\sim 3$  кг, так и «микроусилия» — от 30 г период ожидания сигнала; 4) отметки предъявления вспышек света. В качестве усилителей использовались стандартные блоки «Nihon Kohden».

В ходе эксперимента данные записывались в магнитную память лабораторной мини-ЭВМ с дискретностью 5 мс. Для обработки отбирались безартефактные отрезки записи. ЭЭГ усреднялась от момента предъявления обнаруженных и не обнаруженных вспышек света, а также от начала нажатия на кнопку при обнаружении вспышки света.

Опыты с животными проведены на 10 кроликах. Животных обучали ожидать предъявления вспышек света, сохраняя неподвижность, на специальной площадке, при появлении вспышки света подходить к педали и, нажимая на нее, получать порцию пищи. Правильное обнаружение в экспериментах с животными определялось как побежка кролика к педали после вспышки света с латентным периодом (ЛП) 150—700 мс, что совпадает с размахом распределения ЛП побежки кролика к педали на одиночную вспышку света такой же интенсивности в контрольной серии. Вспышка света, предшествующая началу побежки, рассматривалась как обнаруженная. В опытах регистрировали: отметки предъявления вспышек света, нажатия на площадку и педаль, захвата пищи; актограмму движения головы (с помощью фотозлектрической методики) или ЭМГ шейных или жевательных мышц (с помощью вживленных биполярных электродов). ЭЭГ зрительной области коры регистрировали при помощи вживленных игольчатых электродов в полосе до 1 кГц, постоянная времени — 2 с, референтный электрод размещался в кости над носовой пазухой. Спайковую активность нейронов регистрировали по методике Ю. В. Гринченко и В. Б. Швыркова [7] в зрительной и моторной областях коры (координаты соответственно E—9 и A+3 по атласу Монье и Ганглоф). Спайковую активность нейронов и ЭЭГ регистрировали у одних и тех же животных в разных экспериментах.

Данные в процессе эксперимента записывались на магнитную ленту, а затем вводились в магнитную память лабораторной мини-ЭВМ (непрерывный сбор с дискретностью 5 мс). Обработка показателей состояла в усреднении ЭЭГ-потенциалов и построении гистограмм активности нейронов от моментов предъявления обнаруженных и не обнаруженных вспышек света и от начала движения кролика к педали. «Активацией» считалось возрастание частоты спайков не менее чем на 50% относительно активности данного нейрона на других этапах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Анализ ЭЭГ человека.** При усреднении ЭЭГ от обнаруженной вспышки света у человека при правильных ответах найдено, что этапу наблюдения соответствует медленное негативное отклонение, которое завершается после обнаруженной вспышки негативно-позитивным потенциалом (рис. 1, I). Высокоамплитудный позитивный компонент этого потенциала весьма сходен у всех испытуемых и имеет следующие средние для всей группы испытуемых характеристики: ЛП начала позитивизации 290—340 мс, максимума 470—640 мс (размах соответствует средним значениям для разных отведений), амплитуду при измерении от пика до пика 14—25 мкВ, при этом максимальные значения амплитуды потенциала наблюдаются в отведениях  $C_z$ ,  $P_3$ ,  $P_4$  (рис. 1, II), что соответствует центропаритетальному распределению.

Развитие позитивного колебания в данной ситуации совпадает по времени с нажатием на кнопку на этапе отчета. Усреднение ЭЭГ от начала движения при обнаружении показало, что по группе испытуемых начало позитивизации потенциала распределено на интервале, который начинается за 200 мс и кончается через 50 мс после начала движения, что показывает отсутствие точного соответствия начала позитивного колебания и начала нажатия на кнопку. Об этом же говорит незначимость выборочных коэффициентов корреляции между средними величинами начала движения и начала позитивизации потенциала, рассчитанных для каждого испытуемого и составляющих 0,2—0,38 для разных отведений.

Следует отметить одну из особенностей поведения испытуемых на этапе наблюдения: в этот период у всех испытуемых наблюдались нажатия на кнопку, в том числе и фазические, усилием до  $\sim 300$  г (рис. 1, I, 2), о которых испытуемые никогда не отчитывались, даже при специальном опросе. Однако в связи с этими движениями высокоамплитудного позитивного потенциала не наблюдалось. Такого потенциала не было найдено и в соответствии со вспышками, предшествующими обнаруженной.

Поскольку вероятность ложных тревог составляла 0,02 (в среднем для группы испытуемых), т. е. в данных экспериментальных условиях они наблюдались довольно редко, то для ЭЭГ-анализа этих исходов обнаружения оказалось зарегистрировано недостаточно.

При пропусках сигнала усреднение ЭЭГ от необнаруженных вспышек света показало отсутствие потенциала, имеющего какое-либо сходство с позитивностью, найденной при обнаружении сигнала, хотя яркости вспышек при этих исходах были одинаковы (рис. 1, III).

**Анализ ЭЭГ кролика.** При правильном ответе в ЭЭГ-активности кролика, усредненной от момента обнаруженной вспышки света, выделяется высокоамплитудный позитивный потенциал с ЛП начала 170 мс и максимума 460 мс, завершающий негативное отклонение. При усреднении ЭЭГ от начала движения кролика к педали оказывается, что развитие этого потенциала протекает уже на фоне начавшегося движения (рис. 2, I).

В ложных тревогах при усреднении ЭЭГ от начала движения кролика при побеге к педали наблюдается позитивный потенциал, находящийся в таком же отношении к началу движения (рис. 2, II). Сопоставление потенциалов, усредненных от начала движения к педали при правильном ответе и ложных тревогах, по  $t$ -критерию Стьюдента не показало достоверных различий в форме этих колебаний даже для уровня  $p=0,2$ .

При усреднении ЭЭГ от необнаруженных вспышек света при пропусках сигнала не было выявлено высокоамплитудного позитивного колебания (рис. 2, III).

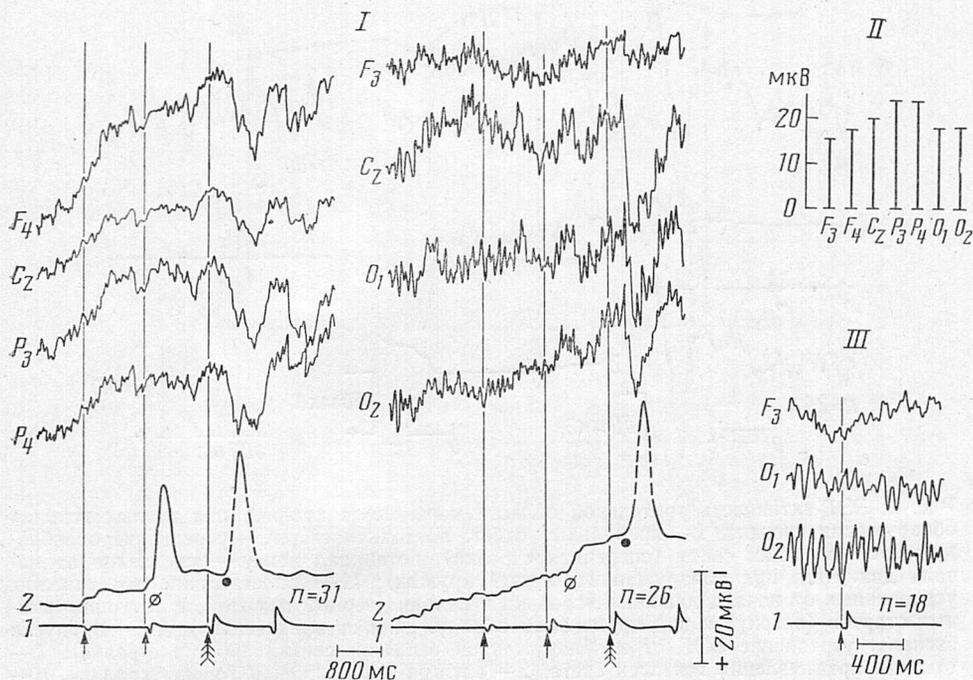


Рис. 1. ЭЭГ-активность человека при разных исходах обнаружения сигнала. I — правильный ответ: усреднение от обнаруженной вспышки света для двух испытуемых; II — амплитуда колебания  $P_{300}$  в разных отведениях при правильном ответе (средние данные по группе испытуемых); III — пропуски сигнала: усреднение от необнаруженной вспышки. 1 — отметка предьявления вспышки света: простые стрелки — необнаруженные вспышки, оперенные — обнаруженные; 2 — механограмма нажатия на кнопку: перечеркнутые кружки — подготовительные движения, черные — начало нажатия на кнопку при обнаружении. Механограмма нажатия на кнопку при обнаружении сигнала показана схематично (пунктиром),  $n$  — число накоплений

**Анализ активности нейронов зрительной и моторной областей коры у кролика.** В ситуации обнаружения порогового сигнала проанализирована активность 61 нейрона зрительной и 60 нейронов моторной областей коры. 11 клеток зрительной и 13 клеток моторной области коры не изменяли активности в связи с рассматриваемым поведением. Активации только на этапе наблюдения были найдены у 13 клеток зрительной и 12 клеток моторной областей коры. Активации только в период побежки к педали показали 20 нейронов зрительной и 23 нейрона моторной областей коры, 17 клеток зрительной и 12 клеток моторной области давали активации в различные моменты на обоих этапах поведения. Таким образом, последовательные этапы поведения при обнаружении сигнала обеспечиваются различными, частично перекрывающимися (за счет нейронов, активных на обоих этапах поведения) совокупностями нейронов, что соответствует данным Ю. В. Гринченко [6] и Д. Г. Шевченко [9].

Активность 45 клеток зрительной и 44 клеток моторной области (исключая из общего количества соответственно 11 и 13 «ареактивных» нейронов и 5 и 3 клетки с «диффузными» активациями) была рассмотрена по соответствию во времени интервалам поведения различной степени дробности: целым этапам поведения — наблюдению и побежке к педали или только фрагментам этих этапов — принятию позы, отдельным моментам ее поддержания, началу движения к педали, нажатию на педаль и т. д. У нейронов моторной области коры активации 25 клеток соответствовали по времени целым этапам поведения (12 — этапу наблюдения, 13 — этапу побежки к педали); активации остальных 19

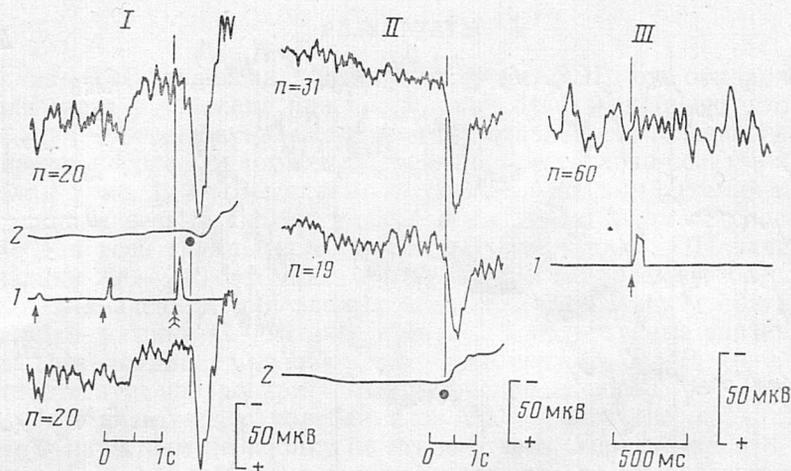


Рис. 2. ЭЭГ-активность зрительной области коры мозга кролика при разных исходах обнаружения сигнала. I — правильный ответ: потенциал сверху — усреднение от обнаруженной вспышки света (оперенная стрелка), потенциал внизу — усреднение от начала движения при обнаружении (черный кружок); II — сопоставление потенциалов, усредненных от начала движения кролика к педали (черный кружок), в ситуации ложных стартов (вверху) и при правильном обнаружении сигнала (внизу); III — пропуски сигнала: усреднение ЭЭГ от необнаруженной вспышки света (простая стрелка). 1 — отметка предъявления вспышек света, 2 — актограмма движения головы кролика,  $n$  — число накоплений

нейронов соответствовали фрагментам целых этапов. Следует отметить, что у одного и того же нейрона могли наблюдаться активации в связи с несколькими фрагментами поведения.

Нейроны зрительной области мозга разделились следующим образом: у 23 клеток активность была связана с целыми этапами (у 12 — с этапом наблюдения, у 11 — с этапом побежки к педали); связь с более дробными фрагментами поведения показали 22 нейрона.

Соответствие активности нейронов этапам поведения большей или меньшей степени дробности позволяет соотнести активность нейронов с системами различных уровней иерархии [1, 11, 12] и разделить их на две группы, соответствующие системам более высокого иерархического уровня (активность которых связана с целыми этапами поведения) и «субсистемам» (активность которых связана с фрагментами этапов поведения).

Для оценки динамики изменения активности нейронов на последовательных этапах поведения были построены распределения моментов появления и завершения всех активаций нейронов в ситуации правильного ответа (рис. 3). Хотя перестройки активности нейронов как в моторной (рис. 3, II), так и в зрительной (рис. 3, III) областях коры наблюдаются на всем рассмотренном отрезке поведения, наиболее выраженные изменения начинаются с момента предъявления обнаруженной вспышки света и длятся около 800 мс после нее (рис. 3, IV, V). Следует отметить различие распределений для нейронов, активных на всем протяжении одного из этапов поведения (наблюдения или побежки к педали), и для нейронов, активных лишь на отдельных субэтапах поведения, т. е. связанных с более дробными фрагментами. Перестройки активности нейронов, связанных с целыми этапами поведения, группируются предпочтительно в интервале 200—600 мс после обнаруженной вспышки света (рис. 3, II, 1, III, 1, IV, 1). Для нейронов, активность которых связана с субэтапами, перестройки группируются преимущест-

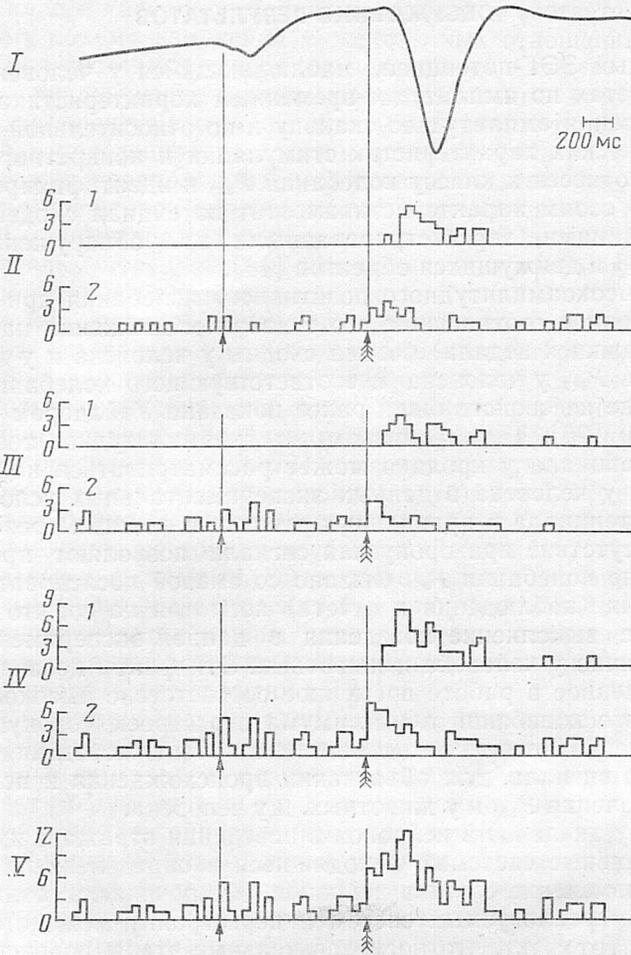


Рис. 3. Сопоставление ЭЭГ-потенциала зрительной области коры мозга кролика и распределения моментов завершения и начала активаций нейронов зрительной и моторной областей коры при правильном ответе. I—схема ЭЭГ-потенциала, ЛП1 начала и максимума позитивного колебания—средние данные по всем животным; стрелками отмечены моменты вспышек света, оперенная стрелка—обнаруженная вспышка. II—V—гистограммы распределений во времени появления и завершения активаций нейронов; по вертикали—число таких событий в данный момент. На фрагментах II—IV: 1—распределение для нейронов, активных на протяжении либо всего этапа наблюдения, либо всего этапа побежки к педали; 2—распределение для нейронов, активации которых соответствуют более дробным фрагментам этапов поведения (у нейронов этого типа могли наблюдаться изменения активности в связи с несколькими фрагментами поведения). II—распределения для нейронов моторной области коры (44 клетки). III—распределения для нейронов зрительной области коры (45 клеток). IV—распределения, суммирующие данные по нейронам зрительной и моторной областям коры. V—сумма распределений для обоих типов нейронов зрительной и моторной областей коры

венно в интервале 0—300 мс (рис. 3, II, 2, III, 2, IV, 2). Иначе говоря, высокоамплитудному позитивному колебанию ЭЭГ, которое наблюдается при правильном ответе, соответствует смена активных нейронов обоих выделенных типов, но преимущественно нейронов, активность которых связана с целыми этапами поведения (рис. 3). Сходство рассмотренных распределений для нейронов зрительной и моторной областей коры мозга еще раз подтверждает общемозговой характер системных процессов [10—12].

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Позитивный ЭЭГ-потенциал, наблюдающийся у человека при правильных ответах по амплитудно-временным характеристикам, специфике распределения амплитуд по скальпу и по относительной независимости от физических характеристик стимуляции и конкретного движения, может быть отнесен к классу колебаний  $P_{300}$  и идентифицирован как  $P_{3b}$  [22, 24]. По своим характеристикам этот потенциал сходен с позитивными колебаниями, зарегистрированными при обнаружении звуковых сигналов [23] и движущихся объектов [14].

Форма высокоамплитудного позитивного колебания при правильном ответе, временное соотношение его с началом движения на этапе отчета (или победы к педали) весьма сходны у человека и у кролика. Сопоставимость  $P_{300}$  у человека и соответствующего колебания у животных на основе их свойств была ранее показана Уайлдером (M. Wilder) с соавторами [26]. Таким образом, высокоамплитудное позитивное колебание потенциала у кролика может рассматриваться как аналог колебания  $P_{300}$  у человека в данных экспериментальных условиях. Наличие этого потенциала в правильных ответах и ложных тревогах (у кролика) и отсутствие при пропусках сигнала позволяют предположить, что появление колебания  $P_{300}$  связано со сменой последовательных этапов поведения (наблюдения и отчета) несмотря на то, что содержание и конкретное выполнение поведения в данной экспериментальной ситуации различно у человека и животных. Эти факты позволяют использовать полученное в работе временное соответствие высокоамплитудного позитивного колебания и максимума перестроек совокупностей нейронов, обеспечивающих последовательные этапы поведения в ситуации обнаружения сигнала, для объяснения происхождения и психофизиологического значения  $P_{300}$  и у животных, и у человека.

Поскольку активность нейронов в поведении отражает их вовлечение в функциональные системы, находящиеся в определенных взаимоотношениях, то изменение состава нейронов, обеспечивающих поведение, отражает смену реализуемых систем и перестройку межсистемных отношений [11]. Тот факт, что последовательные этапы поведения в ситуации обнаружения сигнала обеспечиваются активностью различных, частично перекрывающихся совокупностей нейронов, означает, что на этих этапах поведения реализуются различные системы и межсистемные отношения, что соответствует двум различным состояниям «субъекта поведения» [11, 13].

Состояние «субъекта поведения», соответствующее этапу наблюдения, завершается при достижении субъектом результата, на который было направлено поведение, т. е. при появлении пороговой вспышки света. Эта же вспышка служит пусковым стимулом для извлечения из памяти всей совокупности систем последующего этапа, причем смену систем инициирует системный процесс сличения предвидимых и реальных свойств этого события [10].

Смена систем при переходе от одного этапа поведения к другому, как показывают наши данные, начинается с момента предъявления вспышки света и развивается от «низших» систем к «высшим». Более того, перестройки активности некоторых нейронов имеют место на всем протяжении рассматриваемого интервала поведения, что отражает постоянное существование динамики межсистемных отношений. Однако смена этапов поведения и высокоамплитудная позитивность развиваются, по-видимому, только когда изменение межсистемных отношений касается всех уровней организации поведения.

Можно предположить, что колебание  $P_{300}$ , будучи связано по времени со сменой совокупностей активных нейронов, соответствующих системам различного уровня иерархии, не отражает изменение активно-

сти особого класса «нейронов больших систем», а соответствует именно определенному объему изменений межсистемных отношений, сопоставимому со сменой состояния «субъекта поведения». Следует подчеркнуть, что системы, реализующие целые последовательные этапы поведения, находятся в оппонентных отношениях. Если охарактеризовать состояние «субъекта» поведения» по степени оппонентности реализующих его систем, то можно предположить, что уровень позитивизации потенциала отражает степень этой оппонентности: фазе максимального развития колебания  $P_{300}$  соответствует перекрытие во времени систем, релевантных целым этапам поведения, чего не происходит при максимуме негативного отклонения ЭЭГ-потенциала.

По-видимому, разнообразие психологических описаний смены состояния «субъекта поведения», известных в литературе как корреляты  $P_{300}$ : устранение неопределенности, связь с задачей, степень субъективной уверенности, сравнение, ожидание, принятие решения, селективное внимание, двигательные проявления (нажатие на кнопку, движения глаз) и даже осознание [20, 22],— можно связать с конкретным составом систем двух сменяемых состояний «субъекта поведения». Но само наличие колебания  $P_{300}$  во всех случаях может быть связано именно с объемом изменения состояния «субъекта поведения», а не с какими-либо конкретными системами. Это обстоятельство позволяет понять неудачи в объяснении возникновения  $P_{300}$  при учете только тех или иных отдельных характеристик смены межсистемных отношений (см., например, драматическую историю развития представлений о связи  $P_{300}$  и субъективной вероятности событий [16]).

Несмотря на разнообразие задач, которые приходится решать испытуемому в соответствии с разнообразием инструкций, большая часть экспериментальных моделей, разработанных для исследования колебания  $P_{300}$ , имеет общую структуру. Как правило, в инструкции испытуемому задается отвечать определенным образом (например, нажатие на ключ левой или правой рукой, счет в уме) на определенную категорию стимулов (различной модальности, от пороговых до высокоэнергетических по интенсивности, а также вербальные стимулы и т. д.). В континууме любой экспериментальной ситуации феноменологически выделяются последовательные этапы поведения, которые можно обозначить (как и в настоящей работе) следующим образом: этап наблюдения и отчет (или самоотчет). Иными словами, во всех моделях воспроизводится смена состояний «субъекта поведения», которая обуславливает и наличие  $P_{300}$ , и свойства этого колебания.

Первоначально найденное в стимульной ситуации и идентифицируемое по ЛП колебание  $P_{300}$  в самом названии несет отпечаток S—R-парадигмы. Однако наличие колебания  $P_{300}$  в ложных тревогах и сходство его характеристик с  $P_{300}$  при правильных ответах у животных (в настоящей работе) и у человека (по данным Сквайрс (K. Squires) и др. [23]), а также субъективная идентичность этих исходов обнаружения для испытуемых (см. [5]) показывают эндогенность процесса смены состояний «субъекта поведения». Уже в исследованиях с применением стимулов были получены данные о независимости колебания  $P_{300}$  от физических характеристик стимуляции (см. [22]), о наличии волны  $P_{300}$  на ожидаемые, но отсутствующие в последовательности стимулы [25], о связи амплитуды  $P_{300}$  с завершенностью синтаксических структур [17]. В работах Купера (R. Cooper) и др. [14] и Дончина (E. Donchin) [16] показано, что колебание  $P_{300}$  присутствует и в бесстимульных ситуациях, в поведении, близком к естественному (идентификация движущихся объектов, торговая сделка с компьютером). В литературе также обсуждается возможность использования  $P_{300}$  как хронометрического показателя психической деятельности (см., например, [19]). По-видимому, именно связь колебания  $P_{300}$  со сменой многих си-

стем, в том числе систем высокого ранга иерархии, реализуемых значительным числом нейронов и представляющих значительную часть «структуры памяти» или «субъекта поведения», позволяет объяснить главную характеристику  $P_{300}$  — эндогенность и связанную с этим «экологическую валидность».

Существование нескольких типов колебания  $P_{300}$ :  $P_{3a}$ ,  $P_{3b}$  [24],  $P_{300}$  на новизну стимуляции [15], которые различаются по амплитуде, топографии, ЛП, специфической связи с экспериментальными переменными, может отражать разные варианты перестройки межсистемных отношений. В частности, возможно, что разный объем перестроек состояния «субъекта поведения», зависящий от конкретного содержания экспериментальной ситуации, отражается в разной амплитуде позитивных колебаний. Можно также предположить, что все позитивные колебания, наблюдающиеся в ЭЭГ, соответствуют перестройкам межсистемных отношений различного ранга, которые постоянно имеют место при осуществлении поведения.

Предложенная в работе трактовка функционального значения колебания  $P_{300}$  в терминах динамики систем и их отношений является собственно психофизиологической, поскольку включает и психологическое, и физиологическое как отдельные аспекты события в поведении, с которым связано колебание  $P_{300}$ , но не может быть сведено ни к одному из них. Такое объяснение функционального значения  $P_{300}$  не только устраняет противоречивость многочисленных психофизиологических «коррелятов» этого колебания, но и позволяет понять невозможность чисто нейрофизиологического (в терминах возбуждения или торможения локальных генераторов) объяснения феномена  $P_{300}$ .

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В. Иерархическая организация элементарного поведенческого акта.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М., 1979, с. 170—233.
2. Александров Ю. И., Швырков В. Б., Гринченко Ю. В., Ярвилехто Т., Самс М. О детерминации активности нейронов моторной коры в поведении.— Психол. ж., 1983, т. 4, № 2, с. 74—86.
3. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
4. Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем.— В кн.: Принципы системной организации функций. М., 1973, с. 5—61.
5. Бардин К. В. Проблема порогов чувствительности и психофизические методы. М., 1976.
6. Гринченко Ю. В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М., 1979, с. 19—71.
7. Гринченко Ю. В., Швырков В. Б. Простой микроманипулятор для исследования нейронной активности у кроликов в свободном поведении.— Ж. высш. нервн. деятельности, 1974, т. 24, вып. 4, с. 870—874.
8. Рутман Э. М. Вызванные потенциалы в психологии и психофизиологии. М., 1979.
9. Шевченко Д. Г. О детерминации активности нейронов зрительной коры в пищедобывательном поведении.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М., 1979, с. 92—110.
10. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М., 1978.
11. Швырков В. Б. На пути к психофизиологической теории поведения.— Психол. ж., 1982, т. 3, № 2, с. 70—79.
12. Швырков В. Б. Системная детерминация активности нейронов в поведении.— Успехи физиол. наук, 1983, т. 14, № 1, с. 45—66.
13. Швырков В. Б., Возник С. Изучение структуры пищедобывательного поведения.— В кн.: Системные механизмы мотиваций. М., 1982, с. 31—34.
14. Cooper R., McCallum W. C., Newton P., Papakostopoulos D., Pocock P. V., Warren W. J. Cortical potentials associated with the detection of visual events.— Science, 1977, v. 196, p. 74—77.
15. Courchesne E., Hillyard S., Galambos R. Stimulus novelty, task relevance and the visual evoked potential in man.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1975, v. 39, p. 131—143.
16. Donchin E. Surprise... Surprise? — Psychophysiology, 1981, v. 18, № 5, p. 493—513.

17. *Fridman D., Simson R., Ritter W., Rapin I.* The late positive component ( $P_{300}$ ) and information processing in sentences.—EEG and Clin. Neurophysiol., 1975, v. 38, p. 255—262.
18. *Mountcastle V. B.* Some neural mechanisms for directed attention.— In: Cerebral correlates of conscious experience/Ed. Buser Rongeur-Buser Elsevier, 1978.
19. *McCarthy G., Donchin E.* A metric for thought: a comparison of  $P_{300}$  latency and reaction time.— Science, 1981, v. 211, p. 77—79.
20. *Näätänen R.* Selective attention and evoked potentials in humans— a critical review.— Biol. Psychol., 1975, v. 2, p. 273—307.
21. *Niki H., Watanabe M.* Prefrontal unit activity and delayed response.— Brain Res., 1976, v. 110, p. 381.
22. *Pritchard W. S.* Psychophysiology of  $P_{300}$ .— Psychological Bull., 1981, v. 89, p. 506—540.
23. *Squires K. C., Squires N. K., Hillyard S. A.* Decision-related cortical potentials during an auditory signal detection task with cued observation intervals.— J. Exptl Psychol.: Human Performance and Perception, 1975, v. 1, p. 268—279.
24. *Squires N. K., Squires K. C., Hillyard S. A.* Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1975, v. 38, № 4, p. 387—401.
25. *Weinberg H., Walter W., Cooper R., Aldridge V.* Emitted cerebral events.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1974, v. 36, № 5, p. 449—456.
26. *Wilder M. B., Farley G. R., Starr K. A.* Endogenous late positive component of evoked potential in cats corresponding to  $P_{300}$  in humans.— Science, 1981, v. 211, p. 605—607.

Поступила в редакцию  
11.VII.1983